

Миколаївський національний університет імені В.О. Сухомлинського
Біологічний факультет

Конспект лекцій із зоології безхребетних



Миколаїв – 2017

Миколаївський національний університет імені В.О. Сухомлинського
Біологічний факультет

Вичалковська Н.В.

Конспект лекцій із зоології безхребетних

Миколаїв – 2017

УДК 592(075)
ББК 28.691/692я73
В 94

Конспект лекцій із зоології безхребетних для студентів спеціальності 014 Середня освіта, предметної спеціалізації 014.05 Середня освіта (Біологія) / Вичалковська Н.В – Миколаїв, 2017. - 252 с.

Рецензенти:

Чернозуб А.А. – Д.б.н., в.о. професора Чорноморського національного університету імені П. Могили

Семенюк С.К. - К.б.н., доцент кафедри екології та географії Херсонського державного університету

Конспект лекцій із зоології безхребетних схвалений

кафедрою біології Миколаївського національного університету імені В.О.Сухомлинського

(протокол засідання №3 від 04.10.17 р.)

Навчально-методичною комісією біологічного факультету Миколаївського національного університету імені В.О.Сухомлинського

(протокол засідання №3 від 12.10.17 р.)

Вченою радою біологічного факультету Миколаївського національного університету імені В.О.Сухомлинського

(протокол засідання № 3 від 18.10. 2017 р.)

Навчально-методичною комісією Миколаївського національного університету імені В.О.Сухомлинського

(протокол засідання №

Вченою радою Миколаївського національного університету імені В.О. Сухомлинського

(протокол засідання №

©Н.В.Вичалковська

© МНУ, 2017

ЗМІСТ

ВСТУП.....	6
ЛЕКЦІЯ №1 Зоологія як система наук. Підцарство Одноклітинні (Protozoa). Тип Саркомастигофори (Sarcomastigophora). Тип Лабіринтоподібні (Labyrinthomorpha).....	8
ЛЕКЦІЯ №2 Тип Апікомплексні (Apicomplexa). Тип Мікроспоридії (Microspora). Тип Міксоспоридії (Muxozoa)	19
ЛЕКЦІЯ №3 Тип Інфузорії (Ciliophora). Тип Пластинчасті (Placozoa). Тип Губки (Spongia). Тип Рецептакуліти (Receptaculita). Тип Ортонектиди (Orthonectida). Тип Діцієміди (Dicyemida).....	27
ЛЕКЦІЯ №4 Тип Кишковопорожнинні (Coelenterata). Тип Реброплави (Stenophora).....	37
ЛЕКЦІЯ №5 Тип Плоскі черви (Plathelminthes). Клас Війчасті черви (Turbellaria). Клас Ксенотурбеліди (Xenoturbellida). Клас Гнатостомуліди (Gnathostomulida). Клас Трематоди, або Дигенетичні сисуни (Trematoda, або Digenea). Клас Аспідогастреї (Aspidogastrea). Клас Моногенетичні сисуни (Monogenoidea).	45
ЛЕКЦІЯ №6 Тип Плоскі черви (Plathelminthes). Клас Гірокотиліди (Gyrocotylida). Клас Стъжкові черви (Cestoda). Клас Амфіліноїдеї (Amphilinoidea). Тип Немертини (Nemertini).	51
ЛЕКЦІЯ № 7 Тип Коловертки (Rotifera). Тип Скреблянки (Acanthocephales). Тип Первиннопорожнинні (Круглі черви) (Nemathelminthes). Клас Черевовійчасті, або Гастротрихи (Gastrotricha). Клас Нематоди (Nematoda). Тип Головохоботні (Cephalorhyncha).....	59
ЛЕКЦІЯ №8 Тип Кільчасті черви (Annelida). Клас Багатощетинкові (Polychaeta)	76
ЛЕКЦІЯ №9 Тип Кільчасті черви (Annelida) Клас Малощетинкові (Oligochaeta). Клас П'явки (Hirudinea). Клас Динофіліди (Dinophilida). Тип Камптозої (Camptozoa). Тип Ехіуриди (Echiurida). Тип Сипункуліди (Sipunculida).	89
ЛЕКЦІЯ №10 Тип Молюски (Mollusca). Підтип Боконервні (Amphineura). Клас Панцирні, або Хітони (Polyplacophora, або Loricata). Клас Борозенчасточеревні або Безпанцирні (Solenogastres або Aplacophora). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Моноплакофори (Monoplacophora).....	100
ЛЕКЦІЯ №11 Тип Молюски (Mollusca). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Пластинчатозяброві, або Двостулкові (Lamellibranchia, або Bivalvia). Клас Головоногі (Cephalopoda). Клас Лопатоногі (Scaphopoda).	107

ЛЕКЦІЯ №12 Тип Молюски (Mollusca). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Червононогі (Gastropoda)	123
ЛЕКЦІЯ №13 Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Зябродишні або Ракоподібні (Branchiata або Crustacea).....	135
ЛЕКЦІЯ №14 Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Трахейнодишні (Tracheata). Клас Губоногі (Chilopoda). Клас Двопарноногі (Diplopoda). Клас Симфіли (Symphyla). Клас Пауроподи (Pauropoda). Клас Покритошелепні (Entognatha).....	153
ЛЕКЦІЯ №15 Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Трахейнодишні (Tracheata). Клас Комахи, або Відкритошелепні (Insecta, або Ectognatha). Підтип Трилобітоморфні (Trilobitomorpha), Клас Трилобіти (Trilobita)....	163
ЛЕКЦІЯ №16 Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Хеліцерові (Chelicerata). Клас Меростомові (Merostomata). Клас Морські павуки (Pantopoda). Клас Павукоподібні (Arachnida). Тип Тихоходки (Tardigrada). Тип П'ятиустки (Pentastomida). Тип Оніхофори (Onychophora)	194
ЛЕКЦІЯ №17 Тип Щетинкошелепні (Chaetognatha). Тип Фороніди (Phoronida). Тип Моховатки (Bryozoa). Тип Плечоногі (Brachiopoda). Тип Погонофори (Pogonophora). Тип Напівхордові (Hemichordata). Тип Голкошкірі (Echinodermata)	210
ДОДАТКОВА ІНФОРМАЦІЯ ЗА РЕЗУЛЬТАТАМИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	238
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....	246
ДЛЯ НОТАТОК.....	251

ВСТУП

Зоологія – це наука, яка всебічно вивчає тваринний світ: його різноманіття (систематика), будову та життєдіяльність (морфологія, фізіологія), поширення (зоогеографія), зв'язок з середовищем (екологія), закономірності індивідуального розвитку (ембріологія) та історичного розвитку. Зоологія тісно пов'язана з практичною діяльністю людини. Вивчення тваринного світу необхідне для його охорони та реконструкції.

У курсі зоології безхребетних вивчаються основні факти систематики, морфології, фізіології, ембріології та поширення різних груп тварин. Вивчаються шляхи еволюції тваринного світу з використанням морфологічного підходу у порівняльному аналізі відомих систематичних груп. Велику увагу приділяється паразитичним групам безхребетних тварин, а також їх практичному значенню.

В результаті вивчення курсу студент повинен знати:

- ❖ Загальні відомості про царство тварин, різноманітність тваринного світу, основи класифікації тварин, їх значення у природі й житті людини.

- ❖ Характеристику підцарства одноклітинних тварин: будову та процеси їх життєдіяльності, будову органів руху, особливості безстатевого і статевого розмноження, статевого процесу (кон'югації), цикли розвитку споровиків. Захворювання людини і свійських тварин, що викликаються паразитичними одноклітинними, їх роль у природі та житті людини.

- ❖ Особливості будови та процесів життєдіяльності губок та кишковопорожнинних, типи симетрії, вегетативне та статеве розмноження, здатність до регенерації, різноманітність та роль у природі та житті людини

- ❖ Особливості будови та процесів життєдіяльності типу Плоскі черви, загальну характеристику основних класів, характер симетрії, тришаровість, відсутність порожнини тіла, будову шкірно-м'язового мішка, будову систем органів цикли розвитку паразитичних червиль, захворювання що спричиняються паразитичними червами, різноманітність та їх роль у природі та житті людини.

- ❖ Особливості будови та процесів життєдіяльності типу Круглі черви, будову шкірно-м'язового мішка, первинну порожнину тіла та її значення, особливості життєвих циклів та захворювання, які вони визивають.

- ❖ Особливості будови та процесів життєдіяльності типу Кільчасті черви, наявність вторинної порожнини тіла та її значення, поділ на класи, значення кільчастих червиль у природі.

- ❖ Особливості будови та процесів життєдіяльності типу Молюски, симетрію, поділ тіла на відділи, утворення та функції мантиї, мантийної порожнини, розмноження та розвиток, різноманітність молюсків у природі та житті людини.

❖ Характеристику типу Членистоногі, їх загальну характеристику, особливості пристосування до існування у найрізноманітніших середовищах та внутрішню будову, розмноження та розвиток основних представників Ракоподібних, Павукоподібних, Трахейнодишних.

❖ Характеристику Голкошкірих, як вторинноротих, особливості організації, розвиток, життєдіяльність.

❖ Мати уявлення про всі існуючі типи безхребетних тварин, особливості їхньої морфології, фізіології, розвитку.

Текстовий матеріал не дозволяє повною мірою забезпечити розуміння та засвоєння складних питань, пов'язаних з морфологічними та фізіологічними особливостями систематичних груп безхребетних тварин, їхнім ембріональним розвитком. Тому ті питання, які потребують для засвоєння наявності наочності та чималого періоду часу, віднесені до класичних джерел, забезпечених зоологічними малюнками, схемами та ретельно викладеним текстом. Під час проведення лекцій саме ці питання розглядаються особливо із використанням таблиць, відео-матеріалів, природних об'єктів. Для кожної теми, призначеної для опрацювання, вказані літературні джерела, та номери рисунків. Слід відмітити, що досі найкращим підручником зоології безхребетних є «Зоология беспозвоночных» Валентина Олександровича Догеля, видана у 1981 році під редакцією Ю. І. Полянського. Показовим є те, що вступна програма із зоології для вступу в аспірантуру в Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України пропонує у якості основних підручників саме «Зоология беспозвоночных» В.О. Догеля, а також «Основы сравнительной анатомии беспозвоночных» В.М. Беклемишева. В запропонованому лекційному матеріалі вказані вище джерела найчастіше використовуються для текстового матеріалу. Звертаємо увагу студентів на те, що в лекціях використані також результати досліджень та спостережень безхребетних, які здійснювалися протягом більш як 10 років в рамках НДР кафедри біології, у тому числі за темою НДР «Інвентаризація фауни, екологічний моніторинг фонових та рідкісних видів та фауністичних угруповань безхребетних та хребетних тварин на прилеглий території оз. Солонець-Тузли», яка виконується згідно договору про співробітництво між Національним природним парком «Білобережжя Святослава» та Миколаївським національним університетом імені В.О. Сухомлинського. Цю інформацію надано в окремому розділі.

Лекція 1.

Зоологія як система наук. Підцарство Одноклітинні (Protozoa). Тип Саркомастігофори (Sarcomastigophora). Тип Лабіринтоподібні (Labyrinthomorpha).

План лекції

1. Зоологія як система наук.
2. Загальна характеристика підцарства Одноклітинні або Найпростіші.
3. Тип Саркомастігофори (Sarcomastigophora). Підтип Джгутикові, або Бичоносці (Mastigophora, або Flagellata): характерні ознаки, особливості будови, представники.
4. Підтип Опалінові (Opalinata).
5. Підтип Саркодові (Sarcodina): характерні ознаки, особливості будови, представники.
6. Тип Лабіринтоподібні (Labyrinthomorpha). Загальна характеристика.

Зоологія – це комплексна наука, яка вивчає видовий склад тварин, їхню морфологію, життєдіяльність, поширення, індивідуальний та історичний розвиток, взаємовідносини із середовищем існування, поведінку тощо.

Зоологія являє собою цілу систему дисциплін, що вивчає тваринний світ, зокрема:

Систематика – наука, що розробляє принципи класифікації органічного світу. **Морфологія** – наука, що досліджує зовнішню та внутрішню будову організмів. **Анатомія** (грец. anatome – розтинати), розділ морфології, що вивчає форму та будову окремих органів, систем та організму в цілому. Останнім часом зоологи користуються поняттями – зовнішня морфологія та внутрішня морфологія. **Екологія** - вивчає зв'язок тварин з навколишнім середовищем. **Палеозоологія** - наука, що вивчає вимерлих тварин. **Протистологія** – наука про одноклітинні організми. **Ентомологія** – наука яка вивчає комах. **Гельмінтологія** – наука про паразитичних червів.

Найпростіші тварини поширені по всій земній кулі – в морях, океанах, прісних водоймах, ґрунті або в організмах тварин, рослин і людини. Відомо понад 30 тисяч видів найпростіших. Вперше відкриті у XVII ст. голандським вченим Антоні ван Левенгуком.

Видатні вчені-зоологи: В. О. Догель, В. М. Беклемішев, О. П. Маркевич, Є. Н. Павловський, К. І. Скрябін, Л. В. Громашевський та інші. Зоологія безхребетних (5–8 млн. видів, 60–70 % видів живих організмів, темпи описання досить високі) і Зоологія хребетних (майже 45 тис., близька до реальної). Понад 8 тис. видів безхребетних занесені до Міжнародної та регіональних Червоних книг. Червона книга України – понад 500 видів безхребетних.

Підцарство найпростіші, або одноклітинні (Protozoa). Понад 30 тис. видів. Повноцінні в морфологічному і фізіологічному відношеннях. У середньому – 5–250 мкм; *Babesia bovis* (2–2,5 мкм), колонії радіолярій – 25 см. Променева, двобічна та гвинтова (джгутикові) симетрія. Загальноклітинні та специфічні (глікокалікс, з мукополісахаридів, рецепторні молекули, лусочки, клітинні стінки або черепашки) органели. Щільний шар – ектоплазма; зернистий, рідкий – ендоплазма. Ядерний апарат. Мікрофіламенти та мікротрубочки (діаметр 4–10 нм) – цитоскелет, рух псевдоподій, джгутиків і війок. Скоротливі вакуолі (1–2, іноді 15–20) – осмотичний тиск. Інцистування. Типи живлення. Гетеротрофи – фагоцитоз (цитостом) або піноцитоз. Автотрофи – хроматофори. Нові види органел (опорні – аксостиль, скелет радіолярій). Збільшення кількості органел – полімеризація. Розмноження нестатеве і статеве. Нестатеве розмноження: монотомія, палінтомія, множинний поділ (шизогонія), ендодіогенія. Статеве розмноження: копуляція, кон'югація. У багатоклітинних – онтогенез (індивідуальний розвиток); у одноклітинних – життєвий цикл. Найскладніші – життєві цикли із чергуванням статевого та нестатевого розмноження (метабіогенез), гаплоїдної та диплоїдної ядерних фаз (ядерний цикл). Гамети гаплоїдні, а зигота – диплоїдна. Три типи ядерних циклів.

1. Із зиготичною редукцією: більша частина циклу з гаплоїдних клітин – у рослинних і частини тваринних джгутикових, споровиків.

2. Із гаметичною редукцією: більша частина циклу з диплоїдних клітин – у сонцевиків, багатьох тваринних джгутикових, війчастих, міксоспоридій і багатоклітинних.

3. Із проміжною редукцією: половину циклу диплоїдне (агамонти), гаплоїдне (гамонти) – у форамініфер.

Тип Саркомастигофору (Sarcomastigophora)

Понад 25 тис. видів; в амебоїдному або джгутиковому стані.

Підтип Джгутикові, або Бичоносці (Mastigophora, або Flagellata). В прісних і солоних водоймах, паразитизм. Понад 8 тис. видів. Поліфілетичність. Наявність джгутиків, постійно або тимчасово псевдоподії. Джгутик по типу джгутиків рослин, багатоклітинних тварин; складніший ніж у бактерій. 11 мікротрубочок – 9 подвійних периферійних, 2 одиночні по центральній осі. Кінетосома (базальне тільце). У Kinetoplastida кінетопласт – видозмінена частина мітохондрії. Особливий цитоскелет, плазмалема з целюлози, глікопротеїдів, хітиноїдних чи кремнеземних лусочок. Білкові пластинки. Пелікула. Більшість рослинних – автотрофи, а тваринні – гетеротрофи. Евглена – міксотрофія.

Клас Рослинні джгутикові (Phytomastigophorea). Хроматофори з хлорофілом, інші пігменти: червоні, жовті, чорні. Небагато гетеротрофів (сапрофаги, паразити, хижачи (ночесвітка). Вивчають і зоологи і ботаніки.

Ряд евгленові (Euglenida). Понад 1000 видів, переважно прісноводні; автотрофи або міксотрофи, деякі – гетеротрофи, сапрофаги або паразити коловерток, жаб, зябрових риб. Ребриста пелікула з білковими пластинками;

перистальтичні хвилі; спосіб руху – метаболія. Два джгутики, один – редукований; починаються у джгутиковій кишені на передньому кінці. Тіло “вгвинчується” у воду. Поблизу основи джгутиків – глотка. Скоротлива вакуоля. Парабазальне тіло чутливе до освітлення. Стигма зі скупчення жирних тілець з каротиноїдними пігментами; не чутлива до світла – рефлектор для парабазального тіла. Хроматофори – хлорофіли а та b, каротини та ксантофіли. В ендоплазмі – параміл (полісахарид). В задній частині тіла – одне ядро. Нестатеве розмноження. Мітоз. *Euglena viridis*. *E. Sanguinea*. *Phacus*. Корм для мальків риб, біологічне очищення водойм, для цитологічних і біохімічних досліджень.

Типовим представником евгленових може бути *Euglena viridis*. Вона має зелене забарвлення і звичайно живе в забруднених ставках і калюжах. Тіло евглени видовжене, загострене на задньому кінці і закруглене на передньому. Воно вкрите тонкою оболонкою, що дає можливість робити повільні червоподібні рухи. Евглена має один джгутик, який складається з еластичної нитки, оточеної шаром протоплазми. Евглена пересувається за допомогою швидкого руху джгутика, який ніби всвердлюється у воду, описуючи конусоподібну фігуру. На передньому кінці евглени розміщена глотка, що впадає в заокруглений резервуар. Біля глотки міститься червоного кольору стигмочка, що складається з жирних краплин, вповнених червоним пігментом — *гематохромом*. Біля резервуару є пульсуюча вакуоля, що виконує осморегуляторну і видільну функції. Вона оточена привідними вакуолями, з яких вміст виливається в основну, а з неї два рази на хвилину — в резервуар, зв’язаний з глоткою. Отже, пульсуюча вакуоля періодично то наповнюється до певних розмірів рідиною (*діастола*), то стискаючись, виливає рідину в резервуар (*систола*).

У плазмі евглени є хлорофіл, що міститься в особливих тільцях — хроматофорах. Евглена живиться, як рослина; вона синтезує вуглеводи за рахунок вуглецю і води, і продуктом цього синтезу є *параміл* — вуглевод, близький до крохмалю. Крім того, евглена осмотично вбирає солі та азотні сполуки.

Якщо помістити евглenu в темряву, то в хроматофорах зникає хлорофіл, а разом з тим зникає і стигма. Така евглена вже не здатна синтезувати органічні сполуки з неорганічних речовин і переходить до тваринного способу живлення. Вона живиться або рідкими органічними речовинами осмотичним способом, або захоплює часточки, що через глотку надходять в резервуар, з якого їжа втягується в протоплазму. Якщо таку евглenu перенести на світло, то в неї з’явиться стигма, а в хроматофорах — хлорофіл, і вона знову перейде до рослинного способу живлення.

Розмноження евглен відбувається поздовжнім поділом. Спочатку ділиться ядро, а за ним і протоплазма, причому вона починає ділитися з переднього кінця. Джгутик зникає базальне тільце ділиться на два, і від них досить швидко відростають нові джгутики. Перешнуровка плазми поступово просувається від переднього кінця до заднього, і дочірні клітини

розходяться. Деякі евглени перед поділом інцистуються. Цисти утворюються в евглені і при несприятливих умовах, наприклад, при пересиханні водойм.

Ряд панцирні джгутикові (Dinoflagellida). Прісноводний та морський планктон. Автотрофні, рідше гетеротрофні. Велике ядро, у хромосомах немає гістонів (як у прокариот). Під мембраною – тека, з білків і цукрів, система сплюснених пухирців (підтримують форму тіла). Скоротливих вакуолей немає. На поверхні – 2 жолобки (по екватору та перпендикулярний до першого). В них 2 джгутики неоднакової довжини. У планктоні теплих морів – *ночесвітка (Noctiluca miliaris)*. 2 мм, не має жолобків і целюлозного панцира. Гетеротроф. Клітинний рот і травні вакуолі. Живиться найпростішими та одноклітинними водоростями. Механічне подразнення – світиться (жироподібна речовина люциферин розкладається ферментом люциферазою). Багато панцирних – внутрішньоклітинні симбіонти війчастих, радіолярій, гідр, коралів (сприяють утворенню вапнякового скелета).

Ряд вольвоксові (Volvocida). У планктоні прісних водойм, є і морські види. 2 або 4 однакових джгутики, клітинна оболонка з целюлози. Автотрофи. Розмноження нестатеве (монотомія або палінтомія) та статеве (ізо- або анізогамія). Вегетативні та генеративні клітини (макрогамети, мікрогамети). Одноклітинні *Chlamidomonas*, колонії *Gonium* – 16 клітин, багатоклітинні *Volvox* – до 2 тис. клітин. Продуценти у водоймах. Частина видів – безбарвні гетеротрофи, індикатори забруднення водойм органікою.

Клас Тваринні джгутикові (Zoomastigophorea). У прісних та солоних водоймах, паразити тварин і рослин. Піноцитоз та фагоцитоз. Вісім рядів.

Ряд комірцеві джгутикові (Choanoflagellida). Дрібні поодинокі або колоніальні. Основа джгутика – комірець з віночка мікрворсинок, між ними потік води (фільтрують та фагоцитують псевдоподіями). Плаваючі та прикріплені види. Подібні до хоаноцитів губок. Колоніальні та поодинокі.

Ряд кінетопластиди (Kinetoplastida). Більшість – паразити. Є вільноживучі (*Bodo* – прісноводні). Біля основи джгутика – кінетопласт та кінетосома (скупчення ДНК у частині велетенської мітохондрії). У багатьох – ундулююча мембрана. Джгутик – на задньому кінці клітини. Розмноження поділом. У багатьох – зміна хазяїв і морфологічних фаз. Вихідна форма – промастигінна (ундулююча мембрана відсутня). Амастигінна, епімастигінна, трипомастигінна стадії. Багато збудників хвороб.

В Африці – сонна хвороба *Trypanosoma brucei* – *T. b. gambiense* (хронічна форма захворювання) та *T. b. rhodesiense* (гостра форма). Збудник в крові антилоп (резервуарний хазяїн) не спричиняє шкоди. Зараження – укуси мухи цеце. У людини – у плазмі крові, лімфі, спинномозковій рідині, ЦНС. При відсутності лікування – загибель. Гедзі – механічні переносники *T. brucei brucei* – нагана – хвороба великої рогатої худоби (пропасниця, недокрів'я, смерть). У Латинській Америці хвороба Чагаса – *T. cruzi*. Кровосисні клопи з родини *Reduviidae (Triatoma та ін.)*. Трипанозоми паразитують у задній кишці клопа. Клоп ссе кров із слизової оболонки очей, губ, носа (фекалії). Клітини серця,

судин, нервових тканин; пропасниця, збільшенням печінки, порушення психіки, серцевої діяльності, розлади кишкового тракту. У дітей смертність до 14 %. У Північній Африці, Середземномор'ї, Середній Азії *T. evansi* – хвороба коней, віслюків та верблюдів су-ауру; механічно переноситься гедзями. Злучна хвороба коней – різні частини світу – *T. equiperdum*. Смертельне захворювання, передається під час статевого акту.

Лейшманії (Leishmania) – внутрішньоклітинні паразити хребетних і людини (амастигінна стадія). Переносники – москіти – промастигінна стадія. *L. tropica* – шкірний лейшманіоз (пендинська виразка); Закавказзя, Середня Азія; резервуарні хазяї – гризуни. *L. donovani* – вісцеральний лейшманіоз (кала-азар); Азія; клітини печінки, селезінки, лімфатичних вузлів, кишечника; пропасниця, анемія; резервуарні хазяї – собаки та шакали. *Leptomonas* – в судинах рослин, наповнених молочним соком, у міжклітинниках, вакуолях клітин; паразити кави – уражені дерева гинуть. Переносники – рослиноїдні комахи (клопи та ін.).

Ряд дипломонадні (Diplomonadida). Переважно паразити. Два ядра, вісім джгутиків. Паразит верхнього відділу тонкого кишечника людини – лямблія (*Lambliia intestinalis*). Присосок. Піноцитоз у середній кишці. У задній кишці, скидають джгутики, виділяють товсту оболонку (циста). Дипломонадні паразитують у гризунів, амфібій тощо.

Ряд трихомонади (Trichomonadida). 4–6 джгутиків, скоротливий паличкоподібний органоїд – коста; опорний органоїд – аксостиль (всередині клітини). Мітохондрії відсутні. Паразитують у порожнині кишечника хребетних. У людини – *Trichomonas vaginalis* (паразит сечостатевої системи) та *T. hominis* (паразит кишечника). У статевих органах великої рогатої худоби – *T. foetus* – безпліддя, аборт.

Ряд багатоджгутикові (Hypermastigida). Симбіонти кишечника комах, перетравлюють клітковину (терміти, таргани). Велика кількість джгутиків на передньому кінці тіла або по всій поверхні клітини. Один або кілька аксостилів. Мітохондрій немає. Одно- та багатоядерні. Живляться деревиною, заковтують її псевдоподіями. Личинки термітів поїдають послід дорослих, в якому є симбіонти. Близько 200 видів симбіонтів термітів – *Teratonympha mirabilis* та *Calonympha grossi*.

Підтип Опалінові (Opalinata). Один клас *Opalinatea* з єдиним рядом *Opalinida*. Мешкають у задній кишці амфібій. Великі, багатоядерні (рідко двоядерні). Тіло вкрите рядами коротких джгутиків. Ядра однотипні. Статевий процес: злиття двох гамет (копуляція). Паразит жаб – *Opalina ranarum*. У дорослих жабах – багатоядерні особини. Під час розмноження жаб – поздовжні та поперечні поділи. Дрібні клітини – цисти – у воду – проковтуються пуголовками – мейотичний поділ – тоненькі мікрогамети та великі макрогамети – зигота – зовнішнє середовище – інвазування пуголовків – у кишечнику повторно статевий процес, початок формування багатоядерних трофічних форм. Майже всі особини жаб мають опалін.

Підтип Саркодові (Sarcodina). Планктон або бентос морів, прісні водойми, ґрунти, небагато паразитів. Понад 10 тис. видів. Переважає амебоїдна

форма; псевдоподії. Широкі лопатеві псевдоподії – лобоподії; ниткоподібні, розгалужені з анастомозами – філоподії, прямі, нерозгалужені, з опорними рядами мікротрубочок всередині – аксоподії. Надкласи корененіжки та промененіжки.

Надклас Корененіжки (Rhizopoda). Лобоподії та філоподії. Сім класів.

Клас Справжні амеби (Lobosea). Прісноводні бентосні, інколи паразитичні, одноподібні, голі чи вкриті черепашкою. Підкласи голі та черепашкові амеби.

Підклас голі амеби (Gymnamoebia). Плазмалема, черепашки немає. Ектоплазма, ектоплазма. Псевдоподії для руху та для захоплення їжі (фагоцитоз). Травні вакуолі, лізосоми. Піноцитоз. У ектоплазмі – скоротлива вакуоля (осмотичний тиск, кисень). Одне ядро, інколи – двоядерні форми (*Pelomyxa*). Поділ навпіл (мітоз). Цисти. У прісних водоймах і ґрунті – кілька десятків видів амеб (*Amoeba proteus*). Дизентерійна амеба *Entamoeba histolytica* кривавий пронос (коліт) – амебіаз. В навколишньому середовищі – цисти (чотириядерні) – життєздатність 2–3 місяці. У забруднених прісних водоймах *Neogleria*, *Acanthamoeba* – в носову порожнину людини під час купання – мозок – смерть. Факультативний та облігатний паразитизм.

У переважній більшості амеби є прісноводними тваринами. Це невеликі, простої будови істоти позбавлені пеликули (еластичної протоплазматичної оболонки) або будь-яких скелетних утворів, чому їх ще називають *голими*. Протоплазма амеб складається з тонкого шару прозорої ектоплазми та зернистотої ектоплазми. У протоплазмі звичайно міститься одне ядро але є й багатоядерні амеби. Деякі, амеби можуть утворювати тимчасові джгутики. проте характерним для них є рух за допомогою псевдоподій. Псевдоподії мають звичайно форму лопаті, але є й такі амеби, що утворюють псевдоподії у вигляді тонких і довгих променів тощо. Форма псевдоподії та їх кількість має систематичне значення.

Рух амеб своєрідний і має назву амебоїдного руху. Під впливом внутрішніх і зовнішніх чинників (вплив середовища та відповідні зміни в протоплазмі) в якомусь місці поверхнева плівка ніби послаблюється внаслідок чого утворюється псевдоподії, в яку поступово переміщується протоплазма, і таким способом амеба пересувається. Процес утворення псевдоподії починається з того, що спочатку утворюється невеличкий ектоплазматичний горбок, який поступово витягується в псевдоподію. По осі останньої тече зерниста ектоплазма, яка, підійшовши до кінця перетворюється на в'язку ектоплазму. Такий перехід ектоплазми в ектоплазму дістав назву *ендоплазматичного процесу*. Форма і характер самого руху та його швидкість можуть дуже змінюватись під впливом зовнішніх умов.

Амеба водночас може випускати багато псевдоподій в усі сторони, але в таких випадках вони виконують чутливу функцію; під час руху псевдоподії звичайно спрямовані в одному напрямі.

Псевдоподії служать не лише для руху, а й для захоплення їжі. Пересуваючись з місця на місце, амеба натрапляє на невеличкі поживні часточки, обтікає їх псевдоподіями і втягує таким чином всередину свого тіла. Таким способом захоплюються поживні і непоживні часточки, але останні швидко виштовхуються назовні, а поживні оточуються травною вакуолею, в якій відбувається перетравлення їжі. Рідина, якою заповнюються вакуолі, містить в собі кислоти та травні ферменти, під впливом яких поживні часточки переходять в стан розчину. Розчинена частина перетравленої їжі просочується крізь оболонку вакуолі в протоплазму, а неперетравлені часточки виштовхуються назовні. Час, потрібний для перетравлення, залежить від характеру їжі і може тривати до 5 діб. Живиться амеба шматочками організмів, найпростішими, наприклад, інфузоріями.

Пульсуюча вакуоля не має певного місця, як правило вона одна, хоча у рідких випадках їх буває 2—3. Вакуолі служать для виведення з протоплазми продуктів життєдіяльності, регулювання осмотичного тиску, а крім того, вони беруть участь у процесі дихання (з водою, що просочується в протоплазму, надходить кисень).

Розмножуються амеби поділом на два дочірні організми або способом множинного поділу. У першому випадку поділ відбувається у вільно рухомому стані. Тварина поступово витягується, посередині витягнутої амеби утворюється перехват, який дедалі збільшується і перешнуровує тіло на дві частини. Одночасно з цим відбувається поділ ядра, який закінчується раніше від поділу протоплазми. Під час багаторазового поділу амеб поділ відбувається всередині цисти. У таких випадках амеба спочатку інцистується, потім утворюється 4, 16 і більше ядер, після чого відповідним чином поділяється і протоплазма. Статевий процес (копуляцію) відзначено лише у деяких форм.

Серед амеб є як вільноживучі, так і паразитичні форми. Вільноживучі амеби трапляються переважно в прісних водах, менше — в морській воді і вологому ґрунті.

Розміри вільноживучих амеб різні — від 10 до 700 мк, а багатоядерні досягають 2 мм в діаметрі. Представником вільно живучих амеб може бути *Amoeba proteus*, яка трапляється на дні у водоймах з стоячою водою, особливо в болотах з гниючими рештками організмів. Це одна з найбільших амеб, тіло якої досягає 200-700 мк у діаметрі. *Amoeba proteus* звичайно утворює водночас багато псевдоподій, що досягають значних розмірів, з тупими кінцями. В ендоплазмі, крім того, можна побачити травні вакуолі. При несприятливих умовах *Amoeba proteus*, як і інші амеби, інцистується.

Amoeba proteus легко розмножується в лабораторних умовах у невеликому скляному посуді. Зрозуміло, що в такому посуді з водою, де культивуються амеби, повинні бути організми, якими вони живляться (водорості, інфузорії).

Паразитичні форми амеб живуть в організмі людини та різних тварин. Серед паразитичних форм у кишечнику людини живуть; *Endolimax nana*, *Iodamoeba butschlii*, *Entamoeba coli*, *Entamoeba hartmanni*, *Entamoeba histolytica* та інші. Перші чотири види вважаються нешкідливими (вони живуть у просвіті кишечника і живляться бактеріями, спорами, грибками та іншими поживними частками кишечника), тоді як остання (*Entamoeba histolytica*) – дизентерійна, вона є збудником небезпечного захворювання – дизентерії. Дизентерійна амеба відкрита в 1875 р. петербурзьким професором Ф.О. Лешем. Вона невеликого розміру (20-30 мк в діаметрі), має одне ядро і дуже рухлива. У тілі цієї амеби трапляються червоні кров'яні тільця, якими вона живиться, але вона може житися осмотично. Дизентерійні амеби більшу частину свого життя перебувають в стінках кишечника (тканинна форма), де вони живляться тканинами хазяїна.

Проникаючи під слизову оболонку кишки, вони утворюють виразки, що доходять до м'язового шару кишки, або глибше. Такі виразки є осередками посиленого розмноження амеб, які, розселюючись, заражають нові ділянки кишечника. Утворенню виразок сприяє протеолітичний фермент, що виділяється амебами і розчиняє клітини слизової оболонки кишки. Цим розчином амеба живиться.

Дизентерія, що викликається амебою, починається гострим кривавим проносом, який часто нагадує захворювання на холеру, і через кілька днів може закінчитися смертю. Проте частіше перший напад проходить благополучно, хвороба ніби зникає, зате через деякий час вона знову повторюється. При відсутності лікування смертність досягає до 40%.

З виразок кишечника амеби потрапляють в його просвіт (порожнинна форма), де вони й інцистуються. Перед інцистуванням, в результаті кількарізних поділів, такі амеби стають дрібнішими і малорухливими. Цисти досить стійкі, мають округлу форму, 7—17 мк в діаметрі і містять у собі 4 ядра, що утворилися в результаті дворазового поділу. Цисти разом з екскрементами виводяться назовні і служать для поширення паразита. У вологому середовищі циста зберігається до 9 місяців, при підсушуванні швидко гине. Поширюється дизентерія завжди через заражену цистами їжу або воду.

На амебну дизентерію найчастіше хворіють в тропічних і субтропічних країнах, через що раніше цю хворобу вважали тропічною. Проте дослідження показали, що вона досить поширена і в Європі, зокрема на Балканах, в Іспанії, а також у багатьох інших місцях. На амебну дизентерію інколи хворіють в Туркменії і на Закавказзі.

В боротьбі з амебною дизентерією велике значення мають профілактичні заходи. Цисти збудників дизентерії часто поширюються мухами, які, сідаючи на забруднені речі, можуть переносити цисти і залишати їх на харчових продуктах. Ось чому основним профілактичним заходом у боротьбі з амебною дизентерією є знищення мух.

Підклас черепашкові амеби (Testacealobosia). Прісні водойми, сфагнові болота, ґрунт, окремі витримують осолонення (в лиманах). Понад 1 тис. видів (в Україні – понад 200). Черепашка з хітиноподібного полісахариду, може інкрустуватися частками піску (*Diffugia*), не прилягає до плазмалеми. Вустя. Прісноводна арцела (*Arcella vulgaris*) має два ядра (є й одноядерні види). Розмноження поділом. Участь у ґрунтоутворенні.

Клас Акразієві (Acrasea). Відсутність клітинної оболонки, амебоїдний рух та фагоцитоз. Близько 30 видів. На рослинних залишках, що гниють, у гної. Одноядерні амеби з псевдоподіями, фагоцитоз (органічні рештки), розмноження поділом. При недостатності їжі – багатоклітинний псевдоплазмодій. Інколи він пересувається – багатоклітинні вирости. Частина амеб утворює ніжку, друга виповзе до її кінця – спорові голівки різної форми. Ніжка мутовчасто галузиться, закінчується споровими голівками (частина амеб вкривається оболонками – цистами). Спори висипаються. Акразієві сприяють мінералізації органіки.

Клас Справжні слизовики (Eumycetozoea). Понад 400 видів. У багатому гумусом ґрунті, підстилці, гної, гниючій деревині. Живляться органічними рештками, захоплюють живі організми (бактерії, інші найпростіші, гіфи та спори грибів). Багатоядерний плазмодій – скупчення одноядерних амебоїдних клітин – псевдоплазмодію. Спори у плодових тілах. Три підкласи.

Підклас протостелієві (Protostelia). Близько 20 видів. Вегетативні тіла – окремі плазмодії, плодове тіло – порожниста ніжка з голівкою (одна або кілька спор). Спора – дводжгутикові зооспори – амеби. Влітку на прілому листі – плазмодій *Seratiomyxa fruticulosa* білого, жовтого або рожевого кольорів (кілька сантиметрів). Поверхня нагадує бджолині соти.

Підклас диктіостелієві (Dictyostelia). Нагадують акразієвих. Порожниста ніжка спорангію. Із спор виходять амеби. *Dictyostelium discoideum* легко культивується для цитофізіологічних і морфологічних дослідів.

Підклас власне слизовики (Mucogastria). Більшість видів класу. Вегетативне тіло має вигляд плазмодію – 0,1–20 см. Він захоплює органічні рештки, дрібні організми, ховається від світла. Під час спороутворення – позитивний фототаксис – різноманітні плодові тіла зі спорами. Плазмодій диплоїдний (спороутворення – мейоз). Спори – дводжгутикові зооспори або міксамеби – (гамети) – копуляція – диплоїдна міксамеба – новий плазмодій. Гаметична редукція. Неприятливі умови – склероції (зберігається десятки років). Зооспори та міксамеби здатні до інцистування.

Lycogala epidendrum – на пеньках червоний плазмодій (кілька сантиметрів). *Physarum polycephalum* – жовтий плазмодій на нижньому боці шапки грибів, живиться спорами та гіфами. *Fuligo septica* – на гнилій деревині (кілька десятків сантиметрів), цілком вкривається оболонкою – плодові тіла зі спорами. Відіграють помітну роль у деструкції деревини.

Клас Плазмодієфорові (Plasmodiophorea). Паразитують усередині клітин рослин і грибів. Вегетативне тіло (багатоядерний плазмодій) розпадається на дводжгутикові зооспори або міксамеби. Збудник кіли капусти – *Plasmodiophora*

brassicae – уражає близько 200 видів рослин. Розміри клітин коріння збільшуються внаслідок виділення стимулюючих речовин – пухлини – заповнюються міксамебами та плазмодіями, а потім дрібними спорами. Коріння гниє – в ґрунт потрапляють спори (зберігаються роками) – виходять зооспори (або міксамеби), утворюють псевдоподії – проникнення в рослину через кореневі волоски – зооспори зливаються, ядра залишаються гаплоїдними – багатоядерний плазмодій – розпад на одноядерні гамети (морфологічно не відрізняються від зооспор) – вихід у ґрунт – копуляція попарно, ядра не зливаються (псевдозигота) – двоядерна клітина проникає в корінь капусти, росте – багатоядерний плазмодій – гаплоїдні ядра зливаються попарно (справжній статевий процес) – диплоїдні ядра – мейоз – розпад на одноядерні гаплоїдні спори. Життєвий цикл із зиготичною редукцією. *Spongospora solani* – викликає паршу бульб картоплі (рідше на корінні) – виразки з масою клубочків спор.

Клас Філозеї (Filosea). Прісноводні саркодові, з ниткоподібними розгалуженими псевдоподіями. Голі та черепашкові форми. В торф'яних болотах – евгліфа (*Euglypha*) з вкритим прозорими лусочками овальним будиночком.

Клас Зернястосітчасті (Granuloreticulosea). Переважно морський бентос, відомі викопні планктонні форми. Близько 4 тис. сучасних видів. У Чорному морі – лише 26 видів, із них 5 – ендеміки; у Азовському – лише один вид. Філоподії що утворюють суцільну сітку. Три ряди.

Ряд форамініферид (Foraminiferida). Одно- або багатокамерна черепашка. Більшість концентрує вуглекислий кальцій. 0,02–60 мм. Черепашка з дрібними порами (foramen – отвір), має вустя. Органічна черепашка однокамерна (куляста, пляшкоподібна, зірчаста, спірально закручена). У більшості – багатокамерна вапнякова (до сотень камер). Вегетативні та генеративні ядра – ядерний дуалізм. Філоподії утворюють ловильну сітку (бактерії, одноклітинні водорості, органічні частки). Травні вакуолі формуються на місцях анастомозів.

Два покоління, що різняться способами розмноження та формою черепашки. Статеве покоління (гамонт) – одноядерні гаплоїдні особини – макросферична черепашка з великою зародковою камерою (мітоз) – тисячі дводжгутикових гаплоїдних гамет зливаються попарно – диплоїдна зигота, яка виділяє мікросферичну черепашку (мітоз) – сотні диплоїдних ядер (вегетативних і генеративних), нестатеве покоління (агамонт) – редукційний поділ генеративних ядер (мейоз), багато гаплоїдних ядер – велика кількість дрібних одноядерних агамет (нестатеве розмноження) – макросферичне гаплоїдне покоління, що утворює гамети. Чергування статевого (гаплоїдний гамонт) і нестатевого (диплоїдний агамонт) поколінь. Ядерний цикл з проміжною редукцією. Черепашки залишаються на дні – вапняк і крейда товщиною сотні метрів. Піренеї, Альпи, Атлас, Гімалаї складаються з форамініферних вапняків. Будівельний матеріал. Британські острови – Альбїон (albus – білий) за кольором прибережних крейдяних і вапнякових скель.

Клас Кхсенофіофореї (Xenophyophorea). Глибоководні морські організми до 50 см довжиною. Утворюють неправильної форми трубки, що переплутаються. Трубки мають органічну основу із домішками піску. В середині трубок багатоядерний плазмодій, який може розпадатися на окремі одноядерні клітини.

Надклас Промененіжки (Actinopoda). Більшість – мешканці морів, переважно планктонні форми; є прісноводні та паразитичні види. Нерозгалужені пружні псевдоподії – аксоподії, мають – аксонему з пучків мікротрубочок. Аксоподії радіальні, сприяють переміщенню у товщі води, для вловлювання здобичі. Мінеральний скелет. Чотири класи. Три з них – «радіолярії» (класи *Acantharea*, *Polycystinea*, *Phaeodarea*). Четвертий клас – сонцевики (*Heliozoa*).

Радіолярії – морські теплолюбні планктонні тварини (0,04–1 мм і більше). Близько 8 тис. видів. В Україні відсутні. Внутрішньоклітинна оболонка з органічної речовини (центральна капсула). Внутрішню частину багатої на органели цитоплазми з одним або кількома ядрами, позакапсулярна цитоплазма. Капсула має один великий та багато маленьких отворів. Позакапсулярна цитоплазма – піниста (слиз і краплі жиру). У центральній капсулі можуть мешкати симбіотичні рослинні джгутикові (зоохлорели та зооксантели). Одноядерні види мають плоідність близько 1000. Аксоподії, філоподії, травні вакуолі.

У класу *Acantharea* скелет з сульфату стронцію, у інших – із двоокису кремнію. Розмноження вивчене ще недостатньо: в лабораторних умовах не утримують. Нестатеве та статеве розмноження (ізо- та анізогамії). Окремі види утворюють кулясті або видовжені колонії, в яких у загальній позакапсулярній цитоплазмі міститься багато центральних капсул (1,5–2,0 см).

Кремнеземові скелети – поклади осадових порід радіоляритів (крем'янисті глини, кремінні сланці, трепел, яшми, опали, халцедони). Острів Барбадос у Карибському морі, палеозойські поклади кавказької яшми, крем'янисті відклади Далекого Сходу складаються переважно з трепелу. Шліфувальні пасти та наждачний папір. Яшми, опали, халцедони – ювелірні вироби. Керівні копалини. Скелет акантарій (сірчаноокислий стронцій) розчиняється в морській воді.

Клас Сонцевики (Heliozoa) Більшість – в прісних водоймах; є морські та паразитичні види. Близько 100 видів. Не мають мінерального скелета. У окремих – скелет із диоксиду кремнію. Немає центральної капсули. У ектоплазмі планктонних видів – вакуолі для зменшення питомої маси. Одне (*Actinophrys*) або багато (*Actinosphaerium*) ядер. Скоротливі вакуолі в ектоплазмі. Здобич – найпростіші, коловертки, які прилипають до аксоподій, стають нерухомими. Розмножуються поділом. Дочірні особини видів із скелетом, залишають його й кожна формує новий. Деякі види утворюють дводжгутикові спори. Є статевий процес. У цитоплазмі часто мешкають симбіотичні рослинні джгутикові або одноклітинні водорості.

Тип Лабіринтоподібні (*Labyrinthomorpha*) Загальна характеристика типу. Походження, еволюція, палеонтологічні відомості, сучасне різноманіття, географічне поширення, значення у природі та житті людини. Перелік основних таксономічних груп, важливих у житті людини та функціонуванні природних екосистем.

Декілька видів єдиного класу *Labyrinthulida*. У морях на водоростях, що гниють. Колоніальні. Утворюють трубчасті, вкриті мембраноподібною оболонкою ходи, по яких рухаються веретеноподібні клітини, зв'язані зі стінками ходів сагеногенетосою. Механізм руху невідомий. Розмножуються поділом навпіл, або колонії розпадаються з утворенням цист або зооспор. Філогенетичні зв'язки не з'ясовані. Відомі викопні рештки трубок.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 1-38 (Догель, 1981), №50 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 1).

Лекція 2.

Тип Апікомплексні (*Apicomplexa*). Тип Мікроспоридії (*Microspora*). Тип Міксоспоридії (*Mixozoa*)

План лекції

1. Загальна характеристика типу Апікомплексні (*Apicomplexa*).
2. Клас Спорозоїти (*Sporozoea*). Підклас грегарини (*Gregarinia*).
3. Підклас кокцидії (*Coccidia*). Ряд кров'яні спорозоїти (*Haemosporidiida*).
4. Підклас піроплазми (*Piroplasmia*).
5. Тип Мікроспоридії (*Microspora*), тип Міксоспоридії (*Mixozoa*) – загальна характеристика.

Тип Апікомплексні включає понад 6 тис. видів. Внутрішньоклітинні, рідше порожнинні паразити тварин. Пелікула (плазматична мембрана, зсередини шар мікротрубочок). Апікальний комплекс (apicis – верхівка, кінчик): органели проникнення – коноїд (спіральні закручені, щільно прилеглих одна до одної фібрили, пара приконоїдальних тілець), пляшкоподібні роптрії, ниткоподібні мікронеми. Мікропора – клітинний рот (ультрацитостом) – піноцитоз. Кілька ультрацитостомів. Метагенез із зиготичною редукцією; у деяких статевий процес невідомий. Спорозоїти (4, 8 і більше) у захисній оболонці ооцисти – всередину клітин – живляться та ростуть – стадія трофозоїта – шизогонія – мерозоїти – виходять із клітини, уражують нові клітини – через кілька поколінь утворюються гамонти – гаметогонія – гамети (ізо- та анізогамія) – зигота, оточується оболонкою (ооцистою), всередині – мейоз, а інколи ще й кілька мітозів з утворенням спорозоїтів, часто вкритих оболонками (спори). Два класи: спорозоїти (*Sporozoea*) і *Perkinsea* з єдиним родом *Perkinsus* (паразити морських м'якунів), життєвий цикл мало вивчений. Клас спорозоїти (*Sporozoea*). Типова будова. Підкласи грегарини, кокцидії та піроплазми.

Підклас грегарини (Gregarinia). Порожнинні паразити безхребетних (кишечник членистоногих, переважно комах, рідше в порожнині тіла, в статевих органах; окремі групи в кільчаках, голкошкірих). Близько 500 видів. 0,016–16 мм. Види з кишечника членистоногих: епімерит, протомерит, дейтомерит. Ядро в дейтомериті. На епімериті гачки чи відростки складнішої будови. Молода особина всередині клітини, цитостом на епімериті – порожнина кишечника – статевий процес, епімерит відкидається. Плавний рух: слиз із силою викидається з пор – реактивна тяга. У більшості шизогонії немає: гаметогонія та спорогонія. Інвазійна стадія – ооциста зі спорозоїтами – кишечник хазяїна – епітеліальні клітини кишечника – просвіт кишечника (порожнини органів) – гамонти – з'єднуються попарно (сизигій) – спільна оболонка (гамонтоциста) – мітотичні поділи, багато ядер поблизу поверхні гамонта – гамети та залишкове тіло – гамети одного гамонта зливаються попарно з гаметами іншого гамонта (ізо- або гетерогамія) – зиготи вкриваються товстою оболонкою (ооцисти всередині гамонтоцисти) – в кожній ооцисті спочатку відбувається мейоз, потім мітоз – кілька спорозоїтів (спорогонія) – гамонтоциста заковтується новим хазяїном. *Polycystidae* (*Corycella armata* з кишечника личинки вертячки, *Clepsidrina blattarum* з кишечника таргана тощо). *Monocystidae* паразитують у порожнині тіла, статевих залозах мають червоподібну форму. Грегарин досліджують для біологічної боротьби з шкідливими комахами.

Грегарини паразитують у різних безхребетних тваринах (головним чином, у комах). На відміну від інших споровиків, які є внутрішньоклітинними паразитами, грегарини локалізуються в порожнині тіла хазяїна: в кишечнику, рідше в порожнині тіла, в порожнині сім'яних міхурців. Лише на перших стадіях свого розвитку грегарини проникають в епітеліальні клітини. Серед споровиків грегарини досягають найбільших розмірів (кількох міліметрів завдовжки, а в окремих випадках 16 мм) Тіло грегарини, яке зазвичай має видовжену форму, частіше ділиться на три відділи: епімерит, протомерит і дейтомерит. Передній кінець тіла — *епімерит*, утворює озброєний гачками апарат, що служить для прикріплення до стінки кишечника хазяїна. Інша частина тіла поділяється поперечною перегородкою ще на дві частини: передню меншу — *протомерит* і задню більшу — *дейтомерит*. Тіло грегарини оточене щільною кутикулярною оболонкою. Протоплазма ділиться на ектоплазму і ендоплазму. Ектоплазма має складну будову. Верхній шар її складається з драглистої речовини, під яким у багатьох форм розміщені особливі волокна — *міонемі*, що мають властивість скорочуватися. У деяких грегарин наявна також сітка волокон — морфонеми, що відіграють опорну роль і надають грегаринам сталої форми.

Непрозора ендоплазма виповнена зернятками *параглікогену*. В ендоплазмі дейтомерита міститься ядро здебільшого пухирцевидне і одягнене виразною оболонкою, яка у деяких форм утворює трубчасті випини що сприяють обмінові речовини між ядром і протоплазмою.

Живлення, дихання та виділення відбувається осмотично, а тому ані ротової ямки, ані пульсуючої вакуолі грегарини не мають.

Розмноження у переважної більшості грегарин відбувається лише статевим способом за винятком підряду шизогрегарин, в яких має місце зміна статевих і нестатевих поколінь.

Доводиться часто спостерігати склеєні грегарини: одна грегарина переднім кінцем прикріплюється до заднього кінця другої, що відбувається перед початком статевого розмноження. Потім такі особини, не зливаючись, інцистуються. Надалі ядра обох особин розмножуються, утворюючи певну кількість дочірніх ядер, які потім оточуються тонким шаром протоплазми і відокремлюються, утворюючи на поверхні споробласти, що безпосередньо перетворюються на гамети. При цьому більша частина тіла залишається неподіленою і ніякої ролі в розмноженні не відіграє; вона називається *залишковим тілом*.

В окремих випадках обидві особини, що вступають у статевий процес, утворюють однакові кулясті ізогамети. Проте частіше одна особина утворює кулясті нерухомі гамети, тоді як друга формує рухомі, з джгутиками.

Бувають випадки, коли дві особини з самого початку свого об'єднання виявляють статеву диференціацію. Передня грегарина такої пари має назву *приміта*, а задня — *самеліта* причому передня грегарина дає нерухомі макрогамети, а задня — рухомі мікрогамети. Гамети попарно (по одній від кожної особини) копулюють, утворюючи зиготи. Зиготи оточуються подвійними щільними оболонками і перетворюються на спори. Ядро зиготи послідовно ділиться на кілька ядер (найчастіше на 8), потім відповідно ділиться і протоплазма, наслідком чого утворюються дрібненькі продовгуваті спорозоїти. Цисти із спорами, в яких містяться спорозоїти, викидаються з екскрементами назовні. Потрапивши з їжею в кишечник потрібної для їх розвитку тварини, спори розкриваються і спорозоїти виходять назовні, проникають в клітини кишечника, де й розвиваються.

Грегарин часто можна знайти у тарганів, сарани, личинок борошняного хрущака (*Tenebrio molitor*) тощо. Паразитуючи в тілі шкідливих комах, наприклад борошняного хрущака або таргана, вони приносять деяку користь, негативно впливаючи на розмноження цих комах.

Підклас кокцидії (Coccidia). Внутрішньоклітинні паразити хребетних, у т.ч. людини. Гетерогамія чи оогамія: з макрогамонту – 1 макрогамета, а з мікрогамонту – кілька мікрогамет. Важкі захворювання. Близько 400 видів.

Ряд власне кокцидії (Coccidiida). Паразити птахів і ссавців, рідше інших хребетних, кільчаків, м'якунів, членистоногих. Вузькоспеціалізовані паразити, уражують молодих тварин. Спорогонія у навколишньому середовищі, один або два хазяї. Нестатеве розмноження – проміжний хазяїн, статевий процес – основний (дефінітивний) хазяїн. *Eimeria* – паразити клітин кишкового тракту чи печінки; близько десяти видів викликають смертельні захворювання овець і кіз, *E. bovis* – телят, *E. stiedae* – кролів, *E. tenella* – курчат, *E. truncata* – гусенят. *E.*

stiedae паразитує у організмі кролів: заковтування ооцисти з їжею – чотири спори, кожна з двома спорозоїтами – спорозоїти в просвіт кишечника, епітелій тонких кишок і печінки – трофозоїти (шизонти) – шизогонія – мерозоїти в просвіт кишки й знову проникають в епітеліальні клітини – цикл повторюється чотири-п'ять разів – мікро- та макрогамонти – кілька мікрогамет або одна макрогамета – копуляція – зигота вкрита оболонкою – ооциста з фекаліями виноситься назовні – формування спорозоїтів (спорогонія). Без зміни хазяїв, шизогонія та гаметогонія в хазяїні, а спорогонія – в зовнішньому середовищі. Паразит багатьох видів ссавців і людини – *Toxoplasma gondii*. Близько 80% населення світу інвазовані; токсоплазмоз розвивається не в усіх інвазованих. Життєвий цикл із зміною двох хазяїв. Основні хазяї – родина котячих, а проміжні – людина, гризуни, копитні та ін. Уражує клітини мозку та ретикуло-ендотеліальної системи. Мерозоїти розмножуються ендодіогенно – скупчення мерозоїтів вкриваються оболонкою (цисти) – кішка з'їдає м'ясо – оболонка цист розсмоктується – токсоплазми проникають в епітелій кишечника, в інші органи – ендодіогенія – мерозоїти вертаються в клітини кишкового епітелію – статевий процес (оогамія) – ооцисти з фекаліями виходять назовні – інвазування проміжних хазяїв, а також остаточних (котячі). Людина інвазується: 1) необережне поводження з хворими людьми чи тваринами (мерозоїти виділяються з сечею, слизом, сукровицею); 2) інвазовані кішки (через ооцисту); 3) погано проварене чи просмажене м'ясо (свиней тощо). Клінічні прояви в людини: ураження лімфатичних вузлів, м'язів, нервової системи, органів зору. Вагітні жінки можуть передавати, токсоплазму плоду через плаценту – викидень або народження хворих дітей, які часто вмирають.

Ряд М'ясні споровику (Sarcosporidia) – паразити м'язів ссавців; життєвий цикл подібний до токсоплазм. Остаточний хазяїн – хижі ссавці та людина, проміжні – різні ссавці та птахи.

Ряд кров'яні споровику (Haemosporidiida). Дрібні споровику, частину життєвого циклу паразитують у еритроцитах крові хребетних. Близько 100 видів. Малярія людини – 4 види *Plasmodium*: збудник триденної малярії *P. vivax*, чотириденної (еритроцитарна шизогонія – 72 год) – *P. malariae*, тропічної – *P. falciparum*, малярія за типом триденна (трапляється рідко) – *P. ovale*.

P. vivax – укус малярійного комара (види *Anopheles*) – у кров потрапляють спорозоїти (не мають коноїду) – печінка – шизонти розпадаються (шизогонія) на мерозоїти (печінкова шизогонія) – одне або більше нестатевих поколінь – шизонти утворюють мерозоїти – потрапляння в кров – проникнення в еритроцити – трофозоїт (стадія кільця, стадія шизонта) – формується 12–18 мерозоїтів (еритроцитарна шизогонія) – мерозоїти виходять у кров'яне русло (48 год після проникнення мерозоїта в еритроцит) – кілька циклів еритроцитарної шизогонії – гамонти (гаметогонія) – подальший розвиток в кишечнику комарів – макрогамонти (нерухома макрогамета), мікрогамонт (вісім рухомих джгутоподібних мікрогамет) – копуляція – здатна до амебоїдного руху зигота (оокінета) – епітелій стінки кишечника комара – ооциста – порожнина тіла комара (спорогонія) – кілька тисяч спорозоїтів –

гемолімфа, слинні залози комара – розвиток спорозоїтів у організмі комарів триває протягом одного-чотирьох тижнів. Два хазяї – залишковий (комар) та проміжний (людина). Трансмісивне захворювання без природних вогнищ. Жодна стадія не потрапляє в зовнішнє середовище. Інкубаційний період, підвищення температури, напади пропасниці. Поява мерозоїтів викликає імунні реакції – невеликі групи мерозоїдів у крові знищуються, при великих кількостях – подальша синхронізація. Боротьба з малярією: 1) лікування хворих, 2) знищення всіх фаз розвитку малярійних комарів, 3) захист людей від їх укусів. Поодинокі випадки в людей, що прибули з тропічних країн. Поширене в Тропічній Азії, Африці та Латинській Америці. Подібні до малярії захворювання у різних ссавців, птахів (малярія курей) і рептилій. Усі вони переносяться комарами.

Малярійні плазмодії легко знайти в крові людини, хворої на малярію. Це невеличкі амебоподібні паразити, що містяться по одному в *еритроцитах* (червоних кров'яних тільцях). Плазмодій поступово росте, живлячись речовиною еритроцита. Через кілька годин у процесі росту плазмодія в ньому з'являється вакуоля, що надає плазмодію вигляду кільця. Під кінець його росту від еритроцита залишається одна оболонка. У самому паразитові нагромаджується чорний пігмент, що є перетвореним гемоглобіном.

У шизонтів, що досягли межі свого розвитку, відбувається нестатеве розмноження способом шизогонії, у процесі якого кожний шизонт розпадається на 12 і більше особин — мерозоїтів. Мерозоїти залишають оболонку еритроцита, потрапляють у плазму крові і, натрапивши на нових еритроцитів, проникають в них, де повторюється такий самий процес. Після багаторазового повторення нестатєвого розмноження у частини паразитів відбувається підготовка до статєвого процесу. В даному випадку з мерозоїтів що проникли в еритроцити, утворюються макрогаметоцити і мікрогаметоцити. На цій стадії малярійний плазмодій не шкідливий для організму людини, в якому він перебуває, але є джерелом поширення малярії. Час росту статєвих форм значно більший, ніж час росту шизонтів. Протоплазма макрогаметоцитів густа і добре забарвлюється, ядро розташоване периферично і трохи більше від ядра шизонта, самі ж макрогаметоцити вдвічі більші за шизонтів. Ядро мікрогаметоцитів велике, компактне, протоплазма більш бліда, ніж у макрогаметоцитів, пігментних зерен більше, а самі мікрогаметоцити трохи більші за шизонтів. І мікрогаметоцити, і макрогаметоцити, як правило, надалі не здатні розмножуватися в людському організмі.

Для дальшого розвитку необхідно, щоб кров'яні тільця з гаметоцитами потрапили в кишечник малярійного комара (*Anopheles*), де відбувається статєвий процес. Тут жіночі гаметоцити перетворюються на макрогамети, а мікрогаметоцити дають 5—6 червоподібних рухливих мікрогамет. В результаті копуляції мікро- і макрогамет виникає рухлива довгаста зигота, що має назву *оокінети*, яка проникає в стінку кишечника

кома́ра, досягає її зовнішньої поверхні і тут інцистується, перетворюючись на ооцисту. Вміст ооцисти ділиться, утворюючи спорозоїти кількістю до 10000; це тоненькі і дуже рухливі зародки. У зв'язку з тим, що все життя малярійного плазмодія проходить в організмі хазяїна (людини і комара), циста в зовнішнє середовище не потрапляє. Тут нема спор з захисною оболонкою, а плазмодії формуються в цисті на голі спорозоїти. Після утворення спорозоїтів циста лопається і спорозоїти висипаються. Вони потрапляють в порожнину тіла і в кров, а звідси в слинні залози. При укусі людини комаром спорозоїти, які з слиною комара потрапляють в кров людини, не відразу проникають в еритроцити. Виявилося, що вони спочатку проникають в ендотеліальні клітини кровоносних судин різних органів. Тут, досягши належного розміру, відбувається їх нестатеве розмноження, і лише молоді форми, що залишили клітини ендотелія, проникають в еритроцити.

Інкубаційний період малярії триває від двох тижнів до 11 місяців, після чого починаються відомі малярійні напади, що супроводяться гарячкою, яка чергується з періодами спокою. Таке чергування нападів зв'язане з нестатевим розмноженням паразитів, з їх виходом у плазму крові, одночасно з чим у плазму крові з еритроцитів потрапляють також отруйні продукти життєдіяльності паразитів.

Тривалість періодів між нападами залежить від виду малярійного плазмодія. Розрізняють три види малярійних плазмодіїв:

1) *Plasmodium malariae* — збудник чотириденної малярії;

2) *Plasmodium vivax* — збудник триденної малярії;

3) *Plasmodium falciparum* — збудник тропічної малярії, що викликає найбільш тривалі і тяжкі напади; час між нападами іноді зменшується майже до 24 годин.

Проте далеко не завжди буває правильне чергування нападів і спокою, що залежить від двох причин: одночасного зараження різними формами плазмодія та повторного зараження однією й тією ж формою. В цілому ж характер хвороби залежить від вірулентності (здатності викликати захворювання) збудника, стану організму хазяїна та зовнішніх умов.

Малярія — досить поширена хвороба. Вона охоплює тропічний і субтропічний пояс та значну частину помірною. В північних місцевостях захворювання на малярію не зареєстровані. Це пояснюється тим, що малярійний плазмодій на певних стадіях свого розвитку в організмі комара вимагає температури, не нижчої +16°C.

Характерною ознакою малярії, як уже згадувалося, є напади пропасниці. Крім того, кров людини, хворої на малярію, значно бідніша на еритроцити (прояв сильної анемії). У здорової людини на 1 мм³ крові припадає близько 5 млн. еритроцитів, а у хворих на малярію їх кількість може зменшитися до 4 млн. Зменшення кількості еритроцитів залежить як від руйнування їх паразитами, так і від розчинення їх токсинами, що виділяються малярійним плазмодієм. У крові хворих на малярію, а також в печінці та селезінці нагромаджується меланін завдяки чому селезінка іноді

стає забарвленою у шоколадно-бурий колір, а при хронічному захворюванні печінка і селезінка значно збільшуються.

Боротьба проти малярії провадиться в двох напрямках: із збудником хвороби а також з переносником — малярійним комаром. Широко відомим препаратом проти малярії є *хінін*. Проте останнім часом почали застосовувати синтетичні препарати, що дають кращі наслідки.

Оскільки переносником є малярійний комар, само собою зрозуміло, що одним з напрямів боротьби з малярією є боротьба з цією комахою. Одним із способів боротьби з малярійним комаром є висушування боліт що дають притулок його личинкам, або отруєння чи нафтування таких водойм. Нафтування зводиться до періодичного поливання водойм невеликою кількістю нафти, що тонким шаром вкриває поверхню води і закриває дихальні отвори личинкам комара, які впливають на поверхню, щоб дихати, від чого личинки гинуть. Велике значення в боротьбі з малярійним комаром має також обпилювання води отруйними речовинами. Крім того, проводиться боротьба з дорослими комарами на зимівлях, обкурюванням приміщень.

У дослідженні збудників і переносників малярії та розробці способів боротьби з цією хворобою перше місце належить *С.І. Марциновському, В.М. Беклемішеву та С.Н. Павловському*.

Підклас піроплазми (*Piroplasmia*). Внутрішньоклітинні паразити всіх класів хребтних та іксодових кліщів (*Ixodida*). Близько 200 видів. Усередині еритроцитів і в клітинах лімфатичної системи, у кліщів — у гемолімфі, яйцеклітинах. Остаточо не вивчені. Коноїду немає. Пропасниця, поява крові в сечі. Без лікування тварина гине. *Babesia bigemina* (техаська пропасниця великої рогатої худоби) — смертність тварин 90–100 %. Небезпечні піроплазмози коней, собак та інших свійських тварин.

Тип Мікроспоридії (*Microspora*). Клас Мікроспоридії (*Microsporea*). Понад 1 тис. видів (2–5 % реально існуючих форм). Вегетативні стадії (спороплазма та меронт) — в цитоплазмі, рідко в ядрі. Зараження через травну систему. Найменші: 1–16 мкм. Спори з тришаровою оболонкою, одно- або двоядерний зародок (спороплазма), полярна трубка, задня вакуоля, полярна трубка, полярний явірний диск. Усі органіди, крім зародка утворюють апарат екструзії. Екструзія до кінця не з'ясована. Ділянка оболонки, що руйнується травними соками хазяїна — всередину спори потрапляє вода, яку всмоктує полярна трубка — тиск різко зростає — розкручування та вивертання полярної трубки — блискавично, як постріл. Спороплазми — в інвазованій клітині або у кров'яне русло. Спороплазма в спорі не має мембрани і органідів. В клітині хазяїна формує мембрану та органіди (ендоплазматичну сітку, рибосоми) — меронт (шизонт) — шизогонія, рідше поділ навпіл (два мерогональних покоління) — спорогонія — споронта (друга оболонка, перебудова ядерного апарату): статевий процес із злиттям ядер (автогамія). Перший і другий поділи ядра споронта — мейоз, наступні — мітози. Перебудова ядерного апарату різними способами. Багатоядерний плазмодій — велика кількість споробластів — спори —

активація спори – поляропласт збільшуються – перебудова простої клітини споробласта в складно збудовану спору. У окремих видів немає мерогонії, ускладнюється процес спорогонії. Слизовий шар – рівномірно, довгі нитки або короткі місточки між спорами. Кількість спор 10 тис.–100 млн. Патологічні зміни клітин – загибель під час зимівлі, діапаузи, линяння, стресів; рідше – гострі захворювання, швидка смерть. Заселяють клітини з високим рівнем обмінних процесів (секреторні або пухлинні), “гіперпаразити пухлин”. Порушують функціонування статевих залоз хазяїна, повна стерильність. Порушення линяння, метаморфозу, діапаузи. Мікроспоридії личинок кровосисних комарів – у дрібних ракоподібних й інших водних тваринах. *Nosema bombycis* – загибель тутового шовкопряда. *N. apis* – пронос у бджіл. Близько 80 видів – у прісноводних і морських риб (тріска, оселедець, камбала, вугор, форель), промислові ракоподібні (раки, краби, креветки), мідії. П’ять видів мікроспоридій уражують теплокровних тварин; людину – *Encephalitozoon cuniculus*. 30 % хворих на СНІД гинуть від мікроспоридіозу. Близько 70 % видів – у членистоногих, комах–кровососах, шкідниках лісу або культурних рослин. Біологічна боротьба з шкідливими безхребетними.

Тип Мікроспоридії (Muxozoa). Винятково паразитичний спосіб життя. Багатоядерні вегетативні стадії – плазмодії амебоїдного типу, диференціація ядер на вегетативні (соматичні) та генеративні; утворення багатоклітинних спор. Два класи: *Мікроспоридії (Muxosporea)* та *Актиноміксидії (Actinosporea)* – паразити малоцетинкових червів і сипункулід.

Клас мікроспоридії (Muxosporea). Паразитують в рибах та деяких холонокровних хребетних. Внутрішньоклітинне паразитування, (ікра риб). Понад 1 тис. видів мікроспоридій. Складна будова. Оболонка з двох чи більше стулок, полярні або жалкі капсули, амебоїдний зародок (спороплазма) з двома гаплоїдними ядрами. Спори веретеноподібні, лінзоподібні або сигароподібні, іноді з трьох–шести стулок, зірчастої форми. Округлі, грушоподібні або овальні утвори. В порожнині капсули – вакуоля, всередині – спіралью скручена полярна нитка; один кінець вільний. Спори дуже стійкі. *Muxosoma cerebralis* (форель та інші лососеві риби) 12 років живі на дні висохлої водойми – лише кип’ятіння в сірчаній кислоті. Автогамія, відновлення диплоїдності. Ядро багаторазово мітотично ділиться – багатоядерний плазмодій – вегетативні (соматичні) та генеративні. Плазмодій рухається за допомогою лобоподій, піноцитоз, або мікроворсинки, ферменти, пристінкове травлення. Фагоцитоз клітин хазяїв. Зовнішнє й внутрішнє брунькування. Панспоробласт – мітотичний поділ на вісім диплоїдних ядер, два припиняють поділ і перетворюються на соматичні ядра, керують вегетативними функціями. Шість інших ядер діляться ще раз шляхом мейозу (одноступеневий мейоз) – 12 гаплоїдних (групується по 6 у споробласти, які не мають соматичних ядер). Формуються стулки. Ядра виштовхуються в порожнину спори, дегенерують. Дві клітини утворюють зародок з двома гаплоїдними ядрами. У деяких порожнинних видів, що мають невеликі плазмодії з одним-двома вегетативними ядрами та одним-двома генеративними, генеративні

безпосередньо перетворюються на споробласти, з яких розвиваються одна-дві спори, а у великих – тканинних видів – сотні й навіть тисячі спор.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 39-53 (Догель, 1981).

Лекція 3.

Тип Інфузорії (*Ciliophora*). Тип Пластинчасті (*Placozoa*). Тип Губки (*Spongia*). Тип Рецептакуліти (*Receptaculita*). Тип Ортонектиди (*Orthonectida*). Тип Діцієміди (*Dicyemida*)

План лекції

1. Загальна характеристика типу Інфузорії (*Ciliophora*).
2. Особливості будови інфузорій.
3. Розмноження інфузорій
4. Систематика інфузорій..
5. Підцарство Багатоклітинні (*Metazoa*). Тип Пластинчасті (*Placozoa*), загальна характеристика
6. Тип Губки (*Spongia*), біологія, морфологія, фізіологія, розвиток, систематика.
7. Тип Рецептакуліти (*Receptaculita*), Тип Ортонектиди (*Orthonectida*), Тип Діцієміди (*Dicyemida*) – загальна характеристика.

Тип Інфузорії (*Ciliophora*). Тип Інфузорії представлений трьома класами. Клас Кінетофрагмінофореї (*Kinetofragminophorea*). Клас Олігогіменофореї (*Oligohymenophorea*). Клас Полігіменофореї (*Polyhymenophorea*).

Представники типу мешкають у водному середовищі, є симбіотичні та паразитичні форми. Відомо близько 7,5 тис. видів. Це організми великих розмірів (50–300 мкм); окремі види (1 – 3 мм) вкриті війками протягом усього життя або лише на певних фазах життєвого циклу. Характерний ядерний дуалізм – одне вегетативне ядро великих розмірів (макронуклеус) і одне або кілька генеративних ядер (мікронуклеус). Розмноження поділом або брунькуванням, мають особливий тип статевого процесу – кон'югацію. Ектоплазма (кортекс) має складну будову – різноманітні структури (забезпечення сталості форми тіла). Зовнішня частина кортексу – пелікула – утворена плазмалевою та розташованими під нею сплюсненими мішечками, які мозаїчно з'єднані між собою. У деяких видів всередині мішечків є додаткові опорні структури – білкові або просякнуті вуглекислим кальцієм полісахаридні пластинки. Під пелікулою – базальні тільця (кінетосоми) всіх війок. У інфузорій є три постійні компоненти, які відходять від кінетосоми: 1) розташований під пелікулою поперечносмугастий філамент, що спрямований до переднього кінця клітини; 2) група мікротрубочок (уздовж тіла до заднього кінця); 3) група мікротрубочок (поперек тіла). Сукупність трубочок – цитоскелет під пелікулою. Цитоскелет – ектоплазматична фібрилярна система є лише в інфузорій. У пелікулі перпендикулярно до її поверхні – екстросоми – пухирцевидні утвори,

всередині яких особливий білок. Вони вистрілюються під час подразнення (мають вигляд видовжених тілець, помітних під світловим мікроскопом) – трихоцисти. Викидаються назовні під час сильного подразнення, висихання тощо, їх функцію остаточно не з'ясовано. Припускається, що вони містять отруйні речовини, які вбивають ворогів або виконують функції осморегуляції, прикріплення тощо. Класичний об'єкт лабораторних досліджень – інфузорія туфелька (*Paramecium caudatum*) – має 5 – 8 тис. трихоцист. У хижих інфузорій є токсоцисти. Вони мають вигляд капсули з оболонкою з трубочок, у порожнині міститься внутрішня трубка. Під час полювання трубка вивертається назовні, або висувається з капсули, пронизує тіло здобичі (інші найпростіші, коловертки тощо) та впорскує в неї отруту, паралізуючи чи вбиваючи. Війки інфузорій – органели руху – за будовою не відрізняються від джгутиків. У найпростіших інфузорій вони рівномірно вкривають усю поверхню тіла, проте часто концентруються на певних ділянках або спеціалізуються, утворюючи циррі, мембрани або мембранели. Циррі – пучечки або китиці з війок, завдяки яким найпростіше може «бігати» по субстрату чи «стрибати» в товщі води. Мембрани – ряди війок, з'єднані між собою. У мембранелах війки розташовані в ряд, не сполучені одна з одною. Забезпечують рух води до ротового отвору. Сукупність усіх війок та їх похідних – ціліатура. Війки рухаються узгоджено. Веслоподібний рух війок складається з двох фаз – робочий удар і зворотний рух. Під час робочого удару війка згинається біля основи, залишаючись прямою й женучи рідину в напрямку свого руху. Під час зворотного руху вона повністю згинається, стає м'якою й проходить поблизу поверхні тіла, майже не захоплюючи воду – так здійснюється поступальний рух. Війки розташовані рядами – кінетами. В кожній кінеті війки перебувають у одній фазі биття, однак порівняно з сусідньою кінетою їх рух завжди трохи зсунутий за фазою – метахронія. У туфельки ряди війок в одній фазі руху, розташовані навкоси щодо поздовжньої осі тіла – під мікроскопом видно, що по поверхні клітини ззаду наперед наче пробігають хвилі. Причина такого узгодження – в гідродинамічних властивостях війок – течія води, створювана однією війкою, синхронізує фази руху сусідніх.

Нестатеве розмноження повторюється багаторазово, проте після довгого періоду вегетативного розмноження інфузорії виявляють ознаки депресії, темп поділу уповільнюється, і час від часу вегетативне розмноження переривається статевим процесом — кон'югацією. Кон'югація відрізняється від копуляції тим, що вона являє собою тимчасове сполучення двох інфузорій, під час якого вони обмінюються частинами ядерного апарата, після чого розходяться.

Під час кон'югації в обох інфузоріях відбуваються значні зміни. У ділянці прикріплення пелікула обох кон'югантів набухає і між ними утворюється протоплазматичний місточок. Але найбільші зміни відбуваються в ядерному апараті. Макронуклеуси в обох кон'югантів поступово розчиняються в протоплазмі і зникають. Мікронуклеуси вступають у дворазовий поділ, внаслідок чого утворюється чотири дочірніх

ядра. Три з них розчиняються в протоплазмі, а четверте мітотичним способом ділиться навпіл, утворюючи так звані статеві ядра. При цьому одне з таких ядерець кожного кон'юганта є *стаціонарним*, а друге — *мігруючим*. Мігруюче ядро кожного кон'юганта залишає останнього і через згаданий вище плазматичний місточок переходить у сусідню інфузорію, де зливається з її стаціонарним ядром (*каріогамія*), утворюючи одне ядро, що в даному випадку називається *синкаріоном*. Після обміну мігруючими ядрами кон'юганти розходяться, і в кожному з них продовжуються зміни. Ядро кожного *екскон'юганта* ділиться на два, одне з яких перетворюється на мікронуклеус, а друге — на макронуклеус. Проте у деяких інфузорій цей процес значно складніший. Так, наприклад, у туфельки після розходження кон'югантів у кожного з екскон'югантів синкаріон тричі ділиться, внаслідок чого утворюється вісім ядер. З цих восьми ядер три розчиняються в протоплазмі, а п'ять залишаються; з них одне є зачатком мікронуклеуса, а чотири — зачатками макронуклеусів. Після цього екскон'югант і вступає в дворазовий поділ, під час якого зачаток мікронуклеуса також кожного разу ділиться, а зачатки макронуклеусів розподіляються між чотирма дочірніми інфузоріями. В результаті з'являється чотири інфузорії, кожна з яких має по одному мікронуклеусу і по одному макронуклеусу. На цьому кон'югація закінчується і в інфузорії починається звичайне розмноження способом поділу.

Клас Кінетофрагмінофореї (Kinetofragminophorea). Найбільш примітивні інфузорії, тіло рівномірно вкрите війками. Навколо їх рота немає мембранел. Війки біля цитостома розвинені краще. Рот термінальний або зміщений до бічної поверхні тіла. Добре розвинений паличковий апарат навколо рота. До класу належать шість рядів.

Клас Олігогіменофореї (Olkiohymenophorea). До класу належать інфузорії, що мають війчастий передротовий апарат, з трьох мембранел з одного боку і однієї ундулюючої мембрани – з іншого. Цей комплекс органел – тетрагіменіум – від назви інфузорії Tetrahymena. Інфузорії класу мають рівномірний війчастий покрив, або війки, що утворюють лише навколоротову спіраль. До класу *Oligohymenophorea* належать чотири ряди.

Клас Полігіменофореї (Polyhymenophorea). Інфузорії класу мають спіралью закручену праворуч зону численних навколоротових мембранел. Є війки, які або рівномірно вкривають усе тіло, або утворюють різноманітні циррі, переважно на черевному боці. До класу належать п'ять рядів.

Тип Пластинчасті (Placozoa). Пластинчасті мешкають на дні прибережних частин морів. Це багатоклітинні прості будови, розмір визначається міліметрами. Не мають диференційованих тканин і органів, тіло складається з зовнішнього джгутикового епітелію та внутрішньої паренхіми з кількома типами клітин.

До *типу Placozoa* належать *Trichoplax adhaerens* і *Treptoplax reptans*. Уперше *T. adhaerens* знайдений у морському акваріумі університету австрійського міста Грац ще в 1873 р. німецьким зоологом Ф. Шульце, Через

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

Тип Губки, або Порифери (Spongia або Porifera). Губки – нижчі багатоклітинні, нерухомо прикріплені до субстрату, живляться шляхом фільтрації. Мешкають у водоймах, переважно в морях: утворюють колонії. Відомо понад 5 тис. сучасних і понад 2 тис. викопних видів. У прісних водоймах України виявлено не більше десяти видів, у Чорному морі через низьку солоність – 29 видів, ще менше їх у Азовському морі. Не мають оформлених тканин і органів, тіло складається з клітин, що виконують різні функції та мають різну будову, й міжклітинної речовини – продукту виділення. Губки – тварини з поклітинним диференціюванням, або дотканинні організми. В 1825 р. їх було визначено як тварин. За формою тіла різноманітні. Поодинокі переважно кубкоподібної форми, колонії утворюють обростання на субстратах у вигляді кущів, корка або грудок. Розміри губок коливаються від 1 – 2 мм до 2 м, багато видів забарвлені спеціальними пігментами в жовтий, коричневий, жовтогарячий, червоний, зелений чи фіалковий кольори. Тіло з двох шарів клітин: пінакодерми (вкриває тіло ззовні) та хоанодерми (вистилає парагастральну порожнину або джгутикові камери). Між двома шарами розташований мезохіл (паренхіма, мезенхіма) – з різноманітних клітин і продуктів їх виділення, він містить скелетні елементи. Товща мезохіла пронизана каналами, що відкриваються на поверхні отворами – порами. Типи будови губок – аскон, сикон, лейкон.

У губок нема розчленування тіла на типові органи. Стінка тіла складається з двох клітинних шарів: зовнішнього — ектодермального і внутрішнього — ентодермального (або пінакодерма та хоанодерма). Між ними лежить безструктурна маса — мезогля (або мезохіл, мезенхіма), що виділяється ектодермою і ентодермою. Стінкою тіла охоплюється *парагастральна порожнина*, що сполучається з середовищем за допомогою устя. Крім того, стінки тіла пронизані щілинами, які ведуть в парагастральну порожнину.

Ектодермальний шар губок складається з плескатих епітеліальних клітин — *пінакоцитів*, а ентодерма — з особливих комірцевих клітин *хоаноцитів*. Ці клітини мають циліндричну форму, а від центра вільного кінця, що виступає в парагастральну порожнину, відходить джгутик, основа якого оточена плазматичним комірцем. Своєю будовою хоаноцити нагадують комірцевих джгутиконосців (*Choanoflagellata*). Серед *Metazoa*

такі клітини мають лише губки. Мезоглея складається з безструктурної маси, в якій розміщені різні щодо форми клітини, близькі до пінакоцитів (від них вони і походять).

Тут трапляються зірчасті клітини що мають тоненькі відростки; пігментні клітини, які містять у собі пігментні зерна різного кольору і надають губкам того чи іншого забарвлення; склеробласти, що беруть участь в утворенні скелета губок. У мезоглеї є також амебоїдні клітини, які дають початок гаметам.

Стінка тіла губок може бути різної складності. У випадках найпростішої будови вона складається із зовнішнього ектодермального шару; вся парагастральна, або атріальна, порожнина вистелена хоаноцитами, а між ектодермою і ентодермою лежить шар мезоглеї. Такі губки належать до типу *асконів*. Стінка тіла асконів пронизана щілинами, що сполучають парагастральну порожнину з середовищем. Завдяки рухові джгутиків хоаноцитів у певному напрямі вода з середовища через щілини стінки входить в парагастральну порожнину, а звідти через оскулярний отвір виходить назовні. Щілини, парагастральна порожнина та оскулярний отвір становлять *іригаційну* систему, що є характерною ознакою губок.

Разом з водою в порожнину тіла потрапляють поживні часточки (бактерії тощо). Потрапивши в простір, оточений комірцем хоаноцитів, такі часточки захоплюються виростами протоплазми цих клітин, втягуються в протоплазму, оточуються травною вакуолею, де й відбувається перетравлення. Отже, у губок виявлене *внутрішньоклітинне травлення*.

Проте більшість губок, маючи таку будову лише на першому етапі свого розвитку, з часом стають дедалі складнішими. Це виявляється, головним чином, у потовщенні мезоглеї і переміщенні всередину неї ентодерми. Залежно від характеру таких ускладнень відрізняють ще два морфологічні типи губок сикон і лейкон.

У сиконів парагастральна порожнина, як і поверхня, вкрита плоским епітелієм. У зв'язку з потовщенням стінок ця порожнина значно зменшується в об'ємі. Вона сполучається з оточенням за допомогою каналів, стінки яких встелені хоаноцитами.

У лейконів мезоглея ще більш розвинута, і хоаноцити встелюють лише особливі камери в стінках тіла губки. Плоскими ж епітеліальними клітинами вкрита не лише поверхня і невелика парагастральна порожнина, а й канали (провідні та відвідні), що сполучають камери з середовищем та порожниною.

Скелет. Губки, за незначними винятками, мають скелет, що підтримує м'які частини тіла. Розміщений в мезоглеї скелет може бути вапняковим, кремнієвим, кремнієроговим та роговим. Мінеральний скелет складається з мікроскопічних тілець, голочок (*spiculae*), що мають часто досить складну форму і утворюються всередині особливих клітин *склеробластів*, або *скелетотворниць*.

У плазмі таких клітин спочатку з'являється маленьке кристалічне зернятко, яке поступово розростається і перетворюється на скелетну голку правильної будови. Голка розростається внаслідок відкладання на поверхні шарів мінеральної речовини. З припиненням росту склеробласт умирає, а голка потрапляє в мезоглею.

Спікули вапнякових губок (*Calcarea*) складаються з вуглекислого вапна. У кремнієвих губок спікули складаються з кремнезему що відкладається концентричними шарами навколо осьової нитки, яка має органічну будову з домішкою кремнезему.

Спікули кремнієвих губок, так само як і вапнякових, мають певну форму, причому серед них є спікули великих розмірів (*макросклерити*) і дрібненькі (*мікросклерити*). Перші становлять основу скелета.

Спікули можуть бути поділені на чотири основні групи а) *одноосьові*, що мають вигляд прямої або зігнутої палички, б) *трьохосьові*, що мають вигляд трьох осей, які перетинаються під прямим кутом, в) *чотирьохосьові*, в яких три осі лежать в одній площині, а четверта перпендикулярна до цієї площини; г) *багатоосьові*, що мають вигляд кульок чи зірочок. Кожний з основних типів спікул може мати значну кількість різновидів, і кожний вид губок може мати кілька типів спікул.

У випадку найпростішої будови спікули лежать в мезоглеї незалежно одна від одної, в інших форм вони, об'єднуючись кінцями, утворюють гратчастий скелет, а інколи, спаюючись одна з одною утворюють масивний кам'янистий скелет.

У кремнієрогових губок скелет утворюється з двох елементів - із спікул та волокон органічної речовини — *спонгіну*, що склеює спікули. Розвиток може бути різним, аж до повного зникнення спікул і залишення самого лише спонгіну.

Роговий скелет складається лише з органічної речовини — спонгіну. Це сітка жовтуватих волокон, що переплітаються всередині мезоглеї. Роговий скелет утворюється також склеробластами, але трохи інакше ніж мінеральний. Спонгінові волокна утворюються не всередині клітин, а між ними, причому ростучі волокна оточені футляром дрібних склеробластів. Прикладом такого скелета рогових губок може бути скелет грецької губки.

Нарешті, як уже згадувалось, є й безскелетні губки. Їх будова, як і будова рогових губок, має вторинний характер. У рогових у процесі філогенетичного розвитку зникли спікули, а в безскелетних зовсім зник скелет.

Губки не мають нервових клітин, і зовнішнє подразнення сприймається всіма поверхневими клітинами. Реагують губки на такі подразнення досить повільно і кволо. Вони не здатні пересуватися з місця на місце або значно змінювати форму тіла. Проте буде помилковим твердити, що губки абсолютно позбавлені здатності до будь-яких рухів або будь-якого реагування на подразнення. Насамперед безперервно рухаються

джгутки хоаноцитів. Спостерігається також закривання оскулярних отворів. Ці рухи, безумовно, є відповіддю на ті чи інші подразнення.

Розмноження і розвиток Губки розмножуються як нестатевим, так і статевим способом. Нестатеве розмноження відбувається брунькуванням. При брунькуванні на поверхні тіла губки утворюється горбок, в який входить усі шари стінки і парагастральна порожнина. Такий горбок поступово росте, на його кінці проривається оскулярний отвір і формується молода губка. У поодиноких форм молода губка відшнуровується від материнського організму і переходить до самостійного життя. У більшості ж губок повного відокремлення не відбувається, дочірні особини зберігають зв'язок з материнським організмом, і в такий спосіб утворюється колонія. Межі між окремими особинами можуть згладжуватися, і тоді вся колонія набуває вигляду суцільної маси.

Описаний спосіб розмноження дістав назву зовнішнього брунькування, але, крім цього, має місце ще й внутрішнє брунькування, яке спостерігається у деяких морських та прісноводних губок (наприклад у *бодяг*). Бодяги влітку розмножуються звичайним брунькуванням та статевим способом, а на осінь амебоїдні клітини всередині їх тіла, в мезоглеї, утворюють особливі кулясті скупчення — *гемули*, навколо яких за допомогою також амебоїдних клітин утворюється подвійна *хітиноїдна оболонка*. Між шарами оболонки містяться дрібні кремнеземні голки, що стоять перпендикулярно до поверхні гемули. З настанням зими тіло губки відмирає і розпадається, а гемули падають на дно і лежать до весни. Навесні клітинна маса гемул виповзає з оболонки назовні, прикріплюється до субстрату, і з неї розкривається губка. Оболонка є добрим захисником зародкових клітин, і гемула може перезимувати навіть у промерзаючому басейні.

Губки розмножуються також і статевим способом. Усі вапнякові губки — гермафродити, а серед інших губок трапляються і роздільностатеві форми. Статеві продукти (яйцеклітини і сперматозоїди) походять з амебоїдних клітин (*археоцитів*). Археоцит перетворюється в яйце внаслідок посиленого росту за рахунок живлення клітинами. Ростуче яйце оточене клітинами, що у багатьох губок утворюють структуру на зразок фолікула.

У більшості форм запліднення і перші етапи розвитку відбуваються всередині губки.

Дроблення яйцеклітин у різних губок відбувається не однаково. В результаті дроблення утворюється личинка, що в різних губок має різну будову. Найбільш типовими є дві форми личинки: *амфібластула* та *паренхімула*. Перша є характерною для багатьох вапнякових губок, а друга для кремнієрогових. Губки, що утворюють личинку типу амфібластули, розвиваються так. В результаті дроблення спочатку утворюються вісім бластомерів, що лежать в одній площині, після чого екваторіальною борозною ці бластомери діляться на вісім верхніх, дрібніших, і вісім нижніх, набагато крупніших. Далі дрібні бластомери діляться швидше, ніж

крупні. В результаті дроблення утворюється одношаровий порожнистий зародок — бластула. Характерною рисою такої бластули є те, що вона складається з різних клітинних елементів. Клітини одного полюса (верхнього) дрібні, циліндричної будови і мають джгутики, а клітини другого полюса великі, зернистої будови і без джгутиків. Завдяки такій будові бластула губок дістала назву амфібластули.

Далі відбувається гастрюляція способом інвагінації. Кругліші клітини починають вгинатись в середину, утворюючи гаструлу, але цей процес припиняється, і зародок знову повертається до стану амфібластули. Остання спочатку потрапляє в порожнину тіла материнської особини, а звідти через оскулярний отвір — назовні. Така личинка деякий час плаває вільно у воді, а згодом настає вторинна гастрюляція. Цього разу вгинається всередину полюс дрібних клітин, що утворюють ентодерму, а крупні клітини дають ектодерму. Така гаструла опускається на дно і прикріплюється бластопором до субстрату. При цьому бластопор заростає, а на протилежному кінці згодом утворюється оскулум. Між ектодермою і ентодермою виникає мезоглея, в стінці тіла з'являються щілини, і молода губка перетворюється на дорослу.

Деякі дослідники вважають, що перша гастрюляція — несправжня, і таку гаструлу називають псевдогаструлою, а справжню гастрюляцію вбачають у другій інвагінації. Інші ж вважають, що справжньою гастрюляцією є перша, а друга приводить до спотворення зародка, що властиве лише губкам, причому первинна ектодерма стає на місце ентодерми, у зв'язку з чим губки вважаються тваринами, вивернутими навиворіт.

Таке явище у розвитку губок дає підстави для думки про те, що в філогенезі відбулися зміни, наслідком яких колишній зовнішній шар перетворився на внутрішній і навпаки, що відображується дворазовою гастрюляцією.

Губки, що утворюють личинку типу паренхімули, розвиваються трохи інакше. Тут гастрюляція відбувається не способом інвагінації, а способом *епіболії* — крупні клітини обростають дрібними війчастими. Згодом дрібні війчасті клітини мігрують всередину личинки, а крупні пересуваються назовні. Потім личинка прикріплюється до дна і перетворюється на дорослу губку.

Отже, в обох випадках дрібні війчасті клітини спочатку містяться зовні, а потім у той чи інший спосіб переходять всередину. Це явище розглядають як зміну зародкових шарів, що відбулася у процесі філогенезу. Проте відомий вчений ембріолог *П.П. Іванов* вважає, що дрібні війчасті клітини, з яких виникають лише хоаноцити, не утворюють зародкового шару. Губки ж він розглядає як проміжний етап між двошаровими багатоклітинними і колоніальними найпростішими, де клітинний матеріал ще не диференційований на зародкові шари.

Губкам властива велика регенеративна здатність. Роз'єднані клітини губок мають здатність об'єднуватись в окремі групи, з яких можуть розвиватися нові губки.

Губка типу аскон, наприклад *Ascetta*, має вигляд бокала чи мішечка, прикріпленого основою (підосвою) до субстрату, з отвором (оскулломом) на верхньому полюсі. Отвір веде у внутрішню (парагастральну, або атріальну) порожнину. Подальші ускладнення будови пов'язані з розростанням мезохіла та випинанням в нього ділянок атріальної порожнини, що утворюють радіальні канали, стінки вистелені хоанодермою. Це сиконоїдний тип багатьох поодиноких губок (*Sycon raphanus*). Для більшості характерний лейконоїдний тип будови: стінка тіла потовщується, хоаноцити концентруються у джгутикових камерах в товщі паренхіми (мезохіла) й зв'язані із зовнішнім середовищем і атріальною порожниною системою каналців. Канальці, що сполучають камеру з зовнішнім середовищем, називаються привідними, а парагастральною порожниною – відвідними. Камери можуть утворювати кілька шарів – складна іригаційна система, що впорядковує потік води. У губок типів сикон та лейкон парагастральна порожнина та канали вистелені пінакодермою.

Клас Вапнякові губки (Calcispongia, або Calcarea). Це винятково морські (до 7 см) поодинокі або колоніальні губки з вапняковим скелетом, живуть на невеликих глибинах. Тіло поодиноких губок – бочкоподібне, трубчасте або мішкоподібне з голчастою поверхнею та віночком довгих спікул навколо оскулума. У дорослих особин всі типи будови: аскон, сикон, лейкон.

Клас Скляні, або Шестипроменеві губки (Hyalospongia, або Hexactinellida). Це винятково морські, переважно глибоководні, великі (до 1 м) губки з кремнеземним скелетом, поодинокі, рідше колоніальні. Тіло келихоподібне, трубчасте або мішкоподібне. М'яке, легко розривається, а у разі значного розвитку скелета – тверде й крихке. Губки бувають сірими, білими, жовтуватими або коричневими. Мезохіл майже редукований; живі клітини представлені синцитієм, що утворює дермальну мембрану, стінки джгутикових камер та рухливу сітку тяжів і перегородок, що з'єднують між собою всі частини тіла. Хоаноцитів немає. Суцільний хоаносинцитій, від якого відходять окремі комірцеві комплекси (джгутик та кошик мікроворсинок, який його оточує). Між тяжами та перегородками – численні лакуни (порожнини), в яких циркулює вода. Іригаційна система сиконоїдного типу. Архецити позбавлені амебоїдної активності, не містять травних вакуолей (фагосом). Міоцитів або будь-яких скоротливих елементів немає.

Клас Звичайні губки (Demospongia). Це найбільш численний клас губок, відомі з докембрійських часів (кінець протерозойської ери). Морські та прісноводні, переважно колоніальні (поодинокі – рідше) форми, середніх чи великих розмірів. Тип іригаційної системи – лейконоїдний, скелет кремнеземний. Часто мають спонгінові волокна. Колонії мають різноманітні розміри, забарвлення та форму – коркову, кулеподібну, розгалужену, бокалоподібну. Скелет з одно- або чотириосьових спікул; спонгінові волокна –

органічна частина. Інколи скелет повністю зі спонгіну (грецька губка). Один викопний і два сучасних ряди звичайних губок.

Tun Реценмакуліму (Receptaculita). Раніше вважалося, що тип близький до губок або кишковопорожнинних. За сучасними уявленнями – окремий тип, який має своєрідний план будови, перебуваючи на рівні організації губок і археоціат. Викопні бентосні морські організми відомі з ордовіка до пермського періоду. Кубоподібні, радіальна симетрія, вапняковий скелет, розміри від кількох міліметрів до 30–40 см. Скелет із зовнішньої та внутрішньої дірчастих стінок, всередині – центральна порожнина, яка у верхній частині тварини утворює отвір, можливо, оскулум. Зовні скелет вкритий ромбоподібними чи шестикутними вапняковими пластинками, розташованими правильними спіральними рядами. Під покривом – зовнішня стінка. Вона, як і внутрішня, утворена окремими елементами скелета – меромами. Кожний мером утворений чотирма променями, що розходяться під прямим кутом один до одного в одній площині в зовнішній стінці. Вони, з'єднані з такими ж променями внутрішньої стінки за допомогою порожнистої двостінної трубки (радіалі). Кінці променів з'єднані з кінцями променів інших мером і утворюють сітчасті стінки. Розмножуються брунькуванням; у молодих особин одразу виникають мероми, зовнішній покрив формується пізніше. Такий спосіб утворення скелета невідомий у інших тварин. Існують декілька десятків видів типу, що об'єднуються в три класи. Одним із представників є *Receptaculites neptuni*.

Tun Ортонектиду (Orthonectida). Дрібні (розміром до міліметра) організми, паразитують у порожнині тіла та статевих залозах морських безхребетних – турбеларій, немуртин, поліхет, моллюсків, офіур. Тканини та органи не розвинені; нервових, м'язових і травних клітин немає. Правильне чергування вільноживучого (самці та самки) та паразитичного поколінь. Вільноживуче статеве покоління складається з самців та самок, відомі й гермафродитні види. У статевих особин тіло вкрите розташованими кільцями клітинами епітелію, частина з яких має війки. Під епітелієм у самок – численні яйцеклітини (до 500–1000), у самців – сім'яник із сперматозоїдами. В епітелії є статевий отвір. Навколо сім'яника у самців – видовжені скоротливі клітини з мікрофіламентами, що тягнуться вздовж усього тіла, а на центральній осі тіла – опорні клітини з товстими волокнами всередині. Видовжені скоротливі клітини самок під покривними клітинами.

Tun Дицієміду (Dicyemida). Паразити нирок бентосних головоногих моллюсків, до 1 см завдовжки. Тканини і органи, рот, кишечник, нерви і м'язи відсутні; життєвий цикл складний і погано вивчений. Обидва (статеве та нестатеве) покоління диціємід – паразити. У тілі моллюсків паразитує ряд послідовних поколінь – нематоген-засновник, кілька поколінь нематогенів, ромбоген. Нематоген червоподібною форми. Всередині – видовжена осьова клітина, оточена війчастим епітелієм. Вісім-дев'ять передніх епітеліальних клітин утворюють розширення – головний капор, 14 – 22 війчасті клітини вкривають тулубний відділ. У цитоплазмі осьової клітини, крім власного ядра, є кілька невеликих ядер, що діляться мітотичним шляхом, утворюючи

генеративні клітини (аксобласти). За їх рахунок всередині осьової клітини материнського нематогена розвиваються нові нематогени, процес багаторазово повторюється. На поверхні війчастих клітин є гребінцеві вирости, а між зовнішніми клітинами та осьовою – цитоплазматичні містки (десмосоми). Мітохондрії трубчасті, а не пластинчасті.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 54-89 (Догель, 1981), №№ 85-88 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 1, 1995).

Лекція 4.

Тип Кишковопорожнинні (Coelenterata). Тип Реброплави (Stenophora).

План лекції

1. Загальна характеристика типу Кишковопорожнинні (Coelenterata).
2. Особливості будови кишковопорожнинних.
3. Розмноження кишковопорожнинних на прикладі прісноводної гідри.
4. Систематика кишковопорожнинних.
5. Загальна характеристика типу Реброплави (Stenophora).
6. Особливості будови реброплавів.
7. Розмноження реброплавів.

Тип Кишковопорожнинні (Coelenterata) складається із трьох класів: Клас Гідроїдні (*Hydrozoa*). Клас Сцифоїдні (*Scyphozoa*). Клас Коралові поліпи (*Anthozoa*).

Кишковопорожнинні – водні, переважно морські, прикріплені або плаваючі в товщі води. Поодинокі або колоніальні форми, розміри від кількох міліметрів до кількох метрів. Близько 9 тис. видів, у прісних водоймах і морях України – майже 40 видів. Більшість має радіальну (променеву) симетрію (через тіло можна провести одну головну вісь, навколо якої радіально розміщуються частини тіла, наприклад щупальця). Тканинний тил організації – клітини об'єднані в тканини. Не мають складних органів. З'явилась нервова система та м'язові (епітеліально-м'язові) клітини – тварини сприймають подразнення та рухаються. З'являються загальноорганізменні функції – живлення та рух. Живляться активно, захоплюючи та вбиваючи здобич; більшість – хижаки. Двошарові тварини. У онтогенезі формуються лише два зародкових листки – екто- та ентодерма, з яких розвиваються два епітеліальні шари тіла – поверхневий – епідерма та внутрішній – гастродерма. Між ними залягає неклітинний шар – мезоглея (драглиста проміжна речовина, продукт виділення обох шарів, в неї можуть мігрувати окремі клітини). Не мають порожнини тіла; єдина порожнина – гастральна, вистелена гастродермою й відкривається назовні ротовим отвором. Наявні жалкі клітини (кнідоцити). Більшість має скелет (опорна та захисна функції). Характерне існування двох життєвих форм – поліпа та медузи. Поліпи – прикріплений спосіб життя, розмноження нестатеве,

часто утворюють колонії. Медузи – вільноплаваючі, поодинокі тварини, розмноження статеве. В життєвому циклі правильне чергування поколінь поліпів і медуз – метагенез або часткова редукція одного з цих поколінь – гіпогенез. Інколи повна відсутність одного з поколінь. Здатні до регенерації – відновлення цілої тварини (поліпа) з окремих частин, навіть групи клітин.

При безстатевому розмноженні (найчастіше влітку, коли достатня кількість їжі) приблизно на середині тіла гідри випинаються екто- і ентодерма, утворюється *горбок*, або *брунька* яка швидко росте. Кишкова порожнина дочірньої гідри сполучена з порожниною материнської особини. На вільному кінці бруньки утворюються новий рот і щупальця. Згодом молода гідра відокремлюється від материнської особини і починає самостійне життя.

Статеве розмноження гідроїдних у природних умовах спостерігається восени. У прісноводної гідри з проміжних клітин ектодерми утворюються жіночі й чоловічі статеві залози (*гонади*), тобто це – *гермафродитні* тварини. Сім'яники розміщуються ближче до ротової частини, а яєчник – ближче до підошви. Якщо в сім'яниках утворюється багато рухливих сперматозоонів, то в яєчнику дозріває лише одна яйцеклітина. У всіх гермафродитних форм гідроїдних сперматозоони дозрівають раніше ніж яйцеклітина, тому запліднення перехресне, а отже, самозапліднення відбутися не може.

Після запліднення гідри гинуть, а яйця в стані спокою осідають на дно і зимують. Навесні яйце починає розвиватися і дає початок новій гідрі, проходячи стадії бластули і гастрული.

Докладніше розглянемо морфологію та біологію прісноводної гідри.

До прісноводних форм належить *прісноводна гідра*. Це типовий поліп невеликих розмірів (до 1 см завдовжки), що часто трапляється в озерах, ставках та інших водоймах з стоячою та повільно текучою водою. Гідру можна знайти прикріпленою до рослини або якогось підводного предмета.

Тіло гідри має вигляд довгастого мішечка, на одному кінці якого розміщений ротовий отвір, а протилежний кінець, що має назву *підошви*, замкнений. Підошвою гідра прикріплюється до субстрату за допомогою липкої маси, що виділяється клітинами підошви. Щільно прилягаючи до субстрату, підошва утворює диск, що нагадує присосок. Ротовий отвір розміщений на ротовому конусі і оточений віночком щупальців. Ектодерма, якою покрита вся поверхня тіла гідри, більш диференційована, ніж у губок, і складається з кількох видів клітин. Переважну більшість їх становлять звичайні циліндричні або кубічні епітеліальні клітини. Серед них є особливі *епітеліально-мязові* клітини. Основа цих клітин, обернена до опорної пластинки, витягується на довгий відросток, який лежить паралельно поверхні тіла. Плазма такого відростка містить в собі тоненькі скоротливі волоконця, завдяки чому цей утвір має значення м'язового відростка. Сукупність таких відростків утворює в основі епітеліальний шар м'язових волокон, що лежать паралельно головній осі тіла. Під час скорочення цих

волокон значно вкорочується саме тіло поліпа, а під час їх розслаблення тіло поліпа видовжується.

Між основами епітеліальних клітин трапляються дрібненькі клітини, що дістали назву *інтерстиціальних*. Вважають, що за рахунок цих клітин формуються гамети, що вони беруть активну участь в утворенні бруньки під час вегетативного розмноження і що за їх рахунок відбувається регенерація. Втім є дані про те, що гамети утворюються за рахунок звичайних епітеліальних клітин, в регенерації ж беруть участь як ектодермальні, так і ентодермальні клітинні елементи.

Під епітелієм розкидані нервові клітини зірчастої форми, які сполучаються своїми відростками, утворюючи нервове плетиво, більш згуще навколо рота і на підошві. Отже, нервова система гідри має примітивну будову дифузного характеру.

Характерною ознакою гідри, як і більшості кишечнопорожнинних, є наявність в ектодермальному шарі особливих жалких клітин, які виконують функцію захисту і нападу. Особливо багато таких клітин концентрується на щупальцях, якими оточений рот і які служать для захоплення здобичі. Жалкі клітини у гідр бувають різні, а саме: великі грушоподібні, що служать для пробивання хітинового панцира дрібненьких рачків (циклопів, дафній), якими гідра живиться; капсули округлої форми з довгою ниткою, якою гідра обмотує здобич; капсули з липкими нитками, за допомогою яких гідра може прикріплюватися до субстрату.

Деякі клітини ектодерми мають волоскоподібні утвори, що розглядаються як органи чуття.

Гастральна порожнина встелена ентодермою, що має простішу будову, ніж ектодермальний шар. Ентодермальний шар складається, головним чином, з ентодермальних клітин, серед яких є епітеліально-м'язові клітини, що утворюють кільцеві волокна. Звичайні епітеліальні клітини ентодерми мають джгутики і здатні випускати псевдоподії, якими захоплюють дрібні їстівні часточки.

Гідра живиться різними дрібненькими тваринами: циклопами, дафніями, личинками комарів тощо. Здобич, попавши в гастральну порожнину, за допомогою травного соку та руху стінок розтирається на дрібненькі шматочки, які захоплюються ентодермальними клітинами і перетравлюються. Отже, у гідри ми маємо внутрішньоклітинне і (частково) позаклітинне травлення.

Гідра може ковтати тварин, значно більших розмірами від її тіла. У таких випадках ротовий отвір і стінки тіла її значно розтягуються.

Неперетравлені рештки їжі викидаються через рот.

Виділення відбувається способом відкладання в клітинах ентодерми крупинок продуктів обміну, які попадають в гастральну порожнину.

За допомогою системи м'язових волокон (поздовжніх, що утворюються ектодермальними м'язово-епітеліальними клітинами, і кільцевих, що утворюються ентодермальними клітинами) гідра може або

видовжуватись, або скорочуватись, а також виконувати ті чи інші рухи. Під час скорочення або видовження тіла гідри поздовжні і кільцеві волокна діють у протилежному напрямі: наприклад, під час скорочення поздовжні волокна скорочуються, а кільцеві розслаблюються. При інших комбінаціях тіло гідри може нахилитися в той чи інший бік, а її щупальця — рухатись в різних напрямках, особливо під час захоплення здобичі.

Гідра, як ми вже говорили, прикріплюється до субстрату. Проте вона може повільно пересуватися з місця на місце або підтягаючись на одних щупальцях, або пересуваючись, подібно до гусениці п'ядуна.

Щупальця гідри є ніби випинами стінок і тіла. Вони також мають здатність значно скорочуватися і витягуватися, причому витягнуті щупальця можуть досягати довжини в кілька разів більшої за довжину тіла.

Гідри розмножуються як нестатевим, так і статевим способом. Нестатеве розмноження відбувається рідко поздовжнім або поперечним поділом і звичайно брунькуванням. Бруньки утворюються приблизно на рівні середини тіла в так званому поясі брунькування. У цьому поясі час від часу утворюється горбок, який поступово збільшується, на його вільному кінці виростають щупальця і утворюється рот. У своїй основі така молода гідра поступово відшнуровується, відривається від материнського організму і починає жити самостійно.

Способом брунькування гідра розмножується при нормальних умовах протягом літа, а восени розвиваються статеві клітини.

Більшість гідр — гермафродити. Сперматозоїди і яйцеклітини утворюються у них в ектодермі, причому сперматозоїдні горбки розміщуються ближче до ротового полюса, а яйця — ближче до основи. З настанням холодів гідра гине, а яйця, запліднені в тілі матері і одягнені щільною оболонкою, залишаються в стані спокою до весни, коли з них розвиваються молоді гідри.

Гідрам властива надзвичайно велика регенераційна здатність. Незначний шматочок тіла гідри здатний відтворити цілу гідру.

Тип Кишковопорожнинні поділяється на три класи.

Клас Гідроїдні (Hydrozoa). Дрібні поодинокі та колоніальні організми, мають форму поліпа або медузи. Серед поліпів поширена колоніальність. Колонії бувають мономорфними – з однаковими поліпами та поліморфними – з різними поліпами. Кишкова (гастральна) порожнина поліпів має вигляд мішка й позбавлена перетинок; гонади – в ектодермі. Клас об'єднує близько 4 тис. переважно морських видів, лише кілька десятків з них мешкають у прісних водоймах (прісноводна гідра)

Фауна морських гідрозоїв значно багатша, ніж прісноводних. Для них характерна наявність поліпоїдної і медузоїдної форм.

Більшість морських гідроїдних поліпів утворюють колонії, що складаються з великої кількості особин. Колонії утворюються під час розмноження брунькуванням: бруньки не відокремлюються від материнських організмів, даючи, в свою чергу, нове покоління і т. д.

Колонія найчастіше має вигляд розгалуженої рослини. Таким чином утворюється комплекс поліпів, що сидять неначе на стовбурі та його гілках. Основа спільного стовбура колонії, який відповідає підшві гідри, дає схожі на коріння рослини відростки, які служать для прикріплення колонії. Стовбур розгалужується, а на гілках сидять окремі особини колонії, що називаються *гідрантами*; при цьому кожен гідрант нагадує собою гідру. На вільному кінці у гідрантів розміщений рот, оточений віночком щупалець. Гідрант не лише зовні, а й за своєю гістологічною будовою в основному відповідає гідрі. Ротовий отвір гідранта веде в гастральну порожнину, яка переходить в загальну порожнину, що проходить через усі гілки і стовбур колоній. Отже, гастральні порожнини гідрантів сполучаються, і їжа, захоплена окремими гідрантами, може розподілятися по всій колонії. Гілочки, на яких сидять гідранти, є ніби їх продовженням і складаються також з ектодерми і ентодерми.

Ектодерма стовбура і гілок виділяє на своїй поверхні органічну оболонку *теку*, що надає колонії більшої стійкості. Тека доходить до основи гідрантів, а у деяких форм насувається і на них, утворюючи захисні ковпачки, всередину яких втягуються гідранти. У деяких тропічних форм згадана оболонка значно потовщується і просякнута солями кальцію — карбонату, завдяки чому колонії набувають кам'янистого характеру.

Морські гідрозої розмножуються як статевим, так і нестатевим способом. Поліпи здатні лише до вегетативного розмноження брунькуванням. Статеві клітини формуються в окремих статевих особинах, що виникають на колоніях також способом брунькування і називаються *медузами*.

Медуза утворюється так. На певних місцях колонії з'являється горбок, який поступово збільшується, значно видовжується, перетворюючись на стовпчик, що називається *бластостиль*. По боках бластостиля відбруньковуються зачатки медуз, які, оформлюючись, відриваються від бластостиля і переходять до вільноплаваючого способу життя. У деяких форм медузи відбруньковуються поодиноці без утворення бластостиля.

За своєю будовою медузи в основному нагадують поліпів, але вони сплюснені в площині, перпендикулярній до поздовжньої осі тіла. Зовні медуза має вигляд дзвону або парасольки. Посередині донизу від увігнутої стінки виступає довге стебельце (хоботок), на вільному кінці якого знаходиться ротовий отвір. Рот веде до складної порожнини, що називається гастроваскулярною. Вона складається з центрального шлунку, радіальних каналів, які розходяться від центрального шлунку до країв дзвону, та кільцевого каналу, який міститься на краю дзвону і в який впадають радіальні канали. Радіальних каналів буває чотири або число, кратне чотирьом.

На вільному краї дзвону є тонка мускулиста перетинка — *парус*. Це характерна ознака гідроїдних медуз, що відрізняє їх від сцифомедуз, які

паруса не мають. Медуза рухається за допомогою скорочень мускульних волокон паруса. На краю дзвона розміщені також щупальця, число яких найчастіше так само кратне чотирьом. Завдяки такій будові радіальна симетрія тут виступає досить яскраво.

Стінка тіла медуз складається також з ектодерми і ентодерми, але вона відзначається сильним розвитком мезоглеї (замість опорної пластинки поліпів), що набирає драглистого характеру.

Разом з тим медуза має значно складнішу від поліпа будову: у неї складніше побудована гастральна порожнина, більше диференційовані епітеліально-м'язові клітини, а також значно складніше побудована нервова система. Крім звичайного нервового плетива, у медузи по краю дзвону скупчені нервові клітини, що утворюють нервове кільце, від якого інервується парус, а також органи чуття, розміщені по краю дзвону. Такими органами чуття бувають світлочутливі утвори, що мають вигляд очок, і статоцисти, які виконують роль органів рівноваги.

Очі медузи, розміщені біля основи деяких щупальців, бувають двох типів: у вигляді очних плям та очних ямок. Перші — більш примітивні — складаються з чутливих та пігментних клітин. Очі другого типу (очні ямки) мають трохи складнішу будову. Світлочутлива ділянка тут увігнута, що збільшує їх площину та захищає від різних пошкоджень. Пігментна частина ока лежить на дні очної ямки, а сама ямка буває заповнена прозорою речовиною, яка заломлює та концентрує проміння. Отже, ця прозора речовина є зачатком кришталіка.

Слід відзначити, що в обох випадках медуза не бачить предмету, а лише реагує на світлові подразнення.

Органи рівноваги найчастіше мають вигляд глибоких ямок, що виникли внаслідок вгинання епітелію. У деяких форм ці ямки відокремлюються, утворюючи замкнені міхурці, що називаються *статоцистами*. В такий міхурець впинається одна з клітин епітелію, всередині якої виділяються кришталіки кальцій – карбонату утворюючи *статоліти*. Кожна з інших епітеліальних клітин міхурця має чутливий волосок, спрямований до клітини із статолітом. Чутливі клітини мають зв'язок з нервовим кільцем. Зміна в положенні тіла медузи приводить до натискування клітини із статолітом на чутливі волоски, подразнення передається нервовій системі, і медуза відповідним чином на нього реагує.

Спеціальні органи дихання у медуз, як і у всіх кишковопорожнинних, відсутні, і газовий обмін здійснюється через поверхню тіла.

Медузи різностатеві. Їх статеві залози найчастіше бувають розміщені на нижній частині дзвону під радіальними каналами, хоча у деяких форм вони розміщені на стінках ротового стебельця.

Після дозрівання статеві клітини виходять назовні через розриви зовнішньої стінки тіла. Запліднення і дальший розвиток відбуваються у воді поза материнським організмом. Дроблення яйця повне і рівномірне. В результаті дроблення утворюється зародок у вигляді бластули або морули.

Гастрюляція у різних форм відбувається по-різному, але найчастіше вона здійснюється способом імміграції або способом *делямінації* (поділ клітин паралельно поверхні і утворення двох шарів).

З яйця виходить личинка — *планула*, яка є характерною для кишковопорожнинних. Планула має овальну форму і вся вкрита війками, за допомогою яких вона деякий час вільно плаває, але згодом опускається на дно і прикріплюється до нього трохи розширеним переднім кінцем. В ентодермі прикріпленої до дна планули утворюється гастральна порожнина, а на вільному кінці виникає ротовий отвір, що сполучає гастральну порожнину із зовнішнім середовищем. По краях ротового отвору виростають щупальця, і планула, нарешті, перетворюється на поліп. Поліп росте, розмножується брунькуванням, і так виникає нова колонія.

Отже, в житті гідроїдних поліпів відбувається чергування поколінь, які відрізняються одне від одного будовою і способом розмноження.

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

Клас Сцифоїдні, або Сцифомедузи (Scyphozoa). Морські кишковопорожнинні, більша частина життєвого циклу — стадія медузи. Поліпоїдне покоління живе недовго й не утворює постійних колоній. Клас налічує близько 200 видів, у Чорному морі — три види, з них один — у Азовському. Мають великі розміри, парус відсутній, ускладнена гастроваскулярна система. Статеві продукти — з ентодерми. Тіло у вигляді дзвону або парасольки. Посередині увігнутої сторони дзвону (субумбрели) — чотирикутний ротовий отвір. Краї рота витягнуті в 4 жолобовидні лопаті — для захоплення здобичі (рачків, личинок різних тварин, навіть дрібних риб). У деяких медуз (*коренероти* (ряд *Rhizostomea*), ротові лопаті утворюють згортки, а ротовий отвір заростає, й його роль виконують численні дрібні пори в згортках ротових лопатей. Живляться найдрібнішими планктонними організмами, засмоктуючи їх із водою до шлунку. Край дзвону облямований щупальцями з жалкими клітинами. Між епідермою та гастродермою — товстий шар мезоглеї (драглиста консистенція). Мезоглея на 98 % складається з води.

Особливу увагу слід приділити розмноженню і розвитку сцифомедуз. Сцифомедузи здебільшого різностатеві. Статеві залози формуються під радіальними каналами другого порядку в ентодермі (на відміну від гідромедуз, в яких статеві продукти утворюються в ектодермі). Дозрілі статеві клітини виводяться назовні через рот, прориваючи стінки радіальних каналів. Запліднення відбувається у воді. В результаті повного і рівномірного дроблення утворюється типова личинка — *миготлива планула*. Деякий час така личинка вільно плаває, потім опускається на дно, до якого прикріплюється переднім кінцем і перетворюється в *сцифістому*, що має поліплоїдну форму. Сцифістома має здатність до бокового і кільцевого брунькування. Внаслідок бокового брунькування утворюються нові сцифістоми, але головним є *кільцеве брунькування*, або *стробіляція*, в результаті чого утворюються медузи. При останньому способі брунькування

передній кінець сцифістоми ділиться кільцевими перетяжками піоступово на ряд кружечків, внаслідок чого утворюється *стробіла*, що нагадує собою стовпчик з накладених одна на одну тарілок, з'єднаних між собою центральним стовбуром.

Молоді медузи, які щойно відірвалися від стробіли, називаються *ефірами*. Від дорослої сцифомедузи ефіра відрізняється деяким спрощенням своєї будови. Так, краї дзвону ефіри глибокими вирізками утворюють 8 лопатей, статевих залоз немає, а радіальних каналів спочатку буває лише чотири. У міру перетворення ефіри на дорослу сцифомедузу краї дзвону вирівнюються, ускладнюється гастроваскулярна система, з'являються крайові щупальця, розвиваються статеві залози.

Отже, у сцифомедуз добре виражене чергування поколінь. Медузоїдна стадія у них є основною стадією, а поліпоїдна (у вигляді сцифістоми) тільки тимчасова і короткочасна.

Сцифомедузи, як і гідромедузи, рухаються за допомогою досить частих скорочень дзвону. Таких скорочень може відбутися до 140 за хвилину. Серед сцифомедуз є форми, що живуть у різних температурних умовах. До таких можна віднести *Aurelia aurita*, яка в Україні зустрічається в Чорному морі. Деякі форми пристосувалися лише до певних температурних умов. Більшість живе у верхніх шарах води, хоча є і глибоководні форми.

Деякі сцифомедузи в Китаї споживаються і служать об'єктом промислу.

Клас Коралові поліпи (Anthozoa). Морські теплолюбні тварини. Близько 6 тис. видів, із них у Чорному морі – 4, в Азовському – 1. Поодинокі або колоніальні організми. В їх життєвому циклі лише поліпоїдне покоління; стадія медузи не утворюється. Мають ектодермальну глотку, гастральна порожнина поділена на камери радіальними перетинками (септами). Є справжні епітеліальні та м'язові клітини. Статеві продукти з гастродерми. Більшість коралів містить вапняковий або роговий скелет. Тіло окремої особини циліндричне. Нижній кінець – пласка підшва (прикріплення до субстрату), у колоніальних форм він занурений у загальне тіло колонії – ценосарк, на протилежному кінці – ротовий диск, оточений віночком порожнистих щупалець. У одних поліпів (підклас Альціонарії, або Восьмипроменеві – Alcyonaria, або Octocorallia) їх вісім, у інших (підклас Зоантарії – Zoantharia) кількість кратна шести або чотирьом. У центрі ротового диска – рот у формі щілини.

Тин Реброплави (Stenophora)

Реброплави (*Stenophora*) - винятково морські тварини. Близько 120 видів, більшість – у тропічних морях; в полярних регіонах окремі види утворюють великі скупчення. У Чорному та Азовському морях лише один вид *Pleurobrachia rhodopis*. Переважно вільноплаваючі хижачки, однак відомі повзаючі, а також сидячі детритоїдні види. Розміри від 2–3 мм (блакитний тинерфе – *Tinerfe cyanea*) до 2,5 м (пояс Венери – *Cestus veneris*). Радіально-

симетричні двошарові тварини (з зачатковою мезодермою), немає жалких клітин, поліпоїдної фази розвитку та метагенезу. План будови реброплавів характеризується поєднанням восьми- та двопрореневої симетрії. Рух за допомогою видозмінених війок – гребних пластинок. Гермафродити – запліднення зовнішнє, розвиток прямий. До цього типу належить один клас Реброплати (*Stenophora*).

Клас Реброплати (Stenophora). Тіло реброплавів має мішкоподібну овальну, округлу або грушоподібну форму. На одному його полюсі – оральному міститься ротовий отвір, на протилежному – аборальному – аборальний орган. Головна вісь тіла проходить через обидва полюси. На поверхні тіла у меридіональному напрямку (від орального до аборального полюса) розміщені вісім валків, або ребр, на яких розташовані поперечні гребні пластинки, утворені з'єднаними війками. Це найдовші в тваринному царстві війки (довжина – кілька міліметрів), які в центрі мають три мікротрубочки. Гребні пластинки під час биття розкладають світло. Це основні органи руху, рух оральним полюсом уперед. Більшість реброплавів має два щупальця, інколи значно довші за тіло, що втягуються в спеціальні щупальцеві кишені. На одній з поверхонь щупальця розгалужені та вкриті специфічними клейкими клітинами, які є лише в реброплавів. Реброплати - гермафродити, їх статеві клітини походять з ентодерми. Зрілі статеві клітини спочатку потрапляють в меридіональні канали, а звідти через рот назовні. Життєвий цикл протікає без метаморфоза. Дроблення яйця повне і нерівномірне. Гастрולה утворюється шляхом інвагінації.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 90-122 (Догель, 1981).

Лекція 5.

Тип плоскі черви (Plathelminthes). Клас Війчасті черви (Turbellaria). Клас Ксенотурбеліди (Xenoturbellida). Клас Гнатостомуліди (Gnathostomulida). Клас Трематоди, або Дигенетичні сисуні (Trematoda, або Digenea). Клас Аспідогастреї (Aspidogastrea). Клас Моногенетичні сисуні (Monogenoidea).

План лекції

1. Загальна характеристика типу плоскі черви (*Plathelminthes*), особливості організації..
2. Особливості організації, способу життя, розмноження та розвитку турбеллярій (*Turbellaria*).
3. Клас Ксенотурбеліди (*Xenoturbellida*). Клас Гнатостомуліди (*Gnathostomulida*). Загальна характеристика класів.
4. Особливості організації, способу життя, розмноження та розвитку дигенетичних сисунів (*Trematoda*, або *Digenea*).
5. Клас Аспідогастреї (*Aspidogastrea*), загальна характеристика.
6. Клас Моногенетичні сисуні (*Monogenoidea*). Особливості організації,

способу життя, розмноження та розвитку.

Тип Плоскі черви (Plathelminthes) в основному представлені паразитичними формами. Вільноживучі черви трапляються в морських і прісних водоймах і значно рідше на суходолі, у вологому ґрунті. Розміри від 0,5 мм до 30 м (паразити кишечника китів). Відомо близько 12 тис. видів. Білатерально-симетричні тварини з чітко визначеним головним кінцем. Розрізняють черевну (вентральну) та спинну (дорзальну) сторони, тіло сплюснене в дорзовентральному напрямку. У процесі ембріонального розвитку в них закладаються три зародкових листки – екто-, енто- та мезодерма. З мезодерми – мускулатура, статеві системи а також недиференційована сполучна тканина – паренхіма (мезенхіма) (заповнює проміжки між внутрішніми органами). Шкірно-м'язовий мішок, з одношарового шкірного епітелію, що має різну будову, і кількох шарів м'язів – кільцевих, косих або діагональних й поздовжніх. Скороченням різних груп м'язів шкірно-м'язового мішка зумовлений червоподібний рух плоских червів. Паренхіму пронизують пучки дорзовентральних м'язів. Є м'язи, що пов'язані з глоткою, органами прикріплення, статевою системою тощо. Під шкірно-м'язовим мішком – паренхіма. Плоскі черви належать до паренхімних тварин і не мають порожнини тіла. Паренхіма – опорна тканина. В ній інтенсивно розвинена міжклітинна речовина, пронизана численними фібрилами (опорні утвори). Клітини паренхіми розташовані рихло, між ними щілиноподібні та лакунарні простори, заповнені рідиною. Паренхіма може виконувати роль посередника в передачі продуктів травлення між кишечником і внутрішніми органами. Водночас здійснюється й транспорт продуктів обміну з міжклітинної рідини до видільної (екскреторної) системи. Клітини паренхіми мають нерухомі вирости, які проникають у шкірно-м'язовий мішок, епітелій кишечника і видільні канали – контакт між паренхімними клітинами та внутрішніми органами. Паренхіма є місцем накопичення поживних речовин (глікогену, ліпідів тощо). В паренхімі є особливі рухомі клітини, здатні до фагоцитозу, одні з них можуть виконувати захисну функцію, поглинаючи бактерії, сторонні частки, інші – екскреторну, накопичуючи тверді екскрети.

Клас Війчасті черви (Turbellaria). Вільноживучі хижачі, що мешкають у воді й зрідка трапляються у вологому ґрунті. Частина турбеллярій перейшла до різних симбіотичних відносин з голкошкірими, ракоподібними, сипункулідами, кільчастими червами, членистоногими та рибами, є й справжні паразити. Відомо близько 3 тис. У прісних водоймах України близько 100 видів турбеллярій, приблизно стільки ж – в Чорному та Азовському морях. Форма тіла листоподібна, стьожкоподібна або веретеноподібна. Більшість не має ніяких придатків, лише в деяких розвинені щупальцеподібні вирости на головному кінці. Розміри тіла не перевищують 1 см, великі форми – 5–6 см, а наземні представники тропічних турбеллярій до 60 см (Viparium). У більшості турбеллярій тіло яскраво забарвлене.

Місця проживання, будова та спосіб життя. Війчасті черви — це переважно вільноживучі плоскі черви. Зовні тіло вкрите одношаровим війчастим епітелієм. Відомо понад 3,5 тис. видів війчастих червів, з них в Україні — понад 200 видів. Більшість видів зустрічається в морях і прісних водах (молочно-біла планарія, чорна багатоочка), менша кількість — у ґрунті, у вологих місцях на поверхні суші.

Форма тіла планарій листоподібна, стрічкоподібна або веретеноподібна. Розміри тіла переважно не перевищують 1 см, великі форми мають розмір 5-6 см, а наземні представники тропічних видів можуть досягати 60 см завдовжки. Довжина тіла прісноводних планарій 1-3 см. Рух війчастих червів може здійснюватися двома способами: за допомогою війок вони плавають, а за допомогою м'язів — повзають по субстрату та плавають, хвилеподібно вигинаючись. У війчастих червів добре розвинені органи чуття. Рот — на черевному боці тіла. Планарії — вільноживучі хижаки, які живляться малоцетинковими червами, дрібними моллюсками та членистоногими.

Внутрішня будова та життєдіяльність. Характерною ознакою планарій, як і всіх плоских червів, є наявність шкірно-м'язового мішка. Він складається з війчастого шкірного епітелію та кількох шарів м'язів — кільцевих, косих, або діагональних, і поздовжніх. Скороченням різних груп м'язів шкірно-м'язового мішка зумовлений червоподібний рух плоских червів. Під шкірно-м'язовим мішком знаходиться паренхіма (різновид сполучної тканини), що заповнює проміжки між внутрішніми органами.

У більшості війчастих червів є добре розвинена травна система. Починається вона ротовим отвором, який веде у глотку, що відкривається в сліпо замкнену середню кишку. У планарій середня кишка розгалужена, її відростки пронизують усе тіло, що забезпечує не лише перетравлювання їжі, а й транспортування поживних речовин до всіх частин тіла. Неперетравлені рештки їжі, як і в кишковопорожнинних, видаляються через рот.

Дихають війчасті черви усією поверхнею тіла. Видільна система представлена двома каналами, кожен із яких одним кінцем багаторазово галузиться у дрібні каналці, що закінчуються в паренхімі великими зірчастими клітинами. Другим кінцем обидва канали відкриваються назовні двома окремими або однією загальною порою. Видільна система плоских червів виконує функцію осморегуляції та видалення продуктів обміну речовин.

Нервова система війчастих червів складається з мозкового нервового вузла (ганглія), розташованого на передньому кінці тіла, і поздовжніх нервових стовбурів, що відходять від нього. Нервові стовбури з'єднані між собою кільцевими перемичками. Від мозкового нервового вузла та нервових стовбурів відходять нерви, що розходяться до всіх тканин і органів. Органи чуття війчастих червів представлені переважно шкірними клітинами, які сприймають механічні та хімічні подразнення. У шкірі містяться чутливі

клітини з нерухомими довгими війками, які виконують функцію органів дотику і хімічного чуття. Як правило, у війчастих червив є пара очей, розміщених на передньому кінці тіла. У багатьох представників класу є орган рівноваги (статоцист).

Розмноження війчастих червив. Плоскі черви, за незначним винятком, — гермафродити. У прісноводних війчастих червив, наприклад, у планарії, запліднення внутрішнє, перехресне. Після запліднення вона відкладає яйця у кокони. Розвиток у планарій прямий — з яйця виходить особина (молода планарія), що відрізняється від дорослої лише розмірами та недорозвинутою статеву системою.

Деякі морські війчасті черви розвиваються з перетворенням — із запліднених яєць виходять личинки, які згодом набувають рис дорослих особин. Метаморфоз (тобто перетворення личинки на дорослу особину) присутній у морських турбеларій ряду Polycladida. Це і є мюлерівська личинка.

Тіло личинки яйцеподібне, а не сплющене в спинно-черевному напрямку, як у дорослих. Кишечник нерозгалужений, у вигляді простого мішка. Особливістю є наявність перед ротом навколо середини тіла вінчика із 8 доволі довгих лопатей. На їх вільному краї проходить пояс сильно розвинених війок. Це мерехтливий вінець. Личинка веде вільноплаваючий планктонний спосіб життя. Після перетворення на маленьку турбеларію вона мешкає на дні. У інших війчастих червив розвиток прямий.

Знання морфології та наявності личинкової стадії в життєвому циклі турбеларій допомагає визначити філогенетичні шляхи інших систематичних груп. Так, схожість будови мюлерівської личинки турбеларій з трохофорою кільчастих червив є доказом походження других від перших

Клас Ксенотурбеліди (Xenoturbellida). Один вид — *Xenoturbella bocki*, знайдений у морі на глибині 40–100 м на замуленому ґрунті. Розміри — 2–3 см. Відсутня видільна система та мозковий ганглії. Нервова система залягає в базальній частині покривного епітелію. По боках тіла, в його передній частині є пара миготливих борозенок, позаду рота — кільцева миготлива борозенка. Вони, ймовірно, виконують функцію чуття. Розвиток ксенотурбелід не вивчений.

Клас Гнатостомуліди (Gnathostomulida). Відомо понад 80 видів. Морські тварини, мають розміри (0,3 – 0,5 мм). Тіло видовжене, головна та хвостова частини відокремлені одна від одної. Покривний епітелій — джгутиковий, кожна клітина — один джгутик. Ротовий отвір поблизу переднього кінця тіла. Перед глоткою є склеротизована пластинка (тварини зішкрябують їжу з субстратів) — одноклітинні синьо-зелені водорості, шматочки гіфів грибів, бактерії. Глотка переходить у сліпо-замкнену мішкоподібну середню кишку.

Клас Трематоди, або Дигенетичні сисуні (Trematoda, або Digenea). Ендопаразити. Дорослі особини (марити) переважно в різних відділах травного тракту хребетних, а також у легенях, нирках, порожнині тіла, кровоносній системі хребетних тварин. Серед них багато збудників тяжких хвороб людини та сільськогосподарських тварин. Розміри від 0,3–0,4 мм до 3–7,6 см. Відомо

понад 4 тис. видів, в Україні – близько 600 видів. Форма тіла листоподібна. У дорослих червив є два добре розвинені присоски. Один із них (ротевий) розташований на передньому кінці тіла й у центрі містить ротевий отвір, другий (черевний) функціонує лише як орган прикріплення (розташований в центрі тіла, проте у деяких видів він зміщений ближче до переднього або заднього кінця). Ступінь розвитку присосків залежить від місця локалізації паразита. У трематод кишкового тракту присоски міцні, а у тих, що мешкають у порожнині тіла або кров'яному руслі – недорозвинені чи їх зовсім немає.

Життєвий цикл трематод складний, пов'язаний із зміною хазяїв і чергуванням поколінь. В узагальненому, найбільш типовому випадку він протікає в такий спосіб. Гермафродитний зрілий сисун (марита) паразитує в кишечнику або в інших внутрішніх органах хребтної тварини. Відкладені ним яйця виводяться з організму хазяїна назовні, найчастіше з екскрементами. Для подальшого розвитку яйця повинні потрапити в воду. У воді з яйця виходить личинка - мірацидій, яка в проміжному хазяїні перетворюється на спороцисту. Ув'язнені в тілі спороцисти партеногенетичні яйця починають дробитися, даючи початок зародкам наступного, дочірнього, покоління – редіям. Далі всередині редії з окремих зародкових клітин розвивається нове покоління - церкарії.

Чергування поколінь - особливість розвитку сисунів. Довгий час розмноження за допомогою ділення "зародкових клітин" вважали особливим видом нестатевого розмноження. Згодом цей процес стали тлумачити як один з випадків партеногенезу. Тому спороцисти і редії слід розглядати як два покоління самок, всередині яких партеногенетичним способом розвиваються яйця, тобто зародкові клітини.

Різні стадії життєвого циклу трематод проходять в різних хазяях. Хребтні тварини, в яких паразитує і розмножується статевим шляхом гермафродитне покоління сисунів, називається остаточним хазяїном. Тварини, в яких паразитують інші покоління і стадії розвитку трематод, називаються проміжними хазяями. Їх найчастіше буває два. При цьому першим проміжним хазяїном для трематод завжди служить будь-який вид молюсків. Роль другого проміжного хазяїна виконують різні тварини, але завжди такі, якими харчується остаточний хазяїн, який заражається трематодами, отримуючи їх з їжею.

Від викладеної схеми типового ходу життєвого циклу трематод можливі різні відхилення. Наприклад печінковий сисун *Fasciola hepatica* та їх життєвий цикл.

Для нормального проходження всього циклу розвитку сисуни потребують виключно сприятливого збігу обставин. Так, для здійснення життєвого циклу печінкового сисуна необхідно, щоб яйце потрапило в воду, у воді необхідна присутність молюсків, інакше мірацидій гине; нарешті, водойми неодмінно повинна відвідувати худоба, в протилежному випадку адолескарії не досягають повного розвитку. У зв'язку з великою кількістю факторів, які перешкоджають розвитку трематод, в життєвому циклі

паразитів спостерігається вироблення пристосувань проти цих шкідливих умов.

Одне з пристосувань полягає у величезній кількості яєць, яке продукується паразитами. Якщо у багатьох *Turbellaria* число яєць вимірюється сотнями, то сисуні утворюють тисячі і десятки тисяч яйцевих клітин. Це явище називається законом великої кількості яєць у паразитів.

Клас Аспідогастреї (Aspidogastrea) - паразитичні плоскі черви (раніше входили до класу Trematoda). Характерна риса дорослих гельмінтів — наявність у них на черевній стороні тіла складно збудованого прикріплювального диску, складеного із одного або декількох рядів присосків. Життєвий цикл відбувається без чередування поколінь, але із зміною хазяїв. Налічується близько 80 видів, що паразитують у морських і прісноводних молюсків, риб і черепахах. Одним із найбільш відомих представників є *Aspidogaster conchicola*, що паразитує у двостулкових молюсків з роду *Anodonta*.

Клас Моногенетичні сисуні (Monogenoidea). Паразитичні форми, більшість – ектопаразити риб. Відомі ектопаразити, що живуть у ротовій порожнині, задній кишці або сечоводі риб, сечовому міхурі черепахів і жаб. Один вид *Oculotrema hyppopotami* паразитує під повіками гіпопотама. Відомо близько 600 видів, в Україні – близько 200. Невеликі тварини (від часток міліметра до 3 см), морські форми більші, ніж прісноводні. Тіло витягнуте в довжину та листоподібне сплюснене. Воно поділяється на два відділи: власне тулуб і апарат прикріплення. На передньому кінці тулуба є органи прикріплення кількох типів. У найбільш примітивних форм це головні вирости, одна або дві пари дуже рухливих лопатей, у кожному з яких заходять протоки одноклітинних залоз, що виділяють липкий секрет. Найдосконаліші органи – прикріпні валики – два розташованих симетрично по боках голови потовщення, на яких також відкриваються протоки головних залоз. У деяких видів ці валики перетворюються на головні ямки, що мають здатність не тільки прилипати, а й діяти за принципом пневматичного присоска. Крім того, м'язовий валик, або справжній присосок, утворюється навколо ротового отвору.

Представники класу (за різними даними - від 600 до 2,5 тис. видів) є в переважній більшості ектопаразитами холонокровних тварин, здебільшого риб. Так, із 140 видів фауни України близько 100 паразитує на прісноводних і 35 - на морських рибах.

Довжина тіла - 0,03-20 мм, інколи - до 30 мм. Добре виражені органи фіксації, що є пристосуванням до зовнішнього паразитування. Так, на задньому кінці тіла є *прикріпний диск* із присосками, гачками, клапанами. На передньому кінці, де знаходиться рот, розміщені 2-4 лопаті з *присосками* або *залозами*, що виділяють клейку речовину. Ці пристосування служать паразитам для фіксації на тілі жертви під час живлення. Видільний отвір у моногенетичних сисунів відкривається на передній частині тіла, тоді як у трематод - на задній. В іншому ж внутрішня будова їх подібна до такої в трематод.

Життєвий цикл моногеней відбувається без зміни хазяїв і без чергування поколінь. Із заплідненого яйця (моногеней - *гермафродити*) розвивається личинка, яка деякий час вільно плаває за допомогою вісочок, потім прикріплюється до шкіри чи зябер риби (у цьому їй допомагають гачки, які є на задньому кінці тіла), де й закінчує свій метаморфоз. Так розвивається більшість моногеней, що паразитують на рибах.

Складніший життєвий цикл має *жаб'ячий багатоуст* (*Polystomum integerrimum*), статевозріла форма якого живе в сечовому міхурі жаби. Весною, коли в жаб відбувається ікрометання, багатоусти відкладають запліднені яйця, які через клоаку виходять у воду. Тут розвивається вкрита війками личинка, яка певний час плаває, а потім прикріплюється до зябер пуголовка (якщо цього не відбувається, вона гине). Тут у неї завершується метаморфоз: личинка перетворюється на дорослого черв'яка, який відкладає яйця. У личинок нового покоління цей процес не встигає завершитися, бо зябра в пуголовків заростають. Проте личинки не гинуть - вони мігрують з поверхні тіла в клоаку жаби, а звідти проникають до сечового міхура, де лише через 3 роки (одночасно із жабою) досягають статевої зрілості. Отже, у жаб'ячого багатоуста ектопаразитичні покоління змінюються ендопаразитичними.

До моногеней належить паразит зябер прісноводних коропових риб *двійчак парадоксальний* (*Diplozoen paradoxum*). Молоді особини двійчака живуть спочатку поодиночі, згодом вони з'єднуються і зростаються таким чином, що чоловічі статеві протоки однієї особини відкриваються в жіночі протоки іншої, внаслідок чого забезпечується перехресне запліднення. Якщо молодий двійчак не зустрінеться з іншою особиною, він гине.

Моногеней, паразитуючи на рибах, викликають їх масові захворювання і навіть загибель, особливо в умовах ставкового господарства. Так, на зябрах молоді коропів налічується понад 500 екземплярів *дактилогіруса* (*Dactylogyrus vastator*), розміри якого 1-2 мм. Живляться паразити слизом, епітелієм, рідше - кров'ю хазяїна, спричиняючи масову загибель риб.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 128-159 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 1, 1995).

Лекція 6.

Тип Плоскі черви (Plathelminthes). Клас Гірокотиліди (Gyrocotylida). Клас Стьошкові черви (Cestoda). Клас Амфіліноїдеї (Amphilinoidea). Тип Немертини (Nemertini).

План лекції

1. Клас Гірокотиліди (*Gyrocotylida*), загальна характеристика.
2. Загальна характеристика класу Стьошкові черви (*Cestoda*).
3. Будова і фізіологія стьожкових червів.

4. Розмноження і розвиток стьожкових червив.
5. Життєві цикли стьожкових червив.
6. Клас Амфіліноїдеї (*Amphilinoidea*), загальна характеристика.
7. Тип Немертини (*Nemertini*), загальна характеристика типу..

Клас Гірокотиліди (Gyrocotylida). У цьому класі об'єднано десять видів плоских червів, що паразитують у кишечнику, зокрема в спіральному клапані, химерових риб. Це невеликі (2-5 см) черви. На передньому кінці в них є звичайний присосок, на задньому — своєрідний прикріпний апарат, що має вигляд складчастої розетки. На її передній частині, що межує з тулубом, дорзально є невелике заглиблення (лійка) , на дні якої зберігаються личинкові гачки. Краї тіла також фестончасті.

Внутрішня будова гірокотилід близька до будови цестод - травної системи немає, є добре розвинена протонефридальна видільна система, нервова система ортогонального типу, органи чуття розвинені погано. Гірокотиліди є гермафродитами. З яєць виходить вільноплаваюча личинка-лікофора, вона вкрита війчастим епітелієм, на її задньому кінці міститься десять гачків. Розвиток гірокотилід відбувається без проміжного хазяїна, проте шляхи проникнення паразитів у рибу вивчено недостатньо.

Клас Стьожкових червив складається з ендopазаритичних форм, які на статевозрілій стадії паразитують у кишечнику хребетних тварин і зрідка в порожнині тіла хребетних (як виняток *Archigetes* паразитує в порожнині тіла прісноводних малоцетинкових кільчаків).

Розвиток стьожкових червив здебільшого супроводжується зміною хазяїна, причому личинки також є ендopазаритами, які оселяються в порожнині тіла та в тканинах різних органів: мускулатурі, печінці, легенях, мозкові тощо. Серед стьожкових червив є багато паразитів людини та свійських тварин. На стьожкових червах паразитичний спосіб життя позначився значно більше, ніж на сисунах. Під впливом паразитичного способу життя у них зовсім зник кишечник і їжа всмоктується всією поверхнею тіла. Слабо розвинені нервова система, органи чуття та м'язовий мішок. Зате сильно розвинений апарат прикріплення, а також органи розмноження, з чим зв'язана значна плодючість цих паразитів. Так, наприклад, *бичачий солітер* продукує на рік до 600 млн. яєць.

Будова і фізіологія. Дорослі цестоди завжди мають сплюснуте в спинно-черевному напрямі і переважно сильно видовжене стьожковидне тіло, причому воно рідко буває нерозчленоване; звичайно ж воно поділене на окремі членики - *проглотиди*.

На передньому кінці тіла розміщена головка, або сколекс, що несе на собі органи прикріплення. Сама головка може бути кругла, видовжена, плоска та іншої форми. Органами прикріплення можуть бути при соски або присоски і гачки. Присосків буває звичайно чотири по краю переднього кінця головки. Це сильні м'язові апарати, які своєю будовою нагадують присоски сисунів. Рідше замість типових присосків головка озброєна

ботридіями - особливими видовженими затискними апаратами, що нерідко мають додаткові присоски і можуть досягати досить складної будови. У багатьох форм сколекс озброєний *ботриями*, або присисними щілинами, що являють собою більш слабкі примітивні органи прикріплення; їх звичайно буває дві, а в рідших випадках - одна. Інколи присоски зовсім редукуються і сколекс перетворюється у своєрідне кнопкоподібне тіло, що всвердлюється в стінку кишечника. Таку форму сколекса називають *метасколексом*.

Гачки, що є доповненням до присисного апарата, розміщені на поверхні головки або на витяжному хоботку, де вони утворюють один або кілька віночків. У деяких форм сколекс має чотири втяжні щупальця, вкриті загнутими назад гачками. У цестод завжди наявний присисний апарат, тоді як гачки у них є менш постійними утворами.

За сколексом іде нерозчленована шийка, що являє собою *зону росту*; від неї відбруньковуються членики, або *проглотиди*. Є одночленикові форми цестод, в інших проглотид буває 2-4, а є й такі цестоди, в яких налічуються сотні і навіть тисячі члеників. Протягом життя паразита кількість проглотид збільшується за рахунок відбруньковування їх від шийки, і, таким чином, на передньому кінці містяться наймолодші членики, а чим ближче до заднього кінця розміщений членик, тим він старіший. В міру віддалення члеників від шийки збільшується їх величина і змінюється форма. У багатьох цестод проглотиди відокремлені одна від одної перетинкою, а в деяких задній край передньої проглотида насувається на передній край наступної, утворюючи комірці; такі проглотиди звичайно називають *комірцевими*.

Ступінь з'єднання проглотид також буває різний; у деяких форм проглотида з'єднані досить міцно, а у багатьох інших вони легко відриваються поодиноці чи навіть цілими групами. В одних цестод відриваються ще недозрілі членики, тоді як у інших відокремлюються цілком дозрілі, матка яких набита яйцями. Проглотида деяких паразитів добре рухаються і можуть виповзати через анальний отвір назовні. Весь організм цестоди (головка, шийка і проглотида) має назву стробіли. Стробіли різних паразитів можуть мати довжину від 1 мм до 12 м і навіть більше.

Шкірно-м'язовий мішок за своєю будовою нагадує шкірно-м'язовий мішок сисунів. Зовні цестоди вкриті кутикулою, під якою лежить субкутикулярний шар, що складається з розкиданих клітин, а за ним лежать кільцеві і поздовжні м'язові волокна. Часто до кільцевого і поздовжнього шарів м'язових волокон добавляється третій шар кільцевих волокон. Ступінь розвитку і розміщення мускулатури у різних форм бувають різні.

Шкірно-м'язовий мішок оточує паренхіму, з якої складається основна маса тіла цестод. Паренхіма має вигляд губчастої тканини, переплетеної тяжами, між якими лежать численні ядра. Щодо тонкої гістологічної будови паренхіми, то одні автори розглядають її як синцитій, а інші як масу

зірчастих клітин, відростки яких анастомозують, що й надає паренхімі губчастого характеру. Останнє твердження має більше підстав.

Характерною ознакою стьожкових червив є відсутність травного апарата. Живлення у них відбувається способом всмоктування всією поверхнею тіла перетравленої в кишечнику хазяїна їжі, подібно до того, як вона всмоктується стінкою кишки.

Кровоносною і дихальною систем немає; дихання анаеробного типу.

Видільна система цестод протонефридіального типу. Вона може бути різної будови: в одних випадках видільна система складається з сітки трубок, в інших - з двох головних трубок, які лежать по боках вздовж усього тіла і від яких відгалужуються численні гілочки, що пронизують паренхіму і закінчуються клітинами з миготливими війками. Останній випадок більш характерний для цестод. Тані трубки, починаючись на задньому кінці отвором, ідуть уперед до самої головки, де повертають назад і доходять знову до заднього кінця, закінчуючись сліпо. На задньому кінці тіла обидва видільні канали часто утворюють спільний скоротливий сечовий міхур. У почленованих стьожаків бічні канали біля заднього краю члеників сполучаються поперечними перемичками.

Нервова система цестод примітивна. Вона складається з парного мозкового вузла, що міститься в сколексі, та кількох пар поздовжніх стовбурів, що підходять від мозкового вузла і пронизують усю стробілу. Два поздовжніх нервових стовбури, що лежать по боках тіла, розвинуті краще від інших. Поздовжні стовбури з'єднуються в задніх кінцях проглотид кільцевими комісурами, причому в місцях їх перетину утворюються невеличкі ганглії. Крім того, від головних бокових стовбурів на рівні статевої клоаки відходять статеві ганглії. Від поздовжніх стовбурів відходять також тоненькі гілочки, що утворюють під шкірою густе нервово-плетиво.

Нервові стовбури, що відходять від парного мозкового вузла наперед, іннервують органи прикріплення. Органів чуття, за винятком дотику, нема.

Розмноження і розвиток. Статева система стьожкових червив майже завжди гермафродитна. У різних груп цестод спостерігається різноманітність щодо форми, розміщення і кількості статевих органів. Лише в окремих нерозчленованих форм статевий апарат одиночний, тоді як в абсолютної більшості членистих цестод статева система розвивається кожній проглотиді. Статевий отвір у багатьох форм розміщений збоку, то лише з однієї сторони, то чергуючись - справа і зліва; у деяких форм статевий отвір може бути на черевній або на спинній стороні.

Статева система розвинена не у всіх проглотидах стробіли. Молоді членики переднього кінця довгої стробіли статевого апарата не мають; далі починається закладка різних частин статевого апарата самця, в середній частині стробіли розвинений гермафродитний апарат, а в проглотидах задньої зони міститься сильно розвинена матка, набита яйцями, та залишки

редукованого статевого апарата самця. У деяких форм в проглотидях подвоюються окремі частини, а то і весь комплекс статевого апарата.

Чоловічі статеві органи складаються сім'яників, від яких відходять сім'явивідні канали. Об'єднуючись, вони утворюють сім'япровід, що тягнеться до копулятивного органу і пронизує його. Копулятивний орган (*cirrus*) лежить в мускулистому мішку, який виходить в статеву клоаку глибоку ямку що відкривається або на бічній грані проглотиди, або на черевній стороні.

Отвір клоаки розміщений на невеличкому горбку, що називається статевим сосочком. Сім'яники мають вигляд пухирців, яких звичайно буває дуже багато і які лежать ближче до однієї з плоских сторін, що умовно називається чоловічою. У деяких видів цестод має місце подвоєння статевих комплексів у кожній проглотиді, а то й збільшення їх в 4 і 6 раз.

Жіночий відділ гермафродитної статевої системи лежить ближче до другої плоскої сторони членика (так званої жіночої) і має складнішу будову. Головною його частиною є яєчник, що найчастіше буває парним, і в різних цестод має різну форму. Яйцевід впадає в оотип, в який, крім того, надходить матеріал з жовтівника та з тільця Меліса. Від оотипу відходить піхва, яка іншим кінцем входить у статеву клоаку, та матка, вільний кінець якої замкнений або закінчується отвором. Оотип є центром статевої системи. До нього потрапляють з яєчника яйцеклітини, а через піхву - сперматозоїди. В оотипі відбувається запліднення. Запліднені яйця приєднують до себе жовтковий матеріал, одягаються оболонкою і надходять у матку, де відбувається перша стадія їх розвитку. У свинячого цїп'яка, наприклад, матка поступово розгалужується і в кінцевих члениках стробіли займає більшу частину членика, а всі інші частини статевої системи у тій чи іншій мірі редукуються. У солітерів матка не має вивідного отвору, і яйця тут і залишаються, аж поки зруйнуються членики, що періодично відриваються від стробіли групами. В інших цестод мають місце ті чи інші відхилення порівняно з свинячим солітером. У деяких, наприклад, на одній із плоских сторін матка відкривається назовні і яйця виходять з неї в кишечник хазяїна.

У цестод відбувається як перехресне запліднення, так і самозапліднення.

Розвиток запліднених яєць, як уже згадувалось, починається в матці паразита. В яйці розвивається зародок, який має гачки, причому їх може бути шість або десять. Зародок, що має шість гачків, називається онкосферою, а зародок, що має десять гачків, називається лікофорою. Для дальшого розвитку паразита необхідно, щоб його зародок у вигляді онкосфери чи лікофори потрапив в організм проміжного хазяїна, де він розвивається в личинку. Розрізняють кілька форм личинок, а саме:

1) *плероцеркоїд*, що має головку і щільне тіло без пухирцевидної задньої частини; таку личинкову стадію проходять *стьоожак широкий, ремінець*;

2) *цистицерк*, що має головку, укручену всередину пухирця; така личинка характерна для *свинячого* та *бичачого солітерів*;

3) *цистицеркоїд*, що має, крім пухирця, ще й хвостовидний придаток ззаду (личинка *ціп'яка гарбузового* - паразита собаки);

4) *ценурус*, що має в пухирці кілька головок (личинка овечого мозоковика);

5) *ехінокок*, який характерний тим, що міхур набирає великих розмірів, на його стінках утворюється велика кількість міхурців меншого розміру, що називаються виводковими капсулами, а на внутрішніх стінках цих капсул виростають головки. У такому випадку шестигачковий зародок дає початок великій кількості головок.

Для перетворення личинки в дорослу форму необхідно, щоб вона потрапила в кишечник остаточного хазяїна.

Для прикладу розглянемо розвиток бичачого ціп'яка. Проміжним хазяїном його є велика рогата худоба, а остаточним - людина. Разом з людськими екскрементами яйця можуть потрапити на пасовисько або в приміщення для рогатої худоби, а звідти у шлунок корови. На час виділення яйця назовні, в ньому встиг уже розвинути шестигачковий зародок (онкосфера). У шлунку корови онкосфера звільняється від оболонки, потрапляє в кишку, де за допомогою гачків проникає в стінку і течією крові заноситься в той чи інший орган. Тут онкосфера перетворюється на фін у, що називається бичачим цистицерком і має розмір горошини. У пухирці розвивається озброєна чотирма присосками головка, укручена в порожнину пухирця.

Людина може заразитись, з'ївши недоварене чи недосмажене м'ясо разом з фіною. У шлунку людини фіна вивертає головку назовні і в тонкій кишці прикріплюється до її стінки за допомогою присосків. Пухир розсмоктується, а від шийки починають відбруньковуватись проглотики, наслідком чого утворюється стробіла, що може досягти 10-12 м завдовжки. Задні дозрілі членики з набитою яйцями маткою відриваються, а від шийки відбруньковуються нові.

Так само розвивається і свинячий солітер, проміжним хазяїном якого є свиня, а остаточним людина. Фіна досягає розмірів горошини, тіло її порожнисте, наповнене рідиною. В одному місці фіни стінна вдавнена і тут розвиваються зачатки присосків та віночок гачків, тобто зачаток головки паразита. На цьому припиняється розвиток паразита в організмі свині. У такому стані личинка може проіснувати кілька років. Для продовження дальшого розвитку і перетворення в статевозрілу форму фіна повинна попасти в кишечник людини. Це може трапитись при споживанні не досить провареного чи просмаженого м'яса, зараженого фінами. У такому випадку фіна звільняється з м'яса, головка вивертається назовні і за допомогою присосків та гачків прикріплюється до стінки кишечника. Згодом міхурець, що висить на кінці шийки, перетравлюється і від шийки починають

відшнуровуватись одна за одною проглотида, утворюючи стробілу 2-3 м завдовжки і навіть більше.

Стьоожак широкий (Diphyllobothrium latum) має два проміжних хазяїни – рачків і рибу. Остаточним хазяїном його є людина, кішка, собака, лисиця, видра тощо. Яйця цього паразита після виходу назовні містять у собі недорозвинені зародки, які для дальшого розвитку повинні потрапити у воду. Тут з яєць виходять личинки типу онкосфери, що називаються *корацидіями*; вони вкриті війками і деякий час можуть плавати у воді. Такі вільноплаваючі личинки проковтуються веслоногими рачками циклопами. У кишечнику циклопа онкосфера скидає війки і проникає крізь стінку кишечника в порожнину тіла, де перетворюється в особливу стадію - *процеркоїд*, що має червоподібну форму. Якщо такого циклопа проковтне риба, що є другим проміжним хазяїном, то процеркоїд, проникнувши крізь стінку шлунка в порожнину тіла, оселюється в тканинах того чи іншого органу, де перетворюється в наступну стадію *плероцеркоїд* (личинка червоподібної форми, 1-1,5 см завдовжки). Є вказівки, що при поїданні хижою рибою риби, зараженої плероцеркоїдом, останній може прижитись у третьому проміжному хазяїнові хижій рибі. Таке явище академік Є. Н. Павловський пропонує назвати пасивним переселенням паразита.

Під час поїдання людиною зараженої риби з невбитим плероцеркоїдом останній, потрапивши в кишечник, вивертає головку, прикріплюється до стінки кишки і через 25-30 днів перетворюється на дорослу форму.

Дорослий паразит має 3-4 тисячі проглотид і досягає 9-10 м завдовжки і навіть більше. Є вказівки, що в окремих рідкісних випадках він може досягати довжини 20 м.

Отже, загалом, у всіх цестод цикл розвитку відбувається однаково. Поки що нема спільної думки з приводу того, як саме треба розглядати утворення голівки на міхурці: як перетворення однієї стадії зародка в іншу, чи як розмноження брунькуванням. Очевидно, у випадку плероцеркоїдів ми маємо справу з перетворенням, проте у випадку ехінокока, безумовно, відбувається брунькування. Це явище розглядають як вторинне, де до перетворення приєдналося нестатеве розмноження, і в даному разі ми маємо справу з чергуванням поколінь. Існують різні погляди і на дорослих цестод. Раніше була визнаною теорія полізоїчності, за якою паразит розглядався як колонія, а утворення проглотид - як вегетативне розмноження. Такий погляд має певні підстави, хоча зараз більшість зоологів його не визнає і стоїть на позиції монозоїчності цестод (паразит розглядається не як колонія, а як індивід). Цей погляд також має деякі підстави, бо в окремих проглотид цілком самостійним є лише статевий апарат, а щодо нервової системи, то тут є лише один ганглій, а у видільній системі - один сечовий міхур, який після відокремлення, разом з дозрілою проглотидою, більше не розвивається. Проглотиди звичайно утворюються брунькуванням, яке нагадує вегетативне розмноження, хоча й не цілком з ним тотожне.

Утворення стробіли є результатом пристосувальних змін, спричинених паразитичним способом життя.

Клас Амфіліноїдеї (*Amphilioidea*). Це невеликий (усього десять видів) клас плоских червів, що паразитують у дорослому стані в порожнині тіла осетрових, деяких костистих риб і черепах. Проміжними хазяями в життєвому циклі амфіліноїдеї є ракоподібні. Для представників класу характерне непчленоване тіло з одним комплектом статевих органів. На передньому кінці є невеличкий хоботок, що може втягуватися, на задньому — заглиблення, в якому зберігаються хітиноїдні личинкові гачки, залишки церкомера. Покриви амфіліноїдеї схожі на покриви цестод, проте в них немає мікротрихій. Внутрішня будова в цілому така ж, як у цестод. Травної системи немає, видільна система належить до протонефридального типу, але на відміну від усіх цестод у миготливих клітинах є не один пучок війок, а багато — 13-30. Жіноча статева система складається з неправильної форми яєчника, яйцевода, оотипа, піхви з сім'яприймачем, жовтівників і довгої звивистої матки. Зовнішній отвір піхви міститься збоку в задньому кінці тіла поблизу чоловічого статевого отвору, а отвір матки на передньому кінці. Чоловіча статева система складається з численних дрібних сім'яників, сім'явиносних каналів і сім'япроводів, що переходять в сім'явипорскувальний канал із статевим отвором на задньому кінці тіла. Цей отвір має особливі м'язи, за рахунок скорочення яких випорскується сім'яна рідина в отвір піхви іншої особини. У заплідненому яйці амфіліноїдеї розвивається десятигачкова личинка - *лікофора*. Лікофори не виходять у во ду, й проміжні хазяї заражуються під час поїдання яєць паразита. Для виведення яєць із лікофорами з тіла хазяїна одні види (*Amphilina*) використовують отвори (черевні пори) хазяїна, інші — своїм переднім кінцем протикають тіло хазяїна й виводять через цей отвір матку, з якої у воду викидаються яйця. Проміжними хазяями паразита осетрових риб *Amphilina foliacea* є різні бокоплави. З проковтнутого яйця виходить личинка, яка мігрує в порожнину тіла рачка, де перетворюється на личинку наступної стадії, що відповідає процеркоїду цестод, проте на відміну від нього не має церкомера й містить хітиноїдні гачки безпосередньо на задньому кінці тіла. Подальший розвиток *A. foliacea* відбувається в остаточному хазяїні, який з'їдає рачків разом із процеркоїдами, що мігрують у порожнину тіла хазяїна й перетворюються на дорослих особин.

Тип Немертини (*Nemertini*). Немертини – вільноживучі морські хижаци. Близько 1 тис. видів, у Чорному морі – 33 види. На передньому кінці тіла є довгий хобот, що вгортається в спеціальну хоботну піхву. Добре розвинений шкірно-м'язовий мішок із війчастим епітелієм, порожнини тіла немає, проміжки між внутрішніми органами заповнені паренхімою. Травна система наскрізна, крім передньої та середньої кишки, задня кишка відкривається анальним отвором. Видільна система протонефридального типу. Кровоносна система добре розвинена, замкнена. Нервова система – дві пари мозкових гангліїв, від

черевної пари йдуть два бічні нервові стовбури, з'єднані поперечними комісурами.

Роздільностатеві тварини, мають численні гонади простої будови. До типу належить 1 клас.

Клас Немертини (Nemertini). Тіло витягнуте, стрічкоподібне (рідко нитчасте або циліндричне) у деяких видів голова може відокремлюватися невеликим звуженням тіла. У немертин ряду *Bdellonemertini* задня частина тіла розширена, на вентральній стороні є присосок, а у представників підродини *Micrurinae* – хвостовий придаток. Довжина тіла від 3–10 мм (*Agenomertes*) до 30 м і більше (*Lineus longissimus*), ширина – від 0,3 до 10 мм. Дуже велика еластичність. Колір різноманітний – жовті, сині, червоні, зелені або білі види. Є прозорі види, тоді колір зумовлюється забарвленням вмісту кишечника. Трапляються види з візерунком. Зовні тіло вкрите епітелієм із високих в'їчастих клітин, численних одноклітинних залоз і чутливих клітин. Під епітелієм – м'язи, які утворюють три шари – зовнішній кільцевий, середній поздовжній та внутрішній кільцевий. Обидва кільцеві шари можуть зв'язуватися між собою м'язовими волокнами, що переплітаються в масі поздовжніх. Паренхіма буває пронизана ще й дорзовентральними м'язами. Маса м'язів досягає понад 50 % загальної маси тіла. Активні хижаки.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 160-174 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 1, 1995).

Лекція 7.

Тип Коловертки (Rotifera). Тип Скреблянки (Acanthocephales).

Тип Первиннопорожнинні (Круглі черви) (Nemathelminthes).

Клас Черевовійчасті, або Гастротрихи (Gastrotricha). Клас

Нематоди (Nematoda). Тип Головохоботні (Cephalorhyncha).

План лекції

1. Тип Коловертки (*Rotifera*), тип Скреблянки (*Acanthocephales*), тип Головохоботні (*Cephalorhyncha*). Загальна характеристика.

2. Загальна характеристика типу Первиннопорожнинні (*Nemathelminthes*).

3. Загальна характеристика класу Нематоди (*Nematoda*).

3. Зовнішня та внутрішня морфологія нематод.

4. Розмноження і розвиток нематод.

5. Представники паразитичних нематод та їхні життєві цикли.

6. Тип Головохоботні (*Cephalorhyncha*), загальна характеристика.

Тип Коловертки (Rotifera). Водні, переважно прісноводні організми, є бентосні та планктонні форми. Невелика частина видів пристосувалася до життя на суші серед мохів, лишайників тощо. Найменші (0,04 – 2 мм) багатоклітинні тварини, які мають різноманітну та витончену організацію.

Описано понад 1 600 видів. В Україні відомо 500 прісноводних і понад 100 морських видів. За рівнем організації близькі до первинно-порожнинних. Тіло вкрите синцитіальний шаром гіподерми, яка може виділяти кутикулу або потовщуватися, утворюючи панцир. Війки в покриттях залишаються лише в коловертальному апараті (специфічне утворення). Базальної мембрани та м'язового мішка немає, мускулатура утворена окремими диференційованими пучками (гладенькі та поперечносмугасті м'язи). Є первинна порожнина тіла – схізоцель. В процесі еволюції вона виникає замість паренхіми й утворюється внаслідок розходження та розпаду клітин паренхіми. Звідси її друга назва – схізоцель (порожнина розпаду). Кишечник наскрізний; крім передньої та середньої кишок, є задня кишка й анальний отвір. У глотці міститься жувальний апарат – мастакс.

Клас Коловертки (Rotatoria). Вільноживучі, рухливі тварини, частина видів веде прикріпленій спосіб життя, нечисленні види є паразитами деяких безхребетних, зокрема найпростіших (сонцевиків). Багато видів утворює колонії з кількох сотень, а іноді й тисяч молодих вільноплаваючих особин, які, з'єднуючись, виділяють велику кількість драглистої речовини. Колонія або прикріплюється до субстрату (*Lacinularia flosculosa*) або вільно плаває (*Sinantherina eocialis*).

Тип скреблянки (Acanthocephales). Паразитичні черви, близько 1 тис. видів. В Україні – близько 60 видів. У дорослому стані паразитують у кишечнику хребетних тварин, а в личинковому – в порожнині тіла членистоногих. Білатеральні тварини, на передньому кінці мають прикріпний хоботок, озброєний кутикулярними гачками. Війчастий покрив повністю редукований, тіло вкрите кутикулою. Мають шкірно-м'язовий мішок і первинну порожнину тіла – схізоцель. Повністю редукована травна система, видільна система протонефридального типу. Нервова система – мозковий ганглії (ендон) і пара латеральних нервів. Роздільностатеві, мають сечостатеву клоаку. Яйця дробляться спіралью, розвиток з метаморфозом. Життєвий цикл – зі зміною хазяїв. До типу скреблянок належить один клас – *Acanthocephala*.

Клас Скреблянки, або Колючоголові (Acanthocephala). Розміри тіла від 1,5 до 650 мм. Забарвлення білувате, інколи яскраво-оранжеве або коричневе. Тіло видовженої, циліндричної форми, складається з хоботка, шийки та тулуба. Хоботок – основний орган прикріплення. У різних видів він може мати циліндричну, овальну або кулеподібну форми. По всій його довжині поздовжніми або спіральними рядами розташовані кутикулярні гачки. Вони мають характерну форму й складаються з заглибленого в гіподерму кореня та вільного вістря, загнутого назад. Під час прикріплення паразита до стінки кишечника хазяїна гачки діють за принципом якоря. Нижня частина хоботка та шийка позбавлені гачків. Шкірно-м'язовий мішок з епікутикули, кутикули та гіподерми, під якою є базальна мембрана, та двох шарів м'язів – кільцевих і поздовжніх. Епікутикула – тоненька плівка, до складу якої входять мукополісахариди (захист паразита від дії травних ферментів хазяїна). Кутикула – тонкий шар, вкритий зовні плазматичною мембраною й пронизаний

численними порами, від яких ідуть каналці у гіподерму (функції захисту та всмоктування). Через порові каналці молекули надходять до гіподерми, де перетравлюються. Гіподерма має синцитіальну будову. Це найтовщий шар покриву, в якому, в свою чергу, виділяють три шари, що різняться за будовою та порядком розташування опорних волоконець. Найбільше волоконець у середньому шарі, де вони переплітаються (опорна функція в покривах). У нижньому шарі – складна система лакун, що має вигляд щілин між пучками радіальних волокон, заповнених рідиною. В них розташовані ядра гіподермального синцитію, найбільша кількість мітохондрій, тут відбуваються активні метаболічні процеси. Лакунна система гіподерми пов'язана з м'язами трубчастої будови (транспортно-метаболічна функція). В нижньому шарі гіподерми – велика кількість резервної речовини – глікогену.

До *muny Nematelminthes* раніше відносили такі класи: *Gastrotricha*, *Nematoda*, *Rotatoria*, *Kinorhyncha*, *Nematomorpha*, *Priapulida*. Усі вони мають кутикулу, первинну порожнину тіла, наскрізний кишечник. Але сьогодні тип *Nematelminthes* поділено на два класи – Гастротрихи (*Gastrotricha*) та Нематоди, або Круглі черви (*Nematoda*).

Клас Черевовійчасті, або Гастротрихи (Gastrotricha). Дуже дрібні (0,5 – 1,5 мм) тварини, є морські та прісноводні форми. Відомо близько 300 видів. У прісних водоймах України – близько 40 видів, у Чорному морі – близько 20. Тіло білатерально-симетричне, витягнуте в довжину, сплюснене на вентральній стороні та опукле на дорзальній. Закінчується тіло роздвоєнням – вилкою. Є дві життєві форми, що різняться місцем проживання, формою тіла та особливостями будови. Більшість морських черевовійчастих (*ряд Macrodasyoidea*) мешкає у капілярних проміжках між часточками ґрунту. Тіло вузьке, витягнуте у довжину. Види *роду Chaetonotoidea* – переважно прісноводні (лише деякі представники є мешканцями морів). Живуть на поверхні ґрунту та водної рослинності й мають коротеньке, схоже на пляшку тіло. На черевній стороні – містяться численні війки, тіло вкрите кутикулою, яка вкриває спинну і черевну сторони, а також основи війок, не перешкоджаючи їх биттю. У макродазїд кутикула тоненька, у хетонотид на спині вона досягає значної товщини, виконуючи захисну функцію. У багатьох видів на ній утворюються шипики, лусочки тощо.

Тип круглих червиг становить велику групу різноманітних тварин, що пристосувались до різних умов життя. Тіло їх кругле, видовжене і без сегментації. На відміну від плоских червиг, шкірно-м'язовий мішок яких охоплює паренхіму, круглі черви мають порожнину тіла, в якій містяться внутрішні органи. Порожнина тіла круглих червиг є первинною (псевдоцель). Характерною рисою її є те, що вона охоплюється безпосередньо м'язовою стінкою, не встеленою порожнинним епітелієм. Порожнина тіла наповнена рідиною, що спричинює значний тиск (тургор). Інколи в ній в більшій чи меншій кількості містяться клітини паренхіми.

Зовні тіло круглих червиг вкрите еластичною кутикулою. М'язовий мішок має своєрідну будову: він не має кільцевої мускулатури і складається

лише з поздовжніх волокон. Війчастих клітинних елементів майже зовсім немає. У зв'язку з таким спрощенням шкірно-м'язового мішка стає одноманітним і рух круглих червиль, який зводиться до змієвидних згинань тіла.

Кишечник має вигляд прямої трубки. Він закінчується анальним отвором і поділяється на три відділи - передню (ектодермальну), середню (ентодермальну) і задню (ектодермальну) кишку.

Кровоносною і дихальною систем немає. Статева система має просту будову. Круглі черви, на відміну від плоских роздільностатеві. Нервова система і органи чуття розвинені слабо.

Нематоди - найчисленніші і найбільш типові представники типу круглих червиль. Досліджено їх понад 5000 видів, з них більше половини паразитичних. Насправді паразитичних і вільноживучих форм існує значно більше. Живуть вони в прісній і морській воді, у вологому ґрунті, а велика кількість веде паразитичний спосіб життя. Взагалі нематоди проявляють велику здатність пристосовуватись до різних умов, що сприяло переходу їх до паразитичного способу життя як в тваринних, так і в рослинних організмах.

Розміри тіла нематод значно варіюють. Вільноживучі форми звичайно невеликі (2-3 см завдовжки). Що ж до паразитичних форм, то серед них є й дрібні, а є й такі, що досягають одного метра і більше. Наприклад, у плаценті кашалотів паразитують нематоди завдовжки біля 9 м.

Тіло нематод у типових випадках кругле, видовжене і загострене на обох кінцях. На передньому кінці тіла міститься рот, а на черевній стороні заднього кінця - *анус* (відхідниковий отвір). Закінчення, що лежить за анусом, утворює характерний для нематод хвостовий кінець.

Шкірно - м'язовий мішок складається з кутикули, гіподерми та поздовжніх м'язових волокон. Кутикула, що складається з білкової речовини, являє собою товстий міцний шар, яким вкрите все тіло нематод. Крім того, вона продовжується і всередину отворів тіла: нею встелений стравохід, задня кишка, піхва. Під час росту нематоди линяють, скидаючи зовнішній шар кутикули і ту її частину, що встелює згадані внутрішні органи.

Кутикула у різних форм має різну будову. Вона складається з кількох шарів (не менше двох), у найбільш простих випадках має гладку будову і здається гомогенною, а в інших форм вона ускладнюється появою волокон, кільчастістю тощо.

Під кутикулою лежить гіподерма, що утворилась внаслідок злиття епітелію і являє собою суцільний шар протоплазми, яка містить в собі численні ядра. Проте у деяких форм гіподерма має яскраво виражені клітинні межі.

Мускулатура представлена у нематод лише поздовжнім шаром м'язових клітин, що прилягають до гіподерми. Кожна клітина гіподерми має вигляд довгого веретена, від центра якого в бік порожнини тіла виступає

міхуровидний придаток, в якому міститься ядро клітини. Периферія клітини містить у собі тоненькі скоротливі фібрили. Крім поздовжнього м'язового шару, у нематод є ще ряд спеціальних м'язів, а саме: стравохідні, кишечні, анальні тощо.

У більшості нематод вздовж тіла проходить чотири лінії: спинна, черевна та дві бокові, відповідно до яких гіподерма утворює чотири валики, а м'язовий шар - чотири стьожки (дві бічно-спинні і дві бічно-черевні). У нематод, що мають більш просту будову, у кожній стьожці на поперечному розрізі є лише дві клітини.

Завдяки наявності у шкірно-м'язовому мішку лише поздовжнього м'язового шару рухи нематод складаються з незначного скорочення і видовження тіла та скручування і розкручування в різних напрямках.

Шкірно-м'язовий мішок охоплює первинну порожнину тіла. У кишечних нематод ця порожнина досить велика; у вільноживучих і особливо морських вона, навпаки, майже зовсім відсутня і часто заповнена клітинами паренхіматозного характеру. Звичайно порожнина буває наповнена водянистою рідиною, яка у деяких нематод досить їдка завдяки наявності в ній органічних кислот (валеріанової, масляної та ін.).

Травна система. Кишковий канал являє собою пряму трубку, що тягнеться від переднього кінця, де починається ротовий отвір, до ануса, розміщеного на черевній стороні недалеко від заднього кінця. Кишечник поділяється на три частини: передню кишку, або стравохід, ектодермального походження, середню кишку (власне кишечник) ентодермального походження та задню ектодермальну кишку. У деяких форм на межі стравоходу і середньої кишки бувають бокові сліпі вирости. Стравохід і задня кишка мають кутикулярну вистілку.

Ротовий отвір у переважної більшості нематод розміщений на передньому кінці, а в деяких форм він трохи зсунутий на черевну сторону. Рот оточений особливими виступами (губами), яких найчастіше буває три: спинна і дві бічно-черевні. Стравохід є мускулистим органом, побудованим з епідермальних та м'язових клітин. Епідермальними клітинами виділяється внутрішня кутикулярна трубка стравоходу. Просвіт стравоходу тригранний. складається з спинного і двох черевних секторів.

У деяких форм передня частина стравоходу відокремлюється в ротову капсулу, що може мати різну будову. Іноді на стінках ротової капсули є кутикулярні вирости - зуби. Під час діяльності м'язових волокон стінки стравохід може розширюватись і засмоктувати їжу. У просвіт стравоходу часто відкриваються одноклітинні залози.

Стравохід переходить в ентодермальну середню кишку, стінка якої тонка і складається з одного шару епітеліальних клітин переважно циліндричної форми. Середня кишка на своїй зовнішній і внутрішній поверхні одягнена тонкою базальною перетинкою; сліпі відростки, коли вони є, мають таку саму будову.

Задня кишка виникає внаслідок вгинання ектодерми зародка і встелена кутикулою. До її складу входять також м'язові клітини, що відіграють роль сфінктера. У самців в задню кишку відкривається статева трубка.

Травний апарат найчастіше має описану будову, але в деяких нематод кишечник у тій чи іншій мірі редукується. Наприклад, у нитянок задній кінець замкнений і порошиці немає, у трихіни стравохід має вигляд ряду великих клітин, пронизаних внутрішньоклітинним каналом, а в деяких паразитичних форм кишечник зовсім втратив свій просвіт і складається з ряду клітин, наповнених їжею, тощо.

Та чи інша будова кишечника зв'язана, звичайно, з способом живлення і виникла під впливом певних умов розвитку. Більшість вільноживучих нематод живиться рідкою або роздрібненою їжею - бактеріями, продуктами розпаду органічної тканини (*детритом*). Форми, що мають ротову капсулу, можуть проковтувати грудочки, роздрібнюючи їх зубами. Серед нематод є немало хижаків, які живляться іншими тваринами, у тому числі і нематодами. Паразити живляться або вмістом кишечника хазяїна, або за рахунок його тканин.

Нервова система нематод має примітивну будову і майже цілком закладена в гіподермі. Центральна нервова система складається з нервового кільця, що оточує передню частину стравоходу, від якого відходять вперед і назад нервові стовбури. Серед стовбурів, що тягнуться до заднього кінця, два значно товстіші за інших, причому один з них проходить по спинній, а другий – по черевній лінії у відповідних валиках гіподерми. Ці головні нервові стовбури сполучаються численними комісурами у вигляді тоненьких півкілець, що навперемінно оперізують тіло то з правого, то з лівого боку. З нервовим кільцем зв'язана також особлива симпатична нервова система стравоходу.

На відміну від інших тварин у нематод існує особливий зв'язок між нервовою і м'язовою системами. Звичайно, від центральної нервової системи до м'язових клітин відходять довгі рухомі нервові волокна, які зв'язуються з цими клітинами своїми нервовими закінченнями. У нематод, навпаки, до нервових стовбурів від м'язових клітин відходять особливі плазматичні відростки і лише назустріч таким відросткам від нервових стовбурів відходять короткі нервові гілочки.

Органи чуття розвинені також слабо. У більшості нематод є лите органи дотику, розміщені, головним чином, на передньому кінці і представлені щетинками та папілами. У деяких морських нематод наявні примітивні органи зору, а деякі форми мають органи хімічного чуття.

Видільна система нематод звичайно складається з двох бічних каналів, що проходять у бічних валиках гіподерми. Видільні канали починаються сліпо недалеко від заднього кінця тіла, тягнуться вперед і позаду рота зливаються в непарний канал, що відкривається назовні отвором на черевній стороні. Видільна система не має характерних ознак

протонефрідій і її розглядають як перетворення одноклітинних шкіряних залоз. Стінки видільних каналів утворені невеликою кількістю крупних клітин, а інколи навіть однією клітиною як це виявлено у *кінської аскариди*. У деяких форм така видільна трубка, утворена однією клітиною, розміщена лише з одного боку черв'яка. Вважають, що, крім згаданих видільних каналів, видільна функція нематод здійснюється також особливими фагоцитарними клітинами, в яких відкладаються різні нерозчинні продукти обміну та сторонні тверді часточки. Якщо, наприклад, у порожнину тіла аскариди вприснути кармін, то крупинки його захоплюються цими клітинами. Вважають, що захоплені часточки передаються видільними каналами і виводяться, таким чином, назовні; проте це не доведено. Захоплені нерозчинні крупинки часто не виділяються назовні, а накопичуються в цих клітинах. Такі фагоцитарні утвори можуть мати різну будову. У вільноживучих форм вони численні і розкидані по всьому тілі; в аскарид вони великі, розгалужені і в кількості двох пар розміщені на валиках гіподерми.

Кровоносної і дихальної систем у нематод немає. У вільноживучих нематод дихання відбувається через усю поверхню тіла; в ендopазитичних форм, що живуть в анаеробних умовах, дихання анаеробне, тобто окислення відбувається за рахунок розщеплення вуглеводів (бродиння), в наслідок чого виділяються органічні кислоти, вуглекислий газ, водень. Вважають, що паразити для дихання використовують і вільний кисень, що є в кишечнику, проте його настільки мало, що основне місце, безумовно, належить анаеробному диханню.

Розмноження і розвиток. Нематоди переважно різностатеві. Статевий отвір самки міститься приблизно на середині черевної сторони, тоді як у самця він розміщений недалеко від заднього кінця. Статеві органи мають форму довгих трубок, які лежать у порожнині тіла. Таких трубок буває дві із спільними вивідними протоками, причому у самців протоки відкриваються в клоаку, тоді як у самок є окремі статеві отвори. У багатьох форм одна з парних трубок редукована, причому це частіше буває у самців; в такому випадку самець має лише один сім'яник, а самка - два яєчники. Проте зрідка буває і навпаки самка має лише один яєчник, а самець - два сім'яники. У деяких паразитичних самок буває 4, 6 і більше статевих трубок, що є вторинним явищем.

Статева система самки починається непарним отвором, що лежить на черевній стороні. Отвір веде в піхву, яка, роздвоюючись, переходить у дві товстих трубки - матки, наповнені заплідненими яйцями. Кожна матка, поступово потоншуючись, без різних границь переходить в яйцепровід, який, звужуючись далі, переходить в яєчник, що закінчується сліпо і не має просвіту.

Статевий апарат самця здебільшого непарний. Нитковидний сім'яник, потовщуючись, поступово переходить у сім'япровід, а останній - в сім'яний міхурець, що служить для нагромадження сперматозоїдів. Сім'яний

міхурець продовжується в тонку м'язисту трубку - сім'явипорскувальний канал, який впадає в самий кінець задньої кишки. Самці здебільшого мають одну або дві спікули (кутикулярні голки) , які висуваються своїми кінцями через анальний отвір назовні, вводяться самцем у статевий отвір самки і беруть участь у копуляції. Крім цього, у самця на задньому кінці є ще ряд папіл або щетинок, різної будови і різної форми.

У сперматозоїдів круглих червив немає хвостиків. Вони мають форму пірамідок і пересуваються за допомогою утворення невеличких псевдоподій.

Розмноження у нематод тільки статеве; в більшості випадків вони, як уже зазначалось, роздільностатеві, проте від цього правила можливі різні відхилення. У деяких видів нематод розмноження відбувається без участі самця, причому це може відбуватися або при партеногенетичному розвитку або при гермафродитизмі. При цьому між випадками звичайного розмноження з поділом тварин на статі і партеногенетичним розмноженням та гермафродитизмом можуть бути поступові переходи. Так, наприклад, у багатьох форм є переходи від наявності невеликої кількості самців, які здатні запліднювати, до наявності незначної кількості їх, що втратили таку здатність, являючи собою біологічні рудименти; можливе і цілковите зникнення самців. Гермафродитні форми як зовні, так і щодо внутрішньої будови нагадують самок, причому статеві залози таких гермафродитів утворюють по черзі то сперматозоїди, то яйцеклітини. Трапляються випадки, коли частина яєць запліднюється, а частина розвивається партеногенетично.

Більшість нематод відкладає яйця, але є й живородні. Яйце завжди покрите оболонкою, причому у вільноживучих нематод вона тонка і простої будови, а в паразитів товста і багатошарова. Вище вже згадувалось, що деякі форми нематод можуть обходитись без вільного кисню, але для розвитку яєць він необхідний.

Життєвий цикл у більшості нематод простий, без чергування поколінь, лише у деяких паразитичних форм трапляється гетерогонія. Яйця або личинки виводяться назовні, і паразитичні форми для дальшого розвитку повинні попасти в організм хазяїна. Ряд нематод паразитує в одному хазяїні, проте є ряд форм, розвиток яких проходить в організмі проміжного хазяїна. У кінці яйцепроводу або при надходженні в матку яйця запліднюються, після чого вкриваються оболонкою. Тут же, в матці, у багатьох форм відбуваються перші етапи ембріонального розвитку, причому в одних з них відбувається один-два поділи, в інших-дроблення проходить далі, а в живородячих остаточно формується личинка.

Порівняно добре вивчено ембріональний розвиток кінської аскариди. На відміну від дроблення яєць багатьох тварин, де перша борозна є меридіональною, в яйцях аскариди перша борозна екваторіальна, яка ділить яйце на верхній (анімальний) і нижній (вегетативний) бластомери. Під час другого поділу верхній бластомер ділиться меридіонально, а нижній -

екваторіально, внаслідок чого утворюється фігура, що нагадує букву Т. Внаслідок переміщення бластомерів утворюється ромбоподібна фігура.

В розвитку яйця аскариди диференціювання починається з першого поділу і досить рано закладаються статеві залози. Аскариди - досить поширені паразити. Вони є збудниками *аскаридозів* людини та різних тварин. Певні види аскарид пристосувались до паразитування у певних організмах.

Найголовніші представники паразитичних нематод. Людська аскарида (*Ascaris lumbricoides*) є одним з найбільших круглих червиль, що паразитують у кишечнику людини. Завдяки великим розмірам тіла (14-40 см завдовжки) та повсюдній поширеності аскариди відомі досить давно. В різних країнах поширення аскарид різне, що у великій мірі залежить від кліматично-географічних умов, побутових умов населення, а також від методів боротьби з цими паразитами. Так, наприклад, в Японії аскаридами заражене майже все населення. Крім того, сільське населення заражене в більшій мірі, ніж міське, а діти - частіше, ніж дорослі. Аскариди переважно локалізуються в тонкому кишечнику у невеликій кількості; проте їх інколи може бути в одному організмі кілька десятків, а то й кілька сотень. Описаний один випадок, коли в 10-річній дівчинки було виявлено 990 штук аскарид, з яких 732 видалено під час операції, а решта (258) вийшли після операції. Нормальним місцем перебування аскариди є тонка кишка, але відомі випадки і ненормальної їх локалізації (в порожнині тіла, в печінці тощо).

Аскарида має веретеновидну форму, загострену з обох кінців. Колір тіла червонувато-жовтий, а після смерті - білуватий. Рот розміщений на передньому кінці і оточений трьома губами: одна спинна і дві черевні. Анальний отвір розміщений на черевній стороні перед заднім кінцем, причому у самця кишечник відкривається разом з статевими протоками в клоаку.

Аскариди роздільностатеві з яскраво вираженим статевим диморфізмом: самці менші за самок, у них задній кінець загнутий гачком і з клоаки стирчать дві однакові спікули, що мають значення при копуляції. Крім того, анальний отвір самця оточений сосочками в кількості 70-75. У самця статева залоза непарна, а в самки парна: два яєчники, два яйцепроводи, дві матки і спільна піхва, що відкривається на черевній стороні ближче до переднього кінця (на початку другої третини тіла).

Запліднення внутрішнє. Для дальшого розвитку яйця необхідно, щоб воно потрапило у вологе середовище з доступом вільного кисню.

Яйця аскарид надзвичайно стійкі. Відомі випадки, коли яйця, пролежавши в формаліні кілька років, зберігали життєздатність. У вологому місці з яйця розвивається личинка, і якщо таке яйце разом з забрудненою водою або їжею потрапить до рота, а звідти в кишечник, з яйця виходить личинка, яка до остаточного оселення в кишечнику проходить по всьому організму. Вона просвердлює стінку кишки, потрапляє у вени і течією крові

через серце заноситься в легені, де значно збільшується. З легенів личинка потрапляє в дихальне горло, в рот, а звідти разом з слиною в кишечник, де вже остаточно оселяється і досягає статевої зрілості.

Під час описаної міграції личинка, в окремих випадках, може бути занесеною і в інші частини тіла, чим можна пояснити випадки ненормальної локалізації дорослої аскариди.

Аскариди завдають людині великої шкоди, причиною якої є механічна дія, інтоксикація, вторинна інфекція внаслідок пошкоджень кишечника. Однією із своєрідних особливостей аскариди є її тенденція до пересування в кишечнику і до проникнення у вузькі отвори. Цим і пояснюються випадки, коли аскарид знаходять у жовчних протоках, протоці підшлункової залози тощо. Іноді вони підіймаються в шлунок і звідти можуть виходити через рот назовні. У дітей вони можуть самі із шлунку підійматись вгору і виходити через рот або через ніс, а то спускатись з рота в дихальне горло, загрожуючи задушенням. Взагалі з такими пересуваннями аскарид зв'язані небезпечні наслідки. При певних обставинах аскариди можуть пробивати кишку і потрапляти в порожнину тіла, а при скупченні в одному місці великої їх кількості можливі прориви стінки кишечника та заворот кишок.

Негативно впливають на організм хазяїна токсичні речовини, які виділяють аскариди. Ці речовини діють на центральну нервову систему і спричиняють припадки, що нагадують епілепсію. Експериментальні дослідження, що провадилися в нашій лабораторії, показали, що токсичні речовини аскарид (порожнинна рідина, а також витяжка з тканин), сильно гальмують діяльність нервово-рефлекторного механізму, негативно впливають на функцію травного тракту, сильно знижують реактивність організму та його захисні функції (гальмують вироблення антитіл, сильно знижують фагоцитарну активність лейкоцитів тощо).

Живляться аскариди вмістом кишечника. Є думка, що аскариди-кровосисні паразити, але ці твердження не мають належних підстав. Яким чином аскариди тримаються в тонких кишках, протидіючі перистальтиці кишечника та рухові його вмісту, ще не досить вияснено. Деякі зоологи вважають, що аскариди прикріплюються до слизової оболонки кишечника ротом. Проте такий погляд не має доказів, і більшість дослідників вважає, що аскариди тримаються в кишечнику завдяки пружності тіла, будучи зігнутими в дугу і упираючись в стінки кишечника кінцями свого тіла. Але й це мало ймовірно. Наші спостереження дають підстави твердити, що аскариди, подібно до їх вільноживучих родичів, ведуть риючий спосіб життя в кишечнику; вони перебувають в стані безупинного руху, пересуваючись у напрямі, протилежному рухові вмісту кишечника, обпираючись при такому пересуванні заднім кінцем в стінку кишечника. Саме цим можна пояснити згадане переміщення аскарид по кишечнику до шлунку, що може трапитись, якщо з тих чи інших причин швидкість пересування паразита перебільшує швидкість просування вмісту кишечника (у протилежному випадку аскарида буде викинута разом з екскрементами).

Виганяють аскарид цитварним насінням або сантоніном (речовиною, що виготовляється з цитварного насіння), який зараз, головним чином, і вживається. Останнім часом успішно застосовують кисневу терапію (вигнання аскарид з кишечника за допомогою кисню).

Велике значення в боротьбі з аскаридозом мають профілактичні заходи. Щоб запобігти потраплянню яєць аскарид в організм людини, потрібно дотримуватись основних санітарно-гігієнічних вимог у побуті. Для цього фекалії, які використовують як добрива, необхідно знешкоджувати, щоб яйця аскарид не потрапили в ґрунт, звідки вони в той чи інший спосіб можуть потрапити в травний апарат людини. У сільських місцевостях вбиральні повинні утримуватись у належному гігієнічному стані. Потрібно забезпечити охорону водойм від забруднення фекаліями. Необхідно провадити боротьбу з мухами, тарганами та прусаками, що є механічними переносниками яєць аскарид. Вживаючи в їжу сирі овочі, їх потрібно добре мити перевареною водою. Важливими профілактичними заходами є перевірка і дегельмінтизація інвазованого населення, а також широка санітарна пропаганда гельмінтологічних знань серед населення сіл і міст.

Збудник аскаридозу свиней - свиняча аскарида (*Ascaris suum*) паразитує в тонкому відділі кишечника. Це нематоди порівняно великих розмірів (самець 10-22, а самка - 23-30 см завдовжки), які з морфологічного боку подібні до людських аскарид, але між ними є біологічна різниця. Експерименти показують, що свинячою аскаридою людина заразитись не може. Але, під час потрапляння яєць свинячої аскариди в кишечник людини з них виходить личинка, яка проникає в кров, і в організмі хазяїна проробляє весь міграційний шлях, викликаючи відповідні симптоми (*мікроаскаридоз*). Проте, повернувшись знову в кишечник, така личинка в ньому не затримується і виводиться разом з екскрементами назовні. Установлено також відмінність у формі, розмірах та швидкості розвитку яєць цих аскарид. Отже є підстави вважати, що людська і свиняча аскариди - це два окремі види, хоча у морфологічному відношенні вони й не відрізняються одна від одної.

Аскаридоз свиней досить поширений. Самка протягом доби відкладає від 100000 до 200000 яєць. Зараження відбувається через проковтування яєць разом з забрудненою їжею або водою. Личинки, проробивши в організмі свині звичайну міграцію, перетворюються через 2-2,5 місяця на дорослі форми.

Дія свинячої аскариди на організм хазяїна подібна до дії людської аскариди. На організм свині дуже шкідливо впливають токсини, які значно послаблюють і виснажують його. Особливо тяжко на аскаридоз хворіють поросята, які хворіють частіше, ніж дорослі свині.

Лікують свиней так само сантоніном. Звичайно, що в боротьбі з аскаридозом свиней велике значення мають профілактичні заходи (чистота в свинарнику, періодичне знезараження (*дезинфекція*) підлоги та стін тощо).

Боротьбі з свинячою аскаридою слід приділити велику увагу, урахувавши те, що її личинки можуть потрапляти в організм людини і негативно впливати на нього.

Збудником аскаридозу коней є кінська аскарида (*Parascaris equorum*), яка досягає таких розмірів: самець - від 15 до 25 см, а самка – від 18 до 37 см.

За морфологічними ознаками вона дечим відрізняється від людської та свинячої аскариди. Так, наприклад, на головному кінці між трьома великими губами розміщені три проміжні губи.

Кінська аскарида досить поширена, причому вона паразитує не лише в коней, а й в інших однокопитних (осли, мули). Спостереження показують, що частіше і інтенсивніше буває заражений молодняк. Кінська аскарида впливає на організм хазяїна так само, як і інші аскариди (механічний вплив, інтоксикація). Патогенез та симптоми залежать від інтенсивності зараження та загального стану хазяїна.

При наявності великої кількості аскарид може статись закупорка кишечника і навіть розрив його стінки, що приводить до смерті. Токсичні речовини впливають на нервову систему, що може спричинити випадки у вигляді епілепсії, судоми і навіть випадки, що нагадують сказ. На молодняк дуже впливають личинки під час міграції.

Для лікування використовують чотирьоххлористий вуглець та ще деякі препарати. Терапевтичні заходи треба провадити під наглядом спеціаліста, який повинен установити препарат та його дозу.

Велике значення мають профілактичні заходи: чистота стійла, систематичне ошпарювання окропом місця, де розміщують корми, і стін стійла, запобігання можливому потраплянню яєць аскарид в їжу чи воду тощо.

Волосоголовець (*Trichocephalus trichiurus*), або хлистовик, є одним з поширених людських паразитів, що живе в сліпій і рідше в товстій кишці. Довжина цього черв'яка 3-5 см. Цей паразит білуватого забарвлення з нитковидним переднім кінцем тіла, яким він заглиблюється в слизову оболонку кишки. Волосоголовець поширений повсюди, і в деяких місцевостях, наприклад, в деяких районах Італії, ним заражене майже все населення. Волосоголовець частіше трапляється в міських місцевостях, ніж у сільських, і переважно в дорослого населення. Раніше гадали, що волосоголовець живиться фекаліями, тому не вважали його дуже шкідливим. Проте виявилось, що він живиться кров'ю і, разом з тим, спричинює постійні, хоча і незначні, кровотечі. Крім того, він виділяє токсичні речовини, і внаслідок інтоксикації виникають різні зміни в крові: зменшення кількості еритроцитів, поява еритроцитів з ядрами тощо; спостерігаються також і розлади в нервовій системі. З наявністю волосоголовця іноді зв'язують також запалення сліпої кишки.

Захворювання, спричинене волосоголовцем, має назву *трихоцефальозу*. Джерелом поширення трихоцефальозу є хвора людина, що

розсіює з фекаліями яйця волосоголовця, які тим чи іншим способом потрапляють у травний апарат. Зразу після виходу з кишечника людини яйця ще не є інвазійними (заразними), вони повинні дозріти (в них повинна розвинути личинка) при доступі кисню і в певних температурних умовах. Зараження може відбутись внаслідок проковтування яєць, що потрапили на руки, їжу або у питну воду. Внаслідок заглиблення паразитів у стінку кишки волосоголовця важко видалити, і лише значні дози *тимолу* його вбивають. У боротьбі з цим паразитом велике значення мають профілактичні заходи.

Інші форми волосоголовців трапляються і в деяких тварин: у мавп, свиней, мишей. В літературі мали місце твердження про подібність між собою людських і свинячих волосоголовців, але насправді виявилось, що є певна різниця в розмірах яєць і личинок цих форм, тривалості їх розвитку і, нарешті, людина не може заразитись яйцями свинячого волосоголовця.

Пальовик (Ancylostoma duodenale) називається ще *кривоголовкою дванадцятипалою*, оскільки головна частина його викривлена. Розміри цього паразита незначні: 1-2 см завдовжки.

Цей досить поширений і небезпечний паразит дванадцятипалої кишки був вперше описаний у 1838 р. Поширений він, головним чином, в Африці, звідки, очевидно, був занесений в інші тропічні і субтропічні місця, а також у Південну Європу. У багатьох країнах цим паразитом заражені 100% населення. Пальовик за допомогою хітинових зубів, розміщених у ротовій порожнині, заглиблюється в слизову оболонку кишки і живиться епітелієм та кров'ю. Але його шкідливість цим не обмежується. *Анкілостоми*, потрапивши в організм, проходять складний міграційний шлях, що супроводжується певним патологічним ефектом. Глибоко занурюючись в стінки кишечника, вони неодноразово міняють місце фіксації, залишаючи сліди у вигляді кровоточивих ранок. Нарешті, оскільки анкілостоми є гематофагами, вони виділяють особливий секрет, що перешкоджає зсіданню крові, а також токсини, в яких містяться гемолітично діючі речовини (*гемоліз* - процес переходу вмісту еритроцитів у плазму крові внаслідок руйнування їх оболонок). Отже, патогенний вплив цих паразитів зводиться до механічних пошкоджень та інтоксикації. При незначній інвазії захворювання може і не виявитись, а при значних зараженнях хвороба протікає в тяжкій формі. Починається біль у шлунку, нудота, блювання, розлад у травному тракті, розвивається анемія, різко зменшується кількість гемоглобіну, набрякають ноги, а шкіра робиться блідою, від чого сама хвороба дістала назву блідої немочі. При значній інвазії і відсутності лікування хвороба може закінчитись смертю.

Цикл розвитку анкілостоми такий. Яйця паразита викидаються назовні з екскрементами хазяїна і для дальшого розвитку повинні потрапити у вологий ґрунт або у воду. Паразит дуже плідючий: самка відкладає понад 20000 яєць на добу. При сприятливих умовах (певна температура, вологість, доступ кисню) з яйця виходить личинка, яка після двох линянь стає інвазійною, тобто здатною заражати. Людина заражається через пиття

забрудненої води (в такому випадку личинка безпосередньо потрапляє на місце паразитування), або, як це частіше буває, внаслідок активного проникнення личинки в шкіру людини.

Виявилось, що личинка проникає у волосяну сумку, звідти потрапляє в кровоносні судини, з течією крові в серце, а з нього через легеневу артерію - у легеневі капіляри. Вибравшись у просвіт альвеол, личинка піднімається по дихальних трубках вгору і потрапляє в рот. З рота вона разом із слиною проковтується і потрапляє на місце паразитування. Тут анкілостома ще двічі линяє і через 3-5 тижнів досягає статевої зрілості.

Гострик дитячий (Enterobius vermicularis) - досить поширений паразит, який трапляється у всіх частинах світу. Це невеличкий черв'як 1 см завдовжки. Задній кінець самки загострений, а у самця спірально закручений. Гострик живе в тонких та товстих кишках людини, найчастіше у дітей, зараженість яких становить від 25 до 100%. Інтенсивність інвазії буває досить значною - по кілька тисяч паразитів у кишечнику одного хазяїна. Рот оточений трьома губами, вкритими по краях щільною кутикулою. Він переходить у стравохід, який ззаду, потовщуючись? переходить у *бульбус*, діяльність якого нагадує насос. Гострики присмоктуються до стінки кишечника за допомогою стравохідного бульбуса. Матки у статевозрілих самок переповнені заплідненими яйцями. Це приводить до здавлювання стравохідного бульбуса, який внаслідок цього втрачає присисну функцію. В такому випадку самки спускаються до анального отвору, де продовжують жити певний час, спричинюючи сильний свербіж. Згодом вони виповзають з анального отвору і недалеко від нього відкладають яйця. Щодо способу зараження, то в літературі іноді висловлюють думки про можливість відкладання яєць самками в кишечнику, де з них можуть розвиватися паразити. Проте ця думка недостатньо обґрунтована. Є підстави вважати, що для яйця необхідним є перебування зовні і вплив на нього кисню. Лише після цього яйце з зародком повинно потрапити в кишечник. Це досить легко може трапитися під час вживання забрудненої їжі, при неохайності, особливо у дітей, які розчісують місця біля заднього проходу. Яйця, потрапивши під нігті, потім можуть бути занесені в рот.

Завдяки тому, що гострик не спричинює яскраво виражених захворювань, дехто схильний думати, що цей паразит взагалі мало шкідливий, але такі думки зовсім невірні. Гострик дитячий виділяє токсини, до складу яких входить мурашина кислота і жирні кислоти, що всмоктуються організмом і завдають йому значної шкоди. Крім того, цей паразит спричинює і механічні пошкодження. Насамперед, фіксуючись до стінки кишечника, він порушує цілісність слизової оболонки, що може привести до інокуляції і мікробної інфекції.

Важливе значення в боротьбі з цим паразитом, як і з іншими паразитичними нематодами, мають профілактичні заходи.

Близькі до гострика дитячої форми нематод паразитують у свійських тварин, спричинюючи захворювання, які мають назву *оксіурозів*. Так, у кишечнику коней паразитує *Oxyuris equi*. Самка цього паразита буває 40-180 мм а самець 6-15 мм завдовжки. Самка з дозрілими яйцями опускається в пряму кишку, причому передній кінець її затискується анальним сфінктером, і в такому положенні вона відкладає яйця. Відклавши яйця, самка гине і випадає назовні, а яйця, що виділяються у вигляді липкої, сірої маси, прилипають під хвостом до тіла коня, де й відбувається розвиток личинки. Якщо таке яйце з личинкою потрапить у кишечник коня, то з нього виходить личинка, яка розвивається в дорослу форму. Паразити діють на організм коня механічно і токсично. При значній інвазії вони можуть спричинити катар товстого відділу кишечника, а свербіння під час відкладання самками яєць примушує коня чухати прианальну частину тіла, що може привести до захворювання шкіри.

Трихіна (Trichinella spiralis). Статевозрілі форми трихін перебувають у кишечнику, а личинки - у м'язах хазяїна. Це дрібненькі паразити, довжина тіла самки звичайно не перевищує 3-4 мм, а самця - 1,6 мм.

Паразитують трихіни, головним чином, в організмі свині і пацюків, а також у людини. Дорослі трихіни оселяються в тонких кишках, де й відбувається копуляція. Після копуляції самці гинуть, а самки проникають в лімфатичні судини, де вони протягом двох місяців народжують до 1500 личинок і більше. Закінчивши народження личинок, самки знову повертаються в просвіт кишечника і гинуть, а личинки течією крові розносяться по всьому тілу хазяїна й заглиблюються в поперечносмугасту мускулатуру всередину м'язових волокон. Тут молода личинка протягом двох тижнів живиться речовиною волокон, внаслідок чого останні руйнуються. Личинка виростає, досягаючи 0,5мм завдовжки, після чого скручується в спіральку і поступово оточується капсулою, всередині якої може перебувати в стані спокою понад двадцять п'ять років.

У капсулі, що утворюється за рахунок м'язової речовини та клітин міжм'язової сполучної тканини хазяїна, згодом відкладаються солі вапна, що надає капсулі молочно-білого забарвлення. До відкладання солей капсули невидимі, а після цього їх стає видно у вигляді сіреньких вузликів. Найчастіше в одній капсулі міститься лише одна трихіна, але в деяких випадках може бути й дві-три. При розгляданні зараженого трихінами м'яса можна помітити капсули у вигляді овальних тілець, в яких лежать скручені спіралькою черв'яки - молоді м'язові трихіни.

Під час поїдання новим хазяїном трихінозного м'яса, наприклад, під час поїдання свинею зараженого пацюка або людиною – трихінозного свинячого м'яса, у шлунку хазяїна капсули розчиняються, і молоді трихіни осідають в тонкій кишці, ростуть і через чотири дні перетворюються на статевозрілих самців і самок, і життєвий цикл повторюється.

Трихіни спричинюють захворювання - *трихіноз*, який у людини проявляється у вигляді шлунково-кишкового розладу і супроводжується

набряком обличчя, головним болем, підвищенням температури, болем у м'язах тощо. Хвороба, що триває до півтора місяця, при сильному зараженні закінчується смертю. Трихіни виділяють сильно діючі токсичні речовини, в яких встановлено наявність жирних кислот, молочної кислоти та пуринових основ. Трихінами бувають заражені різні дикі тварини, які відіграють більшу чи меншу роль у поширенні паразита, проте, головним чином, цикл розвитку трихіни проходить у свиней і пацюків, людина ж у поширенні паразита є «сліпою гілкою».

Боротьба з трихінозом зв'язана з відповідними профілактичними заходами. Оскільки людина може заразитись, поїдаючи трихінозну свинину, необхідно робити огляд свинячого м'яса, і туші, заражені трихінами, нищити. Треба також всіляко уникати вживання напівсирого свинячого м'яса в тих випадках, коли нема певності, що воно не заражене. Необхідно також утримувати в чистоті свинарники, бойні, нищити пацюків і запобігати поїданню їх свинями.

Ришта (Dracunculus medinensis), або *мединська нитянка*, що спричинює *дракункульоз*, поширена, головним чином, в теплих місцях Азії, Африки, Америки. В СРСР вона в свій час траплялась лише в Бухарі, а зараз цього паразита на території нашої країни цілком ліквідовано. Цикл розвитку ришти відкрив відомий російський мандрівник і зоолог О. П. Федченко (1868) під час мандрівки по Середній Азії.

Цей паразит людини досягає більше 1 м завдовжки і має вигляд білуватої мотузки. В статевозрілому віці ришта паразитує в підшкірній клітковині, локалізуючись, головним чином, на ногах, хоча трапляється іноді і на руках, під шкірою тулуба, шиї, на статевих органах і зрідка на голові. Найчастіше у хворого буває лише один паразит, але їх може бути і більше; описано випадки, коли одноразово в одному організмі паразитувало до 50 екземплярів нитянки.

Паразитуючи під шкірою, ришта спричинює нариви, що звичайно бувають зайняті самками, згорнутими в клубок; самці, що мають невеликі розміри, інколи також трапляються в наривах.

Все тіло самки заповнене маткою з великою кількістю зародків. Паразит виділяє токсичні речовини, що приводять до місцевого некрозу, завдяки чому дозріла самка пробиває шкіру і виділяє личинки в зовнішнє середовище. Для дальшого розвитку дрібненькі личинки (мікрофілярії) повинні потрапити у воду. У воді їх проковтує проміжний хазяїн - циклоп, вони проникають в порожнину його тіла і там продовжують розвиток, досягаючи 1 мм завдовжки. Людина заражається, вживаючи сиру воду, в якій є циклопи - носії личинок ришти. Це легко може трапитись там, де вживають воду з ариків, в якій хворі на дракункульоз обмивають рани і тим самим сприяють потраплянню личинок у воду.

Яким способом личинки потрапляють в остаточне місце паразитування, добре не досліджено, проте є підстави думати, що в кишечнику людини, звільнившись з організму циклопа, вони проникають у

стінку кишки і заносяться під шкіру течією крові. З часу зараження до періоду статевого дозрівання паразитів проходить близько року.

Дракункульоз є небезпечним захворюванням. При локалізації паразита на нозі недалеко від суглоба хворий не може ходити. Дуже небезпечним є також забруднення наріву рідиною порожнини паразита при його розриві. Цей паразит надзвичайно поширений в Ірані, Індії, Африці, де не налагоджено охорону здоров'я населення.

Розглядаючи первиннопорожнинних тварин, слід звернути увагу на три нечисленні типи: тип Коловертки (*Rotifera*), тип Скреблянки (*Acanthocephales*) тип Головохоботні (*Cephalorhyncha*). Їхнє систематичне положення підлягає подальшому вивченню.

Тип Головохоботні (*Cephalorhyncha*). Червоподібні організми, більшість живе в морях, лише представники класу *Волосові (Gordiaceae)* частину життя мешкають у морях і прісних водоймах, а частину – в організмі членистоногих. Розміри від 25 мкм до 1,5м. Головохоботні мають такий же рівень організації, як і коловертки, скреблянки, гастротрихи та нематоди. Тіло складається з двох відділів – головного (хобота) і тулуби. В хоботі – ротовий конус, середня частина з гачками (скалідами), загнутими назад, і шийна частина. Війчастого покриву немає, тіло вкрите кутикулою, є шкірно-м'язовий мішок, під яким міститься первинна порожнина тіла (схізоцель). Наскрізна кишечник. Видільна система протонефридального типу, а в деяких представників її взагалі немає. Нервова система – навкологлоткове кільце та непарний черевний нервовий стовбур. Роздільностатеві тварини, дробіння яйця радіальне, майже рівномірне. На місці бластопора утворюється анальний отвір, рот відкривається на передньому кінці зародка незалежно від бластопора. Розвиток з метаморфозом – із яйця виходить личинка, що відрізняється від дорослої особини. До типу *Cephalorhyncha* належать чотири класи: Приапуліди (*Priapulida*), Кіноринхи (*Kinorhyncha*), Волосові (*Gordiaceae*, або *Nematomorpha*) та Лорицифери (*Loricifera*).

Клас Приапуліди (*Priapulida*). Морські бентосні (придонні) тварини помірних зон і великих глибин у екваторіальній зоні Світового океану. Відомо 15 видів.

Клас Кіноринхи (*Kinorhyncha*). Морські бентосні тварини, у морському мулі, піску та на водоростях. Трапляються в усіх морях і океанах, більша частина видів – в субліторалі та літоралі. Близько 100 видів, у Чорному морі – 14 видів, із них три – ендеміки (*Centroderes spinosus*, *Semnoderes ponticus*). Тіло видовжене, від 0,18 до 1 мм, складається з короткого хобота та видовженого тулуба. У хоботному відділі – ротовий конус, на якому містяться напрямлені наперед кутикулярні вирости, середня частина, озброєна загнутими назад шипами-скалідами, та гладенька шийна ділянка. Тулуб вкритий кутикулярним панцирем з окремих кілець – зенітів, найчастіше їх 11.

Клас Волосові (*Gordiaceae*, або *Nematomorpha*). Паразитичні черви, характерний личинковий паразитизм. Понад 300 видів. У фауні України 2 види

– прісноводний *Gordius aquaticus* і *Nectonema agile* (в ракоподібних Чорного моря). Вільний спосіб життя ведуть личинки, які щойно вийшли з яєць, і дорослі черви. Мешкають у морях і прісних водоймах. Личинки паразитують у комах, а морські види – в ракоподібних. Тіло довге, ниткоподібне, 40–50 см завдовжки; у деяких видів – до 1,5 м (ширина 1–3 мм). Завдяки цьому клас має назву «живий волос», або «кінський волос». Дорослі особини не мають хобота, він є лише в личинок. Передній кінець тіла закруглений, задній кінець у самців роздвоєний.

Клас Лорицифери (Loricifera). Морські бентосні тварини, мешкають між піщинками ґрунту. Поширені в морях і океанах на різних глибинах (від 20 до 500 м). Описано дві родини, три роди, дев'ять видів, перший із них *Nanaloricteis mysticus*. Дрібні організми з довжиною тіла 225–385 мкм (ширина 90 мкм). Тіло поділяється на хоботний і тулубний відділи. У хоботному відділі – ротовий конус, оточений вісьмома-дев'ятьма загостреними шипами-стилетами, середній частину, озброєну дев'ятьма рядами скалід, і шийну область із шийними скалідами. Тулуб має кутикулярний панцир (лорику) з шести пластин, із яких одна спинна, одна черевна та чотири бічних. Пластинки панцира мають тонку комірчасту скульптуру. Через пори на поверхні панцира відкриваються протоки залоз. На задній частині лорики є особливі залози, які водночас є й органами чуття – флоскули.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 175-215 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 1, 1995).

Лекція 8.

Тип Кільчасті черви (Annelida) Клас Багатощетинкові (Polychaeta).

План лекції

1. Загальна характеристика типу Кільчасті черви (Annelida).
2. Загальна характеристика класу Багатощетинкові (Polychaeta).
3. Особливості зовнішньої та внутрішньої морфології багатощетинкових.
4. Розмноження і розвиток багатощетинкових.
5. Екологія багатощетинкових.
6. Класифікація багатощетинкових.

Більшість – вільноживучі. Мешкають у морях, прісних водоймах та ґрунтах. Незначна частина – паразити. Розміри від кількох міліметрів до 3 метрів. Відомо понад 12 тис. видів. Анеліди – найвище організовані черви, мають усі системи органів, вторинну порожнину тіла (целом), кровоносну систему, органи руху, а інколи й органи дихання. Тіло – головна лопать (простомій), тулуб, що поділений на кільця-сегменти, та анальна лопать

(пігідій). Поява органів руху – параподій, рухомих бічних виростів тіла із щетинками, чутливими вусиками й інколи зябрами. Шкірно-м'язовий мішок добре розвинений, вкритий еластичною кутикулою. У деяких групах на покривах частково зберігається війчастий епітелій. Целом має власні стінки, утворені мезодермальним епітелієм. Кожний сегмент тулуба має пару (правий і лівий) целомічних мішків, що підстилають зсередини шкірно-м'язовий мішок і з'єднуються один з одним під і над кишкою. Створюється внутрішня сегментація, яка відповідає зовнішній. Целомічні мішки заповнені рідиною (внутрішнє середовище організму). Целом є гідростатичним скелетом, на який спирається мускулатура; забезпечує транспорт поживних речовин; у ньому можуть тимчасово накопичуватися кінцеві продукти обміну; він бере участь в осморегуляційних процесах; на його стінках утворюються гонади, а в порожнині дозрівають статеві продукти. Травна система: ротовий отвір на першому сегменті тулуба – ротова порожнина – глотка – середня та задня кишки – анальний отвір на пігідії. Органи виділення – трубчасті нефридії; в кожному сегменті – одна пара нефридій. Перехід від сліпо замкнених на внутрішньому кінці протонейфридій до метанейфридій, що відкриваються у целом. Кровоносна система добре розвинена, замкнена, кров не потрапляє в порожнину тіла. Будова кровоносної системи: спинна та черевна судини з'єднані кільцевими; навколокишковий кровоносний синус (або сітка капілярів), розгалуження капілярів у стінках шкірно-м'язового мішка та зябер, якщо вони є. В класі П'явки (*Hirudinea*) – редукція кровоносної системи та заміщення її системою целомічних лакун. Більшість видів дихають поверхнею тіла, деякі мають спеціалізовані органи дихання – шкірні зябра на параподіях або на простомії. Нервова система: головний мозок – парний надглотковий ганглії, з'єднаний кільцевими стовбурами з тулубним мозком (пара зближених (або злитих разом) черевних стовбурів з парними гангліями в кожному сегменті – черевним нервовим ланцюжком). У багатьох видів є органи чуття – очі, нюхові ямки, різні придатки з рецепторами дотику та хімічного чуття.

Роздільностатеві та гермафродити. Гонади – в стінках целому (виняток – представники класу *Dinophilida*). Запліднення зовнішнє або внутрішнє. Дроблення яйця спіральне детерміноване. Розвиток у морських видів (клас *Polychaeta*) з метаморфозом, у прісноводних та наземних форм розвиток прямий.

Багатощетинкові – *Polychaeta* – найбагатіший на представників клас кільчастих червиг (*Annelida*). Він налічує близько 5300 видів, які за деяким винятком живуть у морях. Багато з них є такими, що ведуть рухливий спосіб життя, повзають по дну, риють в ґрунті, або плаваючи в товщі води. Інші – сидячі тварини, які живуть в захисних трубках. Деякі представники ведуть паразитичний спосіб життя.

Головними ознаками класу поліхет є: чутливі придатки головної лопаті добре розвинені, так вони завжди мають одну пару щупиків, або пальп, які у сидячих поліхет перетворені у численну кількість щупальцеподібних придатків. Іноді їх називають “зябрами”. Кожен сегмент

тіла несе пару примітивних ніжок – параподій, забезпечених щетинками. На грецькій ролі означає *б а г а т о, chaeta – щ е т и н к а*.

Форма тіла витягнена, ледве сплющена у дорзовентральному напрямку або досконало циліндрична. Тулуб складається із різної кількості сегментів (від 5 до 800). За кількістю сегментів виділяють форми малосегментовані (олігомерні) та форми багатосегментовані (полімерні), якими є більшість поліхет. Передня, або передротова частина тіла та анальна лопать мають відміни у порівнянні з сегментами тулуба і є неметамерними частинами тіла. Передній сегмент має назву простоміум. Анальна лопать має назву пігідіум. Сегменти тулуба у більшості випадків цілком рівноцінні (гомомонні). Вони мають однаковий вигляд і містять приблизно однакові органи. Така гомомонність є ознакою примітивної організації і найбільш виразна у поліхет, які ведуть рухливий спосіб життя. Гетеромонність сегментів значно виявляється у сидячих поліхет як слідство неоднакових умов життєдіяльності передньої частини тіла, яка висовується із трубки, і задньої, яка завжди утримується в глибині трубки.

Тіло багатощетинкових кільцеців, як правило, забезпечено різноманітними придатками, які є органами руху і частково органами чуття. Найбільш розвинені придатки на головному сегменті, де вони мають інший характер у порівнянні з придатками тулубових сегментів. Головний відділ складається із передротової частини – простоміума, або головної лопаті, і перистоміума, який несе ротовий отвір і являється першим сегментом. Але він може утворюватися за рахунок об'єднання декількох (2–3) передніх сегментів. Процес цефалізації – включення одного і більше тулубових сегментів в головний відділ – спостерігається не тільки у поліхет, а і у членистоногих.

Найбільш поширеними і характерними *придатками простоміума* є пара щупиків, або пальп. На простоміумі розташована також пара, або більше органів дотику – щупалець (антен), які можуть мати різноманітну форму і розмір. На перистоміумі в різній кількості можуть утворюватися також вусики, або цири. Пальпи і антени інервуються за рахунок головного мозку. Вусики інервуються за рахунок переднього кінця черевного нервового ланцюжка.

Для тулуба характерна присутність парних бічних виростів – *параподій*. Це короткі, еластичні та рухомі вирости тіла. Вони є першими, але ще дуже примітивними кінцівками, які з'являються у безхребетних. Вони розташовані по боках тіла метамерно по дві на кожний сегмент. Параподія складається із базальної нерозчленованої частини і двох гілок: спинної (нотоподія) і черевної (невроподія). Від базальної частини спинної та черевної лопаті параподії відходять тонкі щупальцеподібні придатки – вусики, які виконують нюхову та дотикову функцію. Кожна гілка параподії містить жмутик щетинок, кінці яких стирчать назовні. Тонкі еластичні щетинки складаються із органічної речовини, яка за складом близька до хітину. Кожна щетинка є продуктом виділення одної крупної епітеліальної

клітини, яка розміщена на дні міхуроподібного вп'ячування стінки параподії. Одна із щетинок кожного жмутика відрізняється від інших своїми великими розмірами та міцністю. Це є опорна щетинка. До неї прикріплені м'язи, які забезпечують рух всього жмутика. Рухи параподій одноманітні. Вони рухаються з переду назад і таким чином пересувають тварину вперед. Під час руху параподії зачіпляються щетинками за нерівності субстрату. Пелагічні види здатні рухатись дуже швидко. Форма і розміри параподій і щетинок, а також кількість останніх сильно варіюють. Параподії поліхет схильні до видозмінення. Більшою мірою ця схильність стосується редукції спинної гілки, що веде до утворення одnogілкових параподій. У деяких примітивних форм параподії і щетинки відсутні. Краще вони розвинені у поліхет, які активно рухаються. Форма щетинок настільки характерна, що досвідчений фахівець може тільки за допомогою щетинок визначити вид морського черва. Ця можливість є дуже важливою, коли необхідно визначити склад їжі деяких видів риб за допомогою неповністю перетравлених залишків із їх кишечника. У сидячих форм у зв'язку з їх способом життя спостерігається часткова редукція параподій. В даному випадку параподії формуються лише в передній частині тіла, яка здатна висовуватися за межі трубки і здатна до відносно енергійних рухів. Навпаки, в задній частині тіла параподії таких поліхет редукують, а щетинки стирчать назовні безпосередньо із стінки тіла.

Поліхети, які мешкають на поверхні ґрунту, мають два типи щетинок. Одні з них гострі, як колючки у троянди. Інші щетинки стирчать доверху і мають зубчики, як у гарпуна. Вони забезпечують надійний захист, та іноді отруйні. У мешканців піщаних та вапняних трубок щетинки схожі на пташині дзьоби, рибальські гачки, гребінці для волосся.

Тіло поліхет вкрито *одношаровим шкірним епітелієм*, який виділяє тонку кутикулу. У деяких найбільш примітивних форм епітелій місцями може бути війчастим. Наприклад, у *Protodrilus* поздовжня смуга на черевній стороні тіла вкрита війками. Епітелій містить залозисті клітини. Секрет шкірних залоз може твердіти, утворюючи прозору трубочку. Іноді черв прикріплює до органічної основи трубки сторонні частки, наприклад пісок, шматочки черепашок молюсків, за рахунок чого зростає її міцність.

Нещодавно було встановлено, що поліхети можуть “розмовляти” за допомогою особливих речовин *телергонів*, які виробляються шкірними залозами та потрапляють у воду. Деякі з цих речовин збуджують та приваблюють особин протилежної статі. Завдяки таким речовинам самці швидко знаходять самок. Інші речовини мають неприємний запах та відштовхують ворогів. Деякі речовини викликають тривогу та рефлекс утікання. Поява таких речовин в воді – це сигнал небезпеки.

Внутрішня поверхня поздовжнього шару м'язів вкрита *одношаровим перитоніальним епітелієм мезодермального походження*. Під ним знаходиться вторинна порожнина тіла значних розмірів – целом.

Целом розміщується між кишечником і стінкою тіла. Він не цілісний, а утворений подвійними мішками, які розташовані метамерно; целомічні мішки відсутні в простоміумі та пігідіумі. Стінки целомічних мішків стикаються одна з одною над і під кишечником. Таким чином вони утворюють двошарову поздовжню перетинку – брижу, або мезентерій, за допомогою якого кишечник підвішується до стінок тіла. Крім того, на межі сегментів стінки сусідніх целомічних мішків утворюють двошарову поперечну перетинку – септу, або дисепимент, який пересікає порожнину тіла. Целом заповнений рідиною, в якій плавають амебоїдні клітини.

Целом виконує різноманітні функції. Перш за все, він має опорне значення. Целомічна рідина за складом близька до води. Під час скорочення шкірно-м'язового мішка стінки тіла тиснуть на целомічну рідину, і все тіло набуває значної пружності. Під час витягування тіла, під час його скорочення та інших типах руху значна кількість целомічної рідини переміщується із одної частини тіла в іншу. Це можливе при відсутності дисепиментів в деяких сегментах, або при наявності в них отворів. Інші функції целома – розподільна, видільна та статева. В целом потрапляють травні речовини із кишечника, потім вони розподіляються в організмі. В целом потрапляють та накопичуються рідкі та тверді екскрети – продукти обміну речовин. В целомі також відбувається дозрівання статевих клітин – спермій та яйцеклітин.

Травна система починається ротом, який лежить на черевній стороні перистоміума. Кишечник складається із ектодермальної передньої, ентодермальної середньої та ектодермальної задньої кишок. Остання закінчується на анальній лопаті порошицею. Передня кишка може складатись із кількох відділів. Передній із них – невелика ротова порожнина, за якою розташована м'язова глотка. У багатьох видів хижих бродячих поліхет на внутрішній поверхні глотки кутикула місцями сильно потовщується та утворює гострі хітиноїдні зубці, або щелепні пластинки; зубці під час вивертання глотки забезпечують захоплення здобичі. У нехижких сидячих форм глотка розвинена слабо. Середня кишка зазвичай має вигляд прямої трубки, задня кишка коротка. Бродячі поліхети - переважно хижаки, які живляться дрібними тваринами. Сидячі поліхети живляться головним чином зваженими в воді органічними частками та дрібними організмами. Для збирання травних часток і для підведення їх до рота використовуються сильно розвинені пір'ясті головні щупики – пальпи. Вони також виконують функцію зябер.

Серед поліхет зустрічаються і стрімливі хижаки. До таких належить більшість пелагічних форм. Такі поліхети мають довгу глотку, яку вони здатні викидати вперед. Глотка забезпечена придатками, які дозволяють захоплювати здобич, гострими колючками, або міцними щелепами. Пелагічні поліхети наздоганяють свою здобич та захоплюють її за допомогою придатків глотки, які схожі на пальці руки. Деякі поліхети полюють на молодих риб. Донні хижаки мають величезну м'язову глотку з

міцними щелепами. Наприклад, *морська миша* живиться дрібними ракоподібними, моллюсками, кільчастими червами, гідроїдами. Деякі живляться рослинами. Так *Nereis pelagica* живиться стеблинами та листям ламінарії.

Органи дихання багатощетинкових досить різноманітні. Примітивні поліхети дихають за допомогою всієї поверхні тіла, як і нижчі черви. У більшості функцію дихання виконують видозмінені ділянки параподій. Часто спинні вусики перетворюються на зябра. Усередину зябри заходять кровоносні судини, а розчинений у воді кисень потрапляє в кров через стінку зябри. Зябри мають листоподібну, пір'ясту, або кущеподібну форму. Вони з'являються на окремих ділянках тіла поліхети.

Кровоносна система у більшості випадків складається з двох поздовжніх судин – спинної та черевної. Спинна судина розташована уздовж всього тіла понад кишкою, черевна судина – попід нею, та обидві судини розташовані поміж двох шарів спинного та черевного мезентерія. Порожнина кровоносних судин є залишками первинної порожнини тіла. Обидві судини сполучені за допомогою численних дрібних судин, які розташовані під перитоніальним епітелієм кишки та кільцевими судинами, які огинають целом. Кільцеві судини розташовані метамерно, іноді по декілька в кожному сегменті. До них належать судини, які спрямовані до зябер та повертають кров від зябер і нефрідій, де кров звільняється від продуктів розпаду. Головні судини та їх гілки наприкінці кінців утворюють сітку найтонших капілярів. Сітка капілярів надзвичайно густа. У піскожила, наприклад, вона налічує до 6000 чарунок на 1 мм квадратний. Кровоносна система замкнена, тобто капіляри, які несуть кров від головних судин до тканин тіла, безпосередньо переходять в систему капілярів, які повертають кров до головних судин.

Рух крові забезпечується ритмічною пульсацією стінок спинної судини, а іноді і деяких інших судин. Загальний напрямок струму крові в спинній судині – ззаду наперед, а в черевній судині – зпереду назад..

Іноді кров має червоний колір, наприклад у піскожила, за рахунок наявності в ній речовини, до складу якої входить залізо. Ця речовина за структурою близька до гемоглобіну хребетних. Але на відміну від хребетних, ця речовина розчинена в рідині крові, а не утримується в кров'яних клітинах. У деяких сидячих поліхет кров має зелений колір. Зелений колір залежить від наявності хлорокруорину, який за властивостями близький до гемоглобіну.

Видільна система поліхет складається з нефрідій. Частіше кожний сегмент тулуба містить одну пару видільних протоків, тому нефрідії також називають сегментарними органами. Внутрішній кінець кожного нефрідія знаходиться в целомічній порожнині сегмента поблизу його задньої стінки. Канал нефрідія крізь дисепімент проходить в порожнину наступного сегмента і потім відкривається на боковій стінці назовні. Таким чином, кожний канал знаходиться в двох сегментах.

Дослідження показали, що нефрідії багатьох поліхет, не дивлячись на однакове розміщення, мають різну будову. У деяких нижчих форм сегментарні органи є протонефрідіями. В такому разі на внутрішнім кінці видільної протоки знаходиться жмутик тонких відростків, булавоподібно розширених на кінцях. Кінцевий відділ протоки нібито вкритий жмутом шпильок, це є особливі джгутикові клітини – соленоцити. Голівка соленоцита є тілом клітини з ядром; від цієї клітини відходить довга порожня стеблина, яка відкривається в порожнину головного каналу протонефрідія. В порожнину стеблини від тіла клітини звисає джгутик, або жмутик джгутиків. Соленоцити можна порівняти з зірчастими клітинами протонефрідіїв, а джгутики з миготливим полум'ям. Вивчення соленоцитів за допомогою електронного мікроскопа дозволило виявити, що вони мають будову, схожу до будови протонефрідіїв стьожкових червив. В обох випадках стінка стеблини має кілька десятків найтонших паралельних один одному щілиноподібних отворів.

Головна функція соленоцита – осморегуляція (як і у стьожкових червив). Виділення продуктів обміну речовин відбувається крізь стінки головної протоки протонефрідія.

У багатьох поліхет замість кінцевого жмутика соленоцитів, який в даному випадку атрофується, з'являється невеликий, з великою кількістю війок, отвір. Він відкривається в целом, нефрідій перетворюється в метанефрідій. Метанефрідії і протонефрідії гомологічні, це підтверджено розвитком обох утворень із ектодерми.

Подальше ускладнення структури видільної системи полягає в її об'єднанні зі статевими протоками. Початковою формою статевих протоків поліхет були статеві лійки, або целемодукти – короткі протоки мезодермального походження. Вони відкривались одним кінцем назовні, а іншим (лійкою) – в целом. У деяких поліхет відбулося зростання статевих лійок з головною протокою протонефрідія. Внаслідок утворились змішані нефрідії, або нефроміксії, протоки і соленоцити яких походять від протонефрідія, а лійка – від статевої протоки.

Поліхети мають і інші утворення, які виконують видільну функцію. На деяких ділянках стінок кровоносних судин перитоніальний епітелій складається із великих клітин, які містять безліч жовтих зерен – це нерозчинні продукти обміну речовин (гуанін або солі сечової кислоти). Ці хлорогенні клітини гинуть, а їх вміст потрапляє в целом і далі завдяки нефрідіям – назовні.

Нервова система має різні ступені ускладнення. Типова центральна нервова система складається із парних мозкових гангліїв, двох коннективів, які огинають глотку, і парного черевного нервового стовбура. Поперечні нервові стовбури, які пов'язують ганглії в межах одного сегмента, називаються комісурами.

У примітивних форм обидва ланцюги черевного стовбура широко відведені один від одного та мають рівномірну оболонку, яка складається із

нервових клітин. Далі у частини поліхет правий і лівий черевні стовбури починають наближатися один до одного у напрямку до середньої лінії. В кожному сегменті на них з'являється накопичення гангліозних клітин, та обидва ганглії сполучаються поперечною комісурою. Нервова система такого типу носить назву нервової драбини. У більшості поліхет нервові стовбури наближуються один до одного настільки, що обидва ганглії кожного сегмента зливаються. В таких випадках первинну подвійність черевного стовбура можна визначити тільки за допомогою мікроскопічного методу на поперечних перерізах. Нервова система такої будови називається нервовим ланцюжком.

Інше поступове ускладнення нервової системи полягає в її занурюванні із шкірного епітелію в порожнину тіла. Під час ембріонального розвитку нервова система зароджується у вигляді потовщення ектодерми. У деяких поліхет черевна нервова система залишається в шкірному епітелії і у дорослих червив. У багатьох поліхет нервові стовбури занурюють не тільки під шкіру, а і під шкірно-м'язовий мішок, в порожнину тіла.

Від центральної нервової системи відходять численні нерви. Головний мозок надсилає від себе нерви до антен, пальп, очей. Кожний ганглії черевного нервового ланцюжка іннервує різні органи відповідного сегмента.

Органи чуття краще розвинені у бродячих поліхет. Крім епітеліальних чутливих клітин, які розсіяні у шкірі, є спеціальні органи дотику та хімічного чуття. До таких органів належать антени, пальпи, в'їчасті ямки, які розташовані на простоміумі, та чутливі вусики пароподій.

Органи чуття рівноваги зустрічаються рідко, однак у деяких поліхет, особливо у сидячих, в передніх сегментах тіла налічується від 1 до 5 і більше пар статоцистів.

Органи зору мають майже всі багатощетинкові. Частіше очі розташовані на спинній стороні простоміума у кількості 2 або 4 та іннервуються від середньої частини головного мозку. Найпростіше око це келихоподібне вп'ячування ектодерми зі звуженим отвором. Епітелій, який вистеляє ямку ока, виконує функцію сітківки, а по краях вп'ячування переходить в звичайний шкірний епітелій. Сітківку складають клітини двох типів. З них світлочутливі є дійсно ретинальними клітинами. Кожна така клітина на кінці, який звернутий в бік порожнини вп'ячування, тобто у напрямку світла, має світлочутливу паличку, а на протилежному кінці продовжується як нервове волокно. У планктонних форм око значно ускладнюється: воно відокремлюється від шкіри та перетворюється в замкнений міхур, в середині якого виділяється кристалик та склоподібне тіло. Очі обох типів належать до неінвертованих. Але крім надмозкових очей у поліхет іноді розвиваються очі на інших частках тіла та з іншою будовою. Наприклад, у багатьох сидячих форм, які живуть в трубках, розвивається численна кількість очей на пальпах, які перетворені на зябра. У деяких очі розвинені біля порошиці.

Статева система має просту будову. Багатощетинкові роздільностатеві, зовнішні відміни представників різних статей відсутні. Статеві залози формуються у всіх (крім передніх і задніх) сегментах і базуються під шаром перитоніального епітелію. Статеві клітини посилено діляться і утворюють статеві залози. Спочатку гонади вкриті тонким шаром перитоніального епітелію, який згодом лопається, а статеві клітини опиняються в ціломі. Деякий час вони вільно плавають в рідині порожнини і згодом досягають статевої зрілості. У тих поліхет, які не мають статевих протоків, статеві продукти виводяться назовні крізь розриви стінки тіла. У деяких поліхет є самостійні статеві протоки, у інших утворюються комплекси з нефрідіями. Запліднення зовнішнє.

Іноді у поліхет спостерігається *нестатеве ромноження*, яке пов'язане з періодом визрівання статевих продуктів. Переходом до цього виду розмноження можна вважати так звану епітокну форму багатощетинкових. Як правило, досягнення статевої зрілості не впливає на організацію черва. Але іноді тулубові сегменти визнають значної модифікації та у вигляді так званої епітокної частини значно відрізняються від іншої атокної частини тварини. Частіше епітокною стає задня половина черва. Зміни, яких набуває епітокна частина: сильний розвиток параподій і щетинок, значна рудиментація кишечника, зміни кольору і т.і. Статевозрілі епітокні стадії деяких представників родин *Nereidae*, *Eunicidae* та інших піднімаються на поверхню води та за допомогою сильних параподій вільно плавають, розпочинаючи статеве розмноження. Таким є палоло – *Eunice viridis* - Тихого океану, який періодично в численній кількості піднімається з дна. На цей час він є об'єктом лову для туземців. Тихоокеанський палоло живе на коралових рифах біля островів Фіджі і Самоа. Він піднімається на поверхню в жовтні, або листопаді в день нового місяця. Він з'являється в такій кількості, що вода стає майже непрозорою. Передній кінець палоло залишається на дні, а більш велика епітокна задня частина до 40 см довжиною спливає на поверхню. На цей час епітокна частина утримує величезну кількість статевих клітин. Місцеве населення з нетерпінням очікує часу розмноження палоло. Сотні човнів виходять в море. Палоло вживають як ласощі в смаженому та сушеному вигляді.

У інших видів задня половина відривається від передньої, регенерує на місці розриву нову голову та плаває за допомогою міцних параподій. Нестатева частина залишається в місці свого мешкання та регенерує задні сегменти.

Іноді епітокна частина може утворювати голову ще до початку відділення від атокної частини, а нестатева – почати регенерацію задніх сегментів: тварина має вигляд двох особин різної будови, які об'єднані зоною регенерації. Іноді ще до відділення першого сформованого статевих індивіда попереду нього за рахунок зони регенерації утворюється друга, третя, до 30 статевих особин, які розташовані в один ряд. Утворюється тимчасовий ланцюжок особин. Потім статеві особини відділяються.

Розвиток. Дроблення яйця повне. Спочатку двома послідовними меридіональними поділами яйце поділяється на 4 приблизно однакових бластомери: А, В, С, D. До того ж В відповідає за майбутню черевну, а D – майбутню спинну сторону зародка. Потім ці 4 клітини діляться косою борозною на 4 дрібні верхні (анімальні) і 4 нижні крупні (вегетативні) клітини. Утворюється квартет мікромерів і квартет макромерів. Мікромери мають позначки 1a, 1b, 1c, 1d в залежності від походження, макромери відповідно – 1A – 1D. Далі дроблення відбувається шляхом послідовного відділення від макромерів у напрямку до анімального полюсу 2-го, 3-го, 4-го квартетів мікромерів, під час відділення кожного нового квартету клітини попередніх квартетів теж діляться.

Важлива особливість відділення мікромерів полягає в зміні напрямку веретена ділення: анімальний його кінець відхиляється то у напрямку руху годинникової стрілки, то у протилежному напрямку, якщо спостереження проводити з боку анімального полюса яйця. Якщо під час утворення 1-го квартету ядерні веретена бластомерів нахилені в один бік, то під час відділення 2-го квартету, всі вони відхиляються в протилежний бік. В результаті верхні шари клітин розташовані не прямо над нижніми, а начебто у шаховому порядку. Наприклад мікромер 1a лежить частково над макромером 1A і частково над макромером 1B. Такий тип дроблення має назву спірального.

Уже на ранніх стадіях подальший розвиток кожного бластомера точно визначений. Перші 3 квартети мікромерів ідуть на утворення ектодерми личинки, один із макромерів 4-го квартету – нащадок клітини D, який позначається 4d, продукує ціломічну мезодерму, а інші мікромери 4-го квартету та всі макромери продукують ентодерму. У зв'язку з таким раннім визначенням подальшого розвитку бластомерів дроблення кільчастих червильців називається детермінативним. Внаслідок дроблення утворюється кулеподібна бластула, із якої за рахунок занурювання усередину бластоцеля групи великих ентодермальних клітин утворюється гастрюла. Бластопор гастрюли розміщується на її вегетативному полюсі. Потім бластопор витягується поздовж одного із боків гастрюли (майбутнього черевного) до її екватора, а позаду замикається. Його передня частина перетворюється на ротовий отвір. На нижньому полюсі зародка утворюється порошиця. Поступово зародок перетворюється в характерну для поліхет личинку – трохофору.

Трохофора – типова планктонна личинка, яка плаває за допомогою війок. Тіло її має більш – менш кулеподібну, або еліптичну форму. На передньому (анімальному) полюсі личинки розвивається чутливий тім'яний султан довгих війок, які прикріплені до тім'яної платівки – групи ектодермальних клітин. Здовж екватору личинки попереду рота розташоване характерне передротий вінчик війок – прототрох. Іноді позаду рота розвивається менший післяротий вінчик війок. Кишечник починається ротом посередині черевної сторони личинки, закінчується

порошицею на її задньому полюсі та складається із трьох відділів. Передня і задня кишка утворюються за рахунок вп'ячування ектодерми, а середня кишка формується за рахунок ентодерми. Між кишечником і стінкою тіла знаходиться первинна порожнина тіла, яка пересікається тонкими м'язовими волокнами. По боках кишечника лежить пара маленьких протонефрідіїв.

Мезодермальні органи личинки (головним чином м'язові волокна), розвиваються із кількох клітин, які лежать по краях бластопора і називаються мезенхімою. Інший мезодермальний зачаток становить собою дві великі мезодермальні клітини – первинні мезобласти (іноді їх називають телобластами) – нащадки бластомера 4-d, які лежать по боках кишечника.

Після закінчення планктонного періоду життя починається метаморфоз трохофори. Задня (вегетативна) півкуля личинки виростає в довжину та поділяється одночасно на декілька (3, 7, 9 – 13) сегментів. На сегментах розвиваються пароподії та щетинки. Одночасно обидві первинні мезодермальні клітини, посилено розмножуючись, утворюють дві мезодермальні стрічки, що лежать по боках кишечника. Під впливом зовнішньої сегментації мезодермальні стрічки розділяються на парні групи клітин таким чином, що в кожному сегменті опиняється своя пара мезодермальних клітинних зачатків. Спочатку вони компактні, а потім в них з'являється порожнина – зачаток вторинної порожнини тіла, яка оторочена клітинною стінкою, що є стінкою ціломічного мішка. В кожному сегменті таким чином розвивається пара ціломічних мішків. В процесі метаморфоза частина клітин тім'яної пластинки трохофори занурюється під покрови та утворює головний мозок. На черевній стороні у вигляді парного потовщення ектодерми закладаються черевні нервові стовбури. Потім вони з'єднуються з головним мозком за допомогою навкологлоткових коннективів. Із ектодерми розвиваються і органи чуття – очі, пальпи.

Таким чином, із несегментованої, первиннопорожнинної трохофори формується наступна личинкова стадія – *метатрохофора*, для якої характерна сегментація та метамерний целом. Трохофора складається із головної лопаті (простоміума), декількох сегментів і маленької анальної лопаті (пігідіума) з порошицею на кінці. Головна лопать – це фактично неперетворена передня передротова півкуля трохофори, а анальна лопать – остання частка трохофори, яка лежить позаду рівня первинних мезодермальних клітин. Таким чином, обидва відділи метатрохофори за походженням значно відрізняються від сегментів тулуба. Значною особливістю сегментів метатрохофори є те, що вони з'являються одночасно.

Деякий час метатрохофора плаває, чи перебуває на дні, значно не змінюючись, а потім підлягає наступному метаморфозу. На передньому краї анальної лопаті утворюється зона росту, клітини якої безперервно розмножуються. Попереду цієї зони знаходяться тканини, які швидко ростуть, але ще не диференціюються. В цій зоні формуються нові сегменти та послідовно один за іншим відокремлюються у напрямку до преднього

кінця тіла. Процес продовжується до тих пір, поки не утвориться стільки сегментів, скільки їх має дорослий черв. Іноді первинні мезодермальні клітини зберігаються в зоні росту і дають початок мезодермальним стрічкам. Однак частіше ці клітини цілком використовуються для утворення ціломічної мезодерми метатрохофори, тоді мезодермальні стрічки утворюються за рахунок розмноження ектодермальних клітин зони росту. Від мезодермальних стрічок послідовно відділяються парні зачатки ціломічних мішків. Кожний знов утворений сегмент одержує свою пару таких зачатків, із яких розвиваються його ціломічні мішки. Ці мішки розростаються по боках кишечника доверху і донизу, поступово витискуючи первинну порожнину тіла. Правий і лівий мішки в кожному сегменті зустрічаються над і під кишкою здовж спинної і черевної лінії, а пари мішків, які розташовані у сусідніх сегментах, теж стикаються своїми передніми і задніми стінками. Внаслідок цього процесу первинна порожнина тіла личинки заміщується ціломом. За рахунок стінок ціломічних мішків, які стикаються над і під кишкою, утворюються спинна та черевна брижі, а на місці стикання пар мішків сусідніх сегментів – поперечні септи між порожнинами окремих сегментів – дисепименти. Поздовжні кровоносні судини – спинна та черевна – утворюються за рахунок первинної порожнини тіла, які залишаються між брижами (між двома шарами перитоніального епітелію).

Похідними мезодерми є: із шкірно-м'язового листка ціломічних мішків утворюються м'язи тіла, із кишко-м'язового листка – м'язи кишечника. Крім того, за рахунок стінок мішків утворюються перитоніальний епітелій і статеві лійки (целомодукти).

На кожному сегменті розвиваються параподії, а всередині нього формуються відповідні участки черевних нервових стовбурів, черевні ганглії, органи виділення...

Важливим для розуміння організації кільчастих черв, рівно як і для розуміння організації інших типів, які походять від кільчастих, є подвійність походження сегментів, які складають тіло цих тварин. Ми бачимо, що в процесі метаморфозу спочатку утворюються сегменти метатрохофори, потім формуються всі інші. Це явище було відкрите видатним ембріологом П.П. Івановим, який розробив теорію подвійного походження метамерії, яка має величезне значення для розуміння еволюції всіх сегментованих тварин. Нечисленні сегменти метатрохофори Іванов назвав ларвальними (тобто личинковими) на відміну від тих, які утворюються пізніше, тобто постларвальних сегментів. Ларвальні сегменти мають суттєві особливості: утворюються одночасно, сегментація починається з зовнішніх органів, у них відсутні статеві залози і статеві лійки, іноді відсутня і метамерність цілому. Навпаки, під час утворення постларвальних сегментів із зони росту перш за все сегментується мезодерма, утворюється кровоносна система, статеві залози і статеві лійки.

Таким чином, тіло дорослого полімерного черва складається із наступних, різних за походженням відділів: 1) головної лопаті, або простоміума, що є видозміненою передньою півкулею трохофори; 2) декількох ларвальних сегментів; 3) численних постларвальних сегментів і 4) анальної лопаті, або пігідіума, який походить із самої задньої частки трохофорної личинки.

Олігомірні кільчасті черви у складі тулуба мають тільки ларвальні сегменти. Тому вони нагадують личинку метатрохофору.

Таким чином, найважливішими рисами розвитку поліхет є спіральне дроблення, детермінативний тип дроблення, утворення личинки трохофори, утворення мезодерми шляхом відділення двох мезодермальних стрічок, які утворюються із двох мезобластів - первинних мезодермальних клітин. Ці клітини називають телобластами, відповідно даний спосіб утворення мезодерми називають телобластичним.

Екологія. До класу поліхет належить біля 5300 видів, головним чином морських. Тільки деякі представники зустрічаються в прісних водах, наприклад в Байкалі. Деякі види зустрічаються в Азовському і Каспійському морях. Лише один вид мешкає в прісній воді печер Герцеговини – *Merifugia*. Єдиний представник родини *Nereidae* живе в тропіках, серед пальмових дерев на плантаціях бананів і какао. Ці черви живляться гнилим листям та солодкими плодами. Поліхети – коменсали живуть в парагастральній порожнині губок, де знаходять дім і їжу, деякі зустрічаються в морських зірках. У виключних випадках поліхети паразитують на рибах. Наприклад, *Ichthyotomus sanguinarius*, який за допомогою рота прикріплюється до плавців морських вугрів, подорожує з ними через Атлантичний океан та висмоктує їх кров. Найбільш різноманітна фауна поліхет в тропічних морях. Але і в північних морях вони зустрічаються великими скопищами. Наприклад, в Баренцевому морі щільність поліхети *Maldane sarsi* досягає 90 тис. екземплярів на кожний квадратний метр морського дна. Вони утворюють живі килими дивовижних візорунків, які сяють всіма кольорами райдуги.

Більшість багатощетинкових мешкає на дні водойм поблизу берегів. Деякі мешкають на глибині більш ніж 1000 м, а деякі були знайдені навіть на глибині 8000м. Невелика кількість видів веде вільноплаваючий спосіб життя в планктоні. Такі поліхети мають склоподібні прозорі тіла. Ті, що мешкають на дні, зустрічаються серед водних рослин, але багато які ведуть риючий спосіб життя, утворюючи в піску, або в мулі довгі нори. Такий спосіб життя веде піскожил – *Arenicola* та інші. Піскожил живе в норах, які мають два отвори. Обидва отвори відкриваються на поверхню ґрунту. За допомогою глотки піскожил захоплює і проковтує пісок разом з органічними частками. Пісок проходить через кишечник і потім викидається позаду. Тому на рівні рота пісок утворює своєрідну лійку. В цю лійку потрапляють залишки водоростей, якими живиться піскожил. Таким чином, піскожил забезпечує собі захист від ворогів та безперервне

надходження їжі. Однак деякі риби мають можливість ухопити піскожила в той час, коли він висовує задню частину тіла для того, щоб позбавитись піска із кишечника. Тріска, навага та інші риби хапають піскожила за "хвіст", намагаючись витягнути його повністю. Але він утримується в норі за допомогою щетинок, хвіст відривається і залишається в роті у риби, а піскожил ховається в норі. Через деякий час у піскожила виростає новий "хвіст". Так утворений в процесі еволюції ланцюг взаємних пристосувань дозволяє піскожилу залишитись живим, а рибі ситою. Особливу біологічну групу складають сидячі поліхети, які виділяють навколо себе захисні трубки, із яких висовується лише передній кінець тіла черва.

Є такі поліхети, які світяться. Це особливий тип захисту. Деякі поліхети, що світяться у темряві, здатні посилювати світіння якщо їх потурбувати. Яскравий спалах світла здатний налякати ворога. Але вороги бувають різні. Деяких світіння навпаки приваблює. Наприклад деякі краби охоче їдять афродитид, які світяться.

Розміри представників класу коливаються в межах від кількох міліметрів до 3 метрів (*Eunice gigantea*).

Класифікація. Клас *Polychaeta* поділяється на два підкласи: бродячі (*Errantia*) та сидячі поліхети (*Sedentaria*).

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 211-228 (Догель, 1981).

Лекція 9.

Тип Кільчасті черви (Annelida) Клас Малощетинкові (Oligochaeta). Клас П'явки (Hirudinea). Клас Динофіліди (Dinophilida). Тип Камптозої (Kamptozoa). Тип Ехіуриди (Echiurida). Тип Сипункуліди (Sipunculida).

План лекції

1. Загальна характеристика класу Малощетинкові (*Oligochaeta*).
2. Особливості зовнішньої та внутрішньої морфології Малощетинкові
3. Розмноження і розвиток Малощетинкові.
4. Екологія та поширення
5. Загальна характеристика класу П'явки (*Hirudinea*).
6. Особливості зовнішньої та внутрішньої морфології п'явок.
7. Розмноження і розвиток п'явок.
8. Систематика П'явок
9. Екологія, поширення та значення п'явок
10. Загальна характеристика класу Динофіліди (*Dinophilida*).
11. Загальна характеристика типів Камптозої (*Kamptozoa*), Ехіуриди (*Echiurida*), Сипункуліди (*Sipunculida*).
12. Філогенія щетинконогих.

Малощетинкові, або олігохети, становлять групу тварин, різноманітних щодо розмірів і будови їхнього тіла. Серед них трапляються досить дрібні форми, кілька міліметрів завдовжки, а деякі, навпаки, досить крупні наприклад, *Phinodrilus farner* досягає більше 2 м. Відповідно до розмірів тіла олігохети мають також і різну кількість сегментів: дрібні форми мають лише два-три сегменти, тоді як у великих кількість їх досягає 600.

Порівняно з поліхетами малощетинкові мають деяку відмінність у будові тіла. Зовні сегментація тіла гоміомна, але у внутрішній будові помітна відмінність між сегментами різних ділянок.

Вище згадувалося, що у деяких поліхет відбулася редукція частини параподій; що ж до олігохет, то в них параподії зникли зовсім і залишилися лише щетинки. Відповідно до двох гілок параподій вони утворюють два пучки - спинний і черевний, що сидять безпосередньо в стінках тіла. На відміну від поліхет розміри і кількість щетинок зменшуються. Так, наприклад, у дощового черв'яка кожний пучок складається лише з двох щетинок, причому вони настільки короткі, що неозброєним оком їх не видно.

Шкірно-м'язовий мішок. Зовні тіло олігохет вкрите кутикулою, під якою лежить гіподерма, що складається з одного або двох шарів епітеліальних клітин. В епітелії є залози, що виділяють слиз. Під гіподермою лежить м'язовий мішок, який складається з кільцевого та поздовжнього шарів. Поздовжній шар більш потужний і у деяких форм розбитий на окремі поздовжні стьожки.

Шкірно-м'язовий мішок охоплює цілом. Спинної мезентеріальної перегородки (брижі) немає, черевна ж у більшості недорозвинена.

Септи, що ділять цілом поперек на окремі камери, розвинені добре, хоча у деяких форм вони частково редуковані. Цілом заповнений порожнинною рідиною, в якій плавають клітинні елементи. Для олігохет характерна наявність на їх тілі *нояска (clitellum)*.

Травна система починається ротовим отвором, розміщеним на черевній стороні переднього кінця і ротовою лопаттю (*prostomium*). Кишечна трубка поділяється на три відділи: передню, середню і задню кишки. Значно диференційована передня кишка. Так, наприклад, у дощового черв'яка ротова порожнина переходить в мускулясту глотку, за глоткою йде стравохід, який, розширюючись, переходить у волю. За волю розміщене друге розширення - мускулястий шлунок. У стравохід дощового черв'яка впадають вапнякові залози, виділення яких, на думку деяких дослідників, служать для нейтралізації зайвої кислоти, що накопичується в кишечнику, в зв'язку з поїданням гниючих рослин, багатих на органічні кислоти. Середня кишка має вигляд прямої трубки, спинна сторона якої утворює поздовжню жолобкувату угнутість всередину, що має назву тифлозоля. Така угнутість збільшує всмоктувальну поверхню кишки. В середній кишці відбувається перетравлення і всмоктування їжі. В епітелії її

стілки є залозисті клітини, які виділяють у просвіт кишки травні соки. У більшості олігохет просвіт середньої кишки встелений війчастим епітелієм, а зовні перитонеальний епітелій перетворений на *хлорагогенні клітини*, зв'язані з видільним процесом. Середня кишка переходить у коротку задню, що відкривається анальним отвором.

Дихання відбувається через поверхню тіла.

Кровоносна система у різних форм олігохет має різну будову. У більш примітивних вона складається з поздовжньої спинної пульсуючої судини, що лежить над кишечником, черевної судини та кишечного синуса. Синус складається з наповнених кров'ю щілин, які лежать між мускулатурою і кишечним епітелієм. Завдяки контактові з кишечним епітелієм у кров з кишечника надходять перетравлені поживні речовини. Кров рухається завдяки пульсації спинної судини. У спинній судині вона рухається ззаду наперед. Через передні кільцеві судини, що з'єднують спинну і черевну судини, кров потрапляє з першої в другу; тут вона тече спереду назад. З черевної судини кров надходить у синус, а з синуса – в спинну судину.

У вищих олігохет кровоносна система замкнена і має складнішу будову. Так, наприклад, у дощового черв'яка кровоносна система складається з спинної, черевної, невральної (що лежить під нервовою системою), бокових та кільцевих судин. Кільцеві судини переднього кінця, що лежать в межах 7 і 11 сегментів, мають мускулясті стінки, здатні пульсувати, і виконують функцію серця (їх називають «*серцями*»).

Зазначені судини утворюють відгалуження, що йдуть до різних органів. Кров дощового черв'яка має червоний колір, що залежить від розчиненого в плазмі гемоглобіну.

Видільна система олігохет представлена метанефридіями, сегментарними органами, які були вже описані раніше. Продукти виділення що циркулюють в кровоносній судині, потрапляють в хлорагогенні клітини, якими вкрита поверхня середньої кишки. Ці клітини після переповнення екскретатами відриваються і попадають в порожнинну рідину, звідки виводяться метанефридіями назовні. Хлорагогенні клітини, які є збирачами екскретів, мають назву *екскретофорів*.

У типових випадках в кожному сегменті розміщено по два метанефридія, але є випадки, коли в сегменті з правого і лівого боку розвивається по кілька таких органів, утворюючи так звані меронефридії.

Нервова система складається з надглоткового парного ганглія, навкологлоткових комісур та черевного нервового ланцюжка, від якого відходять до різних частин тіла нервові тяжі. Крім черевного ланцюжка, є ще характерні для олігохет бокові тяжі, в бокових стьожках поздовжньої мускулатури, які беруть початок від навкологлоткового кільця.

Органи чуття олігохет розвинені слабше, ніж у поліхет. Вони зв'язані з периферичною нервовою системою і представлені чутливими клітинами, розкиданими в шкірі олігохет, чутливими щетинками, розміщеними на

передньому кінці тіла, в'їчастими ямками, що являють собою органи хімічного чуття. Деякі форми мають статоцисти та очі, причому очі звичайно мають вигляд пігментних бокалів.

Статева система і розмноження. Статева система олігохет гермафродитна. У найпростіших випадках яйцеклітини і сперматозоїди випадають з гонад у порожнину тіла, а звідти виводяться назовні через особливі протоки. В інших випадках статеві системи набирає складнішої будови, як це виявлено в дощового черв'яка. В 9-му, 10-му сегментах його тіла на черевній стороні розміщається дві пари сім'яників, що є утвором перитонеального епітелію. Сформовані сперматозоїди надходять в особливі сім'яні міхурці, де вони дозрівають. Від міхурців відходять канали, які зливаються в сім'япровід, що відкривається назовні на черевній стороні 15-го сегмента.

Жіноча статеві система складається з яєчників і яйцепроводів. Яєчників усього два, і вони розміщені в 13-му сегменті. Яйцепроводи починаються лійкою, проходять крізь поперечну перегородку і відкриваються назовні в 14-му сегменті (також на черевній стороні). Крім того, до цієї ж системи належать ще і дві пари сім'яприймачів у вигляді ямок, розміщених на черевній стороні 9-го і 10-го сегментів щелепні (*Arhynchobdellida*). Нарешті, до статевої системи певне відношення має і згадуваний вже поясок (*clitellum*), багатий залозистими клітинами.

Під час копуляції два гермафродитних черв'яки прикладаються один до одного своїми черевними сторонами, будучи обернені головними кінцями назустріч один одному. Під час копуляції черв'яки-копулянти обмінюються сім'ям, яке попадає в сім'яприймач партнера, і після цього розходяться.

Під час виділення яєчником яйцеклітин епітеліальні залози пояска виділяють слиз, з якого утворюється муфта. Внаслідок хвилеподібних скоротливих рухів стінок тіла муфта зсувається до переднього кінця, захоплюючи на своєму шляху виділені яйця, а також сперматозоїди з сім'яприймача. Таким чином і яйцеклітини, і сперматозоїди попадають у муфту, де й відбувається запліднення. Муфта, зійшовши з тіла черв'яка, перетворюється, зімкнувши свої краї, в кокон, в якому запліднені яйцеклітини розвиваються в молодих черв'яків (без личинкової стадії).

У олігохет трапляється також і нестатеве розмноження, що відбувається способом поперечного поділу. У більш примітивних форм тіло може поділятися на кілька частин, з яких утворюються дочірні організми.

Олігохетам властива велика регенераційна здатність. Кілька члеників, відокремлених від тіла черв'яка, здатні відновити весь організм, а в деяких форм, наприклад у *Lumbriculus*, один відокремлений членик здатний регенерувати все тіло.

Екологія та поширення. Переважна більшість малощетинкових черв'яків прісноводні тварини, проте серед них є й такі, що пристосувались до різних умов життя. Так, досить багато родин малощетинкових живе в ґрунті різної

вологості, а незначна кількість олігохет вторинно перейшла до життя в морській воді.

У прісних водах малоцетинкові трапляються у великих і маленьких озерах, у струмках і великих річках. Найбільш різноманітна прибережна фауна, проте олігохети трапляються і на значних глибинах. Більшість малоцетинкових потребує достатньої кількості кисню, але серед них є й такі форми, що здатні перебувати в анаеробних умовах.

Земляні олігохети (наприклад, дощові черви) ведуть риучий спосіб життя. В м'якому ґрунті вони роблять ходи за допомогою головної лопаті та роздування тіла; в твердому ґрунті вони значну частину землі перепускають через кишечник і виносять назовні у вигляді землястих екскрементів. Дощові черви проникають у ґрунт на різну глибину.

Земляні олігохети рідко виповзають із своїх нірок, а деякі з них на поверхні землі стають зовсім беззахисними.

Є олігохети, що пристосувалися до життя на дереві. Так, наприклад, *Pheretima moultoni*, що живе на острові Борнео, має сплюснуту форму і повзає по стовбурах та листі дерев.

Малоцетинкові пристосувалися до різних температурних умов: серед них відомі форми, які живуть в тропічних і полярних областях.

Живляться олігохети переважно гниючими рештками рослин. Незначна їх кількість живиться живими рослинами, але є й зоофаги.

Переважає більшість малоцетинкових веде вільноживучий спосіб життя, проте серед них трапляються коменсали та паразити. Так, родина *Branchiobdellidae* паразитує на зябрах ракоподібних.

Малоцетинкові черви становлять велику частину фауни дна водойм. Вони мають велике значення у живленні риб.

Велике значення мають дощові черви, яким присвятив спеціальне дослідження ще Ч. Дарвін. Риучись у землі, дощовий черв'як сприяє проникненню в ґрунт дощової води та повітря, отже, сприяє аерації ґрунту. Пропускаючи через кишечник велику кількість землі разом з органічними рештками, дощові черви роздрібнюють її, втягуючи в нірки залишки рослин, вони сприяють їх перегниванню, тобто беруть участь в утворенні гумусу. Риучись у ґрунті і сприяючи його зволоженню та аерації, дощові черви сприяють також процесам нітрифікації, відновленню структури ґрунту тощо.

Дослідження показали, що олігохети на здорові рослини не нападають. Є думки, що деякі види можуть нападати на пошкоджені рослини.

Клас П'явки (Hirudinea)

П'явки являють собою значно змінених олігохет, в яких у більшій чи меншій мірі редукована вторинна порожнина тіла та щетинки. Характерною ознакою п'явок є наявність у них присосків - переднього на головному кінці, і заднього (у деяких є лише задній присосок). П'явки ведуть або

хижацький, або паразитичний спосіб життя (ектопаразити). Живуть вони у морській або прісній воді і зрідка на суші.

Тіло п'явок видовжене і сплюснуте в спинно-черевному напрямі. Черевна сторона більш плоска, а спинна - опукла. Зовні тіло п'явок має часту кільчастість, яка, проте, не відповідає справжній сегментації. Зовнішніх кілець, що зачіпають лише покриви тіла і частково мускулатуру, значно більше, ніж сегментів. Так, наприклад, у *Aeanthobdellae* на один сегмент припадає 4 кільця, у щелепних - 5 кілець, у хоботних - від 2 до 14 тощо. Кількість сегментів у середньому менша, ніж у олігохет; найчастіше тіло п'явок складається з 27 сегментів, і, крім того, задній присосок являє собою продукт злиття 7 сегментів. Розміри тіла п'явок бувають різні: довжина тіла дрібних форм не перевищує сантиметра, тоді як крупні форми досягають 20 см завдовжки.

Шкірно-м'язовий мішок. Зовні тіло п'явок одягнене щільною кутикулою, під якою лежить епітелій. Епітелій багатий на слизові залозисті клітини та пігментні клітини, якими обумовлюється забарвлення тіла п'явок. Під епітелієм розміщується потужна мускулатура, що складається з кільцевих, діагональних та поздовжніх волокон. При цьому найбільш потужним є шар поздовжніх м'язів. Ясно виявленого целома у дорослих п'явок немає, а проміжок між стінками шкірно-м'язового мішка заповнений паренхімою, яку в багатьох місцях пронизують пучки спинно-черевних м'язів.

Сплющеність тіла, наявність двох присосків, паренхіми та спинно-черевних м'язів уподібнює п'явок до плоских червиг (сисунів), проте ця подібність є наслідком певної схожості умов життя обох груп тварин. Будова тіла п'явок значно складніша, ніж будова тіла плоских червиг. П'явки - вториннопорожнинні форми, але вторинна порожнина у них редукована до ступеня *лакун* і щілин між органами тіла.

Як показали дослідження, часткова редукція вторинної порожнини у п'явок є явищем вторинним. Крім того, серед різних форм п'явок є різні переходи в редукції, починаючи з примітивних представників, в яких целом цілком зберігся. До таких належить *щетинкова п'явка*, що паразитує на рибах, в якій збереглися щетинки (на передніх сегментах), целом і кровоносна система, а паренхіма розвинена слабо. У *хоботних п'явок* паренхіма значно розрослась, а целом зазнав редукції; проте тут він представлений цілою системою лакун. Цей процес ще далі пішов у щелепних п'явок.

Травна система у п'явок добре розвинена і має своєрідну будову. Ротовий отвір розміщений на дні переднього присоска. Кишечник складається з передньої, середньої і задньої кишки. Будова передньої кишки має систематичне значення. За особливостями будови цього органу п'явок поділяють на два основні ряди: *хоботних* та *щелепних*. У хоботних п'явок є хоботок, який утворився внаслідок розростання ротової порожнини і має вигляд трубки. Хоботок може висуватись назовні і служить для нападу.

Хоботком п'явка може утворювати поранення на поверхні тварин, вводити через них хоботок у тіло і смоктати кров завдяки насосній дії цього органу.

У щелепних п'явок хоботка немає, а на стінках переднього відділу глотки є три поздовжні мускулясті валики (один спинний й два бічних). На вільному краї цих валиків є ряд хітинових зубів, з яких утворюються зазублені щелепи. Згаданими щелепами п'явка проколює шкіру тварини, утворюючи тригранну ранку, з якої висмоктує кров.

З глоткою зв'язані одноклітинні залози, які частково відкриваються на краях ротового отвору (губні залози), а частково безпосередньо в щелепи, виділяючи особливу білкову речовину *гемофілін*, або *гірудин*, що має властивість перешкоджати зсіданню крові. При проколюванні шкіри тварини гемофілін потрапляє в ранку, перешкоджає зсіданню крові і тим самим сприяє надходженню її в кишечник п'явки; крім того, ця речовина, потрапляючи разом з кров'ю в кишечник, консервує останню. Завдяки цьому кров у кишечнику п'явки залишається довгий час у свіжому вигляді, ранка ж після укусу п'явки довго кровоточить.

Глотка веде в короткий стравохід, що відкривається в середню кишку. Ця кишка має значні розміри і утворює кілька пар бічних мішків, задня пара яких найбільша і майже досягає заднього кінця тіла. Середня кишка переходить у задню, що має вигляд прямої трубки і відкривається назовні анальним отвором над заднім присоском. Згадані мішки мають адаптивне значення і служать резервуаром крові, що дає можливість п'явкам довгий час обходитись без їжі, використовуючи запаси.

Нервова система п'явок має метамерну будову і влаштована за загальним для кільчаків типом. Черевний нервовий ланцюжок закладений в черевному відділі цілома, і в ньому яскраво виражені ганглії. Кількість гангліїв нервового ланцюжка відповідає кількості сегментів тіла. Від вузлів відходять бокові нерви, що, розгалужуючись, входять до складу периферичної та симпатичної нервової системи. Характерною рисою в будові нервової системи п'явок є те, що їх нервові елементи відносно крупні.

До органів чуття належать насамперед численні розсіяні в шкірі чутливі клітини. Поширені також бокаловидні органи, до яких від черевного нервового ланцюжка відходить пучок нервових волокон. Бокаловидні органи, очевидно, є органами хімічного чуття, хоча їх функція точно не з'ясована. На черевній стороні головного відділу містяться смакові органи у вигляді бруньок.

У всіх п'явок є очі (від 1 до 5 пар). Очі мають бокаловидну будову і служать для реагування на світлові подразнення. Світлочутливі клітини трапляються в різних місцях тіла п'явок.

Кровоносна система п'явок у порівнянні з кровоносною системою щетинконогих спрощена і в різних видів побудована по-різному. У щетинкових (*Acanthobdellida*) кровоносна система замкнена і складається з спинної і черевної судин та численних комісур, що сполучають поздовжні

судини. У хоботних також є спинна і черевна поздовжні судини (охоплені целомічними лакунами), проте функція кровоносної системи у цих п'явок частково переходить до залишків целома. У щелепних кровоносні судини зовсім зникають і функції кровоносної системи цілком переходять до залишків целома, що мають вигляд синусів. Бокові синуси мають м'язові стінки, набувають здатності пульсувати, нагадуючи собою справжні кровоносні судини. Отже, у п'явок ми маємо приклад заміщення (*субституції*) одного органу іншим того ж фізіологічного значення. Кров п'явок буває безбарвна або забарвлена в червоний колір завдяки наявності в ній гемоглобіну.

Органів дихання у більшості п'явок немає зовсім, і вони дихають всією поверхнею тіла; лише у деяких морських форм є зябра, які розміщені по боках частини сегментів і нагадують зябра поліхет.

Видільна система представлена значно зміненими метанефридіями. Метанефридії метамерно розміщені в сегментах середньої частини тіла; так, наприклад, у медичної п'явки їх 17 пар. Метанефридії починаються лійкою, що має особливий утвір-капсулу і відкривається на черевній стороні стінки тіла вивідним отвором, перед яким знаходиться значне розширення каналу, що називається сечовим міхурцем.

Характерною рисою метанефридії в п'явок є те, що лійка, яка своїм широким отвором обернена в залишок целома, не об'єднується з каналом метанефридії. Останній на внутрішньому кінці сліпо замкнений, лійка ж своїм вузьким кінцем вдається в невеликий міхурець, що прилягає до сліпого кінця метанефридіального каналу. Як саме відбувається виведення продуктів обміну через лійку в канал - добре не досліджено. Є підстави вважати, що продукти обміну і фагоцитозу потрапляють з капсул в нефридії осмотичним шляхом.

Статева система. П'явки - гермафродити, статеві органи у всіх них мають майже однакову будову. Чоловіча статева система складається з метамерно розміщених сім'яників, від яких відходять короткі сім'явиносні канали, що з кожного боку впадають у спільний сім'япровід. У передній третині тіла сім'япроводи скручуються в клубки (*epididymis*), після чого вони зливаються в непарний сім'явивідний канал. Цей канал лежить всередині мускулястого копулятивного органу, що може випинатись назовні у вигляді трубки з статевим отвором на кінці. Проте у багатьох п'явок копулятивного органу нема і пучки сперматозоїдів, склеєні речовиною залоз вивідних протоків, -*сперматофори*- виділяються назовні. У таких випадках сперматофори вводяться в жіночий статевий орган партнера або приклеюються поблизу цього отвору, куди із сперматофора проникають сперматозоїди. Є вказівки, що у деяких видів сперматофори втикаються в шкіру п'явки, звідки вони проникають у паренхіму і активно пересуваються до жіночої статевої системи.

Жіноча статева система складається з однієї пари яєчників та яйцепроводів, які, зливаючись, утворюють матку, що переходить у

мускулясту піхву, У матку в місці злиття яйцепроводів впадають протоки білкових залоз, що виділяють білкову поживну речовину, яка надходить в яйцеві кокони п'явки. Жіночий статевий отвір відкривається на черевній стороні позаду від чоловічого. Статеві продукти в статевих залозах п'явок визрівають циклічно, з чим зв'язана періодичність розмноження. П'явки, подібно до олігохет, відкладають яйця в кокони, всередині яких відбувається розвиток. Кокони виділяються залозами шкіри і відкладаються на дно або у вологий ґрунт, а деякі п'явки виношують їх на череві.

У заплідненої яйцеклітини починається типове спіральне дроблення, причому рання диференціація зародкового матеріалу, що намітилась у щетинконогих, та нерівномірність дроблення у п'явок виступають ще з більшою виразністю. Особливого значення в розвитку п'явок набув бластомер *D*, з якого формуються всі органи тіла. П'ять пар клітин, що походять з цього макромера, утворюють п'ять пар смужок, з яких одна пара є закладкою нервового ланцюжка, одна являє собою мезодермальні смужки, а три інші пари утворюють ектодерму. Інші макромери *A*, *B* і *C*, як і частина мікромерів, руйнуються протягом ембріонального розвитку і споживаються зародком. Закладка целомічних мішків відбувається так само, як і в багатощетинкових кільчаків, але ж у процесі розвитку вони частково руйнуються і з їх клітин утворюється паренхіма.

З кокона виходять маленькі, цілком сформовані п'явки, проте розвиток їх не доводиться вважати звичайним прямим, бо зародок в коконі проходить личинкову стадію. Такі личинки мають личинкові органи, в тому числі протонефридії, війчастий апарат, за допомогою якого вони плавають в рідині кокона тощо. У личинок починається перетворення, із кокона виходять молоді п'явки в кількості від 1 до 200, залежно від кількості відкладених і запліднених яєць.

Клас п'явок поділяється на три ряди: 1) щетинконосні (*Acanthobdellida*); 2) хоботні (*Rhynchobdellida*) і 3) щелепні (*Arhynchobdellida*).

Ряд 1 - щетинконосні п'явки (*Acanthobdellida*)

Єдиним представником ряду щетинконосних п'явок є паразит лососевих *Acanthobdella peledina*. Переднього присоска у цих п'явок немає, тіло складається з 30 сегментів. Живуть вони в Байкалі та водоймах Кольського півострова.

Ряд 2 - хоботні п'явки (*Rhynchobdellida*)

Представники ряду хоботних п'явок озброєні хоботком. Кишка має бокові метамерні кишені. Трапляються, головним чином, на рибах, а також на інших водяних тваринах. Є й вільноживучі види. Живуть хоботні п'явки у прісних і солоних водах. Серед цього роду є форми, що піклуються за потомство: яйця, прикріплені до підводних рослин, п'явка прикриває своїм тілом і, роблячи ритмічні рухи, забезпечує приплив свіжої води, а вільноживуча *Clepsine* з широким листовидним тілом виношує молодь на череві.

Ряд 3 - щелепні п'явки (*Arhynchobdellida*)

У щелепних п'явок хоботка немає, а в глотці є три мускульні валики, які здебільшого озброєні хітиновими щелепами. Представником цього ряду є медична п'явка (*Hirudo medicinalis*) - тимчасовий паразит переважно хребетних тварин і людини. Часто трапляється в прісних водах *Herpobdella*, що досить добре плаває, роблячи змієподібні рухи. Поряд з нею трапляється *Haemoris sanguisuga* - хижа п'явка, яка поїдає навіть дрібних п'явок. Серед цього ряду є наземні форми, що зустрічаються в лісах Цейлону, на Зондських островах та в деяких інших місцях.

Екологія, поширення та значення п'явок

П'явки трапляються скрізь, причому вони живуть у прісній і солоній воді та на суші. Найбагатша фауна прісноводних п'явок: їх можна знайти в різних частинах світу, починаючи з великих рік і озер і кінчаючи невеличкими озерами, струмками і болотами.

Цікаво відмітити, що деякі прісноводні п'явки здатні переносити пересихання водойм, а п'явки, що паразитують на прісноводних черепахах, можуть переносити навіть значне висихання; вони перетворюються на тверду, як дерево, пластинку і в такому стані можуть перебувати кілька тижнів, а при поверненні у воду через кілька годин оживають.

До життя в морській воді пристосувалась невелика кількість видів, але серед них є досить поширені форми. В Білому морі трапляються *Crangonobdella fedotowi*, *Mysidobdella oculata* і інші форми.

Нарешті, невелика кількість п'явок пристосувалась до наземного життя; ці тварини трапляються на Зондських і Філіппінських островах, в Індії, Австралії та в багатьох інших місцях, де їх можна знайти в лісах та на луках. Серед них найбільш поширеною є *Haemadipsa ceylonica*, яку можна знайти під гниючими рослинами і на деревах у низовинах і навіть на значних висотах.

Заселяючи болота і заводи, деякі форми, здатні переживати висихання водойм, зариваючись у мул. Деякі з таких форм пристосувались до умов, що займають проміжне місце між ґрунтом і болотом. Цікавою в цьому відношенні є так звана земляна п'явка, що трапляється па березі Дністра в плавнях та на луках, які час від часу заливаються водою; в засушливі роки таких п'явок можна знайти в ґрунті на значній глибині.

Щодо способу живлення, то серед п'явок є хижаки і паразити. Хижаки живляться різними дрібними організмами: личинками комах, пуголовками, мальками риб, моллюсками, червами, в тому числі і п'явками.

Паразитичні форми паразитують на різних організмах, починаючи від дрібних безхребетних тварин і закінчуючи ссавцями. П'явки як паразити трапляються, наприклад, на моллюсках, ракоподібних, рибах, амфібіях, рептиліях, водоплавних птахів і т. д. Форми, що живуть на суші, нападають на різних тварин, а також і на людину. П'явок – паразитів людини є кілька видів, причому деякі з них, випадково потрапивши на організм людини, смокчуть кров на поверхні, а деякі проникають у різні порожнини: носові

ходи, в глотку, гортань, стравохід, трахеї, тощо. В Середній Азії трапляється *Limnatis turkestanica*, що може паразитувати в носоглотці людини. Зараження людини і тварин такими п'явками відбувається під час пиття води. Симптомом зараження таким паразитом є кровотеча, яка з часом може спричинити анемію. Небезпечною є локалізація таких п'явок близько голосової щілини або в трахеях. Видаляють цих паразитів за допомогою хірургічного втручання та полоскання міцним розчином кухонної солі.

П'явки, як відомо, з давніх-давен використовуються в медицині для відтягування крові при різних запальних процесах та високому тиску. Тепер значення п'явок у цьому напрямі зменшилось вони замінюються спеціальними банками. Але й зараз медичну п'явку використовують в медицині, хоча й з іншою метою. У насмоктаній п'явкою крові довгий час зберігаються деякі патогенні бактерії, що можна використати для відповідних досліджень. Разом з тим це вимагає досліджень і в іншому напрямі: чи не є п'явки переносниками деяких захворювань.

Сплюснутість тіла, наявність присосків і паренхіми давали привід споріднювати п'явок з плоскими червами і розглядати їх як перехідну форму від плоских червів до кільчаків. Проте ця думка не має жодних підстав, і від неї довелось відмовитись. Організація п'явок свідчить про їх безумовну приналежність до вищих червів. Багато ознак (будова нервової і кровоносної систем, видільних органів, характер розвитку п'явок тощо) свідчать про їх зв'язок з малощетиновими кільчаками. Спільність у будові цих двох груп така велика, що походження п'явок від олігохет не викликає ніякого сумніву. Відсутність целома і наявність паренхіми є вторинним явищем, що виникло в певних умовах життя. У цьому напрямі становить інтерес одна паразитична форма - *Acanthobdella peledina*, що має добре розвинену вторинну порожнину, поділену поперечними сегментами на камери; на передніх сегментах п'явок цього виду є по вісім щетинок, як у дощового черв'яка, тощо. Ці п'явки примітивні і займають проміжне місце між олігохетами і звичайними п'явками. Від подібних примітивних п'явок походять сучасні хоботні та щелепні.

Tun Камптозої (Kamptozoa)

Дрібні, не більше 1 мм, сидячі, водні, переважно морські, поодинокі та колоніальні тварини. Близько 60 видів. Мають просту будову, тіло – чашечка та стебельце, порожнина тіла відсутня, паренхіма. Кровоносної системи немає. Особливості ембріонального розвитку та будова личинки, схожої на трохофору, зближують їх із кільчаками, сипункулідами, ехіуридами тощо. До типу *Kamptozoa* належить один клас із тією ж назвою.

Tun Ехіуриди (Echiurida)

Морські донні черви, мешканці тропічних морів. У полярні широти заходить незначна кількість (по всьому арктичному узбережжі – *Echiurus echiurus*). На різних глибинах (до 9 км). Близько 150 видів. Потовщений тулуб на передньому кінці – хобот. Шкірно-м'язовий мішок добре розвинений, порожнина тіла – непочленований целом. Кишечник довгий, звивистий. Рот –

біля основи хобота, анус – на задньому кінці тіла. Видільна система - анальні мішки та нефроміксії. Кровоносна система замкнена. Загальний план будови нервової системи схожий з таким у поліхет, але вона не має гангліїв. Роздільностатеві. Статеві клітини – з целомічного епітелію. Розвиток я з метаморфозом, з яйця – личинка трохофора. Раніше Ехіурид відносили до типу *Annelida*. Вважалося, що вони походять від поліхет, які втратили сегментацію. Тепер їх вважають первинно несегментованими целомічними тваринами. Особливості ембріонального розвитку, відсутність метамерності, спеціальної зони росту в личинки чітко відокремлюють ехіурид від кільчиків. Один клас з тією ж назвою.

Клас Ехіуриди (Echiurida). Розміри тіла (із витягнутим хоботом) –3–200 см, розміри тулуба – від кількох міліметрів до 20–30 см.

Тип Сипункуліди (Sipunculida)

Морські донні тварини, крім виду *Phascolosoma lurco* (у вологому ґрунті на узбережжі моря). На різних глибинах (до 5000 м); найбільше видів – на шельфі (прибережній частині дна Світового океану завглибшки до 200 м) тропічних морів. Малорухомі, ховаються в черепашках молюсків, трубочках сидячих поліхет, щілинах скелету коралових поліпів тощо, або ж прокладають ходи у ґрунті. Понад 300 видів. У Чорному морі знайдено лише два види. Тіло – потовщений тулуб та видовжений хобот. Добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Целом не почленований. Рот на кінці хобота. Кишечник петлеподібно вигнутий, анальний отвір – на спинній стороні біля основи хобота. Органи виділення – нефроміксії, кровоносна система відсутня, дихання – через поверхню тіла. Роздільностатеві, запліднення зовнішнє, розвиток з перетворенням, з яйця – личинка (трохофора). До типу *Sipunculida* належить усього один клас із тією ж назвою.

Клас Сипункуліди (Sipunculida). Розміри від 1,5 до 60 см. Хобот не перевищує довжину тулуба, але значно вужчий, здатний втягуватись у тулуб і вивертатись назовні. На передньому кінці хобота є ротовий отвір, оточений щупальцями, вкритими війчастим епітелієм.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 17-48 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 2, 1996).

Лекція 10.

Тип Молюски (Mollusca). Підтип Боконервні (Amphineura). Клас Панцирні, або Хітони (Polyplacophora, або Loricata). Клас Борозенчасточеревні або Безпанцирні (Solenogastres або Aplousophora). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Моноплакофори (Monoplacophora).

План лекції

1. Загальна характеристика типу Молюски (Mollusca).

2. Характеристика підтипу Боконервові (*Amphineura*). Клас Панцирні або Хітони (*Loricata* або *Polyplacophora*), клас Борозенчасточеревні або Безпанцирні (*Solenogastres* або *Aplacophora*) – морфологія, розвиток, екологія..

3. Підтип Раковинні (*Conchifera*), загальна характеристика..

4. Клас Моноплакофори (*Monoplacophora*) - морфологія, розвиток, екологія

Переважно водяні, рідше наземні вільноживучі тварини, лише деякі з них пристосувалися до паразитичного життя. Близько 130 тис. видів. Целомічні тварини. Білатеральносиметричні тварини, проте частина з них (клас *Gastropoda*) асиметричні внаслідок зміщення ряду органів. Тіло не сегментоване, лише в деяких представників проявляються ознаки метамерії. Тіло складається з трьох відділів – голови, тулуба та ноги, але голова може бути частково або повністю редукованою. На голові є рот, щупальця та очі. Нога – мускулястий потовщений виріст черевної стінки тіла (локомоторна функція). Нога має вигляд плоскої підошви або кіля, інколи видозмінюється й перетворюється на орган плавання, ловіння здобичі або частково чи повністю редукується. Тулуб міститься над ногою і може розростатися на спинну сторону у вигляді горба. Мінерально-органічна черепашка, в типових випадках укриває все тіло моллюска і виконує захисну функцію. Черепашка може бути суцільною, двостулковою або складатися з кількох пластинок. У багатьох форм черепашка редукується. У черепашці розрізняють три шари: зовнішній, конхіоліновий (периостракум), з органічної речовини – конхіоліну, середній, призматичний, або порцеляноподібний (остракум) – з вуглекислого кальцію у вигляді призматичних кристалів перпендикулярних до поверхні; внутрішній, перламутровий (гіпостракум), з найтонших пластинчастих кристалів вуглекислого кальцію паралельних поверхні черепашки, має перламутровий блиск. Під черепашкою – мантия (складка шкіри, яка вільно звисає по боках тулуба і огортає його основу). Між тулубом та мантиєю – мантийна порожнина (містяться органи дихання – зябра або легеня, гіпобранхіальні (слизові) залози, органи хімічного чуття (осфрадії), відкриваються отвори задньої кишки, нирок і статевого апарату – мантийний комплекс органів). У наземних черевоногих мантия перетворюється на орган повітряного дихання – легеню. У деяких груп, наприклад у більшості головоногих, мантия обгортає зовні черепашку, яка стає внутрішньою. У головоногих мантия має розвинені м'язи і бере участь у реактивному русі.

Черепашка утворюється завдяки секреторній діяльності епітелію краю мантиї. Джерелом кальцію, який відкладається в черепашці, є як кальцій, що всмоктується в кишечнику та транспортується до мантиї кров'ю, так і кальцій, який поглинають клітини мантиї безпосередньо з води. Черепашка збільшується в розмірах протягом життя моллюска, розростаючись по вільному краю, і потовщується по всій внутрішній поверхні. Покриви – одношаровий шкірний епітелій та сполучна тканина (кутіс). Є багато залозистих клітин. На різних ділянках епітелій різний. На внутрішній поверхні мантиї, зябер, а часто й на

підшві ноги – в'їчастий (виняток становлять головоногі молоски). Клітини епітелію, що вистилає черепашку, секретують речовину черепашки. Вільні від черепашки зовнішні ділянки шкірного епітелію виділяють тонку кутикулу, в хітонів та соленогастрів кутикула товстіша і містить численні вапнякові шипи та лусочки.

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

Підтип Боконервові (Amphineura).

Примітивні молоски з шипуватою кутикулою, часто з 8 метамерними пластинками черепашки на спині. Внутрішньопорожнинний мішок відсутній. Нервова система з двома парами поздовжніх стовбурів, причому бічні (плевровісцелярні) стовбури переходять один в другий позаду анального отвору. На голові відсутні очі і щупальці. Статоцистів немає. Підтип Боконервові (*Amphineura*) поділяється на два класи: панцирні або хітони (*Loricata* або *Polyplacophora*) і Борозенчасточеревні або безпанцирні (*Solenogastres* або *Aplacophora*).

Клас Панцирні або Хітони (Loricata або Polyplacophora)

Клас Панцирні об'єднує більшу частину представників підтипу *Amphineura* (1000 видів). Живуть вони переважно у смузі прибою, де повільно повзають по камінні або міцно до них присмоктуються підшвою ноги. Зверху покриваються пластинками черепашки. Черепашка складається із 8 пластинок. Мантия має вигляд кільцевої складки, яка рівномірно оточує тіло з усіх боків, прикриваючи не лише ногу, а і голову. Мантийна порожнина має вигляд кільцевої борозни, в якій розміщені багаточисельні парні ктенідії. Нервова система складається із навкологлоткового кільця і двох пар поздовжніх нервових стовбурів.

Панцирні – роздільностатеві тварини. У циклі розвитку мають личинку – трохофору. Форма тіла переважно продовгувато-овальна, дещо сплюснена в спинно-черевному напрямку. Розміри хітонів – від декількох міліметрів до 33 сантиметрів. Тіло складається з трьох характерних для молосків відділів: голови, тулуба і ноги. Голова слабо відособлена від тулуба і позбавлена органів чуття, вона повернута в бік черевної сторони тіла. Іншу частину черевної поверхні займає широка плоска мускулиста нога, в результаті скорочення її м'язів відбувається повільне повзання молоска по субстрату.

Покриви тулуба хітонів із боку спини утворюють по всій периферії м'ясисту складку, яка нависає з усіх сторін вниз, а спереду покриває також голову. Ця складка називається мантийною складкою. Між цією складкою з одного боку, і головою та тулубом, з іншого – утворюється проміжок у вигляді

глибокого жолобка — мантийна борозна. В порожнині розміщені органи дихання та відкриваються вивідні отвори травної, статевої і видільної систем. Спинний бік тіла вкритий черепашкою, яка є продуктом виділення зовнішнього епітелію. Вісім пластинок черепашки розміщені одні за одною в один ряд і рухомо з'єднані. Вони черепицеподібно прикривають один одного так, що задній край першої пластинки знаходиться на передній другій і т. і. В результаті такого розміщення пластинок хітони можуть скручуватись на черевний бік як мокриці. Пластинки покривають усю спинну поверхню, залишаючи незахищеною лише вузьку крайову зону мантиї. Черепашка в межах класу може піддаватися частковій редукції. Будова черепашки вимагає відповідної будови м'язів.

Травна система. Рот розміщений у нижній частині голови і веде спочатку в ротову порожнину, потім у мускулисте розширення передньої кишки — глотку. На дні глотки знаходиться подовжній м'язовий валик-язик. Поверхня язика вкрита достатньо товстою роговою кутикулою, на якій знаходиться декілька поперечних і поздовжніх рядів рогових зубців. Це апарат для перетирання їжі — тертка. Після стирання зубців у передній частині на їх місці виростають нові рогові зубчики. Зі спинної сторони в глотку відкривається пара невеликих слинних залоз, а в місці переходу глотки у стравохід розміщена пара особливих цукрових залоз, секрет яких сприяє перетворенню крохмалю на цукор. За глоткою слідує вузький стравохід, що переходить в ентодермальну середню кишку, передній відділ якої утворює мішкоподібне розширення — шлунок. У нього відкриваються протоки великої дволопатневої печінки. Остання частина середньої кишки тонка і довга і утворює багато петель. Кормом для панцирних слугують переважно водорості.

Нервова система хітонів має примітивний характер. Вона складається з навкологлоткового нервового кільця, верхня половина якого відповідає парним мозковим або церебральним вузлам інших моллюсків та із двох педальних і двох плевровісцеральних нервових стовбурів. Педальні стовбури розміщені нижче і ближче до середини тіла від плевровісцеральних; вони проходять у середині ноги і зв'язані між собою чисельними, розміщеними без особливого порядку поперечними перемичками. Плевровісцеральні стовбури проходять під мантийним жолобком позаду, над порошицею переходять один в інший. Крім того плевровісцеральний стовбур кожної сторони з'єднується з педальним тієї ж сторони багатьма поперечними перемичками. В цілому нервова система має вигляд подвійної драбини.

Органи чуття розвинені слабо. В мантийній порожнині з кожного боку залягає валик чутливого епітелію і проходить біля основи зябер. Ці валики вважаються органами хімічного чуття. Справжні органи хімічного чуття — осфрадії, властиві моллюскам інших груп, у хітонів частіше всього рудиментарні та представляють групи високих пігментованих клітин, розміщених біля основи самої великої пари зябер. Дуже розповсюджені у Loricata дрібні органи чуття на спинній стороні тіла, або естети. Це епітеліальні сосочки які входять від шкірного епітелію спинної сторони в зовнішній шар черепашкових пластинок;

вони містять групу видовжених чутливих клітин, над якою поверхнева плівка органічного шару черепашки утворює потовщення у вигляді рогового ковпачка. Внутрішні кінці чутливих клітин естети продовжуються в нервові волокна, які вступають у зв'язок з плевровісцеральними стовбурами. За розмірами розрізняють крупні, що складаються із декількох, а іноді з багатьох клітин мегалестети і дрібні, що містять одну чутливу клітину — мікрестети. Естети розсіяні у великій кількості на спині тварини, утворюючи інколи більш або менш правильні ряди; це органи дотику. В деяких *Loricata* частина естетів модифікується у своєрідно улаштовані очі. Справжні очі, та органи рівноваги — статоцисти і головні щупальця — у панцирних молюсків відсутні.

Органи дихання. Органами дихання в панцирних молюсків є зябра. Кількість зябер коливається від 4 до 80 пар, що є важливою діагностичною ознакою. Зябра розміщуються в один ряд на кожному боці тіла в мантийній борозні, при цьому одна пара зябер, яка розміщена ззаду ниркових отворів, більша за інших. Кожна зябра має вигляд ланцетоподібної пластинки з широкою основою; на обох плоских боках пластинки перпендикулярно до неї відходять пелюстки, які прилягають один до одного подібно сторінок у книзі. Таким чином, зябра мають подвійнопіер'ясту будову. Вся поверхня зябри вкрита миготливим війчастим епітелієм. Вздовж вузької сторони зябрової пластинки, яка повернена до ноги, від основи зябри до вільного її закінчення проходить приносна венозна зяброва судина, а вздовж сторони, поверненої до мантиї, від кінця зябри до її основи проходить виносна судина з окисленою кров'ю. Розгалуження обох судин продовжуються в зяброві пелюстки. Завдяки роботі війок епітелію навколо зябри постійно циркулює вода, що сприяє газообміну між кров'ю зябрових судин і зовнішнім середовищем.

Кровоносна система складається із серця і кровоносних судин. Серце розміщене над кишечником у задній частині тіла і складається зі середнього шлуночка і двох бічних передсердь. Кров надходить із передсердь у шлуночок через 1-2 пари атріо-вентрикулярних отворів з клапанами, які не дають можливості крові повертатися в передсердя при скороченні шлуночка. Обидва передсердя зв'язуються між собою позаду шлуночка. Останній ззаду закритий сліпо, а спереду має проток у головну судину тіла — аорту. Кров по аорті направляється вперед, заповнюючи побічні артерії, віддає кисень тканинам, а потім збирається в лакунах — неправильних промежинах між тканинами і органами, з яких по двох приносних зябрових судинах надходить до зябер. Серце оточене особливою ділянкою вторинної порожнини — навколосерцевою сумкою, або перикардієм. Кровоносна система панцирних молюсків незамкнута, але серце за будовою значно складніше ніж у членистоногих.

Органи виділення. Кров звільняючись від накопичення азотистих та інших продуктів обміну речовин віддає їх органам виділення — ниркам, які розміщені з обох боків кишечника, їх вершини направлені вперед. За будовою і механізмом дії органи виділення молюсків відповідають целомодуктам (статевим лійкам) вищих черв'яків.

Статева система. Панцирні молюски – роздільностатеві організми. Їх статеві залози в більшості випадків зливаються в непарний сім'яник або яєчник. Копулятивних органів немає, статеві продукти виводяться прямо у воду.

Розвиток. Із яйця хітонів розвивається личинка, яка має передротовий віночок війок і походить від трохофору кільчастих. Потім вона набуває ознак, характерних для панцирних молюсків, і веде плаваючий спосіб життя. В міру подальшого розвитку органів, личинкові ознаки (віночок війок, тім'яний султан, очі) зникають і молода тварина опускається на дно.

Виключно морські тварини, мешкають переважно на літоралі, деякі проникають на глибини. Малорухомі, здебільшого рослинні тварини, які присмоктуються до скель та твердого ґрунту мускулистою ногою. Близько 1000 видів, у Чорному морі – 3. Невеликі тварини. Довжина тіла від 1 до 30–40 см, маса – до кількох кілограмів.

Клас Борозенчасточеревні або Безпанцирні (Solenogastres або Aplousophora).

Клас об'єднує боконервових молюсків, які не мають черепашки і ноги. Тіло червоподібне, вкрите кутикулою з чисельними вапняковими шипами. Мантія порожнина знаходиться на задньому кінці тіла.

Довжина тіла інколи досягає до 30 см.

Борозенчасточеревні живуть у мулі, або поселяються на колоніях гідроїдних поліпів. Це морські тварини, малорухливі, зустрічаються вони переважно на глибинах. На місці ноги у деяких є поздовжній мерехтливий жолобок з вузьким кілем (рудментарна нога).

Кількість відомих видів досягає 150.

Підтип Раковинні (Conchifera), загальна характеристика.

Молюски мають вапнякову суцільну черепашку або розділену дві стулки. Покриви тіла без кутикули. Нервова система часто розсіяно-вузлового типу. Бічні нервові стовбури ззаду з'єднуються під задньою кишкою. На голові розміщені очі і щупальця. Мають статисти. Розрізняються 5 класів: Моноплакофори (Monoplacophora), Черевоногі (Gastropoda), Лопатоногі (Scaphopoda), Пластинчатозяброві (Lamellibranchia) і Головоногі (Cephalopoda).

Клас Моноплакофори (Monoplacophora) - морфологія, розвиток, екологія

Ці молюски відомі з давніх часів. Знаходять їх у вигляді викопних відкладень вапняків у періоди кембрію, силуру, девону.

Вони мали вигляд блюдцеподібної або спіральної-закрученої черепашки і дуже нагадували черевоногих молюсків. Лише в 1952 році у Тихому океані на глибині 3590 м було знайдено сучасного представника цього класу – *Neopilina galathea*.

Тіло *Neopilina* складається з невеликої голови, високого тулуба і дископодібної ноги. Голова майже не відособлена від тулуба і розміщена спереду на черевній стороні тіла, вона несе ротовий отвір. Перед ротовим отвором розміщується пара щупальців та особлива шкірна складка — велум. Очі відсутні. В кінці велума біля переднього краю ноги розміщена пара кушцеподібних щупальців, які ймовірно виконують функцію нюху. Тулуб *N.*

galathea вкритий низькою конусовидною черепашкою з круглим нижнім краєм і вершиною зміщеною вперед. Діаметр черепашки досягає 3 см. Ковпачкоподібна черепашка сучасних моноплакофор, мабуть виникла в результаті вторинного спрощення. Така думка підтверджується наявністю спіральних черепашок у давніх викопних форм. Крім того, навіть у *N. galathea* в процесі розвитку спочатку формується спіралью закручена черепашка, яка зберігається і в дорослих тварин на вершині ковпачкоподібної черепашки. Нижні краї тулуба переходять у кільцеву шкірну складку, яка оточує голову і ногу та прилягає до країв черепашки. Це мантия, дуже подібна на таку в панцирних. Між мантиєю, головою і ногою знаходиться достатньо широка мантийна борозна. Нога розміщена позаду голови, має широку плоску підошву.

М'язи *Neopilina* характеризуються чітко вираженою метамірністю — відомо 8 пар м'язів, що йдуть від ноги до спинної сторонибоку черепашки.

Ззаду ноги розміщений невеликий сосочок з анальним отвором, із боків від ноги на дні мантийної борозни розміщується 5-6 пар пір'ястих зябер.

Травна система. Складається із глотки, стравоходу, шлунку, середньої і задньої кишки. Є також добре розвинена радула із чисельними роговими зубами. У шлунок двома самостійними отворами відкривається пара симетричних лопатей печінки, а в його порожнині знаходиться кришталевий стовпчик. Довга середня кишка утворює кілька петель і закінчується достатньо широкою задньою кишкою.

Кровоносна система. Складається із серця, яке має пару шлуночків і двох пар передсердь і кровоносних судин. Від шлуночків відходить аорта по якій кров надходить у систему лакунарних порожнин, що оточують кишечник, гонади, печінку та інші внутрішні органи. Венозна кров із лакун надходить в органи дихання — зябри. Окислена кров із задньої пари зябр вливається в задню пару передсердь, кров з інших ктенідіїв надходить у подовжні бічні синуси, які сполучені з передньою парою передсердь. Із передсердь кров направляється в шлуночки, розміщені з боків кишечника. Передні відтягнуті кінці шлуночків об'єднуються і утворюють аорту. Кожний шлуночок з прилеглими передсердями розміщений у тонкостінному ціломічному мішку — перикардії. Крім перикардіальних целомів є дуже об'ємні парні дорзальні целоми, які сполучаються з навколишнім середовищем за допомогою целомодуктів.

Видільна система. Органи виділення представлені 6 парами нирок, або целомодуктів, які відкриваються внутрішніми кінцями в перикардій (дві задні пари нирок) або в парний дорзальний целом (інші нирки), а зовнішніми — в мантийну борозенку біля основи ктенідіїв.

Нервова система побудована так, як у типу Боконервових (*Amphineura*), тобто навколо глотки утворено нервове кільце і дві пари подовжніх нервових стовбурів — педальні та плевровісцеральні. Педальні стовбури за допомогою чисельних бічних нервів іннервують ногу і ззаду з'єднуються один з одним. Подібно об'єднуються і плевровісцеральні стовбури, які направляють нерви до зябер та інших мантийних органів. Між педальними стовбурами існує лише одна

поперечна перетинка; плевровісцеральні і педальні стовбури кожної сторони об'єднуються 10-ма нервовими перетинками.

Органи чуття являють собою пару дуже коротких головних щупальців і пару розгалужених придатків — органів хімічного чуття, розміщених між головою і переднім краєм ноги. Крім того, є пара органів рівноваги —статоцистів; кожний має вигляд сплющеного епітеліального мішка, який сполучається із зовнішнім середовищем за допомогою довгої протоки.

Статева система. *Neurilina* роздільностатева. Дві пари статевих залоз розміщені вентрально, нижче кишечника і печінки. Яєчники і сім'яники сполучаються протоками з нирками, через які і відбувається виведення статевих продуктів назовні.

Запліднення яєць, мабуть, відбувається в морській воді.

Наведена вище зовнішня та внутрішня морфологія *Neurilina* свідчить про наявність у *Monoplacophora* ряду виражених і збережених примітивних рис, таких як спинна частина цілома (парні дорзальні ціломи), метамерія деяких систем органів: кровоносної, видільної, дихальної, статевої.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 424-437 (Догель, 1981).

Лекція 11.

Тип Молюски (Mollusca). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Пластинчатозяброві, або Двостулкові (Lamellibranchia, або Bivalvia). Клас Головоногі (Cephalopoda). Клас Лопатоногі (Scaphopoda).

План лекції

1. *Загальна характеристика класу Пластинчатозяброві, або Двостулкові (Lamellibranchia, або Bivalvia).*
2. *Зовнішня та внутрішня морфологія двостулкових, особливості фізіології.*
3. *Розмноження та розвиток двостулкових.*
4. *Екологія та значення двостулкових молюсків.*
5. *Загальна характеристика класу Головоногі (Cephalopoda).*
6. *Зовнішня та внутрішня морфологія головоногих, особливості фізіології.*
7. *Розмноження та розвиток головоногих.*
8. *Екологія та значення головоногих молюсків.*
9. *Загальна характеристика класу Лопатоногі (Scaphopoda).*

Двостулкові - виключно водяні тварини, мешкають у солоних та прісних водоймах. Розміри тіла від кількох міліметрів до 1,5 метра (*Tridacna gigas*). Придонний спосіб життя, трапляються на різних глибинах. Більшість – повільно повзаючі форми, деякі нерухомо прикріплюються до субстрату. Близько 20000 видів. У прісних водоймах України – близько 150 видів, у Чорному та Азовському морях – понад 100 видів. Білатеральносиметричні молюски з

двостулковою черепашкою, яка вкриває тіло з боків. Тіло видовжене, сплющене з боків, складається з тулуба (заповнює верхню частину черепашки) і ноги (на черевній стороні). Редукція голови. На передньому кінці тулуба – рот, на задньому – анальний отвір. Ліва і права стулки черепашки рухомо з'єднані на спинній стороні еластичною зв'язкою – лігаментом з органічної речовини – конхіоліну. При розслабленні м'язів-замикачів стулки автоматично відкриваються. У більшості двостулкових обидві стулки з'єднані між собою за допомогою замка, із зубоподібних відростків внутрішньої поверхні спинного краю однієї стулки, які входять у заглибини протилежної. Деякі види, наприклад прісноводна беззубка (*Anodonta*), не мають замка, і стулки з'єднуються лише за допомогою лігамента. Черепашки мають різноманітну форму. У більшості обидві стулки однакові, проте є види, в яких вони різні. В устриці, наприклад, ліва стулка, якою вона прикріплюється до субстрату, значно більша й опукліша – у ній міститься все тіло м'якуна, права є лише покривкою. У деяких форм, наприклад у тередо деревоточця, або «корабельного черва» (*Teredo*) черепашка редукована: вона прикриває лише 1/20 довжини тіла.

Покриви тіла. Тіло вкрите мантією, яка звисає з боків у вигляді двох великих мантійних складок. Між складками і тілом залишається порожнина, яка називається мантійною, в якій розміщується нога і зябри. На спині мантійні складки переходять одна в іншу, а на передньому, черевному і задньому боках взагалі закінчується вільним краєм на якому інколи можуть розвиватися маленькі щупальця і навіть очі. Проте нерідко краї обох складок можуть на деякому проміжку зростатися, але з проміжками, утворюючи при цьому від 2 до 4 отворів, через які мантійна порожнина сполучається з навколишнім середовищем. Частіше всього зростання відбувається по задньому краю мантії в двох ділянках, в результаті чого загальна мантійна щілина розпадається на три отвори: два невеликих задніх і одне велике, обмежене передніми і черевними ділянками мантійних складок. Нижнє із двох задніх отворів слугує для введення в мантійну порожнину води, в якій розміщені харчові частинки і слугує також для дихання й називається ввідним або вхідним сифоном, верхнє – для виведення води з мантійної порожнини, а також екскрементів — це вивідний (вихідний) сифон. Великий передній черевний отвір дає можливість нозі висуватись із мантійної порожнини на зовні. У форм, які здатні глибоко зариватись у пісок або мул, краї ввідного і вивідного сифонів часто витягуються на довгі м'язові трубки.

Виступаючи над поверхнею ґрунту, вони забезпечують доступ свіжої води в мантійну порожнину. Зовнішнім епітелієм мантійних складок виділяються обидві стулки черепашки. У типових випадках обидві стулки випуклі, причому найбільш випуклі їх місця знаходяться біля спинного краю черепашки і називаються вершинами стулок, до яких потім приєднуються по краю нові шари вапна. Відповідно на черепашках можна розрізняти щорічні шари приросту, які направлені паралельно вільному краю черепашки, що дає

можливість визначити вік тварини. На спині стулки з'єднані між собою, по-перше, лігаментом, по-друге, замком.

Лігамент складається із еластичної речовини і з'єднує обидві стулки у вигляді короткої поперечної стрічки. Зовнішній шар лігаменту безпосередньо переходить у зовнішній шар стулок, таким чином черепашка складається із однієї частки, перетягнутої і перегнутої на спині. За рахунок еластичності лігамент утримує обидві стулки напіввідкритими.

Замком називається з'єднання стулок за допомогою зубовидних відростків (зубів) спинного краю, які входять у поглиблення протилежної стулки. Розрізняють два основних типів замків: рівнозубий із значною кількістю зубців однакової величини і форми та різнозубий з невеликим числом зубів різної форми. Перший тип зубів більш древній. У деяких форм (наприклад, беззубки — Anodonta) замок може бути відсутнім і тоді стулки з'єднуються лише лігаментом.

Для закривання черепашки існують м'язи-замикачі, яких буває два або один. Вони мають вигляд товстих м'язових пучків направлених поперек тіла моллюска від однієї стулки до другої. Як у місцях прикріплення м'язів до стулок, так і по краю мантійних складок на внутрішній поверхні черепашки утворюються легкі відбитки, за присутністю або відсутністю яких можна судити про число і розміщення м'язів-замикачів, про ступінь розвитку сифонів. Відбитки добре зберігаються на викопних черепашках, що дає можливість одночасно із деякими іншими даними характеризувати внутрішню будову давно відмерлих тварин. Зовнішній тонкий шар черепашки або периостракум складається із органічної речовини, конхіоліна і нерідко стирається на опуклих частинах стулки (біля вершини). Під ним залягає призматичний, або порцеляновий шар, який складається із тісно прилеглих одної до іншої призм вуглекислого вапна, направлених перпендикулярно поверхні черепашки. Цей шар характеризується значною товщиною. Останній внутрішній шар, перламутровий. Він утворюється із тоненьких вапняних листочків, які лежать кількома шарами, між якими залягають такі ж тоненькі прошарки конхіоліну. В перламутрі відбувається інтерференція світлових променів, у результаті цього перламутр блищить і переливається різними кольорами. Перламутровий шар підстиляється епітелієм мантії, який і виділяє черепашку. Саме цей епітелій у деяких Lamellibranchia формує перли. Якщо дуже дрібні частинки, наприклад відмерлі клітини чи зернисті продукти виділення або тільця стороннього походження, наприклад піщинки чи паразити попадуть у проміжок між черепашкою і епітелієм мантії, то вони обволікаються концентричними шарами перламутру і перетворюються на перлини.

Травна система. Рот розміщений на передньому кінці тіла над основою ноги. З боків рота є дві пари довгих трикутних ротових лопатей. Вони вкриті війками, які підганяють харчові частинки до ротового отвору. Редукція голови викликає атрофію тих частин кишечника, які в інших моллюсків розміщуються в голові, а саме глотки, тертки, щелеп і слинних залоз.

Рот веде прямо в короткий стравохід, який відкривається в мішкоподібний шлунок. Недалеко від місця впадання стравоходу, але більш вентрально від шлунку відходить середня кишка. В задню частину шлунку відкривається отвір сліпого мішковидного виросту, в порожнині якого формується прозорий драглистий стрижень - кристалічне стебельце. Воно складається із мукопротеїнів і ферментів (амілази, глікогенази та ін.). Вільним кінцем стебельце заходить у просвіт шлунку, де поступово розчиняється, звільняючи травні ферменти, які і виконують функцію первинної обробки їжі. З боків шлунку розміщується парна, добре розвинена печінка, яка складається з багатьох дрібних частинок (дольок) і впадає своїми протоками в шлунок. Середня кишка спускається від шлунку до основи ноги, робить кілька вигинань, а потім направляє по спинній частині тулуба до заднього його кінця. Вона переходить у задню кишку, яка пронизує шлуночок серця і закінчується порошицею над задніми м'язами-замикачами.

Малоактивні або навіть нерухомо прикріплені (наприклад, устриця — *Ostrea*, мідії — *Mytilus*) тварини живляться пасивно. Їжею їм слугують дрібні частинки детриту, планктонні організми і бактерії, яких молюск відфільтровує із води, що проходить через мантийну порожнину.

Нервова система складається із трьох пар гангліїв. Цереброплевральні ганглії є продуктом злиття двох пар вузлів. Це підтверджується тим, що в примітивних *Protobranchia* плевральні вузли ще частково відособлені від церебральних. Цереброплевральні вузли з'єднуються над глоткою тонкою церебральною комісурою. В нозі залягає пара педальних гангліїв, які з'єднуються із цереброплевральними за допомогою двох довгих коннективів. Ще довші коннективи відходять від цереброплевральних вузлів до пари вісцеропарієтальних гангліїв, які лежать під задніми м'язами-замикачами. Ці ганглії крім внутрішніх органів, іннервують осфрадії і зябра.

Органи чуття розвинені слабо, мабуть з причини малорухливого риючого способу життя. Біля основи зябер розміщені осфрадії, а поруч з педальними гангліями завжди знаходяться два статоцисти.

Головні щупальці та очі, гомологічні відповідним утворенням черевоногих, відсутні. Зустрічаються випадки, коли типові органи зору вторинно з'являються або по всьому краю мантиї (гребінець — *Pecten*), або по оторочці сифонів (серцевидка — *Cardium*). У гребінця мантийний край несе більше сотні окремих інвертованих очей значно складної будови.

Органами дотику пластинчатозябрових є частково навколоротові лопаті, а також різні щупальцеподібні придатки, що розвиваються по вільному краю мантиї (*Pecten*) або з країв сифонів.

Органи дихання представлені рядом модифікацій типових ктенидіїв. У представників примітивного ряду *Protobranchia* з боків основи ноги в мантийній порожнині знаходиться по одному двоякопир'ястому ктенидію, який складається із загальної осі та двох рядів трикутних бічних зябрових пелюсток. Одним краєм осі кожний ктенидій приростає до стелі мантийної порожнини, а кінці пелюсток частково заходять у порожнину мантиї. У ниткозябрових

(Filibranchia) пелюстки обох рядів подовжуються і набувають вигляд зябрових ниток, настільки довгих, що кожна нитка звішуючись униз, утворює спочатку низхідне коліно, а потім загинається вверх і створює висхідне коліно. У внутрішнього ряду пелюсток висхідне коліно направлене до ноги, у зовнішнього — до мантийної складки. У частини Filibranchia зяброві нитки вільні. В інших представників вони зв'язані сполучнотканинними місточками. У ряду Eulamellibranchia з'єднання між зябровими нитками стає більш повним. У результаті кожна половина зябри перетворюється на двошарову решітчасту пластинку. Таким чином, кожна із чотирьох зябер Lamellibranchia реально відповідає лише одній половині справжнього ктенидія. Епітелій зябер у багатьох місцях має миготливий характер.

У невеликого ряду Septibranchia ктенидії атрофуються, а в мантийній порожнині утворюється м'язова горизонтальна перегородка, яка поділяє порожнину на дві ділянки: нижню і верхню або дихальну, де і відбувається газообмін.

Кровоносна система. Серце пластинчатозябрових розміщене на спинній стороні тіла і лежить у тонкостінній навколосерцевій сумці (перикардій). Як свідчить історія розвитку, зачаток серця закладається парним і в деяких інших Lamellibranchia, а саме в Arca тварина має два серця. В інших пластинчатозябрових обидва зачатки зливаються і утворюють непарне серце, яке складається із шлуночка і двох передсердь. У примітивних форм ряду Protobranchia правий і лівий зачатки охоплюють задню кишку і зливаються над і під нею, в результаті чого відбувається пронизування шлуночка задньою кишкою — характерна ознака для пластинчатозябрових. Від шлуночка беруть початок дві крупні артеріальні судини — передня і задня аорти. Передня аорта знаходиться над кишкою, від неї відходять артерії до внутрішніх органів, ноги і передньої частини мантиї. Задня аорта проходить назад під кишечником і розпадається на дві задні мантийні артерії. Із артерій кров надходить у систему лакун у сполучній тканині і збирається у велику подовжню венозну лауну, яка знаходиться під перикардієм. Із лауни кров направляється в приносну зяброву судину, яка розміщена уздовж основи кожної зябри, а звідси проникає в зяброві нитки, де окислюється і повертається у виносну зяброву судину, яка проходить паралельно приносній. Виносні зяброві судини сполучаються з передсердями серця, з яких кров надходить у шлуночок.

Видільна система складається із пари нирок, які лежать у задній половині тіла з боків і дещо нижче кишки. Вони мають вигляд двох об'ємних трубчастих мішків із залозистими стінками. Кожен мішок складений за довжиною вдвоє так, що набуває V – подібної форми з кутом, оберненим назад. Обидві передні гілки закінчуються отворами; одним із них нирка поєднується з перикардієм, а другим — з мантийною порожниною. За своїм походженням нирки пластинчатозябрових — типові целомодукти. У виділенні беруть участь також стінки перикардія. Клітини передньої половини перикардія мають залозистий характер і утворюють перикардіальні залози. Останні інколи відособляються від решти перикардія у вигляді двох мішків — селерових органів, які

об'єднуються з ним отворами. Продукти виділення цих залоз попадають у перикардій, а звідти виводяться через нирку назовні.

Статева система. У переважній більшості Lamellibranchia роздільностатеві. Статеві залози парні і залягають у передньому відділі тулуба, заходячи в основу ноги. Вони мають вигляд двох дольчастих, гронаподібних утворень. У більш примітивних Protobranchia, а також у деяких інших форм (Pecten, Ostrea та ін.) гонади не мають власних вивідних протоків і відкриваються в нирки. У більшості пластинчатозябрових диференціюються спеціальні яйцеводи або сім'япроводи, які відкриваються назовні з боків основи ноги, поруч з отворами нирок.

Розвиток. Запліднення у пластинчатозябрових частіше всього зовнішнє. Дрібнення відбувається і протікає аналогічно Gastropoda в результаті утворюється личинка трохофорного типу. У подальшому розвитку черепашка закладається на спині трохофори у вигляді цілісної пластинки, яка лише пізніше перегинається по серединній лінії і стає двостулковою, причому місце перегинання зберігається у вигляді лигаменту.

Трохофора після кількох змін перетворюється на характерну для моллюсків личинку — парусник (велігер). Верхня частина трохофори із прототрохом перетворюється на вкритий довгими війками диск - парус, пристосування для плавання. В центрі цього диску знаходиться тім'яна пластинка із султаном чутливих війок. Двостулкова черепашка парусника добре розвинена і вкриває все тіло личинки; при плаванні парус висувається із черепашки. Організація парусника дуже подібна до такої в дорослих моллюсків. У парусника уже є зачаток ноги, мантия, ганглії нервової системи, шлунок, печінка, але органом виділення ще є протонефридії, а не нирки.

Після певного часу планктонного життя парусник осідає на дно, причому часто кріпиться бісусовою ниткою, втрачає парус і поступово перетворюється на молодого моллюска.

Екологія. Пластинчатозяброві — малоактивні тварини, живуть на дні водойм, нерідко наполовину або повністю зарившись у ґрунт. Деякі форми ведуть нерухливий спосіб життя, прикріплюються до скель або водоростей нитками бісусу (Mytilus, Pinna), або міцно приростають до скель чи іншого субстрату стулкою черепашки (Ostrea, Pinctada). Вони пропускають через мантийну порожнину велику кількість води, постійне надходження якої забезпечується роботою війчастого епітелію мантиї зябер і ротових лопатей. У тих місцях, де устричних пластинчатозябрових особливо багато, наприклад, на устричних, мідієвих банках, ці моллюски стають суттєвими природними очищувачами води (біофільтрами). Підраховано, що мідії, які заселяють 1 м² дна, за добу можуть профільтрувати до 280 м³ води. В цьому відношенні пластинчатозяброві подібні до губок.

Деякі пластинчатозяброві (Pholas, Lithophaga) здатні пробуравлювати ходи в м'яких гірських породах, наприклад, вапняках.

Корисне та шкідливе значення пластинчатозябрових. Ці моллюски є джерелом перламутру і перлин для виробництва перламутрових гудзиків,

деяких виробів та прикрас. Наприклад, види прісноводної родини Unionidae. Ці види поширені в річках Північної Америки, де облаштовані десятки підприємств із виловлювання та обробки черепашок. На Євразійському континенті таких промислових видів молюсків кількісно і якісно значно менше.

Утворення перлин високої якості можливе лише в небагатьох форм. Найбільш цінні перлини здатна утворювати морська перловниця *Pinctada*, яка зустрічається у Червоному морі та Індійському і Тихому океанах. Вона живе на невеликих глибинах (5—15 м) і раніше виловлювалася спеціально підготовленими людьми — нирцями. Зараз у деяких країнах (Японія) існують спеціальні господарства із розведення перловниць.

Значну кількість пластинчатозябрових використовують у їжу ще із доісторичних часів, про що свідчать черепашки знайдені серед викопних кухонних відходів кам'яного віку. Найбільш цінними вважаються устриці (*Ostrea*), яких вирощували у спеціальних басейнах ще за часів Римської Імперії. Нині великим промислом устриць займаються США, Японія, Англія, Франція. В Англії, наприклад, щорічно споживається до 2 млрд устриць. Із інших їстівних молюсків можна відзначити гребінця делікатесного (*Pecten yessoensis*) та мідію (*Mytilus edulis*) Мідії зустрічаються в прибережній смузі відливу. Світове видобування мідій становить 0,2 — 0,25 млн т за рік.

Шкідливим представником класу двостулкових є корабельний черв'як або шашень (*Teredo navalis*). Це червоподібний молюск світлого забарвлення довжиною до 10 см з черепашкою, редукованою до двох маленьких пластинок. Шашень “прогризає” пластинками довгі ходи в дерев'яних днищах кораблів та дерев'яних прибережних будівлях (пристані, палі та ін.), зустрічається цей молюск в Чорному морі.

В озерах і річках Східної Європи, а також в Аральському морі дуже розповсюджена дрейсена (*Dreissena polymorpha*). В деяких водоймах дрейсени розмножуються у великій кількості і можуть порушувати роботу гідротехнічних споруд, проникаючи у водопровідні труби — закупорюють їх. Молюск кріпиться бісусовими нитками до різних предметів. Ці молюски після їх загибелі суттєво забруднюють воду, особливо питну.

Класифікація цієї групи молюсків базується на різних ознаках — особливостях будови замка, м'язів-замкачів стулок черепашки, зябер. За будовою зябер пластинчатозяброві діляться на 4 ряди.

Ряд 1. Первиннозяброві (*Protobranchia*) — невелика група найбільш примітивних пластинчатозябрових, для яких характерні типові ктенидії, нога з підшвою, статоцисти, плевральні ганглії, відособлені від церебральних, відсутність спеціальних статевих протоків. Живуть переважно в північних морях, як правило, дрібні форми (*Joldia*, *Nucula*).

Ряд 2. Ниткозяброві (*Filibranchia*). Зяброві пелюстки витягнуті в довгі складені навпіл нитки. Представники: Ноїв ковчег — *Arca noae*, мідія — *Mytilus*, гребінець — *Pecten*, устриця — *Ostrea*, морська перлівниця — *Pinctada margaritifera* та ін.

Ряд 3. Справжні пластинчастозяброві (Eulamellibranchia). Зябри перетворені на подвійні решітчасті пластинки. Об'єднує більшість пластинчастозябрових, а конкретніше всі прісноводні (Margaritifera, Unio, Anodonta, Dreissena) і багато морських видів (серцевидка — Cardium, корабельний черв'як, або шашень — Teredo і каменеточиця Pholas здатний робити ходи в дереві та м'яких гірських породах; Tridacna — типовий житель коралових рифів).

Ряд 4. Перегородчазяброві (Septibranchia). До них належать невеликі морські, переважно глибоководні моллюски, з редукованими зябрами. Їх мантийна порожнина поділена на дві частини м'язовою поперечною перегородкою з отворами. Газообмін відбувається у верхній частині мантийної порожнини

Клас Головоногі об'єднує близько 700 видів, які населяють теплі моря. Представники класу мають великі, а інколи дуже великі розміри. Це вільноплаваючі, рідко повзаючі дуже рухливі хижакі. Тіло їх білатерально симетричне з чітким поділом на голову і тулуб. Нога перетворена на щупальця, або руки, які вторинно перемістилися на голову і оточують ротовий отвір. Друга частина ноги представлена так названою лійкою, яка лежить на черевній стороні біля входу у мантийну порожнину. Черепашка у примітивних форм зовнішня багатокамерна, у вищих представників – внутрішня, часто більше або менше редукована. Нервова система і органи чуття досягають досконалості.

Будова і фізіологія. Голова має на передньому кінці ротовий отвір, оточений щупальцями. У небагатьох древніх форм, наприклад, кораблик Nautilus має значну кількість тонких червоподібних щупальців, які виконують функцію захоплення здобичі і можуть втягуватися в особливі піхви. Піхви дорзальних щупальців можуть розростатися і утворювати м'язове утворення, так званий капюшон, за допомогою якого тварина може закривати вхід у черепашку. У вищих головоногих усього вісім (ряд Octopoda) або десять щупальців (ряд Decapoda), улаштованих інакше, ніж у наутілуса. Вісім щупальців Octopoda представлені широкими біля основи і загостреними до кінця м'язовими виростами із подовжнім жолобком на оберненій до рота внутрішній стороні. Ця сторона щупальців має чисельні великі щупальця із дископодібними присосками які дають можливість тварині надзвичайно міцно присмоктуватись до дна і схопити здобич. У Decapoda, крім цих восьми щупальців, є ще два значно довших ловчих щупальця, розширених на кінці. З боків голови розміщена пара дуже великих очей. Тулуб з усіх боків прикритий мантиєю. На спині вона утворює покриви самого тулуба; на черевній стороні вона відділена від тулуба мантийною порожниною. В місці переходу тулуба в голову мантийна порожнина сполучається щілиноподібним черевним отвором із зовнішнім середовищем. Для замикання черевної щілини у вищих головоногих є особливе пристосування у вигляді пари півмісячних ямок на черевному боці тулуба, відповідно яким на внутрішній поверхні мантиї лежать два твердих прикріплених хрящем горби або запонки. Дією мантийних м'язів мантия притискається до тулуба, запонки входять у півмісячні ямки і наче пристібають

мантію до тіла, закриваючи цим черевну щілину. Між обома ямками на черевній стороні тулуба розміщена лійка (воронка), м'язова конічна трубка, що приросла до тулуба. Розширений задній кінець лійки відкривається в мантійну порожнину, звужений передній – назовні. Лійка слугує для руху. Коли мантійна щілина закрита, мантія прижимається до тулуба дією чисельних м'язів мантії і вода із мантійної порожнини із силою виштовхується назовні через передній отвір лійки, передаючи тварині зворотний поштовх. Потім щілина відкривається і порожнина мантії заповнюється навколишньою водою. Ритмічне скорочення мантії і виштовхування води слугують, з одного боку, в якості дихаючого акту для заміни води в мантійній порожнині, з іншого – для реактивного руху, який відбувається у головоногих поштовхами заднім кінцем вперед. З боків тіла нерідко утворюються шкірні складки, які підтримують тіло в рівновазі та виконують функцію плавників.

У мантійній порожнині на черевній стороні тіла відкривається порошиця, з боків її розміщені статеві й ниркові отвори та ктенидії.

Нога на перший погляд відсутня, але ця відсутність лише умовна. Вона у *Cephalopoda* сильно видозмінена і їй відповідає сукупність двох утворень: лійки і щупалець. Гомологічність лійки нозі доводиться її розміщенням на черевному боці тулуба, а також тим, що у древнього і примітивного *Nautilus* вона не у вигляді трубки, а у вигляді жолобка, розкритого по серединній черевній лінії, тобто дуже нагадує ногу деяких плаваючих *Gastropoda*.

У зародків усіх *Cephalopoda* лійка дволопатева і її лопаті лише вторинно зростаються своїми бічними краями в трубку. Щупальця в період розвитку закладаються позаду рота, на черевній стороні тіла, і лише пізніше насуваються з двох боків на голову, утворюючи навколоротовий віночок. Згідно з первинним положенням щупальця відповідають передній частині ноги. Найважливішим доказом походження лійки і щупальців є іннервація їх від педальних гангліїв.

Черепашка переважно рудиментарна і добре розвинена лише в найбільш древніх із тих, що збереглися форм, у кораблика *Nautilus*. Вапняна зовнішня черепашка наутілуса закручена в одній площині на спинну сторону. Черепашка повернута завитком вперед і примітна тим, що порожнина її розділена поперечними перегородками на ряд камер. Тіло тварини розміщується лише в останній ближній до устя і самій великій камері (жила камера), тоді як усі інші заповнені газом і деякою кількістю рідини. При зміні об'ємних співвідношень газу і рідини тварина може впливати або занурюватись на значну глибину, використовуючи черепашку, як своєрідний гідростатичний апарат. Посередині кожної перегородки є по невеликому отвору. Через них усі камери пронизуються тонким циліндричним виростом задньої частини тулуба - сифоном. Найперша маленька камера черепашки називається ембріональною. В палеозойських і мезозойських відкладеннях знайдені залишки кількох тисяч видів класу *Cephalopoda* з черепашкою, побудованою за типом *Nautilus*. У сучасних головоногих черепашка редукується, зменшується в розмірах і обростаючи бічними складками мантії стає внутрішньою. У глибоководного роду *Spirula* є така як у наутілуса багатокамерна черепашка, але вона настільки

мала, що в останній її камері вміщується лише невелика частина тварини і тіло спірули обростає черепашку з усіх боків.

У інших представників класу головоногих, де ще зберіглася черепашка, вона у вигляді вапняної пластинки складної будови залягає під покривами на спині тулуба. Така, наприклад, черепашка каракатиці *Seria*. Спинна сторона такої черепашки вкрита тонким роговим шаром (проостракум), а задній кінець утворює дуже маленький конус, який закінчується вапняним ріжком (ростромом).

Основну масу черепашкової пластинки складає велика кількість твердих вапняних пластинок, які відходять від проостракума навкоси донизу (до черевної сторони тіла). Проміжки між пластинками дуже вузькі і заповнені пухкою вапняною масою. Походження такої черепашки проясняється при порівнянні її з черепашкою вимерлих мезозойських белемнітів *Belemnites*. Черепашка їх у вигляді довгого прямого конуса із безліччю дуже вузьких камер, розділених перегородками. Така черепашка називається фрагмоконом. Перегородки пронизані сифоном, який проходить ближче до черевної сторони конуса, його спинна сторона висувається вперед у вигляді тонкого листоподібного рогового продовження. Задній кінець вкритий міцним конічним вапняним футляром. Звичайно від черепашки белемнітів збереглися лише кінцеві футляри, які називаються в народі «чортовими пальцями» і досягають у довжину 10-20 і більше сантиметрів.

Будова черепашки *Beloseria* - викопного родича каракатиці дає можливість зрозуміти, що роговий проостракум *Seria* відповідає спинній пластинці *Belemnites*, маленький роstrум каракатиці у *Belemnites* був представлений гігантським «чортовим пальцем», а від конічної черепашки белемніту зберігається, переважно, її спинна частина, тоді як черевна майже повністю зникла. Перегородки спинної частини фрагмокону надзвичайно зблизилися (косі пластиночки черепашки *Seria*) і проміжки між ними заповнилися вапном, отже ця частина черепашки набула вигляду пошарової пористої вапняної пластинки. Задній кінець фрагмокона зберіг не лише спинну, але також черевну стійку, утворюючи маленьку лійочку - сифональну ямку, порожнина якої представляє собою задню ділянку сифона, який зберігся.

У деяких інших сучасних головоногих, наприклад у кальмара (*Loligo*), від всієї черепашки зберігся лише спинний роговий листок (проостракум), схований під покривами, а у більшості *Octopoda* черепашка зовсім зникає. Особливу «черепашку» має *Argonauta* із *Octopoda*. Черепашку має лише самка. Раковина спіралью закручена, але не розділена на камери і дуже тонка. Це історичне утворення не має нічого спільного із черепашкою інших молосків, і виділяється не мантиєю, а епітелієм особливих лопатей щупальців. Черепашка *Argonauta* слугує для виношування яєць.

Покриви. Шкіра головоногих складається з одношарового циліндричного епітелію і шару сполучної тканини, що його підстилає. *Cephalopoda* здатні швидко змінювати забарвлення за рахунок хроматофорів, які залягають у

сполучнотканинному шарі шкіри та перебувають під контролем центральної нервової системи.

Внутрішній скелет. Крім зовнішнього скелета або черепашки, у головоногих є ще особливий внутрішній скелет, який виконує функцію захисту центральної нервової системи. Він утворений хрящем, подібним із таким у хребетних. Хрящ у вигляді широкого кільця охоплює головний мозок, утворюючи головну хрящову капсулу, яка дає від себе вирости, що оточують очі і статоцисти. Крім того, опорні хрящі розвинені в заповненнях, в основах щупальців, всередині плавників. Як видно із опису, головна капсула у фізіологічному відношенні відповідає черепу хребетних.

Живлення. Травний канал у *Cephalopoda* утворений дуже складно. Рот розміщений у центрі віночка щупальців і веде у сильно розвинену м'язову глотку. У глотці є язик з радулою, але тертка в захопленні і подрібненні їжі відіграє другорядну роль. Головне значення мають дві товсті щелепи – спинна і черевна, зігнуті на зразок гачків і схожі на дзьоб папуги. В глотку впадають протоки однієї або двох пар слинних залоз. Секрет їх містить ряд гідролітичних ферментів, які забезпечують розщеплення полісахаридів і білків. Виділення задньої пари залоз отруйні. Довгий стравохід нерідко утворює розширення - волю (ряд *Octopoda*). Стравохід переходить у м'язовий мішкоподібний шлунок, який займає задню частину травного комплексу. Від передньої сторони шлунка, куди впадає стравохід, починається тонка кишка, яка направлена вперед. Вона веде до порошиці, що знаходиться на особливому сосочку на черевній стороні тіла (всередині мантийної порожнини). У шлунок впадають протоки дволопатевої, іноді простої печінки, секрет якої містить широкий спектр травних ферментів. Печінкові протоки несуть на собі чисельні невеликі залозисті придатки, які виділяють секрети, що гідролізують полісахариди. Ці придатки називаються підшлунковою залозою. В задню кишку, перед порошицею відкривається протока так званого чорнильного мішка. Це велика грушоподібна залоза, яка виділяє секрет у вигляді чорної, як чорнило рідини. Декілька крапель цього секрету достатньо, щоб забруднити велику кількість води. Викидаючи рідину через порошицю, а потім через отвір лійки назовні *Cephalopoda* оточує себе у воді темною хмарою і під захистом її втікає від переслідування. Всі головоногі – хижаки, вони нападають на різних ракоподібних, а інколи і на риб, яких схоплюють щупальцями та вбивають щелепами і отрутою слинних залоз.

Нервова система. У головоногих нервова система за будовою досягає високої складності. Ганглії в неї великі і утворюють суцільну навкологлоткову нервову масу. Лише на зрізах можливо розрізнити склад цієї маси із кількох гангліїв: чітко розрізняються парний церебральний ганглії і великий вісцеральний. Що стосується пари педальних гангліїв, то кожний з них складається з двох нервових вузлів: брахіального, або ганглія щупальців, та інфундібулярного або ганглія лійки. Від заднього відділу гангліозної маси відходять два великих мантийних нерви, які утворюють на внутрішній поверхні мантиї з боків у передній частині тулуба два великих зірчастих ганглії. У

примітивніших Tetrabranchia (Nautilus) центральна нервова система облаштована значно простіше. Складається вона з трьох коротких нервових дуг, одної надглоткової і двох підглоткових, причому з боків стравоходу всі дуги з'єднуються між собою. Дуги суцільно усіяні гангліозними клітинами і мають вигляд нервових тяжів (як у Amphineura).

Органи чуття. Головоногі мають велику кількість органів чуття. Органами нюху слугують або осфрадії, розміщені біля основи зябер (Nautilus), або пара розміщених під очима нюхових ямок (Dibranchia), невеликих шкірних поглиблень, вистелених чутливим епітелієм та які іннервуються від церебральних гангліїв. Гострота нюху дуже велика, про це свідчать досліди над осліпленими восьминогами (Octopus), які відчувають в акваріумі рибу на відстані 1,5м. У головоногих є ще пара статоцистів, що знаходяться всередині хрящової головної капсули. Видалення їх призводить до втрати здатності орієнтуватись у просторі. Органи зору Tetrabranchia можуть бути зведені до типу будови великих очних ямок, порожнина яких ще з'єднується з навколишнім середовищем маленьким отвором. У всіх інших головоногих очі мають вигляд дуже великих, замкнутих, складно улаштованих очних пухирів. Їх будову легше зрозуміти, якщо прослідкувати історію розвитку ока. Спочатку у зародка утворюється первинна очна ямка (стадія Nautilus), яка відшнуровується від шкіри і утворює очний пухир. Глибока частина стінки пухиря перетворюється на сітківку, тоді як зовнішня, прилягаюча до шкіри частина утворює у сукупності із зовнішнім епітелієм двошарове епітеліальне тіло. Навколо ока з'являється кільцева складка шкіри – райдужина. Вона наростає над оком у вигляді склепіння (зводу), але не повністю змикається, а так, що в центрі залишається отвір – зіниця. Між тим, обидва шари епітеліального тіла виділяють один шар речовини назовні, інший - у порожнину очного пухиря. Ці шари речовини мають вигляд півкуль. Сукупність обох півкуль утворює кулеподібний кришталик, перерізаний тонкою подвійною пластинкою епітеліального тіла. Тим часом на око наростає нова кільцеподібна складка шкіри – рогівка. У більшості головоногих звід, утворений рогівкою над райдужним зводом, не зовсім співпадає, зберігаючи ексцентричний отвір. Сітківка очей складається з дуже довгих (інколи до 0,5 мм) клітин; до неї підходить крупний зоровий нерв, який утворює під оком дуже великий зоровий ганглій із кількох ярусів нервових клітин. Очі головоногих здатні до акомодациї, яка виконується не за рахунок зміни кривизни кришталіка (як у людини), а його наближенням або віддаленням від сітківки; для цього існує спеціальний війковий м'яз, прикріплений до екватора кришталіка. Крім того, в оці Cephalopoda є пристосування для бачення при різному за силою освітленні. Гострота зору тварини залежить від числа сприймаючих світло елементів. В оці головоногого таких елементів дуже багато. Так у каракатиці Sepia на 1 мм² сітківки припадає 105000 клітин; у кальмара Loligo навіть 165000. Усе це свідчить про складність будови очей головоногих, які не поступаються в цьому відношенні очам хребетних.

У багатьох головоногих (особливо в глибоководних) у шкірі є особливі органи свічення, за будовою дещо подібні на очі. Так, у *Lycoteuthis diadema* двадцять два подібних органи, з яких частина світиться ультрамариновим, частина – світло-блакитним, а якась частина - рубіно-червоним фосфорним світлом.

Органи дихання. Головоногі мають справжні ктенідії. У всіх Dibranchia їх дві, у Tetrabranchia (*Nautilus*) – чотири. Ктенідії розміщені в мантийній порожнині симетрично з боків тулуба. Зябра двоякопир'ясті, вільними кінцями направлені вперед. Обмін води в мантийній порожнині відбувається за рахунок скорочування мантийних м'язів і діяльності лійки. За кількістю зябер Cephalopoda поділяються на два підкласи: чотиризяброві (Tetrabranchia) і двозяброві (Dibranchia).

Кровоносна система. Серце всіх головоногих складається із одного шлуночка, в який відкриваються з боків два - (підкл. Dibranchia) або чотири (Tetrabranchia) передсердя. Від переднього і заднього кінців шлуночка відходять дві аорти: головна і внутрішньопорожнинна. Головна артерія проходить поруч із стравоходом і утворює дві гілки до голови і щупальців. Внутрішньопорожнинна забезпечує кров'ю кишечник і статеві органи. Артерії поділяються на сітку капілярів, із яких беруть початок вени. Вени рук збираються в голові в одну кільцеву вену, від якої поряд з головною аортою, але назад проходить велика головна вена. Остання поділяється на задньому кінці на два або чотири (залежно від числа зябер) приносні зяброві судини (полівени), які приймають ще кров із мантиї і несуть венозну кров до зябер. Перед надходженням у зябра вони утворюють скорочувальні м'язові розширення, так звані венозні (зяброві) серця, які ритмічними скороченнями сприяють надходженню крові в зябра. Кров окислюється в капілярах зябер і потім по венозних судинах виливається в передсердя серця. Капіляри вен і артерій у шкірі і м'язах безпосередньо переходять один в другий, лише в деяких місцях між ними залишаються лакунарні порожнини, що робить кровоносну систему головоногих майже замкненою. Кров містить гемоціанін – багату на мідь сполуку, що фізіологічно відповідає гемоглобіну крові хребетних; на повітрі синіє.

Видільна система. Видільна система головоногих складається із чотирьох (підкл. Tetrabranchia або двох (підкл. Dibranchia) нирок. Зовнішні отвори їх лежать з боків порошиці, на особливих сосочках, внутрішні кінці нирок відкриваються, як завжди, в перикардіальний відділ целома. Нирки нагадують широкі мішки, інколи (*Decapoda*) що зрослися один з одним по серединній лінії тіла. Приносні зяброві судини (з венозною кров'ю), які проходять у тісному сусідстві з нирками, утворюють чисельні бахромчасті сліпі венозні придатки, якими впинаються в стінки нирок. Цим полегшується виведення нирками продуктів обміну речовин із крові.

Статева система. Головоногі молоски роздільностатеві, інколи з різким статевим диморфізмом. Так, у *Argonauta* самець значно менший від самки. Статева залоза непарна і залягає в задній частині тулуба в статевій ділянці

целома. Статеві клітини накопичуються в цілому і виводяться через статеві протоки, які первинно парні, хоч у багатьох головоногих залишається лише ліва протока. Парність їх зберігається у самців і самок *Nautilus*, у *Octopoda* і частини *Decapoda*. Протоки мають складну і варіативну будову. У самця каракатиці *Sepia* є сім'япровід, який розширюється в сім'яний пухирець, залозистий епітелій якого слугує для утворення сперматофорів. За пухирцем сім'япровід знову звужується і переходить потім у широку сперматофорну сумку, яка і відкривається збоку від порошиці статевим отвором. Живчики головоногих склеюються в оточені щільною оболонкою пакети або сперматофори. Останні наповнені живчиками і мають особливий канал для їх виходу, закритий складно влаштованою пробкою. Жіночі протоки складаються з короткого яйцеводу та невеликої яйцеподібної залози, яка в нього впадає. Крім того, незалежно від статевих отвору, але поряд з ним у мантийну порожнину відкриваються вивідні канали двох парних і одної непарної нідаментальних залоз, секрет яких слугує для утворення яйцевих оболонок.

Запліднення частіше всього відбувається в мантийній порожнині самки. Роль копулятивного органу виконує одне із щупальців. У самців воно більш або менш значно відрізняється від решти іншим розвитком присосок і присутністю на ньому спеціального ложкоподібного придатка. За допомогою цього щупальця самець вводить сперматофори в мантийну порожнину самки. Особливо досконалим облаштуванням володіє статеве щупальце у самця *Argonauta*, і деяких інших близьких до нього родів. Щупальце спочатку утворюється всередині особливого шкірного мішка, в якому воно скручене в спіраль. Кінець статевих щупальця витягнутий у довгу нитку. Щупальце має порожнину, з'єднану із зовнішнім середовищем двома отворами: одним біля основи, іншим на кінці. Коли щупальце повністю сформується, то одягнений на нього мішок лопається і воно розправляється. Порожнина щупальця наповнюється сперматофорами. При спаровуванні статеве щупальце *Argonauta* відкривається, надовго зберігає здатність до руху і проникає цілим у мантийну порожнину самки, де воно вводить сперматофори в жіночий статевий отвір. Коли відірвані щупальця самців були вперше знайдені в мантийній порожнині самок, їх сприйняли за невідомих паразитів, і Кюв'є дав їм родову назву *Nectocotilus*; ця назва до цих пір зберіглася за статевими щупальцями головоногих, яке називають гектокотілізованим.

Розвиток. Ембріональний розвиток *Cephalopoda* відрізняється багатьма особливостями, які визначаються головним чином багатством яєць на жовток. Він займає майже все яйце, його немає лише на анімальному полюсі. Дроблення за умов великої кількості білка лише часткове, причому ділиться на бластомери лише анімальний полюс; тут утворюється округла пластинка або диск, зародкових клітин (часткове дроблення головоногих називається дискоїдальним). Розвиток зародка відбувається за рахунок анімального диску, на якому зародок розміщений так, що головним кінцем він обернений до жовтка, а заднім стирчить вільно. Жовток обростає ектодермою і мезодермою зародка, але залишається різко відособленим від останнього у вигляді

жовткового мішка. В міру росту зародка жовток споживається і жовтковий мішок зменшується в розмірах. Щупальця закладаються позаду рота у вигляді двох бокових рядів, лійка має вигляд дволопатевого, відкритого на черевній стороні утворення і лише пізніше зростається в трубку. Весь розвиток відбувається всередині оболонки яйця.

Екологія. Головоногі зустрічаються лише в морях і океанах, ведуть різний спосіб життя. Більшість їх належать до пелагічних тварин. Такі види як *Loligo*, мають торпедоподібне, загострене на задньому кінці (який при русі направлений вперед) тіло з добре розвиненими плавниками. У деяких донних восьминогів (*Cirrothauma*) між щупальцями розвинена тонка перетинка, завдяки чому тварина набуває вигляд диска, що лежить на дні. Інші головоногі живуть на дні, нерідко ховаючись у розщілини між камінням. Глибоководні головоногі інколи мають очі подібні до телескопу. Головоногі нерідко дуже великі тварини. Найменші з них вимірюються кількома сантиметрами, а на великих глибинах живуть справжні гіганти. У подібних форм така м'язова сила, що вони практично не потрапляють в руки людині, а якщо і трапляється таке, то лише випадково. Так, колись вдалося виловити неводом залишки з'їденого кашалотом велетенського головоногого *Architeuthis*. Ці залишки були знайдені у шлунку кашалоту. Серед них зберіглося цілим щупальце довжиною близько 10 м, із цього можна зробити висновок, що загальна довжина *Architeuthis* з витягнутими ловчими щупальцями сягала 18 м.

Практичне значення головоногих. Головоногі є предметом промислу людини. Каракатиці, кальмари, восьминоги споживаються людиною у свіжому, сушеному і консервованому вигляді. Їх м'ясо за калорійністю і смаковими якостями не поступається яловичині. Використовується також секрет чорнильного мішка каракатиць і кальмарів. Після висушування і обробки їдким калієм, осад секрету перетворюється в акварельну фарбу. Щорічно всіма державами світу виловлюється близько одного мільйона тон головоногих моллюсків.

Класифікація головоногих. Сучасні головоногі (*Cephalopoda*) поділяються на два підкласи: чотиризяброві (*Tetrabranchia*) і двозяброві (*Dibranchia*).

Підклас Чотиризяброві (*Tetrabranchia*) об'єднує найбільш древні і примітивні форми, які мають чотири зябри, чотири передсердя, чотири нирки і значну кількість щупальців; лійка має вигляд відкритого жолоба; черепашка зовнішня багатокамерна. Чотиризяброві представлені кількома групами рядів (надрядів), серед яких найголовніші: Надряд 1. Наутілоїдеї (*Nautiloidea*). Вимираюча група, до якої на теперішній час належить один рід *Nautilus* – кораблик з невеликою кількістю видів, що існують в Індійському і Тихому океанах. Високні форми: *Orthoceras*.

Надряд 2. Аммоніти (*Ammonoidea*). Група повністю вимерлих тварин в крейдяному періоді. Представники: *Turrilites*, *Ammonites*. Внутрішня будова аммонітів майже не відома, тому їх систематичне положення не чітке. Будова черепашки наближує їх до чотиризябрових.

Підклас Двояброві (Dibranchia). Головногі, що володіють двома зябрами, двома передсердцями і двома нирками: лійка у вигляді трубки, черепашка внутрішня, більш або менш редукована.

Ряд 1. Десятиногі (Decapoda). Мають десять щупалець, із них одна пара довгих, ловчих. Прекрасні пловці із витягнутим торпедоподібним тілом з бічними плавниками. Представники: звичайна каракатиця *Sepia officinalis*, гігантський кальмар *Architeuthis*, кальмар *Loligo* та ін. Викопні форми: *Belosepia*, *Spirrulirostra*. До десятиногих належить вимерла в еоцені група белемнітів (*Belemnnoidea*) з прямою конусною черепашкою і масивним ростром. Представник: *Belemnites*. Деякі автори виділяють белемнітів у самостійний ряд *Belemnitida*.

Ряд 2. Восьминоги (*Octopoda*). Переважно донні форми із мішкоподібним тілом і зовсім редукованою черепашкою; щупальців вісім, ловчих щупальців немає. Представники: аргонавт *Argonauta*, восьминоги *Octopus* та ін.

Клас Лопатоногі (*Scaphopoda*) об'єднує невелику кількість морських молюсків (300 видів), які поєднують деякі риси пластинчатозябрових (*Lamellibranchia*) з ознаками черевоногих (*Gastropoda*). За зовнішнім виглядом *Scaphopoda* швидше нагадують черевоногих молюсків, мають суцільну черепашку у вигляді трохи зігнутої конусної трубки з двома отворами на кінцях. Із більш широкого переднього отвору висовується голова і нога. Подібність із черевоногими проявляється також в організації травної системи. Одночасно симетричність тіла, будова нервової системи, характер мантийної порожнини, циркуляції води в ній наближають лопатоногих до двостулкових молюсків.

Лопатоногі ведуть риючий спосіб життя, але при цьому задній кінець їх черепашки завжди височіє над ґрунтом і обмивається водою, необхідною тварині для дихання. Зариваючись у пісок або мул, молюски вибирають звідти дрібних безхребетних (форамініфери, остракоди), якими живляться.

Тіло лопатоногих білатерально симетричне. Складки мантиї зростаються по черевній стороні, утворюючи мантийну порожнину, яка має вигляд відкритої з обох кінців трубки. В неї відкриваються задня кишка і отвори нирок. Циркуляція води в мантийній порожнині забезпечується роботою війчастого епітелію мантиї. Вода всмоктується через задній отвір і, віддавши кисень тканинам, через той же отвір виводиться назовні. Разом з водою виносяться неперетравлені залишки їжі, екскременти, а в період розмноження і статеві продукти. Спеціальних органів дихання у лопатоногих немає. Голова має вигляд виросту, на кінці якого відкривається ротовий отвір і розміщуються чисельні ниткоподібні, потовщені на кінцях вусики, які виконують функції дотику і захоплення здобичі. На розширеннях вусиків концентруються залозисті клітини, які виділяють слиз, до якого, мабуть прилипають форамініфери та інші дрібні тварини, якими живляться лопатоногі. Нога пристосована до копання в ґрунті. Вона закінчується тупим конусом, біля основи якого знаходиться пара бічних лопатей, їх присутність стала підставою для назви класу. При переміщенні в ґрунті нога сильно витягується вперед,

бічні лопаті складаються, нога легко проникає в ґрунт. Потім бічні лопаті розправляються і, як якір, закріплюють кінець ноги, яка вслід за цим сильно вкорочується, підтягуючи тварину вперед. Нервова система розкидано-вузлового типу. Органи чуття слабо розвинені, очі редуковані в зв'язку з риючим способом життя, є статоцисти. Травна система представлена глоткою із щелепами і радулою. Функціонує парна печінка. Кровоносна система лакунарного типу, сильно редукована; серце втратило передсердя, нирки з перикардієм не сполучаються; непарна статева залоза відкривається в праву нирку. Лопатоногі роздільностатеві. Яйця розвиваються в морській воді. Дроблення відбувається за спіральним типом. Із яйця виходить типова трохофорна личинка. Лопатоногі відомі з ордовіка, хоча їх викопні рештки зустрічаються рідко. Число вимерлих видів не перевищує 200. Сучасні Scaphopoda розділяються на дві родини, які відрізняються розмірами і будовою ноги. Переважно це південні, нерідко тропічні види. В північних морях існують досить великі *Dentalium entale* і *Siphodentalium lobatum*, черепашка яких досягає лише кількох міліметрів у довжину.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 463-494 (Догель, 1981).

Лекція 12.

Тип Молюски (Mollusca). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Черевоногі (Gastropoda).

План лекції

1. Загальна характеристика класу Черевоногі (*Gastropoda*).
2. Зовнішня, внутрішня морфологія та фізіологія черевоногих.
3. Розмноження та розвиток черевоногих.
4. Екологія та значення черевоногих молюсків.
5. Систематика черевоногих молюсків.

Клас налічує близько 90 тис видів. В Україні – понад 500 видів. Мешкають у різних біотопах Світового океану – від берегової зони до глибин більше 10 тис. м; у прісних водоймах та на суходолі; від полярних широт до тропіків; від рівнин до гірських вершин (понад 5 тис. м над рівнем моря). Невелика кількість видів веде паразитичний спосіб життя. Розміри від 2–3 мм до кількох десятків сантиметрів. Найкрупніші: *Hemifusus probosciferus* (черепашка 60 см); морський заєць – *Aplysia depilans* – 40 см; деякі африканські види наземних слимаків роду *Achatina* завдовжки до 25 см; червоподібний ендопаразит голотурій *Parenteroxenos dogeli* завдовжки 128 см. Асиметричність будови (виражається у формі черепашки, редукції органів мантійного комплексу однієї сторони (здебільшого правої) та посиленням розвитком таких самих органів іншої сторони (здебільшого лівої)). Тіло – голова, нога і тулуб, який утворює виріст – нутрощевий мішок, вкритий суцільною ковпачкоподібною або спіралью закрученою черепашкою. Голова чітко

відокремлена від тіла, на ній розташовані рот, одна або дві пари щупальців та пара очей. У деяких форм голова утворює рило, а в деяких хижих та паразитичних *Prosobranchia* перетворюється на мускулястий хоботок, який може вгортатись або викидатись назовні при захопленні здобичі. Нога розвинена і здебільшого має підошву, пристосовану для повзання. У плаваючих форм бічні краї підошви розростаються, утворюючи широкі лопаті (*Aplysia*, ряд *Testibranchia*) або плавці (*Clione limacina*, ряд *Pteropoda*). У паразитичних форм нога редукується. Над ногою – мішкоподібний тулуб, або нутрощевий мішок, вкритий черепашкою. Він у нижчих черевоніх симетричний і нечітко відділений від ноги. У більшості ж черевоніх тулуб видається над ногою у вигляді великого, закрученого спіралью мішка. Черепашка суцільна, ковпачкоподібна або здебільшого закручена спіраллю за годинниковою стрілкою (дексіотропні черепашки), рідше трапляються лівозакручені (леотропні) черепашки. Оберти черепашки, щільно прилягаючи один до одного, можуть зростатися своїми внутрішніми стінками, утворюючи суцільний стовпчик (колонку), а іноді можуть відставати один від одного. Тоді по осі черепашки утворюється щілина – пупок.

Будова і фізіологія. Форма тіла черевоніх різноманітна, але переважно тіло продовгувате і на спинній стороні випукле.

Голова добре розвинена. Вона має ротовий отвір, 1-2 пари щупальців і пару очей. Передня частина голови часто витягується у видовжений хоботок, на кінці якого розміщується ротовий отвір.

Нога нагадує собою м'язовий черевний виріст із плоскою повзаючою підошвою; за допомогою скорочень ноги тварина повільно і плавно повзе по субстрату. Залежно від способу життя нога може піддаватись різним модифікаціям. Найбільших змін зазнала нога в деяких представників класу *Gastropoda*, які перейшли до життя у воді і ведуть плаваючий спосіб життя. Так, у кильоніх (підклас *Prosobranchia*) нога сплющується з боків і перетворюється у вузький вертикальний плавник, інколи ще з маленьким рудиментарним залишком підошви на черевній стороні, яким тварина енергійно махає в обидва боки. Тоді як задній відділ ноги витягується в довге кермо, що нагадує хвіст. В іншій групі плаваючих черевоніх, наприклад у крилоногих (підклас *Opisthobranchia*) бічні частини ноги сильно розростаються, утворюючи пару крилоподібних лопатей, якими б'ють по воді, а її основна центральна частина редукується.

Тулуб, або нутрощевий мішок у нижчих черевоніх (підклас *Prosobranchia*) інколи симетричний і порівняно не чітко відмежований від ноги як у голозябрових та деяких легеневих (підклас *Pulmonata*). Але в більшості видів класу *Gastropoda* тулуб, навпаки, виступає над ногою у вигляді великого слабо або сильно закрученого мішка. На тулубі в напрямі донизу утворюється складка покривів, мантийна складка, під якою знаходиться мантийна порожнина з розміщеним у ній мантийним комплексом органів. Як складка, так і порожнина взагалі розвинені на передній і правій частині тулуба. Мантия виділяє черепашку в більшості випадків закручену спіралью.

На передньому кінці черепашка замкнена – це її вершина, на іншому кінці є отвір – устя, через яке висовується на зовні голова і нога тварини. Лише в окремих, рідких випадках оберти черепашки лежать в одній площині (наприклад, у примітивної форми *Tremonotus*, або у сучасних черевоногих, наприклад, у катушки – *Planorbis*). Взагалі спіраль конічна (турбоспіраль). Діаметр обертів відповідно до росту тварини збільшується від вершини до устя. При цьому кожний новий, більший оберт черепашки може охоплювати всі попередні, роблячи їх непомітними (*Succinea*); такі черепашки називають інволютними. Значно частіше останній оберт лише прилягає до попередніх, таким чином всі вони видимі. Серед черевоногих із спіральними черепашками розрізняють два типи за направленням закручування спіралі. Якщо при погляді з боку вершини спіраль закручується (починаючи від вершини) за рухом годинникової стрілки, то черепашка називається правозакрученою або дексіотропною – таких значна більшість. Якщо ж вона закручується вліво, то ми маємо лівозакручену лейотропну черепашку. Вісь, навколо якої закручена спіраль, взагалі представлена щільним стовпчиком – колонкою. Якщо оберти не доторкаються своїми внутрішніми стінками, то замість щільної колонки по осі спіралі утворюється порожнина, пупок. Спіральна черепашка настільки об'ємна, що при небезпеці тварина може повністю втягнутися в неї. У ряду форм, переважно які належать до підкласу *Prosobranchia* на спинній стороні задньої частини ноги взагалі є вапнякова або рогова пластинка – кришечка, більше або менше пропорційна діаметру устя, для замикання якого вона і слугує при втягуванні тварини в черепашку. Деякі види черевоногих мають простішу за будовою черепашку у формі ковпачка. Це не примітивні, а вторинно спрощені у відношенні до черепашки черевоногі. Їх личинки спочатку мали більш або менш закручену черепашку, яка лише пізніше набула форму ковпачка.

Черепашка черевоногих складається із тонкого органічного зовнішнього шару (*periostracum*), під яким лежить порцеляновий шар (*ostracum*), утворений вапняковими пластинками, розміщеними перпендикулярно до поверхні черепашки. Вуглекисле вапно добувається з води і їжі, які тварина споживає. У деяких черевоногих є ще один – внутрішній перламутровий шар (*Haliotis*, *Turbo* та ін.).

У всіх підкласах черевоногих нерідко спостерігається редукція черепашки, яка доходить в окремих випадках до повної її атрофії. В багатьох випадках цей процес протікає за наступними етапами: 1) черепашка добре розвинена, але недостатня для втягування в неї всього тіла; 2) черепашка ще більше зменшується і частково прикривається двома складками м'яких тканин, загорнутих частково на черепашку. В одних випадках це можуть бути складки мантиї, в інших до них додаються бічні ділянки ноги, що розрослися; 3) складки зростаються між собою по серединній лінії над черепашкою (роди *Aplysia*, слимак *Limax*) – черепашка із зовнішньої стає внутрішньою і перетворюється в тонку пластинку; 4) рудиментарна черепашка розпадається на окремі вапняні

тілця, що лежать у покривах спини-слимак *Arion*, голозяброві або *Nudibranchia*; 5) усі сліди черепашки зникають – *Pterotrachea*.

Втрата черепашки частіше всього спостерігається у плаваючих і наземних форм, де користь раковини, як захисного пристосування, мабуть менша від тієї маси, яку доводиться носити при повзанні та плаванні.

Травна система. Ротовий отвір знаходиться в нижній частині переднього кінця голови, яка в деяких форм витягується і утворює так зване рильце. У деяких представників підкласу *Prosobranchia*, передній кінець голови ще більше витягується, утворює м'язовий хоботок, який може вкручуватись і викидатись назовні при захопленні здобичі. Рот відкривається в ротову порожнину і м'язову глотку, яка має язик – м'язовий валик, укритий хітином і несе тверді зубці, розміщені поперечними рядами. В ротовій порожнині на межі з глоткою лежать також щелепи – місцеві потовщення кутикули; вони рогові, а інколи містять відкладення вапна. Кількість і розміщення щелеп не постійні. В глотку відкриваються протоки одної пари слинних залоз. У хижих представників передньозябрових (*Tonna*, *Cassis* та ін.) у слині міститься вільна сірчана кислота (концентрація до 4%). Кислий секрет слугує цим хижакам для розчинення в їх жертв черепашки моллюсків або панцирів голкошкірих, якими вони живляться. Глотка переходить у відносно довгий стравохід, який утворює місцеве розширення або зоб. Цим закінчується ектодермальна передня кишка.

Ентодермальна середня кишка утворює мішкоподібний шлунок, в який впадають протоки “печінки”. Остання формується у вигляді парного вип'ячування кишечника, але в дорослих особин у зв'язку із їх асиметрією у багатьох випадках існує непарний орган, одна половина недорозвинута. Печінка у черевоногих велика, її секрет розчиняє вуглеводи, а також сприяє засвоєнню їжі (подібно до тонкої кишки хребетних), а також слугує для відкладання в ній жиру, глікогену. Часто, особливо в нижчих черевоногих, їжа піддається у шлунку сортуванню і дрібні частинки за допомогою мерехтливих війок епітелію шлунку направляються через протоки печінки в порожнину печінкових частинок. Там вони захоплюються клітинами і перетравлюються внутрішньоклітинно (фагоцитоз). У шлунку деяких нижчих черевоногих є кристалевий стовпчик – драглисте утворення, яке складається з білків і зв'язаних із ними ферментів – амілази і целюлази. Кінець стовпчика в лужному середовищі шлунку поступово розчиняється, звільняючи ферменти які сприяють перетравленню вуглеводів їжі. Цікаві зміни відбуваються в печінці голозябрових (підкл. *Opisthobranchia*). У багатьох із них печінка наче поділяється на систему залозистих каналів, які відходять від кишечника вгору, розгалуження – гілочки цих каналів заходять у щупальцеподібні виростки, які вкривають спину – це вторинні зябра. Особливо цікаво, що в епітелії цих розгалужень – гілочок печінки – там, де вони поєднуються (контактують) із зовнішнім середовищем, на кінцях спинних зябер нерідко спостерігається присутність багаточисельних жалких капсул (наприклад, у родині *Aeolididae*). Раніше вважали, що жалкі капсули належать самому організму голозябрових, але спеціальними експериментами було встановлено, що вони попадають у тіло

моллюска із їжею. Дійсно, представники родини *Aeolididae* живляться гідроїдними поліпами, жалкі капсули яких не перетравлюються моллюском, але надходять у печінкові вирости хижака, зберігаючи там здатність функціонувати так само, як в тілі поліпа.

За шлунком міститься тонка кишка, яка утворює одну або кілька петель і переходить у задню кишку. Остання закінчується порошицею, яка розміщена на передньому кінці тулуба, над головою, або в іншому місці на правій стороні тіла. В деяких нижчих червононогих задня кишка проходить через шлуночок серця.

Органи дихання. Більшість червононогих дихають зябрами. Первинними, або справжніми зябрами є ктенідії, парні органи розміщені з боків від порошиці. У багатьох форм вони мають вигляд витягнутих двоякоп'ястих придатків загострених до вільного кінця. Кожній ктенідії складається з осьового сплющеного стовбурця, який несе два ряди пелюсток. Ктенідії характеризуються присутністю біля їх основи органів хімічного чуття (хеморецепції) – осфрадіїв. Первинно ктенідіїв одна пара, але в зв'язку із недорозвитком органів правої сторони тіла в більшості червононогих правий ктенідій атрофується. Так, у деяких передньозябрових (*Heliotis*) він менше лівого. У вищих представників цієї групи він уже один і при цьому нерідко із двоякоп'ястого він стає однорядноп'ястими у результаті приростання одним боком до стінки мантиї. Задньозяброві (*Opisthobranchia*) в кращому випадку зберігають один ктенідій, який часто дуже зміщений назад по правій стороні і направлений кінцем назад, між тим як ктенідії *Prosobranchia* лежать ближче до передньої частини і направлені кінцями вперед. Проте в кожному підкласі *Gastropoda* є форми, в яких справжні зябра зникли і вторинно замінилися іншими органами дихання. У водних червононогих за таких умов на самих різних місцях тіла можуть виникнути вирости, які фізіологічно відповідають ктенідіям, але не гомологічні їм. Усі ці утворення називаються вторинними або адаптивними зябрами. На кінець, у наземних легневих червононогих (підклас *Pulmonata*) водне дихання замінилось повітряним, ктенідій зник і для дихання слугує легеня. Ділянка мантийної порожнини у них відособлена і відкривається назовні самостійним отвором. Це так вана легенева порожнина, у стінках якої розвиваються чисельні кровоносні судини. Легеня зберігається у вигляді єдиного дихального органу в багатьох *Pulmonata*, незважаючи на те що деякі легеневі моллюски повернулися до водного способу життя. Такі види, як ставковики, котушки та ін., дихають повітрям, періодично піднімаючись на поверхню води.

Кровоносна система. У різних систематичних групах червононогих моллюсків положення центрального органу кровоносної системи – серця і особливо його будова неоднакові. Найбільш примітивні форми підкласу *Prosobranchia* мають симетричне серце, яке складається із шлуночка і двох передсердь розміщених по серединній лінії тіла в передньому його кінці за головою; шлуночок при цьому пронизаний задньою частиною кишечника. Проте в міру редукції правої зябри відбувається також одностороння атрофія

серця, яка проявляється в поступовому зникненні правого передсердя. Так, у ряду видів передньозябрових праве передсердя зменшене і сліпо замкнене, тому що в результаті редукції правої зябри зникла і зяброва вена, що впадала в це передсердя. Разом із тим частково змінюється і положення серця: функціонуюче передсердя розміщується перед шлуночком. У всіх інших червононогих (вищі представники підкласу Prosobranchia, підкласів Opisthobranchia і Pulmonata) зберігається лише одне ліве передсердя тоді як праве повністю зникає. Місце розміщення передсердя, яке залишилося, залежить від розміщення зябри або легені. У передньозябрових і легеневих воно залишається перед шлуночком, а у задньозябрових розміщується позаду нього, тому що зябра їх зміщуються далеко назад. Серце взагалі розміщується над задньою кишкою. Крім того, воно завжди оточене перикардієм, що є ділянкою вторинної порожнини тіла (целом).

Периферична частина кровоносної системи в основному має наступну будову. Від шлуночка відходить аорта, яка зразу ж поділяється на два стовбури: головну аорту (до переднього кінця тіла) і нутрощеву аорту (до кишечника, печінки і статевої залози). Добре розвинена артеріальна система утворена судинами з відокремленими стінками. У легеневих молосків великі судини поступово переходять у капіляри. В кінцевому результаті, кров вливається в малі лакуни сполучної тканини, втрачає кисень і поступово збирається в більші венозні лакуни сполучної тканини. Найбільш розвинена лакуна обмиває шлунок, печінку і гонаду. Звідти кров повертається до органів дихання (зябра або легені), там окислюється і надходить безпосередньо в серце. Таким чином, серце червононогих наповнюється артеріальною кров'ю. Кров частіше всього безбарвна і містить амебоцити. Інколи в крові є речовина близька до гемоглобіну. В деяких червононогих вдалося виявити присутність у крові білкових сполук, що містять марганець, який у них відіграє таку ж роль, як залізо в гемоглобіні крові хребетних.

Нервова система. Нервова система червононогих добре розвинена, представляє порівняно-анатомічний інтерес. У цілому від нижчих червононогих до вищих, спостерігається поступовий перехід від системи, що нагадує таку підтипу Amphineura, до розкидано-вузлової нервової системи із декількох гангліїв, з'єднаних між собою вільними від нервових клітин волокнистими перетинками. У найбільш примітивних червононогих молосків ганглії або відсутні, або виражені дуже слабо. Нервові клітини в цьому разі розміщуються вздовж стовбурів. Наступні зміни відбуваються шляхом концентрації гангліозних клітин у деяких місцях нервових стовбурів, де і утворюються ганглії. У передньозябрових молосків первинно виокремлюється п'ять пар основних гангліїв.

1. Над глоткою розміщені два церебральних ганглії, з'єднані церебральною комісурою. 2. В нозі педальні стовбури концентруються в передній частині і

два педальні ганглії, з'єднані під глоткою комісурою. Крім того, вони пов'язані із церебральними гангліями, двома поздовжніми

перемичками, або коннективами (нагадуємо, що поперечні нервові перемички, які з'єднують однойменні ганглії, прийнято називати комісурами, поздовжні перемички між гангліями різного найменування – коннективами). У деяких примітивних сучасних форм утворення педальних гангліїв ще не відбувалося, і замість них зберігаються 2 педальних стовбури. У подальшому на шляху плевровісцеральних стовбурів відособились ще три пари гангліїв. 3. Два плевральних ганглії розміщені приблизно на рівні педальних гангліїв; вони з'єднані коннективами з церебральними і педальними вузлами. 4. Далі назад на шляху плевровісцеральних стовбурів залягають два парієтальних ганглії. 5. Ще далі, під задньою кишкою лежить пара вісцеральних гангліїв, з'єднаних один з одним вісцеральною комісурою.

Останні три пари гангліїв наче нанизані на ту нервову петлю, яка утворюється в підтипі *Amphineura* плевровісцеральними стовбурами. Ділянка стовбурів, яка знаходиться між плевральним і вісцеральним вузлами кожної сторони і розбитий парієтальним ганглієм на 2 коннектива, називається плевровісцеральним коннективом. Крім цих основних гангліїв, утворюються ще додаткові гангліозні маси, які іннервують окремі органи (наприклад, глотковий, або букальний ганглії). У задньозябрових (підклас *Opisthobranchia*) і легеневих (підклас *Pulmonata*) молюсків первинно відособлюються не 5, а 7 пар гангліїв. У всіх молюсків їх кількість може зменшуватися за рахунок злиття гангліїв у більш складні нервові вузли. Своєрідні зміни нервової системи черевоногих молюсків пов'язані із появою у них асиметрії. Основна суть їх у наступному. В усіх передньозябрових і деяких нижчих представників двох інших підкласів плевровісцеральні коннективи утворюють перехрест так, що парієтальні ганглії, які знаходили по всій її довжині переміщуються: лівий на праву сторону (під кишку), а правий – на ліву сторону тіла над кишечником. Нервову систему таких черевоногих називають хіастоневральною або перехресною.

У основної маси легеневих і задньозябрових молюсків перехрест коннективів вторинно зникає, але правий плевровісцеральний коннектив часто помітно коротший за лівий. Це черевоногі з неперехресною, або еутіневральною системою. У вищих черевоногих плевровісцеральні коннективи взагалі настільки вкорочуються, що ганглії збираються в одну загальну масу навколо глотки.

Церебральними гангліями іннервуються очі, статоцисти, глотка і головні щупальця, педальними – м'язи ноги. Плевральні ганглії забезпечують нервами переважно мантию. Парієтальними гангліями іннервуються ктенідії і осфрадії; вісцеральними гангліями відбувається іннервація внутрішніх органів.

Органи чуття. Дотикову функцію виконують головні щупальця, краї мантиї і деякі інші частини тіла. Крім того, є органи хімічного чуття – хеморецептори. Ними в першу чергу вважаються осфрадії, які лежать біля основи ктенідіїв. У найбільш розвиненому стані вони мають форму видовженого валика, який лежить біля основи зябри та з обох своїх боків несе 100-150 листочків. У результаті цього осфрадій інколи дуже схожий за виглядом на зябру. Внутрішня поверхня валика заповнена накопиченням

гангліозних клітин, від якого відходять нерви до листочків. Передня пара головних щупальців (їх ще називають – губними) мабуть також слугують для сприйняття хімічних подразнень, виконуючи роль органів смаку та чуття (нюху). Органи рівноваги у вигляді пари статоцистів є у всіх черевоногих. Це звичайні два замкнені пухирці, епітелій яких складається із мерехтливих і чутливих клітин; останні інколи утворюють на стінці пухирця особливе накопичення – “слухова пляма”. В рідині, що заповнює пухирець плавають від 1 до 100 конкрецій вуглекислого вапна – статолітів, які виконують функцію слухових камінців. Різне положення їх у статоцистах і натискування то на різні чутливі клітини дає можливість тварині орієнтуватись у просторі. Обидві статоцисти знаходяться завжди в тісному контакті з педальними гангліями, але іннервуються вони все ж таки від церебральних гангліїв за допомогою двох нервів.

Одна пара очей є майже в усіх черевоногих; вони лежать на голові біля основи, а інколи на вершині задньої пари щупальців, відповідно їх часто позначають як очні. Складність будови очей варіює від простих ямок до очних пухирів з кристаликом і склоподібним тілом.

Видільна система. У черевоногих видільна система складається з пари нирок типу целомодуктів, із яких частіше зберігається лише одна ліва. Одним кінцем нирки за допомогою в'їчної лійки з'єднуються з перикардієм, тобто з ділянкою целома, другим – відкривається в мантийну порожнину збоку від порошиці. Дві нирки існують лише в нижчих представників підкласу *Prosobranchia*, але одна із них розвинена слабше іншої.

Статева система. У статевій системі черевоногих існує багато варіацій; передньозяброві роздільностатеві, легеневі та задньозяброві – гермафродити. Нижчі черевоногі не мають спеціальних статевих протоків і статева залоза відкривається в них у праву нирку. Статева залоза завжди одна. У роздільностатевих форм це яєчник або сім'яник, у гермафродитів – гермафродитна залоза, в якій утворюються і живчики, і яйця. Вивідні протоки *Prosobranchia* порівняно прості. Самець має сім'япровід, який відкривається назовні поблизу переднього кінця тіла на правому боці, або біля самого отвору, чи перед ним. На голові знаходиться м'язовий виріст – копулятивний орган. У самки яйцепровід може утворювати місцеве розширення – матку, а також сім'яприймач.

Статеві протоки *Pulmonata* і *Opisthobranchia* незрівнянно складніші, як можна бачити на прикладі виноградного слимака. Від гермафродитної залози відходить загальна гермафродитна протока, яка приймає в себе вивідний канал особливої білкової залози. Після впадання в протоку залози вона розширяється, причому головна частина її просвіту виконує роль яйцепроводу, а вузький жолоб, який проходить по одному боці яйцепроводу, проводить сім'я. Потім ця загальна протока розділяється на два самостійних канали: яйцепровід і більш тонкий сім'япровід. Останній переходить у м'язовий копулятивний орган. Яйцепровід розширяється і утворює матку, в яку впадають протоки пальцеподібних залоз. Матка за допомогою піхви відкривається в особливе

вгинання стінки тіла – статеву клоаку, куди відкривається і мішок копулятивного органу. Крім того, в піхву впадають ще два мішкоподібних утворення: сім'яприймач – призначений для сприймання сім'я іншої особини і мішок з “любовною стрілою”; стріла – це голка із вуглекислого вапна, яка при копуляції втикається в шкіру іншої особини і слугує для її подразнення. Запліднення перехресне.

Розвиток. Серед примітивних червононогих зустрічаються форми, для яких властиве зовнішнє запліднення, в більшості форм запліднення внутрішнє. Яйця часто вкриваються пергаментними або драглистими коконами і об'єднуються в кладки. Дроблення яйця надзвичайно нагадує таке *Polychaeta*. Воно повне, нерівномірне, детерміноване, протікає за спіральними типом. Є ті ж макромери А, В, С і D з чотирма квартетами мікромерів. Головна частина мезодерми також формується за рахунок клітини D – із її нащадка 4d. Целомічна мезодерма утворює дві мезодермальні смужки, які походять від двох первинних мезодермальних клітин. У нижчих *Prosobranchia* із яйця розвивається справжня трохофора з передротовим віночком війок (прототрохом) і з тім'яним султаном. Потім трохофора перетворюється на личинку парусник, або велігер. У більшості представників підкласу *Prosobranchia* і *Opisthobranchia* із яйця виходить одразу парусник. Останній часто характеризується розвитком на передротовому відділі тіла 2-4 бічних лопатей, оточених передротовим віночком війок. Лопаті створюють мерехтливий парус, від якого і сама личинка отримала свою назву. Парусник має ряд ознак, специфічних для моллюсків. На його спинній стороні з'являється потовщення ектодерми, яке потім поглиблюється і утворює незначне вгинання – черепашкову залозу. На дні цього вгину виділяється нижній роговий зачаток – черепашка; вигинання потім вивертається і зачаток черепашки займає поверхнєве положення й розростається. На черевній стороні тіла, позаду рота личинки утворюється виступ, нога, на якій у вигляді двох маленьких бокових вгинань ектодерми закладаються статоцисти. Перед ротом з'являються щупальця та очі. Позаду зачатка черепашки ектодерма утворює складку, яка нависає над порошицею і прикриває зачаток мантійної порожнини. У легеневих мантійна складка продовжує рости вперед і стає глибшою лише на правому боці тіла, поступово переміщуючись до переднього кінця. У нижчих червононогих замість цього

відбувається швидке повертання зачатка мантійної порожнини з порошицею і черепашки на 180°, в результаті цього порошиця розміщується на передньому кінці тулуба позаду голови. У вільноплаваючого парусника в кінці перетворення відбувається редукція передротового віночка війок, він спускається на дно і переходить до повзаючого способу життя. Описаний метаморфоз характерний для більшості представників підкласів *Prosobranchia* і *Opisthobranchia*; у *Pulmonata* розвиток прямий і проходить до кінця всередині яйцевої оболонки.

Екологія червононогих моллюсків. Більшість моллюсків із підкласу Передньозябрових і всі з підкласу Задньозябрових класу Червононогих – морські тварини. Деякі передньозяброві пристосувалися до життя в прісній воді і навіть

на суші (*Helicina*, *Acme*, *Bithynia*, *Cyclophorus*, *Viviparus* та ін.). В підкласі Легеневих (*Pulmonata*) представлені переважно сухопутні й прісноводні форми. В морі черевоногі зустрічаються на різних глибинах, на суші – у самих різноманітних кліматичних умовах, витривалі по відношенню до температури. Перенесення різких коливань температури полегшується здатністю багатьох легеневих до сплячки: зимової - на півночі і літньої та зимової - на півдні. При цьому слимак залазить у землю, втягується в черепашку і заклеює устя епіфрагмою, тобто плівкою із засохлого шару слизу з великим вмістом солей вапна. Перехід від повзання по дну водойм до плавання відбувався у черевоногих у різних групах незалежно, тому ті та інші добре пристосувалися до плавання в товщі води. Тіло їх взагалі скловидне, прозоре, нога утворює непарний килеподібний плавник (*Heteropoda*) або перетворена в пару великих крилоподібних плавників (*Pteropoda*); черепашка більше або менше редукується аж до повного зникнення.

Справжні паразити є лише серед передньозябрових черевоногих. Більшість із них паразитують на шкірі або в середині тіла голкошкірих (морські зірки, морські їжаки, голотурії). Паразитичний спосіб життя викликав у цих черевоногих (*Entocolax*, *Parenteroxenos*) сильні зміни і спрощення організації (втрата черепашки, мантиї, ноги та ін., аж до повної редуції травної, кровоносної, нервової систем).

Їжа черевоногих різноманітна. Поряд з рослиноїдними формами, широко розповсюдженими у воді і на суші, є велика кількість хижаків, які живляться червами, раками або іншими моллюсками.

Практичне значення черевоногих порівняно з іншими моллюсками (пластинчатозябровими і особливо головоногими) не дуже велике. В деяких європейських країнах у їжу споживають виноградного слимака (*Helix pomatia*) якого розводять в спеціальних слимакових господарствах. Їстівними є також багато морських передньозябрових: трубач (*Buccinum undatum*), береговий слимак (*Littorina*) і деякі інші.

Перламутр черепашки деяких морських *Prosobranchia*, наприклад *Turbo*, *Trochus* і *Naliothis* використовується для оздоблення та виготовлення різних прикрас, біжутерії, гудзиків тощо.

Різні морські черепашки головним чином каурі (*Monetaria moneta*) до початку ХХ ст. слугували в деяких народів у якості розмінної монети, наприклад у літописах Індії від VII ст. н.е. А в ХІХ ст. каурі ввозили у великій кількості в Західну Африку для збуту туземцям, які робили із нанизаних у вигляді намиста черепашок грошову одиницю.

Шкідливе значення для сільського господарства мають наземні форми із підкласу *Pulmonata*, а точніше слимаки, які наносять шкоду озимим посівам, овочевим, плодово-ягідним та іншим сільськогосподарським і лісовим культурам.

Велике негативне значення черевоногих як первинних проміжних хазяїв трематод, серед яких є багато збудників небезпечних захворювань людини і тварин.

Класифікація черевоногих (Gastropoda)

До черевоногих молюсків належить значна кількість видів із великим розмаїттям за будовою, що значно ускладнює їх класифікацію, яка ще не завершена. Більшість видів класу розподіляється між трьома підкласами: передньозяброві (Prosobranchia), задньозяброві (Opisthobranchia) і легеневі (Pulmonata).

Підклас I. Передньозяброві (Prosobranchia)

Нутрощевий мішок набув поворот на 180° або близько до цього. Зябра (одна, інколи дві), розміщені спереду серця. Переважно роздільностатеві. Зустрічаються головним чином у морі, рідко в прісних водах і на суші. На нозі у багатьох форм є кришечка.

Включає два ряди: древні черевоногі або двопередсердні (Archaeogastropoda або Diotocardia) і однопередсердні (Monotocardia).

Ряд 1. Древні черевоногі або двопередсердні (Archaeogastropoda або Diotocardia)

Найпримітивніші черевоногі молюски мають два передсердя і педальні нервові стовбури; утворення педальних гангліїв ще не відбулося. Мантійний комплекс симетричний лише у самих примітивних форм (підряд Zigobranchia), які мають два ктенідії, два передсердя і дві нирки. Така, наприклад, *Pleurotomaria*, що мешкає в Індійському океані, турбоспіральна черепашка її має довгу вирізку, починаючи від устя. Це найдавніша форма зі сучасних черевоногих. У морського вуха – *Haliotis* стає помітною асиметрія мантійного комплексу: правий ктенідій менше лівого. *Haliotis*, який населяє тропічні моря, має характерну сплюснену вухоподібну черепашку, пронизану рядом невеликих отворів. Ще простіше улаштовані ковпачкоподібні черепашки деяких форм (наприклад, *Fissurella*), що має вигляд невеликого конуса з отвором на вершині. Намічена в межах цієї групи асиметрія мантійного комплексу знайшла своє закінчене вираження в підряді Azygobranchia, представники якого повністю втратили правого ктенідія. Це переважно морські тропічні форми, як наприклад, володар високої турбоспіральної черепашки *Trochus* – мешканець прибережної зони в коралових поліпах. Існують також форми, що вторинно перейшли до життя в прісних водах Євразії – *Theodoxus fluviatilis*. У форм підряду Docoglossa, що мають найбільшу ковпачкоподібну черепашку, також зберігається один ктенідій, який часто заміщується вторинними зябрами. Типовий представник цієї групи – *Patella*, мешканець припливно-відливної зони.

Ряд 2. Однопередсердні (Monotocardia)

У цієї групи тварин мантійний комплекс складається лише з органів лівої сторони – один ктенідій, передсердя і нирка. У ряду форм і в першу чергу в тих, що перейшли до життя в прісній воді, або на землі, ктенідій або зник зовсім, або заміщається вторинними зябрами, які мають педальні ганглії. Нині ряд Monotocardia деякими дослідниками поділяється на два самостійні ряди: Mezogastropoda, що включає більш примітивні форми, і ряд Stenoglossa, який об'єднує вищих представників однопередсердних. До цього ряду належать: *Littorina* – чисельні види якого живуть в місцях морських припливів і відливів,

деякі легко переносять перебування на повітрі під час відливів; *Succinea* – тропічні морські молюски із гарною черепашкою; *Murex* – представники якого виділяють секрет, яким раніше фарбували тканини для отримання ніжного пурпурового забарвлення; *Conus* – із отруйними залозами і зубами радули. В Тихому та Атлантичному (північна частина) океанах розповсюджений рід *Vuccinum* – один із істівних передньозябрових молюсків. В озерах і ставках часто зустрічаються прісноводні передньозяброві – *Viviparus* і *Vithynia*; від прісноводних легеневих молюсків вони відрізняються наявністю кришечки на нозі.

Своєрідні зміни з морськими однопередсердними відбуваються у кильоногих (*Heteropoda*), які ведуть планктонний спосіб життя; середня частина ноги сплюснута із боків і утворює висунутий вниз плавник, задня частина ноги витягнулася у вигляді хвоста. Кильоногі зустрічаються переважно в теплих морях, ведуть хижацький спосіб життя. До них належать: *Carinaria* з маленькою ковпачковою черепашкою; *Pterotrachea* – без черепашки. Серед однопередсердних існує кілька форм, що паразитують на голкошкірих, наприклад *Parenteroxenos dogieli*, досягаючи до 1 метра в довжину, паразитує на голотурії (*Cusumaria*).

Підклас II. Задньозяброві (*Opisthobranchia*)

Нервова система епінєврально. Мантійний комплекс зміщений із переднього положення на праву сторону тіла. Позаду від серця розташований один ктенідій. Передсердя одне. Гермафродити. Черепашка часто редукована, це виключно морські тварини. Включає два ряди: покритозяброві (*Tectibranchia*) і голозяброві (*Nudibranchia*).

У покритозябрових ктенідій розвинений і завжди є черепашка. У північних морях розповсюджені *Scaphander*, *Cylichna* – форми з інволютною черепашкою. До цієї групи належать і крилоногі молюски (*Pteropoda*), нога яких змінена на два бічні плавники. Там же постійно існує морський ангел – *Clione limacina* – без черепашки, оранжево-червоного кольору, слугують їжею для беззубих китів.

У представників ряду голозябрових, ктенідій замінений вторинними зябрами. Черепашка відсутня. За зовнішнім виглядом вони часто білатерально симетричні. Представники: *Dendronotus*, *Catriona* з чисельними зябрами на спині широко розповсюджені в північних морях Євразійського континенту.

Підклас III. Легеневі (*Pulmonata*)

Нервова система еутіневрально. Зябра, як правило, замінені легеню. Гермафродити. Всі органи мантійного комплексу непарні. Наземні і прісноводні форми. Кишечник відсутній. Підклас включає два ряди: сидячеочих (*Basommatophora*) і стеблистоочих (*Stylommatophora*).

Сидячеочі представлені переважно прісноводними формами, очі розміщені біля основи другої пари щупальців. До них належать більшість наших прісноводних черевоногих: звичайний ставковик – *Lymnaea stagnalis*, малий ставковик – *Lymnaea truncatula* – проміжний хазяїн печінкового сисуна, рогова котушка – *Planorbis* та ін.

Ряд стебельчастоочих об'єднує переважно наземні форми, в яких очі розміщені на вершині другої пари щупалець. Представники: янтарка – *Succinea* – живуть у вологих місцях на траві, в кущах, проміжний хазяїн сисуна *Leucochloridium*. Широко розповсюджений виноградний слимак (*Helix pomatia*). Суттєву шкоду сільському господарству можуть спричиняти слимаки *Deroceras*, *Parmacella* та ін.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 438-462 (Догель, 1981).

Лекція 13.

Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Зябродишні або Ракоподібні (Branchiata або Crustacea)

План лекції

1. Загальна характеристика типу Членистоногі (*Arthropoda*).
2. Зовнішня та внутрішня морфологія ракоподібних. Особливості сегментації тіла.
3. Клас Цефалокариди (*Cephalocarida*), загальна характеристика..
4. Клас Зябродишні ракоподібні (*Branchiopoda*).
5. Клас Реміпедії (*Remipedia*), загальна характеристика.
6. Клас Черепашкові ракоподібні (*Ostracoda*), загальна характеристика.
7. Клас Вищі раки (*Malacostraca*).

Членистоногі - найбагатший видами тип тваринного світу. Понад 1,5 млн видів, реальне число сучасних видів: 3 – 5 млн. Життєві форми, типи живлення, адаптації до навколишнього середовища – різноманітні. Багато видів – паразити тварин. За характером живлення рослиноїдні, хижі, сапрофаги, паразити. Мають багато спільного з кільчастими червами. Раніше були об'єднані у тип Почленовані – *Articulata*. Проте членистоногі досягли вищого ступеня диференціації тканин та органів, нервової системи й органів чуття; деякі мають складну поведінку (піклування про потомство, здатність до складної будівельної діяльності, суспільне життя й навіть мова (у вищих перетинчастокрилих).

Метамерні тварини, проте метамерія різко гетерономна. Групи подібних сегментів об'єднуються у відділи тіла – тагми. Виділяються три тагми: голова, груди, черевце. У павукоподібних голова злита з грудьми в єдину тагму – головогруди; у трилобітів і багатоніжок дві тагми – голова і тулуб. Цефалізація – процес утворення голови – тагми, де сконцентровані органи чуття (вусики, очі) та первинної переробки їжі (ротовий апарат). Голова – головна лопать (акрон) та кілька передніх сегментів. Акрон гомологічний простоміуму кільчастих черв'яків. Голова має 4–8 і більше сегментів; частіше вважають, що їх 6. Кількість сегментів, котрі входять до складу грудей і черевця, яке закінчується анальною лопаттю, або тельсоном (гомолог пігідія), коливається, в межах типу спостерігається тенденція до стабілізації та зменшення їх кількості.

У результаті тагматизації об'єднується і внутрішній вміст сегментів; одні органи розростаються за рахунок інших рівноцінних органів. Спостерігається концентрація гангліїв нервової системи в головний мозок. Характерна ознака – будова кінцівок. Вони складаються з окремих члеників, що рухомо з'єднані між собою суглобами, утворюючи багатоколінні важелі, здатні до складних і точних рухів. Відбулася спеціалізація кінцівок. На голові – кінцівки, що виконують чутливу функцію – антени (одна або дві пари), решта кілька пар кінцівок перетворилися на ротові органи, що беруть участь у захопленні, утриманні та подрібненні їжі (верхні та нижні щелепи або хеліцери та частково педипальпи). Кінцівки грудної тагми – локомоторна функція (плавання, повзання, ходіння, бігання, стрибання), іноді додаються й інші (дихальна, чутлива). Кінцівки черевця часто редуковані. Лише у трилобітів і деяких ракоподібних (клас *Malacostraca*) вони призначені для плавання; одна-дві пари черевних кінцівок часто спеціалізуються як статеві (для запліднення та розмноження).

Підтип Зябродишні, або Ракоподібні (Branchiata, або Crustacea).

Розміри – від часток міліметра до 80 см. Різноманітність у зовнішній будові тіла й кінцівок, внутрішня організація однотипна. Тіло сегментоване. Кількість сегментів коливається в широких межах. Тіло поділене на три тагми – головну, грудну та черевну. Сегменти кожної тагми можуть бути відмежовані або злиті. Іноді сегменти грудного відділу на черевній стороні чітко відмежовані, а на спинній утворюється загальний спинний щит (карапакс), що прикриває частину тіла у вигляді пласкої або двосхилої покрівлі. Голова – акрон і кілька сегментів. Груді і черевце мають різну кількість сегментів, крім видів класу *Malacostraca* (грудна тагма – вісім, а черевна – шість-сім сегментів). Черевце закінчується анальною лопаттю (тельсоном), на якій часто є пара придатків (фурка, або вилка). Часто поділ на три тагми порушується. Іноді до складу голови входить лише її частина, що несе антени та антени – протоцефалон. Щелепні сегменти можуть залишатися вільними або об'єднуватися з грудними – щелепогруді (гнатоторакс). Якщо процес цефалізації охоплює не тільки сегменти голови, а й один-два передні грудні сегменти, утворюється – синцефалон. Інколи голова й усі грудні сегменти зливаються в головогруді (цефалоторакс). Інколи кілька задніх сегментів черевця зливаються з тельсоном, утворюючи плеотельсон.

Кінцівки різних тагм і сегментів тіла мають різну будову та функції. Кінцівка складається з основної частини – протоподита (має 1–3 членики), від неї відходить двогілляста частина – телоподит. Зовнішня гілка – екзоподит та внутрішня – ендоподит мають різну кількість члеників. На певних сегментах тіла від протоподита відходять також один-два дихальні відростки – епіподити (функція шкірних зябер).

До ракоподібних належать морські і прісноводні тварини, і лише деякі види живуть на суші (всього відомо близько 20000 видів). Ракоподібні досить поширені і пристосувались до життя в різних водоймах, починаючи від калюж і кінчаючи океаном. Одні з них є складовою частиною донної фауни, інші входять до складу планктону; деякі живуть у відкритому морі,

тоді як інші тримаються прибережної смуги. Поруч з вільно живучими, невелика кількість ракоподібних веде прикріпленій спосіб життя. Як і в інших членистоногих, у ракоподібних тіло і кінцівки почленовані. Тіло їх складається з різного числа сегментів (від 10 до 50) різної будови (гетерономна метамерія). Воно поділяється на три відділи: голову, груди і черевце. У ракоподібних відмічається злиття члеників. Так звичайно злитими бувають членики голови. Нерідко зливаються голова і груди, утворюючи так звані головогруди. У деяких форм членики грудей на черевній стороні відмежовані, на спині ж утворюється загальний щиток, що прикриває голову і груди.

З члениками тіла ракоподібних зв'язані кінцівки, які походять від параподій поліхет, відповідно до чого примітивні кінцівки раків мають двогіллясту будову. Вони складаються з основної частини (протоподита), що поділяється на дві гілки: внутрішню (ендоподит) та зовнішню (екзоподит). Кінцівки мають членисту будову, причому протоподит складається звичайно з двох члеників, а екзоподит і ендподит із значно більшої кількості. Така двогілляста будова кінцівки є вихідною; у багатьох же ракоподібних у процесі еволюції одна з гілок (екзоподит або ендподит) частково чи цілком редукувалась.

Виходячи з того, що кінцівки ракоподібних походять від параподій, кожний членок тіла рака повинен мати дві кінцівки. Проте це не завжди так. Лише у вищих раків (зокрема у річкового рака) кожний сегмент, крім останнього, несе пару кінцівок; у решти ж форм кількість пар кінцівок менша від кількості члеників тіла. Нарешті відмітимо, що кінцівки різних відділів тіла відповідно до їх функції мають різну будову.

Голова ракоподібних складається з п'яти сегментів і відповідно до цього несе п'ять пар кінцівок. Перша пара - це вусики, або *антенули*, які звичайно бувають однієї гілки і лише у деяких вищих раків складаються з двох і навіть трьох гілок. Антенули розміщені на спинній стороні переднього кінця тіла. Вони гомологічні пальпам кільчаків, чим пояснюється однієї гілки характер їх будови; розгалуження ж їх у деяких вищих раків (наприклад, у річкового рака) є вторинним явищем. Про зв'язок антенул з пальпами свідчить і той факт, що вони іннервуються від головного мозку. Антенули найчастіше функціонують як органи чуття, хоча у деяких форм вони є органами плавання або прикріплення.

Друга пара головних кінцівок - це *антени*, розміщені спереду рота на верхній стороні голови. Вони походять від черевних кінцівок, про що свідчить іннервування їх від підглоткового ганглія або навкологлоткових комісур, а закладка їх у личинок відбувається на черевній стороні голови по боках рота. Роль антен у різних раків різна. Звичайно вони двогіллясті, але нерідко одна з гілок редукується. Наявність двох пар вусиків відрізняє ракоподібних від решти членистоногих, що мають лише одну пару вусиків.

Третя пара головних кінцівок - *жувальця*, або *мандибули* (верхні щелепи). Звичайно тут зникають обидві гілки, і щелепа являє собою зазубрену пластинку. Мандибули служать для роздріблення їжі.

Четверта і п'ята пари головних кінцівок - це дві пари нижніх *щелеп*, або *максил*, причому одна з них у деяких форм редукована. Максими порівняно з мандибулами являють собою менш редуковані кінцівки і складаються з двочленикового протоподита з жуйною пластинкою та щупика.

Кожний сегмент грудей несе по парі кінцівок, причому вони або всі мають однакову будову і служать органами руху, або передні з них (1-3 пари) перетворені на так звані щелепні ніжки, які служать для захоплення їжі.

Черевні кінцівки є лише у вищих раків і здебільшого не зв'язані з рухом, а виконують інші функції.

Тіло раків одягнене хітиною кутикулою, що є їх зовнішнім скелетом і надає тварині певної форми. У нижчих раків кутикула більш ніжна і прозора, а у вищих вона потовщується, в ній може відкладатися вапно, перетворюючи кутикулу в міцний, твердий панцир.

Зовнішній скелет раків служить як для захисту тварини так і для прикріплення м'язів.

Раки інколи мають досить яскраве і строкате забарвлення, що залежить від барвників, які входять до складу панцира. Забарвлення раків часто може змінюватись залежно від оточення (кольору дна чи водоростей), що зв'язане з переміщенням і перерозподілом барвника, який є в особливих клітинах - хроматофорах. Виявилось, що таке переміщення залежить від крові. Якщо, наприклад, світлозабарвленій *креветці* впорснути кров темної, то вона також потемніє. Зміни в крові, що приводять до переміщення барвників хроматофорів, спричинюються гормонами, які виділяються особливими органами внутрішньої секреції, розміщеними в очних стебельцях креветок. Функція ж згаданих органів внутрішньої секреції регулюється центральною нервовою системою, збудження якої спричинюється світловими подразненнями.

Хітиновий покрив під час линяння скидається, причому перед самим линянням панцир потроху розпушується і поступово відстає від тіла. Рак починає терти ногою об ногу, перекидається на спину, аж поки панцир не розірветься. У цей час рак вкритий досить м'яким хітином, і доки він м'який, і не містить вапна, рак росте. Кількість линянь протягом життя у різних форм різна. Під хітиною кутикулою лежить шар гіподермального епітелію. Мускулатура, що складається з поперечносмугастих волокон, не утворює суцільного м'язового мішка, як у червив, а складається з окремих спеціалізованих пучків.

Порожнина тіла раків - міксоцель.

Травна система у різних ракоподібних має різну будову, що зв'язане з способом життя і характером живлення. Кишечник переважно короткий,

має вигляд трубки і складається з передньої, середньої та задньої кишок. Рот відсунутий на черевну сторону і розміщений на певній віддалі від переднього краю голови. Порошиця відкривається на черевній стороні останнього сегмента тіла. Передня кишка всередині вистелена хітином, що є продовженням хітинового покриву тварини. Нерідко хітин, яким вистелена ектодермальна кишка, утворює місцеві потовщення, що служать для перетирання їжі. У цьому місці кишка часто буває дуже розширена утворюючи жувальний шлунок. Середня (ентодермальна) кишка є найважливішою частиною кишечника - тут відбувається процес травлення і всмоктування їжі. Середня кишка у багатьох форм утворює бокові випинання залозистого характеру, причому вони можуть розгалужуватися, утворюючи так звані печінкові придатки, які при сильному розвитку утворюють масивну печінку. Секрет печінки рака може розщепляти жири (подібно до жовчі), пептонізувати білки, а також перетворювати крохмаль на цукор. Отже, печінка рака за своєю функцією замінює печінку та підшлункову залозу хребетних тварин. Згадані вирости середньої кишки значно збільшують її всмоктувальну поверхню. Рідка їжа проникає в їх канали, де й відбувається остаточне перетравлення і всмоктування. Часто можна спостерігати залежність між розмірами печінки і довжиною середньої кишки: чим менше розвинені печінкові придатки, тим довша середня кишка, і навпаки. Задня кишка являє собою пряму трубку, без придатків.

Живляться раки різними істотами та рештками організмів.

Органи дихання. Будова органів дихання ракоподібних тісно зв'язана з умовами їх життя. Більшість їх живе у воді і дихає розчиненим у ній киснем, причому дихальна система має щільний зв'язок з кінцівками. Органами дихання є шкірні зябра - тонкостінні вирости різної форми, що відходять від протоподитів кінцівок.

У ракоподібних, що перейшли до наземного способу життя, в будові органів дихання сталися відповідні зміни. У таких тварин зябра зникають, а зяброві порожнини перетворюються на органи атмосферного дихання.

У мокриць, що також ведуть наземний спосіб життя, на черевних ногах є розгалужені вгинання, що нагадують за своєю функцією трахеї комах. Нарешті, у дрібних раків може зовсім не бути спеціальних органів дихання і газообмін відбувається крізь поверхню тіла.

Кровоносна система ракоподібних не замкнена і залежить від ступеня розвитку органів дихання. Звичайно вона складається з серця, судин та синусів. Найкраще кровоносна система розвинена у вищих раків; у тих, що дихають крізь поверхню тіла, вона зникає зовсім або від неї залишається лише серце. Якщо немає серця, переміщуванню крові сприяє пульсація середньої кишки. Серце лежить над кишечником і має по боках отвори (*остії*), якими порожнина серця сполучається з порожниною тіла. У ракоподібних з примітивною будовою воно видовжене і виявляє сліди метамерії. Розміщення серця залежить від дихальної системи. Так,

наприклад, в *Amphipoda*, в яких зябрами служать епіподити грудних ніг, серце залягає в грудях, тоді як в *Isopoda*, в яких для дихання пристосовані черевні кінцівки, серце розміщене в черевці.

Найвищого рівня кровоносна система досягла у *десятиногих* раків, в яких, крім серця, є складна система судин. Кров складається з рідкої речовини (*гемолімфи*) та кров'яних тілець (*амебовидних лейкоцитів*). У багатьох форм вона безбарвна, а у деяких видів забарвлена в червоний або синій колір.

Видільна система ракоподібних складається з двох пар видозмінених метанефридіїв. Одна пара відкривається біля основи антен (антенальні залози), а друга – біля основи другої пари нижніх щелеп (максиллярні залози). Кожна залоза складається з кінцевого міхурця, що є залишком целома, і покрученої трубки з залозами. У рідкісних випадках у дорослих форм функціонують обидві пари залоз, але частіше одна з них функціонує на личинковій стадії, а потім редукується і замінюється другою парою. Вважають, що видільна функція зв'язана також і з кишечником ракоподібних.

Нервова система ракоподібних у загальних рисах має таку саму будову, як і в анелід. Вона складається з головного мозку (парного надглоткового ганглія), навкологлоткових комісур та черевного нервового ланцюжка.

У різних груп ракоподібних нервова система досягає різної складності. Найбільш примітивну нервову систему мають зяброногі (*Branchiopoda*). Тут ще відсутній черевний ланцюжок, і нервова система складається з головного ганглія, навкологлоткових комісур та двох нервових тяжів, що відходять від комісур до заднього кінця. Ці тяжі лежать на певній відстані один від одного, і на них метамерно розміщені невеличкі гангліозні утвори, об'єднані двома поперечними комісурами. Така будова нервової системи нагадує драбину. В інших ракоподібних центральна нервова система набуває значних ускладнень і найвищого розвитку досягає у вищих раків. Тут згадані тяжі наближаються один до одного, а їх ганглії попарно зливаються, утворюючи черевний нервовий ланцюжок. Крім того відбувається ускладнення в напрямі поздовжнього наближення і концентрації гангліїв. Найбільшою концентрацією гангліїв відрізняються *краби*, в яких усі нервові вузли ланцюжка злились на суцільну грудну гангліозну масу.

Відповідно до розвитку центральної нервової системи у багатьох раків високо розвинені і органи чуття (дотику, хімічного чуття, рівноваги, зору). Чуття дотику зв'язане з утворами покривів - волосками, розміщеними на поверхні тіла і особливо на обох парах щупальців. У багатьох раків на антенулах наявні волоски хімічного чуття. У невеликої кількості форм є також органи чуття рівноваги - статоцисти.

Добре розвинені у раків органи зору. У них, крім пари складних, або фасеточних, очей, нерідко трапляється непарне інвертоване *лобне*, або

наупліалне око (характерне для личинки наупліуса). Це око лежить між основами антенул і є єдиним органом зору личинки та дорослих форм нижчих раків. У дорослих форм вищих раків наупліальне око трапляється лише у вигляді рудимента.

Більшість раків має пару складних очей, характерних для всіх членистоногих. Фасеточне око складається з дрібних очок, або *оматидій*. Оматидій, що має форму конуса, розпочинається прозорим шаром хітину (рогівка). Під цим шаром містяться клітини гіподерми, за рахунок яких утворюється рогівка. Далі лежить шар клітин, що утворюють кришталік і, нарешті, група чутливих клітин сітківки, які оточують світлочутливу паличку - *рабдом*. Рабдом утворюється внаслідок злиття тоненьких паличок - рабдомерів, що виділяються чутливими клітинами сітківки. Сукупність чутливих волокон усіх омаїдіїв утворює зоровий нерв, який на шляху до головного мозку переходить у зоровий ганглії. Омаїдії оточені шаром чорного пігменту, завдяки чому світлове проміння не може переходити з одного омаїдія в інший і кожна ділянка сітківки сприймає тільки те світлове проміння, що перпендикулярно падає на фасетку. Для тварин, що мають фасеточні очі, властивий мозаїчний зір. Кожний омаїдій такого ока відображує невелику частину предмета, а відображення всього предмета складається з таких частин, подібно до мозаїки. Бачать раки на невеликій відстані (до 1 м).

У деяких раків є органи світіння. Так, наприклад, деякі глибоководні креветки здатні викидати особливу рідину, яка світиться, що має захисне значення.

Статева система і розмноження. Більшість ракоподібних роздільностатеві, причому в них нерідко спостерігається ясно виражений статевий диморфізм: у нижчих раків самці часто значно менші від самок, а в річкового рака черевце самки ширше, ніж у самця тощо. Гермафродитизм трапляється лише у сидячих і паразитичних форм. Статева система має просту будову. У більшості випадків статеві залози парні і сполучаються з зовнішнім середовищем за допомогою статевих протоків. Проте часто ці залози частково чи повністю зливаються і лише їх протоки залишаються парними. Запліднення буває як внутрішнє, так і зовнішнє. У деяких раків сперматофори самців прикріплюються до тіла самки.

У багатьох *Decapoda* тіло живчика перетягнуте вузьким пояском, від якого відходять три відростки. При зближенні такого сперматозоїда з яйцем він прикріплюється до поверхні яйця відростка і орієнтується головкою до поверхні яйця. Під впливом виділюваних яйцеклітиною речовин на задньому кінці сперматозоїда утворюється отвір і драглиста речовина, якою заповнена ця частина сперматозоїда, активно приєднує воду. Вода приєднується так швидко, що відбувається «вибух», силою якого головка сперматозоїда вганяється в яйцеклітину.

У більшості раків самки виношують яйця на своєму тілі (прояв піклування про потомство). Плодючість раків різна, причому чим дрібніші

яйця тим більше їх відкладається. Так самка *лангуста* виношує на собі близько 150000 яйцеклітин, самка *камчатського краба* відкладає близько 270000 яєць, самка, *китайського мохнатого краба* - до 920000, самка *середземноморського великого краба* - до 3000000, а самка *річкового рака* відкладає лише близько 200 яєць. Слід також зазначити, що плодючість жителів теплих вод і невеликих глибин більша, ніж жителів холодних вод і великих глибин.

Розвиток. Яйця раків мають різну будову. Коли жовтка в яйцеклітині мало, дроблення його повне. Проте у більшості форм яйця багаті на жовток, і дроблення таких яєць часткове. У даному випадку ядро заплідненого яйця багаторазово ділиться без поділу всієї клітини. Згодом ядра переміщуються на поверхню яйця. Таке дроблення називається поверхневим, а зародок нагадує бластулу, середина якої заповнена жовтком.

Для деяких раків властиве також і партеногенетичне розмноження.

У більшості раків розвиток супроводжується метаморфозом. Найчастіше вихідною личинковою формою є *наупліус*. Тіло наупліуса овальне і має три пари кінцівок, що відповідають антенулам, антенам та жувальцям дорослих раків, причому антенули наупліуса одностільні, а антени мають дві гілки. Основи антен, що лежать на черевній стороні тіла, беруть участь у пережовуванні їжі, а жувальця, розміщені позаду від антен, спочатку служать для руху. Між жувальцями і анальним сегментом тіла наупліуса є *зона росту*, за рахунок росту і диференціювання якої утворюються всі інші сегменти. Ріст личинки супроводжується линянням, причому після кожного линяння тварина все більше й більше стає схожою на дорослу форму.

Розрізняють ряд личинкових фаз, що дістали особливу назву. Наприклад, у креветок, з яйця виходить наупліус, який поступово переходить в другу фазу - *метанаупліус*. Наступної за цим стадії *зоєа* - у нижчих раків немає. Личинка на цій стадії має розвинені ротові кінцівки, щелепні ніжки, а також зачатки грудних ніжок. На цій стадії є вже пара фасеточних очей, але зберігається і наупліальне око. Дальша так звана *мізидна стадія (мізис)* характеризується повним розвитком грудних ніг, що мають двогіллясту будову, і закладанням черевних кінцівок. Після линяння мізис перетворюється на молоду креветку.

Постембріональний розвиток не завжди починається з стадії наупліуса. Він може розпочатись з будь-якої наступної за наупліусом стадії, а у деяких форм личинкова стадія зовсім випадає і розвиток відбувається без перетворення. Так, у більшості десятиногих раків перетворення значно скорочується завдяки тому, що розвиток деяких стадій відбувається всередині яйця. Наприклад, у крабів з яйця виходить стадія зоєа, а у прісноводних вищих раків усі згадані стадії розвиваються під яйцевою оболонкою, тобто в даному випадку розвиток відбувається без перетворення.

Згадана різноманітність у розвитку раків зв'язана з пристосуванням їх до відповідних умов життя. Відмічено, наприклад, що значне скорочення розвитку характерне для форм, які живуть в гірських річках з швидкою течією води.

Тривалість життя ракоподібних різна. Річкові раки та краби живуть 20-30 років, деякі омари - до 50 років, а вік деяких дрібних раків дорівнює лише кільком дням.

Клас Цефалокариди (Cephalocarida)

Представників класу Цефалокариди описано лише в середині 50-х років нашого століття. Поки відомо лише 9 видів. Розміри невеликі — від 2 до 4 мм. Живуть на морському дні серед частинок ґрунту на різних глибинах.

Тіло складається з підковоподібної голови, грудей (8 сегментів), черевця (11 сегментів) і тельсона з фуркою, що несе надзвичайно довгі щетинки. Добре розвинені одногіллясті антенули та двогіллясті антени; очей немає; обидві пари антен розташовані позаду від рота, який прикритий спрямованою назад верхньою губою. Мандибули дуже маленькі. Обидві пари максил мають таку ж будову, як і грудні ніжки: листоподібний нечленистий протоподит, до якого кріпляться нечленисті пластинчасті екзоподит і епіподит та членистий плавальний ендоподит. Ніжки виконують рухову та дихальну функції, а також підносять поживні частинки до ротового отвору. Черевце кінцівок не має.

Травна залоза розташована в головному відділі; органи виділення в дорослих — максиллярні залози, у личинок функціонують ще й антенальні; серце багатокамерне, трубчасте, розташоване в грудях, має пару отворів (остій) у кожному сегменті. Черевний нервовий ланцюжок має вигляд драбини. Цефалокариди — гермаф родити; статеві залози непарні. Яйцеві мішечки розташовані на особливому придатку I сегмента черевця; одночасно виношується лише пара яєць. З яєць виходять метанаупліуси, що ведуть бентосний спосіб життя; перетворення включає від 13 до 18 линянь, після кожного линяння кількість сегментів збільшується (анаморфоз).

Клас Зяброногі ракоподібні (Branchiopoda)

Зяброногі ракоподібні живуть у різноманітних континентальних водоймах, включаючи печерні води, калюжі, солоні озера та лимани. Всі вони ведуть вільний спосіб життя. Описано більше 800 видів. Ступінь цефалізації голови у різних представників різна: від протоцефалона до повносегментної голови, однак голова ніколи не зливається з сегментами грудей. Тагми порівняно мало відрізняються одна від одної; грудні кінцівки одноманітної будови, листоподібні, часто нечленисті, поряд із плавальною, виконують фільтраційну та дихальну функції. Серце має вигляд поздовжньої судини, яка розміщена на спинній стороні й тягнеться від кінця черевця майже до голови; має до 18 пар остій. Окремих камер воно не має, однак у ньому є кілька метамерно розміщених клапанів, які зумовлюють рух гемолімфи лише в одному

напрямку — до голови. Нервова система — у вигляді драбини, з широко розставленими черевними стовбурами.

Розвиток — з перетворенням: з яйця виходить наупліус. До класу Зяброногі ракоподібні входять 4 ряди.

Ряд Щитні (Notostraca). Щитні — мешканці прісних мілких, стоячих водойм, зокрема пересихаючих. З 15 відомих видів в Україні знайдено два. Розміри тіла не перевищують 4—5 см.

Тіло видовжене, голова, груди та основа черевця прикриті спинним щитом (карапаксом), який є виростом максиллярних сегментів і не зрощений із тулубом. Голова злита. Обидві пари антен укорочені. Усього налічується до 50 тулубних сегментів. Передні 10 сегментів несуть по парі двогіллястих кінцівок, причому перша й менше друга пари ніг різко відрізняються від інших тим, що на них містяться довгі ниткоподібні придатки, які виконують чуттєву функцію. На інших сегментах — від 4 до 6 пар ніжок, хоча кожен сегмент має єдину пару нервових гангліїв. Це явище (поліподія) невідоме для інших членистоногих. На останніх тулубних сегментах кінцівок немає. Тельсон із довгою фуркою. Основи ніжок мають жуйні вирости, щитні підганяють ними їжу (детрит, дрібні тварини, ікра риб та земноводних) до рота. Можуть також поїдати й більших тварин (пуголовки, мальки, інші щитні).

При висиханні водойм щитні закопуються в ґрунт, де певний час не втрачають життєздатності, яйця ж можуть залишатися сухими, але неушкодженими до 15 років, легко переносяться вітром, що сприяє розселенню цих тварин.

Розмножуються вони переважно партеногенетичним шляхом; самці малочисельні, у багатьох видів зовсім відсутні. З яйця виходить метанаупліус. Розвиток триває 2—3 тижні.

В Україні поширені щитні весняний (*Lepidurus apus*), що живе переважно в пересихаючих водоймах у квітні-червні, та літній (*Triops cancriformis*), який частіше зустрічається в постійних невеликих водоймах протягом першої половини літа. Вископні щитні відомі з кінця кам'яновугільного періоду. Цікаво, що багато особин *T. cancriformis*, знайдених у скам'янілому мулі початку тріасового періоду, практично не відрізняються від сучасних. Отже, цей вид — один з найдавніших: він існує не менше 200 млн років!

Ряд Двостулкові листоногі (Conchostraca). Близько 200 видів конхострак (в Україні лише 5) мешкають у невеликих постійних чи пересихаючих водоймах із прісною або солонуватою водою. Це здебільшого донні тварини. Розміри становлять від 1 — 2 до 30 мм. Тіло сплюснене з боків, складається з голови й тулуба, що закінчується тельсоном із коротенькою фуркою. Воно вкрите хітиною двостулковою черепашкою, іноді з вуглекислим кальцієм. По її периферії помітні концентричні кільця; вони відокремлюють ділянки, що наростають після кожного линяння; таких кілець до 90. На спинній стороні стулки з'єднані пружною зв'язкою (лігамент) з органічної речовини, а закриваються за допомогою єдиного м'яза-замикача, розташованого біля голови. Є пара сидячих складних очей, наупліальне вічко, невеличкі

одногіллясті антенули та видовжені двогіллясті антени, призначені для плавання. Кількість сегментів тулуба коливається від 10 до 32; на кожному — пара ніжок із добре розвиненими відростками. Більшість ніжок підганяє їжу до рота, однак у самців перші 1—2 пари перетворені на спеціальні гачки для утримання самки в момент копуляції, а у самок екзоподити ряду задніх ніг перетворені на нитчасті вирости для утримання яєць усередині черепашки. Черевце рудиментарне.

Конхостраки — роздільностатеві; у частини спостерігається облігатний (обов'язковий) партеногенез. Самки виношують запліднені яйця під черепашкою. Яйця довго зберігають життєздатність при висиханні, охолодженні тощо. З них виходить наупліус або вкритий черепашкою метанаупліус.

Усі конхостраки — фільтратори, живляться детритом і дрібними організмами. Найбільші за розмірами види (*Estheria*, *Limnadia*) в основному лежать на боці, дрібніші — риються в ґрунті, скаламучуючи мул рухами черевця та ніжок. Іноді плавають догори спиною з розкритими стулками й дуже рідко спускаються на дно. Близько 300 видів викопних конхострак відомі починаючи з девону; вони тоді жили не тільки в прісних, а й у солоних водоймах (знайдено разом із рештками типовими морськими трилобітами та амонітами).

Конхостраки мають деяке значення як керівні копалини.

Ряд Гіллястовусі (*Cladocera*). Це переважно прісноводні, інколи морські планктонні тварини, з розмірами тіла до 2 см. Відомо близько 400 видів. В Україні в прісних водоймах знайдено 140 видів, у Чорному та Азовському морях — більше десятка.

Тіло сплюснене з боків, складається з голови, грудей і черевця з невеликою фуркою. У більшості є карапакс, перегнутий на спині, однак не розділений на стулки. Голова, не вкрита карапаксом, спереду часто має виріст — рострум; антенули коротенькі, одногіллясті, антени — дуже видовжені, двогіллясті, з кількома бічними відростками, вкритими щетинками, плавальні. Мандибули та перша пара максил добре розвинені, друга пара максил значно редукована.

Є непарне складне око та наупліальне вічко. Груди складаються з 4 - 6 сегментів з відповідною кількістю ніжок. Грудні ніжки листоподібні, із зябровими відростками, призначені для дихання та фільтрації. У хижих зябра відсутні, а ендоподити несуть гачки або щетинки для захоплення здобичі. У самок між тілом та карапаксом часто є порожнина — виводкова камера, де дозрівають яйця. Черевце звичайно не сегментоване, з коротенькою фуркою або довгою голкою (у хижих) на кінці.

Для *Cladocera* характерна гетерогонія. У сприятливих умовах існують лише самки, які відкладають партеногенетичні яйця. У різних видів у виводковій сумці міститься від 2 до 100 яєць. Через 1 - 2 доби з яєць виходять молоді рачки (тільки самки), й процес повторюється; тому гіллястовусі можуть дуже швидко розмножуватись у великих кількостях. Як правило, при виході

молоді рачки линяють. Після багатьох линянь протягом 2 – 6 діб вони досягають статевої зрілості. За несприятливих умов (зниження температури, нестача їжі, зміна хімічного складу води тощо) з яєць виходять самці, а в статевих шляхах самок формуються гаплоїдні яйця, які можуть розвиватися тільки після запліднення самцями. Гаплоїдні (міктичні) яйця мають багато жовтка; після запліднення вони вкриваються товстими оболонками. У видів з виводковою камерою (*Daphnia*) запліднені яйця відкладаються туди. Вони оточуються шаром клітин, що вкриваються міцною кутикулою. Часто така оболонка формується навколо двох яєць. Утворюється так званий ефіпій. Під час линяння самки ефіпій потрапляє у воду. Він має повітряносний шар, тому переміщується на великі відстані. Міктичні яйця повинні пройти стадію спокою, під час якої вони дуже стійкі до охолодження та висихання. За сприятливих умов із них виходять самки, які знову починають розмножуватися партеногенетично.

У *Daphnia* та інших родів протягом року залежно від температури води спостерігається сезонна внутрішньовидова мінливість — цикломорфоз. Чим вища температура, тим довші в них вирости карапаксу та антени. Це пов'язане з тим, що нагріта вода менш щільна, і тому для утримання в її товщі рачка необхідна більша площа його опори.

Більшість гіллястовусих — фільтратори, що живляться дуже дрібними одноклітинними організмами (бактерії, водорості, найпростіші). До фільтраторів належать поширені у прісних водоймах види родів *Daphnia* (*D. pulex*, *D. magna*), *Bosmina* (*B. longirostris*). Хижі види полюють на рачків, коловерток, часом поїдають мальків риб. Здобич знаходять за допомогою зору; наздоганяють жертву, захоплюють її грудними ніжками й пережовують мандибулами. За добу знищують 25 - 50 рачків. Хоча хижі види в окремих водоймах винищують до 40 % інших гіллястовусих, однак самі, в свою чергу, є кормом для риб, тому шкода від такого виїдання незначна. Поживність гіллястовусих, зокрема дафній, дуже висока: в них міститься близько 50% білків та майже 11% жирів. *Cladocera* — основна їжа мальків ряду промислових риб (сазан, інші коропоподібні, молодь судака, осетрові, лососеві тощо). Дафній розводять на рибозаводах у спеціальних басейнах.

Ряд Безчерепашкові (*Anostraca*). Представники ряду *Anostraca* живуть у різноманітних континентальних водоймах, включаючи печерні води, калюжі, солоні озера та лимани.

Описано понад 200 видів, з них в Україні знайдено 12. Розміри безчерепашкових не перевищують 2 см. Голова складається з протоцефалона, на якому розташовані пара стебельчастих складних очей та непарне наупліальне око, коротенькі нечленисті антенули та більш довгі антени, й гнатоцефалона (мандибулярний та два максилярні сегменти з щелепами). Кожен із 11 - 12 грудних сегментів несе пару листоподібних ніг. Черевце складається з семи - восьми сегментів та тельсона з фуркою і не має кінцівки. Два перші сегменти черевця злиті й утворюють так званий генітальний відділ: у самок тут

розташований яйцевий мішок, а у самців — парний копулятивний орган. Розвиток — із перетворенням: з яйця виходить наупліус.

Anostraca — переважно фільтратори, однак здатні також до хижацтва. Плавають на спині, грудні ніжки роблять плавальні рухи, одночасно спричиняючи рух води до рота.

Один із найкраще вивчених видів цього ряду — *Artemia salina*, що живе в усьому світі в лиманах, озерах та інших водоймах із різною солоністю: від майже зовсім прісних до насичених солями. Вивчення фізіологічних особливостей артемії показало, що в неї зберігається постійна солоність крові, незалежно від коливань солоності води, в якій вона живе, що пов'язане, як уже згадувалося, з особливостями функціонування видільної системи.

Основна їжа артемії — кілька видів мікроскопічних діатомових та зелених водоростей, а при їх нестачі — бактерії, що населяють дно водойм. Залежно від солоності змінюються пропорції тіла артемії та його придатків. Раніше різні форми артемії описували як окремі види.

Яйця артемії характеризуються стійкістю — вони витримують повне висихання (у досліді їх нагрівали до 80° С). З яєць виходять наупліуси, які протягом 20—35 діб перетворюються на статевозрілу особину. Значна швидкість розмноження й висока екологічна пластичність роблять артемію перспективним об'єктом для розведення як живого корму для риб. Яйця артемії збирають у великих кількостях для живлення мальків: їх кидають у воду; наупліуси з'являються майже відразу. В Україні артемія масово мешкає у Сиваші.

Клас Реміпедії (Remipedia)

Нещодавно в морській воді прибережної печери на глибині близько 20 м на Багамських островах (Карібське море) знайдено новий вид ракоподібного, описаний у 1981 р. під назвою *Speleonectes lucayensis*. Згодом близькі види було знайдено в інших печерах цього архіпелагу, а також у воді печери на Канарських островах. Відомо чотири види реміпедій, що належать до трьох рядів.

Тіло завдовжки до 43 мм складається з синцефалона, членистого (31 - 32 сегменти) тулуба й тельсона з фуркою; сегментація його гоміоморфна — унікальна примітивна риса для ракоподібних. Кінцівки тулуба розміщені з боків, як параподії; вони двогіллясті, членисті. Синцефалон досить оригінальної будови: на голові є дві пари двогіллястих антен, перед ними є пара одночленистих придатків — передантени, функцію яких не з'ясовано. Є пара мандибул із зубцями й дві пари одногіллястих максил, за якими розташована пара ногощелеп.

Нервова система типу черевної драбини (поздовжні стовбури парні, ганглії є в кожному сегменті). Очей немає. Гонади парні. Рачки плавають черевцем догори. Розвиток не вивчено.

Клас Черепашкові ракоподібні (Ostracoda)

Це морські чи прісноводні дрібні (1 - 30 мм) ракоподібні, що населяють усі типи водойм від невеликих калюж до найбільших глибин світового океану.

У тепловодному струмку знайдено рачків із роду *Potamocypis*, що здатні до нормальної життєдіяльності при температурі +54° С; це одна з найбільш термостійких багатоклітинних тварин. Проте багато видів остракод високих широт постійно живуть при температурі, що не набагато перевищує нульову. Більшість остракод веде бентосний спосіб життя, повзаючи за допомогою антен і грудних ніжок, в основному другої пари. Деякі форми (прісноводні *Cypridae*) можуть і повзати, і плавати; є спеціалізовані планктонні морські форми з добре розвиненими складними очима. Деякі здатні підвішуватися черевцем догори до плівки поверхневого натягу та пересуватись уздовж неї (*Notodromas* та ін.). Багато видів здатні закопуватись у мул на глибину до 7 см. Частина живе як коменсали на поверхні тіла інших тварин, наприклад *Isopoda*, річкових раків та ін. Серед них є навіть сім наземних видів (роди *Mesocypis* та *Scotia*), що мешкають у підстильці вологих лісів півдня Африки, Мадагаскару, Австралії та Нової Зеландії.

Відомо 2 тис. сучасних та 12 тис. викопних видів. У фауні України у прісних водоймах знайдено 90 видів та 110 видів у Чорному й Азовському морях. Тіло остракод дуже вкорочене, сплющене з боків і зовсім утратило сегментацію. Його всуціль покриває двостулкова черепашка, що відповідає карапаксу інших ракоподібних. Стулки черепашки на спинній стороні з'єднані пружною органічною зв'язкою, крім того, є потужний м'яззамікач. Черепашка складається з внутрішнього кутикулярного шару з хітиноподібної речовини та більш-менш розвиненого зовнішнього вапнякового шару. У наземних остракод стулки черепашки мають щільні щетинки, які сприяють утриманню вологи.

На голові, як правило, є лише наупліальне око. Поряд із ним розташований так званий фронтальний орган, функцію якого не визначено. В деяких морських видів є фасеткові очі. Антенули й антени добре розвинені. Останні в плаваючих видів несуть довгі плавальні щетинки, а в донних, подібно до грудних ніг, слугують для повзання чи закопування в ґрунт.

Є мандибули й перша пара максил. Грудних ніжок одна-три пари; у найтипівіших представників дві передні пари слугують для руху, а третя видовжена, спрямована дорзально, несе на кінці «щіточку» зі щетинок і слугує для очистки порожнини черепашки від бруду. На кінці черевця є фурка із щетинками.

Через черепашку рухається вода; фільтраційний апарат утворений спеціальними відростками основ максил та щетинками першої пари грудних ніжок.

Переважає більшість черепашкових живиться одноклітинними водоростями, детритом, залишками тварин; деякі морські види (рід *Cypridina*) — хижак, що полюють на інших дрібних рачків. Є й справжні фільтратори.

Серце у частини видів остракод має вигляд пухирця; у більшості ж кровоносна і дихальна системи відсутні. Нервовий ланцюжок дуже вкорочений, у ньому є всього дві - чотири пари гангліїв; нервові стовбури зближені й навіть утворюють суцільну гангліозну масу. Унікальна особливість черепашкових — наявність трьох пар (у більшості дорослих ракоподібних лише одна пара)

видільних залоз (антенулярні, антенальні та максиллярні). У родині Cytheridae антенальні залози перетворені на павутинні; павутина допомагає прикріплюватися до субстрату при повзанні.

Усі черепашкові роздільностатеві; іноді спостерігається статевий диморфізм у будові ока та антен. У багатьох прісноводних видів самки розмножуються партеногенетично, а самці взагалі невідомі. Цікаво, що в деяких видів у північній частині ареалу розмноження партеногенетичне, а в південній є і самці й самки. Самки здебільшого відкладають яйця на субстрат, однак у деяких яйця виношуються під черепашкою до виходу личинок. Наупліус має двостулкову черепашку; після шести - семи линянь рачок досягає зрілості, після чого вже ніколи не линяє. Цікаво, що сперматозоїди остракод досягають велетенських розмірів: у *Pontocypis* завдовжки 0,7 мм довжина сперматозоїда досягає 6 мм (у людини всього 0,067 мм) і перевищує довжину тіла рачка майже в 9 разів. Причину такого гігантизму сперматозоїдів досі не з'ясовано. Тривалість розвитку в різних видів коливається від 1 до 4 місяців, а дорослі рачки живуть від 4 місяців до 3 і більше років. Високі остракоди відомі з початку кембрійського періоду. Вони широко застосовуються в геології як керівні копальні. Впродовж усієї своєї геологічної історії Ostracoda не зазнали яких-небудь суттєвих змін в організації.

Клас Максилоподи (Maxillopoda)

Представники цього класу поширені в усьому світі. Вони населяють як морські, так і прісні води, живуть на дні й у товщі води на різних глибинах, у капілярній воді між піщинками тощо. Поряд з вільноживучими є види, що ведуть прикріплені та паразитичні способи життя.

Тіло максилопод складається з синцефалона, грудей та черевця, що закінчується тельсоном. До складу синцефалона входять головні та перший грудний сегменти, останній несе ногощелепи. Антенули однієї пари, видовжені; антени та мандибули двох пар, обидві пари максил однієї пари, багаточленникові; є непарна верхня губа. Ногощелепи різної будови (одно- або двохчленні).

Груди складаються з шести, рідше — з чотирьох чи п'яти сегментів, із яких перший входить до складу синцефалона. Грудні ніжки переважно двохчленні й виконують локомоторну функцію; вони призначені для плавання чи створення руху води. Черевце з різною кількістю сегментів (3 - 5), без кінцівок; тельсон з різними причленованими виростами («каудальні придатки»). У більшості видів розвинене лише непарне (наупліальне) око; кровоносна система дуже редукована. З яйця вилуплюється наупліус. До класу Максилоподи належать чотири підкласи, що включають 14 рядів.

Клас Вищі раки (Malacostraca)

Найбільш виразно морфологія вищих раків представлена у річкових раків.

Різні види річкових раків, живуть у прісних водах, за винятком *Potamobius leptodactylus*, який трапляється також і в солонуватих водоймах.

У річкового рака головний та грудний відділи зрослися, утворивши головогруді. Ця частина тіла рака вкрита головогрудним щитком, Який на передньому кінці утворює гострий шип (*рострум*), а по боках звисає, утворюючи зяброві порожнини, в яких містяться зябра. Черевце почленоване і складається з семи сегментів.

На голові відповідно до п'яти члеників міститься п'ять пар кінцівок. Перша пара - антени, основа яких прикривається гострим шипом. Кожна з антенул розгалужується на дві короткі гілочки. Ендоподит другої пари кінцівок перетворився на довгий вусик - антену, а від екзоподита залишилася лише лусочка. Інші три пари кінцівок перетворені на щелепи.

Грудний відділ річкового рака складається з восьми члеників, причому почленованість цього відділу збереглася лише на черевній стороні. Відповідно до восьми члеників, грудний відділ має вісім пар кінцівок. Перші три пари цих кінцівок перетворені на ногощелепи, які зберегли двогіллясту будову, але втратили локомоторну функцію. Ці кінцівки беруть участь у здобуванні їжі. Решта п'ять пар локомоторних кінцівок втратили двогіллясту будову (редукований екзоподит). Перша пара цих кінцівок (четверта пара грудних) перетворилась на потужні клешні, що служать для хватання здобичі, а інші чотири пари служать для повзання. На шести перших члениках черевця є по парі коротеньких кінцівок, а останній (анальний) членик кінцівок не має. Кінцівки черевця втратили локомоторну функцію. У самки ніжки першого черевного членика значно редуковані і перетворені в однігільясті ниткоподібні утвори; ніжки на 2-5 сегментах черевця самки мають двогіллясту будову. У самця кінцівки перших двох члеників черевця утворюють трубкоподібний копулятивний орган, а 3, 4 і 5 пари кінцівок мають двогіллясту будову. Кінцівки шостого членика перетворені на пластинки, що разом з анальним члеником утворюють потужний плавець.

Черевце річкового рака. на відміну від головогрудей добре рухоме. Членики черевця на спинній стороні опуклі, а на черевній - плоскі, вони рухомо з'єднані між собою, завдяки чому черевце може підгинатись під головогруді. Підгинаючи черевце за допомогою потужних м'язів, рак сильно б'є по воді, що є причиною його руху черевцем вперед. Зовні все тіло рака вкрите міцним хітиновим покривом, із солями. Цей покрив є зовнішнім скелетом рака. Від нього всередину відходять спеціальні вирости, до яких прикріплюються м'язи та деякі внутрішні органи і які, таким чином, стають внутрішнім скелетом.

Кишечник рака в основному являє собою пряму трубку. Він поділяється на передню, середню і задню кишку. Передня кишка складається з стравоходу та жувального шлунку мішкоподібної форми. На бічних і спинній стінках шлунку утворюються хітинові пластинки, просякнуті вапном і зазублені на краях. Шлунок в свою чергу поділяється на два відділи: більший передній - *кардинальний* і задній *пілоричний*. У стінках передньої частини кардинального відділу утворюються вапнякові

тілця, які використовуються після линяння на утворення зовнішнього скелета. Задня частина цього відділу має вирости та перекладини, що утворюють так званий шлунковий млинок, в якому перетирається їжа. У пілоричному відділі відщіджується їжа і неперероблені її часточки викидаються через рот назовні. Від шлунку відходить коротка середня кишка, яка в річкового рака досягає 1/20 кишечника. У середню кишку впадає протока великої дволопатевої печінки, яка займає значну частину порожнини тіла. Секрет печінки з середньої кишки потрапляє в шлунок, де відбувається обробка їжі. Під впливом секрету печінки жири розщеплюються і переводяться в стан емульсії, білки пептонізуються, а крохмаль перетворюється на цукор. Отже, за фізіологічною функцією цей орган являє собою сукупність печінки та підшлункової залози. Середня кишка служить як для виділення травних соків, так і для всмоктування перетравленої їжі. Задня кишка є найдовшою і закінчується анальним отвором, що відкривається на черевній стороні анального членика.

Кровоносна система річкового рака незамкнена і складається частково з судин, а частково з синусів, що є ділянками порожнини тіла між внутрішніми органами. Судинна частина кровоносної системи складається з серця, що має мішковидну форму, та судин. Серце розміщене в спинній частині грудного відділу в навколосерцевому синусі. Від серця відходить три пари остій (по парі на спинній, черевній і боковій стінках) та сім артерій (п'ять передніх і дві задніх). Кров річкового рака безбарвна. Через остії вона з навколосерцевого синуса потрапляє в порожнину серця, а з артерій виходить в синуси; венозна кров надходить у зябра, де вона окислюється, а з зябер - у навколосерцевий синус.

Органами дихання служать зябра, розміщені в зябрових порожнинах по боках грудей під головогрудним щитком. Вони складаються з осьових стержнів, від яких відходять циліндричні ниткоподібні вирости з порожнинами. Вздовж осі зябер проходить дві кровоносні судини приносяна і виносна. Зябра в зябровій порожнині розміщені чотирма поздовжніми рядами. Вони весь час обмиваються свіжою водою, що циркулює в зябрових порожнинах, за допомогою безупинного коливання пластинок другої пари нижніх щелеп. Вона надходить в зяброві порожнини крізь щілини між краєм зябрової покривки і основою ніжок, а виходить з порожнини поздовжнім каналом, вздовж шийної борозенки.

Органами виділення у дорослих форм служать так звані антенальні залози, розміщені біля основи антен (другої пари вусиків).

Нервова система складається з надглоткового вузла (головного мозку), що має складну будову, нервового кільця та нервового ланцюжка. Від надглоткового вузла іннервуються органи чуття (очі, вусики, статоцисти). Нервовий ланцюжок починається підглотковим вузлом, який утворився внаслідок злиття шести пар вузлів, що іннервують ротовий апарат, решта нервових вузлів черевного ланцюга іннервують відповідні органи і тканини різних члеників.

У річкового рака розвинута симпатична нервова система. Вона відходить від головного вузла та від навкологлоткових комісур.

З органів чуття річковий рак має пару складних стеблових очей, пару статоцистів, органи дотику, смаку та нюху.

В кожному оці рака буває понад 3000 фасеток. Око рухоме і може заховуватись під основу виросту головогрудного щитка (рострума).

Статоцисти є органами рівноваги та слуху. Вони розміщені в основних члениках антенул і мають вигляд міхурця, сполученого з середовищем щілиною. Стінки цього міхурця зсередини всаджені численними волосками, зв'язаними з гілочками слухового нерва. Крім того, в порожнині статоциста є дрібненькі піщинки - *статоліти*, які при зміні положення тіла рака натискають на певну ділянку стінки статоциста, і такі подразнення спричинюють відповідні рефлекторні рухи кінцівок. Сприймаючи в такий же спосіб звукові коливання, цей апарат є також і органом слуху.

З антенами (другою парою вусиків) зв'язаний дотик. На антенулах (першій парі вусиків) є щетинки, з якими зв'язане чуття нюху, що допомагає ракові відшукувати у воді їжу.

Органи розмноження. Річкові раки роздільностатеві з виявленим статевим диморфізмом. Як уже зазначалося, черевце у самки ширше, ніж у самця. Крім того, у самки статеві отвори містяться на медіальній поверхні основного членика третьої від заднього кінця пари грудних кінцівок, а у самця - в тому ж місці першої від черевця пари грудних кінцівок.

Статеві залози самця і самки трилопатеві, що є наслідком часткового злиття парних залоз. Зовні сім'яники і яєчники мають однакову форму, відрізняючись, проте, будовою поверхні: поверхня сім'яників гладенька, а поверхня яєчників зерниста. Від сім'яника на межі його парної і непарної ділянок з обох сторін відходять сім'яні протоки, що являють собою довгі звивисті трубки, які виходять в статеві отвори. Короткі яйцепроводи самки являють собою прямі трубки, що відкриваються як статеві отвори на поверхні основних члеників третьої від заднього кінця пари грудних кінцівок.

Статева зрілість у самця настає на третьому році життя, а в самки - на четвертому.

Запліднення яйцеклітин зовнішнє. У статевій системі самця утворюються сперматофори. Сперма із сім'яних протоків пропускається через трубкоподібні копулятивні органи, де вона формується у вигляді сперматофорів, які прикріплюються між задніми грудними кінцівками самки.

Самка починає відкладати яйця через певний проміжок часу після парування. Перед кладкою яєць самка випускає речовину, що розчиняє оболонки сперматофорів, і звільнені таким чином сперматозоїди запліднюють яйця, які відкладаються безперервно протягом кількох годин.

Запліднені яйця прикріплюються до волосків черевних ніжок самки, де вони перебувають протягом зими.

Парування річкових раків відбувається восени, і молоді раки із запліднених яєць виходять в кінці весни або на початку літа наступного року.

Запліднені яйцеклітини зазнають часткового поверхневого дроблення. Розвиток прямий: з яйця виходить цілком сформований молодий рачок який відрізняється від дорослого малими розмірами, непропорційністю окремих частин тіла та гачкоподібними клешнями, якими молодий рачок тримається за черевні ніжки самки. Молоді рачки деякий час перебувають на черевці матері і лише згодом залишають її і переходять до вільного способу життя. Живиться рачок дрібними тваринними організмами та рослинами. Протягом першого року його ріст супроводжується п'ятьма линяннями, надалі ця кількість меншає, і з п'ятого року їх буває лише два - на початку літа і восени.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп користатися рисунками №№ 50-95 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 2, 1996).

Лекція 14.

Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Трахейнодишні (Tracheata). Клас Губоногі (Chilopoda). Клас Двопарноногі (Diplopoda). Клас Симфіли (Symphylla). Клас Пауроподи (Pauropoda). Клас Покритощелепні (Entognatha)

План лекції

- 1. Загальна характеристика підтипу трахейнодишні (Tracheata).*
- 2. Надклас Багатоніжки (Myriapoda), морфологія, фізіологія, особливості розмноження.*
- 3. Зовнішня та внутрішня морфологія, фізіологія та розвиток губоногих (Chilopoda).*
- 4. Зовнішня та внутрішня морфологія, фізіологія та розвиток двопарноногих (Diplopoda).*
- 5. Зовнішня та внутрішня морфологія, фізіологія та розвиток симфіл (Symphylla).*
- 6. Клас Пауроподи (Pauropoda). Зовнішня та внутрішня морфологія, фізіологія та розвиток.*
- 7. Клас Покритощелепні (Entognatha).*

Підтип трахейнодишні (Tracheata).

До цього підтипу належить значна більшість тварин. Це наземні або вторинноводяні тварини, що дихають за допомогою трахей. Голова складається з акрона та злитих разом сегментів і несе одну пару вусиків (антени), пару

верхніх та одну або найчастіше дві пари нижніх щелеп різної будови. На голові містяться також очі (іноді вони відсутні).

Тулуб може бути більш-менш гомономним (у багатоніжок) або складатися з голови, грудей і черевця (комахи). Для травної системи трахейнодишних характерна наявність слинних залоз та відсутність у середній кишці печінкової, або травної залози. Органи виділення представлені мальпігієвими судинами — довгими сліпо замкненими на кінцях трубочками ектодермального походження, які впадають у кишечник на межі середньої та задньої кишок. У деяких груп зберігаються максиллярні залози, подібні до таких у ракоподібних. Органи дихання представлені трахеями — тоненькими розгалуженими трубочками ектодермального походження, що виникають як глибокі вп'ячування покривів. Вони відкриваються назовні парними отворами — дихальцями, або стигмами, а кінцеві гілки обплітають усі внутрішні органи, транспортуючи до них кисень.

Трахейнодишні — роздільностатеві тварини. Запліднення в них внутрішнє, може бути сперматофорним. Яйця здебільшого багаті на жовток, дроблення поверхневе. Розвиток, як правило, з метаморфозом, переважно епіморфний, інколи (частина багатоніжок та покритощелепних) анаморфний (тварина виходить з яйця з неповною кількістю сегментів, яка збільшується після кожної линьки).

Донедавна до підтипу Tracheata відносили два класи: Багатоніжки (Myriapoda), тіло яких складається з голови та більш-менш гомономного тулуба з великою кількістю ніг, та Комахи (Insecta), тіло яких складається з голови, трисегментних грудей із трьома парами ніг і черевця. Проте детальні дослідження особливостей будови й розвитку представників цих класів свідчать про суттєві відмінності між ними. Тому ми розглядаємо в складі підтипу Tracheata шість класів: Губоногі (Chilopoda), Двопарноногі (Diplopoda), Пауроподи (Pauropoda), Симфіли (Symphylla), Покритощелепні (Entognatha) та Комахи, або Відкритощелепні (Insecta, або Ectognatha).

Надклас Багатоніжки (Myriapoda)

Усі багатоніжки - наземні тварини, які мають червоподібну форму. Маючи багато спільного з первиннотрахейними, багатоніжки є вже типовими членистоногими. Подібно до протрахеат, тіло багатоніжок характеризується гомономністю сегментації, причому кількість члеників різна - від 10 до 173.

Тіло багатоніжок поділяється на голову і тулуб. Голова у дорослих форм складається з чотирьох злитих члеників і в типових випадках має чотири пари кінцівок: антени, мандибули (жувальця) і дві пари максил (щелеп); проте у деяких видів першої пари щелеп немає. Сегментація тулуба у багатоніжок виступає більш виразно, ніж у первиннотрахейних. Зовні тіло вкрите твердою хітиною кутикулою, яка на кожному сегменті утворює чотири пластинки: на спині - *тергіт*, черевці - *стерніт*, на боках - *плеври* (бокові пластинки), яких проте може і не бути. Між окремими сегментами, а також між окремими пластинками шкіра вкрита значно м'якшим хітином,

що дає можливість тварині робити різні рухи. Всі сегменти тулуба, крім останнього, мають по парі ходильних кінцівок.

Ходильні кінцівки добре розвинені і складаються з шести члеників, з яких останній перетворений на кігтик. Тулубні ніжки можуть зазнавати різних змін. Так, наприклад, у деяких форм ніжки переднього тулубного сегмента перетворюються на щелепні ніжки. Вони досягають значних розмірів, основний членик їх значно потовщений, а кінцевий загнутий. Щелепні ніжки служать для захоплення і вбивання здобичі. Вбити здобич допомагає секрет отруйних залоз, що містяться в основі щелепних ніжок. Ця отрута сильно діє на членистоногих, а також і на хребетних та людину; наприклад, укусу сколопендри за палець може викликати набряк всієї руки.

Кишечник багатоніжок має вигляд прямої трубки з петлевидним загином в ділянці задньої кишки. У задній частині передньої кишки хітинове вистилання утворює цідильний апарат з шипів та волосків. З цією частиною кишечника зв'язані 1-3 пари слинних залоз, які відкриваються або в ротову порожнину або на основній частині другої пари щелеп. Всмоктування їжі відбувається в середній частині кишечника. Задня частина кишечника коротка і встелена хітиною кутикулою. Рот розміщений на черевній стороні голови, а порошиця - на задньому полюсі тіла.

Видільна система представлена мальпігієвими судинами в кількості 1-2 пар, що мають вигляд довгих тонких трубок і впадають у кишечник на межі між середньою і задньою кишкою. Видільну функцію виконують також лімфатичні залози, що мають вигляд клітинних тяжів, клітини яких захоплюють продукти виділення.

У виділенні бере участь також і *жирове тіло*, що міститься в порожнині і служить для нагромадження запасного поживного матеріалу. В його клітинах знаходять конкреції сечової кислоти.

Кровоносна система багатоніжок добре розвинена і складається з серця, периферичних кровоносних судин та лакун. Серце, що має вигляд довгої трубки і лежить над кишкою вздовж тулуба, поділяється відповідно до сегментів на камери, кожна з яких має пару остій на задньому кінці. Серце сліпо замкнене або розгалужується на дві тонкі трубки. На передньому кінці воно продовжується в головну аорту, яка у деяких форм утворює на шляху до мозку артеріальне кільце, що впадає в поздовжню черевну судину. Крім того, від кожної камери серця відходять дві бічні артерії. Серце підвішене до стінок тіла особливими криловидними м'язами. Усі судини, що відходять від нього, більшою або меншою мірою розгалужуються, і кров з них впадає в лакуни. З лакуни кров потрапляє в навколосерцеву ділянку порожнини тіла, звідки знову надходить у серце. В серцевій трубці вона рухається від заднього кінця до переднього, а в черевній судині - в зворотному напрямі.

Дихання відбувається за допомогою трахей. Трахеї багатоніжок починаються дихальцями, або стигмами, що лежать попарно на черевній

стороні сегментів. У найпростіших випадках ножна стигма веде у відокремлений пучок трахейних трубочок. У більшості багатоніжок дихальця є не на всіх сегментах, проте сітка трахейних трубочок багато складніша.

Трахейні трубочки розгалужуються, і кінцевими тонесенькими гілочками трахей охоплюються різні органи тіла. Всередині трахеї вистелені кутикулою у вигляді спіральної нитки, яка перешкоджає останнім спадатися. Спеціальних дихальних рухів багатоніжки не роблять, і обмін газу відбувається за допомогою вільної дифузії кисню, хоча частково змінюванню повітря в трахеях допомагає зміна об'єму тіла при скороченні і розслабленні мускулатури.

Центральна нервова система має типову для членистоногих будову. Вона складається з головного мозку, навкологлоткових комісур та нервового ланцюжка. Багатоніжки мають примітивні очі в кількості 2, 4 і більше. Очі простої будови і сидять по боках голови, тільки у деяких форм є два скупчення очок, що нагадують фасеточні очі комах. З антенами зв'язані чуття дотику та нюху. У багатоніжок є ще так звані темешварові органи, що містяться по боках голови між очима і вусиками, які іннервуються від головного мозку і можуть мати різну будову. Значення цих органів не з'ясоване.

Розмноження і розвиток. Багатоніжки різностатеві. Статеві залози у різних форм мають різну будову. У більшості вони зливаються в непарний утвір і лише у деяких форм зберегли парну будову. Розвиток в одних багатоніжок прямий, а в інших супроводжується перетворенням. У багатьох багатоніжок виявляється піклування про потомство. Деякі з них відкладають яйця в особливі виготовлені гніздечка, а деякі, скручуючись, обгортають своїм тілом відкладені яйця і лежать так, аж поки народиться потомство.

Надклас Багатоніжки поділяють на чотири класи: 1) Губоногі (*Chilopoda*), 2) Двопарноногі (*Diplopoda*), 4) Симфіли (*Symphyla*), 4) Пауроподи (*Pauropoda*).

Клас Губоногі (Chilopoda).

До губоногих належать численні (кілька тисяч видів) досить рухливі хижаки, що досягають значних розмірів. Голова їх вкрита хітиною капсулою, має нитковидні антени і озброєна парами щелеп, з яких верхня пара одночлениста, а дві нижні пари складаються з невеликої кількості члеників. Тулуб сплюснутий у спинно-черевному напрямі, і всі його сегменти, крім двох останніх, мають по парі ніжок, яких буває від 15 до 173 пар. Перша пара ніжок тулуба серповидна на кінці загострена, з отвором отруйної залози. Статевий отвір парний або непарний і міститься біля заднього кінця тіла.

Представником губоногих є *кістянка (Lithobius forficatus)*, що має типову для багатоніжок будову тіла.

Кістянка має 2,0-2,5 см завдовжки. Вона живе зазвичай під камінням, під корою пнів або під листям. Тіло її виразно ділиться на тулуб і голову. Голова одягнена хітиною капсулою (черепом), яка складається з окремих пластинок. Спереду на голові розміщена пара довгих почленованих вусиків, а по боках від них – пара великих складних очей, які за своєю будовою близькі до фасеточних очей комах (фасетки очей кістянки нещільно прилягають одна до одної).

Три останні пари головних кінцівок перетворились на щелепний апарат, що розміщений на задній частині нижньої поверхні голови. Перша пара ротових кінцівок перетворена на пару верхніх щелеп, або жувалець (мандибул), які складаються з зазублених члеників і служать для роздрібнення їжі. Кожна нижня щелепа першої пари складається з трьох члеників. Основні членики нижньої пари максил зрослися, а решта члеників утворюють щупики.

Тулуб кістянки складається з 19 сегментів. Між окремими сегментами є деяка відміна і зокрема чергуються більші і менші сегменти (з більшими зв'язані дихальця). Кінцівки першого тулубного членика перетворились на шестичленикові отрутоносні ногощелепи.

Кишечник має вигляд прямої трубки і ділиться на три відділи. Передня і задня кишки короткі, а середня тягнеться майже через весь тулуб. На межі між середньою і задньою кишкою міститься пара довгих мальпігієвих судин.

Кровоносна система не замкнена, але добре розвинена. Вона складається з серця, судин та системи порожнин.

Дихають кістянки трахеями, які утворюють єдину густу сітку трубок. Трахеї сполучаються з середовищем шістьма парами стигм, що розміщені на шести члениках (4, 6, 9, 11, 13, 15).

Центральна нервова система складається з головного мозку, навкологлоткового кільця та черевного нервового ланцюжка. Перший підглотковий вузол ланцюжка утворився в результаті злиття трьох сегментів, що несуть щелепи.

Розмноження і розвиток. Кістянки роздільностатеві. Статеві залози непарні. У самки кінцівки 17-го членика виконують функцію яйцеклада. Розвиток супроводжується анаморфозом - з яйця виходить тварина, що не має повної кількості члеників, які поповнюються в процесі росту.

Кістянки ведуть хижацький спосіб життя - вони живляться дрібними членистоногими та їх личинками.

До підкласу губоногих належать також сколопендри, що досягають значних розмірів. Так, наприклад, *гігантська сколопендра* (*Scolopendra gigantea*), яка водиться в Бразилії, Колумбії, Венесуелі та деяких інших місцях, може досягати 28 см завдовжки. В Європі трапляються сколопендри невеликих розмірів. Наприклад, сліпа *садова сколопендра* досягає лише 3 см. Тулуб сколопендр складається з 21-23 члеників, що мають майже однакову будову. Усі сколопендри хижаки; вони полюють за дрібними

тваринами, а крупні форми навіть нападають на невеликих хребетних. Свою здобич вони вбивають отруйним укусом міцних ногощелеп.

Укус великої сколопендри небезпечний навіть для людини. Вважають, що укуси гігантської сколопендри часто закінчуються смертю, і її населення боїться не менше, ніж отруйних змій. Відкладені яйця самка обгортає своїм тілом і лежить так без їжі кілька тижнів, доки вилупиться потомство.

До губоногих належить родина землянок. Це бокодишні губоногі, що мають довге нитковидне тіло. Серед них є морські форми, наприклад *морська землянка*, що живе біля берега. Трапляються випадки заповзання землянки в носову порожнину сонної людини, що спричинює подразнення, кровотечу та головний біль. Найбільш стародавні викопні форми губоногих відомі з шарів кам'яновугільного періоду.

Клас Двопарноногі (Diplopoda).

Тіло двопарноногих циліндричне. Антени короткі. Першій парі нижніх щелеп немає. Верхні щелепи мають складну будову і служать для пережовування їжі. Друга пара нижніх щелеп перетворена на нижню губу і являє собою складну пластинку, з якої складається вся нижня стінка голови. Така будова щелеп зв'язана із способом живлення двопарноногих: за незначним винятком вони живляться рослинною їжею і, головним чином, продуктами гниття.

Тулуб двопарноногих ділиться на два відділи: передній, що складається з чотирьох члеників і називається грудьми, та задній, що складається з невизначеної кількості члеників і називається черевцем. Кожний з чотирьох передніх члеників несе по парі кінцівок, за винятком третього, що кінцівок не має. Членики черевця походять від двох метамерів і несуть по дві пари кінцівок.

До підкласу двопарноногих належать *ківсяки*, яких є багато видів. Деякі з них досягають значних розмірів. Так, наприклад, *сейшельський ківсяк*, досягає 28 см завдовжки і 2 см завширшки; при повзанні він нагадує невеличку змію. Деякі форми двопарноногих завдають значної шкоди. *Плямистий ківсяк*, що трапляється в садах та городах, живиться рослинами, обгризає паростки насіння, точить коріння городніх рослин, псує ягоди тощо.

До класу двопарноногих належать і так звані плоскі тисячоніжки. Тіло їх має вигляд вузької стьожки і складається з 19-20 сегментів (крім голови). Усі плоскі тисячоніжки не мають органів зору. Живуть вони під корою дерев, під гниючим листям тощо. У хоботних тисячоніжок губа та верхні щелепи утворюють смоктальний хоботок. Тулуб їх має від 30 до 108 сегментів. Чимало видів хоботних тисячоніжок трапляється на Кавказі.

Серед гіллястотрахейних двопарноногих варто згадати тропічних клубовидок - велетнів. Клубовидками ці тварини називаються тому, що вони можуть згортатись у клубочок. Тіло їх досить широке: крупні форми досягають 5 см завширшки при довжині 10 см. Клубовидки можуть давати

звук при терті ніжками одна об одну. У *клубовидки-геркулеса* звуковий апарат настільки потужний, що його звук можна прийняти за крик птаха.

Диплоподи роздільностатеві. Жіноча й чоловіча статеві залози непарні, мають вигляд видовжених мішечків; вони простягаються в непарний канал (яйцепровід або сім'япровід), який потім роздвоюється і відкривається парою отворів на третьому тулубному сегменті, на відміну від губоногих та комах, у яких статеві отвори завжди розміщені на задніх сегментах.

Запліднення сперматофорне, відбувається різними способами. Розвиток проходить за типом анаморфозу: з яйця виходить личинка з трьома сегментами, що мають ноги, та з кількома безногими. При наступних линяннях з'являються ноги на раніше безногих сегментах, а попереду тельсона виникають нові безногі сегменти. Цей процес триває все життя. Нещодавно в деяких видів диплопод, зокрема в ківсяка *Ommatoiulus sabulosus*, відкрите унікальне у тваринному світі явище періодоморфозу, а саме — здатність дорослих самців після чергового линяння перетворюватися на ювенільну (личинкову) форму. При цьому утворюються «вставні самці». Це продовжує загальну тривалість життя таких особин у 1,5 — 2 рази та, як вважають, допомагає виживанню популяції в несприятливих умовах.

Клас Симфіли (Symphyla)

До цього класу, як і до попереднього, належать дрібні (до 8 мм) тварини з дуже тонкою кутикулою. Зустрічаються від морських узбережь до високих гір (3000 м над рівнем моря); живуть у ґрунті, рослинності, що гниє, під камінням. Симфіли дуже чутливі до дефіциту вологи. Вони можуть існувати лише при відносній вологості, близькій до 100%. Цим пояснюються їхні складні сезонні та добові міграції в ґрунті. Описано близько 150 видів симфіл. В Україні відомо 5 видів.

Голова симфіл укрита справжньою головною капсулою, що нагадує таку у комах. Вусики, на відміну від пауропод, не розгалужені, щелеп, як у губоногих, три пари, очі відсутні. Тулуб симфіл має різну будову черевної та спинної сторін. На черевній стороні завжди 12 стернітів і 12 пар ніг, на спинній - у різних видів кількість тергітів різна, але завжди більша, ніж 12 (до 24). На останньому сегменті є пара придатків —церків, на яких відкриваються протоки павутинних залоз.

Травна система така ж сама, як у диплопод; видільна представлена парою мальпігієвих судин і, крім того, у них може бути одна-дві пари максиллярних залоз. Живляться симфіли мертвими та живими рослинними тканинами. Деякі види, наприклад *Scolopendrella immaculata*, можуть завдавати значної шкоди молодим паросткам ряду польових та парникових культур.

Серцева судина тягнеться до XIII сегмента. Симфіли дихають в основному через шкіру, разом з тим частково кисень надходить із трахей. Трахейна система, на відміну від усіх багатоніжок, відкривається лише однією парою стигм, розташованих на голові позаду вусиків. Трахеї, що відходять від

стигм, слабо розгалужені, їхні гілки заходять лише в голову й три передні сегменти.

Нервова система типова для членистоногих, черевний ланцюжок має завжди 12 гангліїв. Органи чуття, зокрема дотику, представлені численними тонкими щетинками, що вкривають усе тіло. Біля першого членика ніг на всіх сегментах є своєрідні мішкоподібні утвори, які під тиском крові випинаються, а потім, завдяки м'язовим скороченням, знову втягуються в тіло. Є різні думки щодо їхніх функцій: одні вважають, що це додаткові органи, де відбувається газообмін, інші — що це органи, завдяки яким тварина реагує на зміни температури й вологості.

Статева система симфіл подібна до тієї, що є у пауропод, статевий отвір міститься також на третьому сегменті. Дуже цікаво у симфіл відбувається запліднення. Самці залишають сперматофори в ходах, де рухаються симфіли. Самки захоплюють сперматофори щелепами, й сім'яна рідина надходить в особливі резервуари на внутрішній поверхні щелеп. Коли самка підхоплює щелепами яйце, що виходить із статевого отвору, воно запліднюється сперматозоїдами. Запліднене яйце прикріплюється до стінок ходів у ґрунті, й через 10 днів виходить личинка з неповною кількістю ніг.

У симфіл спостерігається цікава здатність поновлювати втрачені членики вусиків — явище дуже рідкісне у наземних членистоногих.

Клас Пауроподи (Pauropoda).

Представники цього класу — найменш вивчена група багатоніжок. Майже до середини ХІХ ст. вони взагалі не були відомі, хоча з'ясувалося, що пауроподи дуже поширені як у Новому, так і в Старому Світі. Описано близько 400 їх видів.

Вони заселяють верхні шари лісових ґрунтів, живуть під камінням, у компості, деревині, що гниє. Відомі й синантропні види. Пауропод можна назвати карликовими багатоніжками: найменші з них ледь досягають 1 мм, найбільші — 1,9 мм.

Форма тіла у різних видів неоднакова — вони можуть бути видовженими або більш укороченими.

Голова відносно невелика за розміром. На відміну від інших багатоніжок, антени у пауропод розгалужені. Очі відсутні. На черевній стороні є пара міцних зазубрених мандибул та одна пара максил. Тулуб складається з 10—12 сегментів, із яких перший або ще два-три за ним позбавлені кінцівок. Ноги широко розставлені, добре помітні зверху, але у видів із коротким тілом та широкими тергітами вони можуть бути й непомітними. По боках тіла є п'ять пар довгих чутливих волосків.

У будові травної системи привертають до себе увагу розвинені м'язи навколо переднього ектодермального відділу. Це дає підставу вважати, що пауроподи висмоктують їжу. Зокрема, відомо, що види *Pauropus lanceolatus* та *Allorpauropus gracilis* висмоктують гіфи плісеневих грибів. Крім того, серед пауропод є сапрофаги й хижаки.

Органи виділення представлені парою мальгагієвих судин. Кровоносна система відсутня. Дихальна система має просту будову: від дихалець, розташованих біля основи ніг, відходить пара коротеньких трахейних трубок. Гонади самки та самця мають різну будову: яєчник схожий на видовжений мішечок, що відкривається отвором на третьому сегменті, сім'яник складається з чотирьох видовжених мішечків, протоки яких зливаються в один, що потім роздвоюється й двома отворами відкривається на тому ж третьому сегменті.

Пауроподи відкладають округлі блискучі яйця, з яких через два тижні виходить личинка, що має лише три пари ніг і пару бічних волосків. Личинки ростуть досить повільно, линяючи раз на 2—5 тижнів. Після кожного линяння кількість тулубних сегментів збільшується (анаморфоз). У дорослому стані пауроподи не линяють.

Типовий представник пауропод — поширений у Європі вид *Pauropus sylvaticus*.

Клас Покритоцеленні (Entognatha)

Це дрібні тварини, що живуть переважно в ґрунті, підстилці, рідше в травостої. Описано близько 11 тис. видів, проте цю групу тварин вивчено ще недостатньо.

Тіло покритощелепних складається з голови, грудей і черевця. Голова суцільна, вкрита кутикулярною капсулою. Ротові кінцівки занурені в особливу ротову капсулу, утворену боками голови та зрощеною з ними нижньою губою; назовні видаються лише їхні кінчики. До їх складу входять пара верхніх щелеп (мандибул), пара нижніх щелеп (максил) та непарна нижня губа. Детальніше будову ротових кінцівок описано на прикладі комах.

Груди складаються з трьох, найчастіше вільних, сегментів (лише в деяких колембол вони злиті), кожен із яких несе по парі ніг. Нога, як і в комах, складається з тазика, вертлюга, стегна, гомілки та лапки. У частини покритощелепних гомілка зрощена з лапкою. Крил немає. До складу черевця входять 11—12 сегментів, іноді (у колембол) їх шість. На черевці зберігаються видозмінені або рудиментарні кінцівки.

Складних очей немає. Протоцеребрум розташований над дейтоцеребрумом. Трахеї слабо розвинені, часто зовсім відсутні, тоді дихання відбувається всією поверхнею тіла.

Розвиток прямий, без метаморфозу. Ріст супроводжується численними линяннями.

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

Ряд Безвусикові (*Protura*). Сюди належать дрібні, до кількох міліметрів завдовжки, тварини, що живуть у ґрунті, підстилці або гнилій деревині, їх близько 300 видів. Тіло складається з голови й тулуба, який нечітко розділений на груди та черевце. Очі й антени відсутні. Ротові органи видозмінені у видовжені щетинки, сисного типу. Гомілка та лапка зрослись, утворивши суцільну гомілолапку, яка на кінці має один кігтик. Передня пара ніг

спрямована вперед і виконує функцію органу дотику, дві задні пари — ходильні.

Черевце складається з 12 сегментів. На передніх трьох сегментах є парні одно- чи двочленикові придатки — недорозвинені черевні ніжки, на які черевце опирається при русі.

Розвиток типу анаморфозу, супроводжується багатьма линяннями; незрілі стадії зовні подібні до дорослих.

Способи живлення та інші екологічні особливості безвусикових вивчено недостатньо, практичне значення не з'ясовано.

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

Розміри тіла — міліметрові. На голові є прості очі та чотири-, шестичленикові вусики. Ротові органи гризучі або колючосисні. Поблизу основи антен є спеціальний постантенальний орган, що несе рецептори нюху та вологості. Подібно до безвусикових мають гомілколапку з єдиним кінцевим кігтикком.

Черевце складається з шести сегментів. IV сегмент несе членисту стрибальну вилку, що складається з непарної основної частини й пари кінцевих гілок. Як правило, стрибальна вилка підігнута під черевце й кріпиться придатком III сегмента черевця — зачіпкою. При стрибку вилка звільняється із зачіпки й відштовхується від субстрату, підкидаючи тіло. На I черевному сегменті є особливий придаток — черевна трубка. В момент приземлення після стрибка ця трубка виділяє клейку рідину, за допомогою якої тіло фіксується на субстраті. Деякі ногохвістки стрибають на відстань до 1 м.

Дихальна система в ногохвісток розвинена слабо чи відсутня; немає також мальпігієвих судин. Запліднення сперматофорне: самці відкладають сперматофори у вигляді кульок на стебельцях, а самки захоплюють їх статевим отвором.

Розвиток має характер епіморфозу; молоді особини відрізняються від дорослих в основному розмірами.

Серед колембол (ногохвісток) є види із членистим видовженим черевцем і слабо розвиненою стрибальною вилкою, які живуть переважно в ґрунтах, підстилці, гнилій деревині. В основному поширені в ґрунті, де їхня концентрація досягає багатьох тисяч особин на 1 м².

Вони виконують важливу роль у ґрунтоутворенні, сприяючи розкладанню залишків рослин і тварин. В Україні поширена грибкаподура (*Ceratorhysella armata*), яка живе в угноєних ґрунтах; у теплих вона може пошкоджувати міцелій печериць.

Друга група колембол має вкорочене тіло, злиті сегменти грудей і черевця, добре розвинену стрибальну вилку. Вони живуть здебільшого на рослинах, інколи завдають шкоди городнім культурам, наприклад, всесвітньо поширений зелений смінтур (*Sminthurus viridis*).

Ряд Двохвістки (Diplura). Сюди належить близько 400 видів. Довжина тіла становить від 1—2 мм до 5 см. Тіло видовжене. Голова з довгими членистими антенами; ротові органи гризучого типу; очей немає. Гомілка не злита з лапкою, на кінці останньої — два кігтики. Всі ноги однакової будови. Черевце складається з 11 сегментів, передні сім мають рудименти черевних кінцівок — нечленисті парні грифельки. На кінці черевця є пара відростків — церки; в одних представників (Camptodea) вони вусикоподібні, членисті, виконують функцію органів дотику, в інших (Japyx) — укорочені, нечленисті, мають вигляд клішні та призначені для захоплення здобичі — колембол.

Дихальна система досить добре розвинена, на грудях є три-чотири пари дихалець. Запліднення сперматофорне. Розвиток типу епіморфозу, молоді особини зовнішнім виглядом нагадують дорослих, багато разів линяють. Живуть двохвістки у ґрунті, гниючій деревині, мурашниках, під камінням тощо. Хижаки полюють на дрібних ґрунтових комах, кліщів, нематод тощо. Поширені переважно в районах із теплим кліматом. На території України відомий вид *Camptodea staphylinus*, що досягає довжини 1 см, в Криму — ендемік його Південного берега — *Japyx ghilarovi*.

Entognatha до недавнього часу вважали родичами справжніх комах (Ectognatha). Однак наявність капсули навколо ротових органів та розташування протоцеребруму над дейтоцеребрумом указують на те, що покритощелепні — особлива гілка трахейнодишних, яка пристосувалася до життя в ґрунті та подібних субстратах (зменшення розмірів, слабкий розвиток органів зору тощо).

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 96-117 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 2, 1996).

Лекція 15.

Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Трахейнодишні (Tracheata). Клас Комахи, або Відкритощелепні (Insecta, або Ectognatha). Підтип Трилобітоморфні (Trilobitomorpha), Клас Трилобіти (Trilobita).

План лекції

- 1. Загальна характеристика класу Комахи, або Відкритощелепні (Insecta, або Ectognatha).*
- 2. Типи ротових апаратів комах.*
- 3. Зовнішня та внутрішня морфологія комах, фізіологія та розвиток.*
- 4. Систематика комах.*
- 5. Значення комах у природі та діяльності людини.*
- 6. Підтип Трилобітоморфні (Trilobitomorpha) Клас Трилобіти (Trilobita). Загальна характеристика груп.*

Клас Комахи, або Відкритощелепні (Insecta, або Ectognatha).

Більшість видів – мешканці суші. Заселяють усі континенти і трапляються скрізь. Комахи освоїли всі типи наземних біоценозів, а також ґрунти. Чимало їх живе у прісних водоймах. Цілоком водяними тваринами, що дихають розчиненим у воді киснем, стали тільки личинки комах, дорослі крилаті особини яких здатні залишати воду. В основному вільноживучі тварини, чимало і паразитів.

Кількість видів точно не встановлено: 1–3 мільйони сучасних видів, і щорічно відкривають кілька тисяч нових видів. В Україні не менше 40 тис. видів. Розміри від 0,25 мм до 26 см. Тіло – з трьох тагм: голови, грудей та черевця. Голова має ротові органи та одну пару вусиків. Груди – з трьох сегментів і несуть три пари ніг та, як правило, крила. Черевце – з 11 сегментів і не має ніг. Голова вкрита суцільною капсулою (утворилася в результаті злиття кількох сегментів та акрона). На ній – пара складних (фасеткових) очей, прості вічка, пара вусиків (антени) та ротові придатки. Антени – багаточленикові придатки, виконують функції органів дотику й нюху; у різних рядів їх будова різна. Ротові придатки не занурені в ротову капсулу й складаються із нечленистої непарної верхньої губи (лабрум), пари нечленистих верхніх щелеп (мандибул), пари нижніх щелеп (максил) та непарної нижньої губи (лабіум), яка утворилася в результаті злиття другої пари нижніх щелеп. Нижні щелепи та нижня губа двочленикові, несуть по парі органів дотику й смаку – щупиків. Залежно від характеру їжі розрізняють кілька типів ротових органів.

Гризучі (гризучо-жувальні) ротові органи – найменш спеціалізовані, пристосовані для подрібнення твердої їжі. Верхня губа коротенька; верхні щелепи, як правило, мають жуйний край з розвиненими зубцями. Зубці лівої щелепи входять у заглибини правої – будова не симетрична. Максيلي – основний членик і стовпчик, на якому є пара нижньощелепних щупиків; закінчується рухомо причленованими жуйними лопатями – зовнішньою та внутрішньою. Нижня губа – основний членик (підборіддя) та дистальний членик, на якому є дві пари жуйних лопатей. До ротового апарата належить м'ясистий виріст ротової порожнини (гіпофаринкс). Такі ротові органи характерні для тарганових, прямокрилих, термітів, бабок, твердокрилих та ін. При переході до живлення рідкою їжею ротові органи значно змінюються залежно від того, як їжа розташована: чи відкрито (лижучий або сисний тип), чи схована під покривами (колючо- або ріжучо-сисні органи).

У комах, які живляться відкрито розташованими рідинами, утворюється сисний хоботок. Так, у бджолиних хоботок утворений нижніми щелепами й нижньою губою; верхні щелепи втратили жувальну функцію й беруть участь лише в побудові сот (гризучолижучий тип). У метеликів частково або зовсім редуковані всі ротові частини, крім нижніх щелеп, зовнішні лопаті яких витягнулись у довгий хоботок. Це сисний ротовий апарат. У частини коротковусих двокрилих, наприклад кімнатної мухи, м'який хоботок утворений нижньою губою, на кінці якої розвинений оригінальний фільтруючий апарат, що складається з великої кількості хітинових трубочок —псевдотрахеї (лижучий тип).

Комахи, які смокчуть рідини живих організмів через покриви останніх, мають здебільшого колчосисний ротовий апарат, в якому видовжена нижня губа утворює хоботок для всисання рідин, а верхні та нижні щелепи перетворені на довгі колчючі стилети для проколювання покривів. Такий ротовий апарат мають клопи, рівнокрилі, воші, блохи, довговусі двокрилі. У гедзів щелепи й верхня губа мають вигляд ножів і розрізають шкіру тварин: такий ротовий апарат зветься ріжучосисним. У мух-жигалок і це-це колчосисний апарат розвинувся з м'якого хоботка некровосисних предків, подібного до апарата кімнатної мухи. Він став твердим, а псевдотрахеї перетворилися на голку для проколювання шкіри. У личинок комах із повним перетворенням типи ротового апарата часто відмінні від таких у імаго: наприклад, у гусені гризучі ротові органи, а в дорослих метеликів — лижучі. Імаго багатьох комах (одноденки, оводи, частина метеликів, у тому числі шовковичний шовкопряд) не живляться, і їхні ротові органи редуковані.

Груди комах складаються з трьох сегментів: передньо-, середньо- та задньогрудей. Кутикула кожного сегмента — це кільце, що поділяється на чотири склерити: спинний — тергіт, грудний — стерніт та два бічні пластинки. Тергіти зовні помітні краще, ніж стерніти, значна частина яких міститься всередині, утворюючи опору для м'язів, що беруть участь у польоті. Чим краще розвинені крила, тим більше занурені стерніти. У комах, що добре літають, передньогруди зменшені в розмірах.

Кожний грудний сегмент має пару ніг. Нога складається з п'яти члеників. Кожен з них має свою назву: тазик, вертлюг, стегно, гомілка та лапка. Тазик — короткий основний членик, за допомогою якого нога рухомо прикріплюється до плеїрита; вертлюг — найменший членик. Суглоби між тазиком і грудьми й тазиком і вертлюгом рухаються в різних площинах, забезпечуючи рухомість ноги. Стегно — найсильніший і, як правило, найбільший членик. Гомілка довга, але тонша, ніж стегно, часто озброєна шипами. Лапка в різних комах складається з одного-п'яти члеників і закінчується одним або двома кігтками. У частини двокрилих на кінцевому членику, крім кігтків, є присоски.

За їх допомогою мухи повзають по вертикальних гладеньких поверхнях. Залежно від способу життя в комах розвинулися різні типи ніг: ходильні, бігальні, копальні, хапальні, стрибальні, плавальні тощо.

Більшість комах має органи польоту — крила. Крила — це бічні складки тіла, розташовані на середньо- та задньо- грудях. Зазвичай, їх дві пари: передні та задні. Крило складається з двох стінок — верхньої та нижньої. Кожна стінка утворена шаром гіподерми, зовні вкритої більш-менш розвиненою кутикулою. Між стінками є вузька щілина (частина міксоцеля), заповнена гемолімфою. Крило має систему хітинових трубочок-жилок. Кількість та взаємне розташування жилок відіграє велику роль у систематиці комах. Жилки виконують опорну функцію; в них також міститься гемолімфа, проходять трахеї та нерви до клітин крила.

Крила бувають різних типів. У частини комах (прямокрилі, твердокрилі, жорсткокрилі) передні крила перетворені на потовщені надкрила, що не беруть

участі в польоті. Вони призначені для захисту нижніх задніх крил, складених під ними, при повзанні по землі, копанні в ґрунті тощо. У двокрилих задні крила перетворені на булавоподібні органи рівноваги — дзижняльця. У багатьох ґрунтових комах (робочі мурашки, терміти), а також у паразитів (воші, блохи) крила зникають, а в первиннобезкрилих (Apterygota) їх ніколи не було.

Крила рухомо прикріплені до грудей між тергітом та плейритом за допомогою досить складної системи склеритів та мембран. Поблизу від місця прикріплення крило спирається на виріст плейрита — стовпчик, який є для нього точкою опори і утворює важіль з коротким осьовим й довгим кінцевим плечима.

Черевце у найпримітивніших комах складається з 11 сегментів та тельсона, однак найчастіше їх буває вісім-дев'ять; у вищих груп (перетинчастокрилі, двокрилі) кількість їх може зменшуватися до чотирьох-п'яти. На VIII та IX сегментах розміщені зовнішні статеві придатки — геніталії, це копулятивний орган самців та яйцеклад у самок. У зародковому стані на черевних сегментах є зачатки кінцівок, які надалі зникають чи видозмінюються у членисті придатки - церки (щетинкохвістки, таргани, одноденки) або нечленисті — грифельки (щетинкохвістки, таргани). Видозміненими кінцівками вважають також яйцеклад самок, який у жалячих перетинчастокрилих перетворюється на жало. Геніталії самців складаються з різноманітних склеритів різної будови, походження яких неясне, однак парність частини з них указує на можливість їх виникнення від черевних кінцівок.

Покриви комах, як і решти членистоногих, мають три основні елементи: кутикулу, гіподерму і базальну мембрану. Кутикула утворює зовнішній скелет, що вкриває все тіло. Вона має поверхневий дуже тонкий шар — епікутикулу та внутрішній товстий — прокутикулу. Епікутикула під світловим мікроскопом має вигляд напівпрозорої поверхневої лінії, проте вона неоднорідна й складається якнайменше з чотирьох шарів, що різняться за хімічним складом. Найглибший шар епікутикули — протеїновий, над ним послідовно один на одному лежать шари твердого кутикуліна, восковий шар із гідрофобних ліпідних сполук і тонкий цементний. Останній утворює лакове покриття кутикули. Характерна особливість епікутикули — відсутність у її складі хітину. Прокутикула утворена двома шарами: м'якою безбарвною ендокутікулою, що прилягає до гіподерми, й твердою, забарвленою пігментами екзокутікулою. Ендокутікула містить полімерні молекули хітину, зв'язаного з білками. Вони лежать шарами, складеними з найтонших пластинок, причому їхній напрямок у кожному з шарів змінюється (як у фанері), що робить ендокутікулу еластичною й водночас міцною. Екзокутікула не має пластинчастої будови. До неї, крім хітиново-білкових молекул, входять особливі дубильні речовини, що роблять її твердою (склеротизують), а також пігменти. Всю прокутикулу знизу доверху пронизують вертикальні перові каналці, всередині яких проходять тоненькі відростки гіподермальних клітин, їхній діаметр не перевищує 1 мкм, а загальна кількість досягає 10—15 тисяч на 1 мм² покриву. Завдяки поровим каналцям відбуваються зв'язок гіподерми з кутикулою й утворення епікутикули під час

линянь. З усіх шарів кутикули ендокутикула найм'якша, гнучка, еластична, що пов'язано з її будовою. Це особливо важливо для місць зчленування кінцівок, крил, у міжсегментарних мембранах, де найбільш розвинений саме цей шар кутикули. Екзокутикула, навпаки, тверда, що залежить від ступеня задубленості — склеротизації хітиново-білкових комплексів фенольними сполуками. Цей шар краще розвинений там, де необхідна найбільша міцність: на тергітах та стернітах сегментів, у надкрилах жуків, мандибулах, члениках кінцівок. На міжсегментарних мембранах екзокутикула відсутня. Вони цілком складаються з ендокутикули, вкритої зовні епікутикулою. Епікутикула не дає випаровуватися воді з організму, утворюючи гідрофобний восковий шар. Ця її властивість особливо важлива для наземних комах, здатних жити на відкритому повітрі під сонячними променями, не втрачаючи воду свого організму. У комах та їхніх личинок, які живуть у воді, ґрунті, гниючій деревині, гноївці, епікутикули або зовсім немає, або вона вкриває лише певні ділянки тіла, наприклад головну капсулу.

Гіподерма складається з одного шару призматичних клітин, між якими трапляються залозисті клітини, що утворюють одноклітинні або багатоклітинні шкірні залози, а також спеціалізовані клітини, які утворюють волоски та сенсили. Зовнішня поверхня клітин гіподерми, що прилягає до кутикули, вкрита помітними лише під електронним мікроскопом мікрорисинками, які проникають у каналці кутикули. Від порожнини тіла гіподерму відділяє базальна мембрана, яка не має клітинної будови. Найважливішою функцією гіподерми є секреторна, бо гіподерма виділяє речовини, з яких утворюється нова кутикула, причому багаторазово, під час линянь. Кутикула комах, яка щойно перелиняла, м'яка й безбарвна. У результаті склеротизації кутикула твердне; паралельно з цим процесом відбувається меланізація — синтез в екзокутикулі пігментів.

У комах розрізняють структурне й пігментне забарвлення. Структурне забарвлення пов'язане з деякими специфічними особливостями поверхневої структури кутикули — мікроскопічними реберцями, пластинками, лусочками тощо, які створюють ефекти інтерференції, дифракції та розсіювання світла. Це металеве блискучі та переливчасті забарвлення деяких жуків і метеликів, особливо тропічних. Пігментне забарвлення зумовлене пігментами, які найчастіше містяться в екзокутикулі, рідше — в клітинах гіподерми чи жирового тіла. В багатьох комах спостерігається поєднання структурного та пігментного забарвлення. Найбільш поширеними пігментами комах є меланіни, що відкладаються в екзокутикулі й дають темно-коричневе, коричнево-червоне або чорне забарвлення. Часто в кутикулі комах трапляються каротиноїди, які створюють жовте, жовтогаряче, червоне забарвлення; флавоноїди жовтого кольору; білі, жовті та червоні птерини; жовті, коричневі або червоні омохроми. Антрахінони нагромаджуються в жировому тілі та гемолімфі комах ряду рівнокрилих (Homoptera), створюючи карміново-червоне забарвлення, що просвічує крізь покриви. До того як були синтезовані дешеві штучні барвники, червоний пігмент кармін добували з жирового тіла кошенілі *Dactylopius coccus*.

Покриви комах мають різноманітні придатки. Скульптурні придатки (шипики, виступи, борізки, ямки тощо) утворюються кутикулою без участі гіподерми. Структурні придатки (волоски, щетинки, лусочки крил метеликів тощо) виникають одночасно як із кутикули, так і з гіподерми. Це або чутливі придатки, пов'язані з нервовими клітинами, або термоізоляційні утвори, що створюють густий покрив, подібний до волосяного (джмелі, деякі метелики та ін.).

Порожнина тіла — міксоцель комах — поділена двома поздовжніми горизонтальними перетинками —діафрагмами на три відділи (синуси). Верхня діафрагма відділяє верхній, або перикардіальний синус, в якому розташована спинна кровносна судина. Нижня діафрагма відділяє нижній, або перинеуральний синус, де міститься черевний нервовий ланцюжок. Середній синус лежить між діафрагмами; він називається вісцеральним; у ньому містяться травна, видільна й статева системи, а також більша частина жирового тіла. Порожнина тіла заповнена гемолімфою. Як скелетні м'язи, так і м'язи стінок внутрішніх органів (вісцеральні) комах виключно поперечносмугасті. Внаслідок високого ступеня розвитку органів руху та первинної переробки їжі м'язова система комах дуже диференційована. Наприклад, у гусені метеликів нараховується близько 2 тис. різних м'язів. Кожен м'яз за допомогою спеціальних волоконець — тонофібрил — кріпиться до двох різних склеритів, один з яких більш-менш фіксований, другий — рухомий. Отже, скорочення м'язу спричиняє зміщення склеритів один відносно іншого. Скелетні м'язи утворюють головну, грудну та черевну групи. М'язи голови обслуговують ротові придатки, вусики й забезпечують рухомість шиї. М'язи грудей рухають ноги, а також крила. У черевці є поздовжні, бічні та поперечні м'язи, які надають йому рухливості; останні беруть участь в утворенні діафрагм, необхідних для роботи системи кровообігу.

Відносна сила м'язів комах дуже велика. Так, комахи можуть переносити вантаж, маса якого в 14—25 разів перевищує масу тіла самої тварини. Стрибаючі комахи за один стрибок долають відстань, що в сотні або навіть тисячі разів перевищує довжину їхнього тіла. Більшість м'язів комах звуться синхронними: на один нервовий імпульс м'яз відповідає одним скороченням. Максимальна кількість скорочень таких м'язів не перевищує 30—40 за 1 с. У двокрилих і перетинчастокрилих політ забезпечується асинхронними («швидкими») м'язами. На кожний імпульс такий м'яз відповідає кількома (від 5 до 20) скороченнями, і число скорочень досягає 100 й більше, а в деяких дрібних двокрилих та перетинчастокрилих — навіть тисячі за секунду.

Типи живлення комах надзвичайно різноманітні: серед них є фітофаги та зоофаги, в тому числі хижаки, паразити й кровососи, сапрофаги, некрофаги (живляться трупами), копрофаги (живляться гноєм); є види, що живляться роговими утворами шкіри хребетних (шерсть, пір'я тощо), мертвою деревиною, воском тощо. Є також поліфаги — види, що вживають як рослинну, так і тваринну їжу. Способи живлення комах також дуже різні: одні поїдають тверді речовини, інші поглинають рідини, треті є фільтраторами. Цим зумовлюється

різноманітність ротових органів. Сам кишковий тракт комах модифікується залежно від способу живлення та складу їжі, але значно менше, ніж ротові органи. Як і в решті членистоногих, травна система комах складається з трьох відділів: передньої, середньої та задньої кишок. Стінки всіх відділів кишечника утворені одношаровим епітелієм, зовні вкритим поздовжніми та кільцевими м'язовими волокнами, скорочення яких забезпечує рух їжі в кишечнику. Епітеліальні клітини передньої та задньої кишок на вільній поверхні вкриті кутикулярним шаром.

Передня кишка складається з ротової порожнини, глотки, стравохода, вола та м'язового шлунка. У ротову порожнину відкриваються слинні залози, пов'язані з ротовими кінцівками. У комах бувають мандибулярні, максилярні та лабіальні (нижньогубні) залози. Найчастіше як слинні функціонують лабіальні залози, хоча в гусені метеликів слина утворюється з мандибулярних залоз, а лабіальні продукують шовк і не беруть участі в травленні. Слина змочує їжу та піддає її початковій дії ферментів, які розщеплюють полісахариди (крохмаль, глікоген). У попелиць слина містить ферменти, здатні перетравлювати целюлозні оболонки рослинних клітин; у кровосисних комах — антикоагулюючі речовини, що запобігають зсіданню крові. Слина комах-галоутворювачів містить різні специфічні амінокислоти та гормон росту рослин, які спричиняють утворення розростань рослинних тканин — галів.

Глотка й стравохід забезпечують проковтування їжі та її проходження до вола. Вола є місцем нагромадження їжі і та початкового її перетравлювання під дією ферментів слини та травного соку, що потрапляє сюди із середньої кишки. В імаго двокрилих і лускокрилих замість вола є сліпий мішкоподібний виріст стравоходу — харчовий резервуар, у якому деякий час зберігається рідка їжа. Наприклад, у кровосисних двокрилих у ньому міститься випита вода або соки рослин. Кров сюди не потрапляє; вона проходить зі стравоходу прямо в середню кишку. Жувальний шлунок має потужні м'язи; він вистелений усередині товстою кутикулою з гострими зубцями або товстими щетинками. У жувальному шлунку перетирається тверда їжа (прямокрилі, таргани, жуки) або фільтрується рідина (бджоли).

Середня кишка відділяється від передньої кардіальним клапаном — згорткою, що звисає в порожнину кишечника. Найпростіша вона у вигляді прямої трубки, не поділеної на відділи. У частини комах (мухи тощо) вона видовжена й звивиста, у деяких, навпаки, укорочена й розширена.

Пілоричні виростки призначені для збільшення всисної поверхні кишечника й у деяких комах становлять притулок для симбіотичних мікроорганізмів. У багатьох комах їжа, що надходить до середньої кишки, огортається тоненькою прозорою оболонкою — перитрофічною мембраною, що секретується клітинами епітелія середньої кишки. Мембрана складається з білків і хітину й захищає стінку середньої кишки від механічних ушкоджень твердими частинками їжі. Крім того, вона має вибіркочувальну проникність і регулює надходження продуктів травлення до клітин кишкового епітелію. Перитрофічна мембрана відіграє важливу роль у травленні: вона пропускає воду, мінеральні

солі та продукти травлення, але затримує крупніші молекули білків, полісахаридів, ліпідів. Тому ферменти, що є всередині, не виходять за мембрану, чим досягається їх висока концентрація, а продукти травлення вільно підходять до стінок кишки, де й всмоктуються. Цим пояснюється її присутність не тільки в комах, які живляться грубою їжею, а й у тих, що смокчуть кров чи рослинні соки. Перитрофічна мембрана відсутня в хижих жуків, для яких характерне позакишкове травлення, в комах, що живляться нектаром квітів та солодкими виділеннями попелиць, а також у комах, які на імагінальній фазі не приймають їжі (афагів). Середня кишка є основним місцем травлення та всмоктування. У комах відбувається лише порожнинне травлення; внутрішньоклітинне травлення для них не характерне. У кишечнику їжа переміщується завдяки хвилеподібним скороченням м'язів його стінок: вони можуть спрямовувати їжу назад, вперед і перемішувати в певних ділянках.

У багатьох комах відбувається позакишкове травлення за допомогою слини. Так, тарган змочує свою їжу слиною, під дією якої вона розм'якшується та частково перетравлюється.

Для деяких комах характерне повністю позакишкове травлення. Ці комахи не тільки виливають слину, а й відригують у тіло здобичі травний сік середньої кишки і всмоктують уже перетравлену рідку їжу. Личинки мух, що живуть у трупах та гної, через анальний отвір виділяють травний сік із ферментами, які не тільки перетравлюють субстрат, а й убивають та лізують гнильні бактерії й гриби. З цим пов'язаний відкритий ще під час Кримської війни, в середині XIX ст., відомим російським хірургом М.Пироговим спосіб лікування гнійних ран. Стерильних (тобто одержаних у лабораторії й вільних від мікроорганізмів) личинок мух певних видів висаджували на гнійні рани. Вони виїдали змертвілі тканини і знищували всі мікроорганізми, не ушкоджуючи живих тканин, чим сприяли загоєнню ран.

Задня кишка відділена від середньої пілоричним клапаном і в більшості комах складається з тонкої, товстої та прямої (ректум) кишок. На межі між середньою та задньою кишками в кишечник відкриваються тоненькі трубочки — мальпігієві судини, які виконують видільну функцію. Задня кишка, зазвичай, не бере участі в травленні й не має ферментів, її функції пов'язані з формуванням екскрементів, водним обміном, виділенням та осморегуляцією.

Для багатьох комах їжа становить єдине джерело вологи, при цьому важливим є затримання її в організмі. У задній кишці відсмоктується вода з кишечника в гемолімфу (реабсорбція). У стінках прямої кишки є вирости — ректальні сосочки, які активно поглинають воду з порожнини кишечника й переводять її в гемолімфу. Крім води, ректальні сосочки вилучають із вмісту задньої кишки мінеральні іони (Na^+ , K^+ , Cl^-), що забезпечує функцію осморегуляції. Задня кишка разом із мальпігієвими судинами функціонує як орган виділення.

У деяких комах травлення відбувається за допомогою симбіотичних мікроорганізмів. Наприклад, комахи, що живляться деревиною (терміти, деякі таргани, личинки пластинчастовусих жуків), не мають ферменту, який

розщеплює клітковину. Її продукують симбіотичні найпростіші (джгутикові ряду *Hypermastigina*), бактерії та дріжджові гриби, що живуть у задній кишці. Вони розкладають целюлозу до оцтової кислоти, яка всмоктується ректальними сосочками. Отже, симбіотичне травлення відбувається в задній кишці. Симбіонти вола та середньої кишки різноманітні. Це бактерії, гриби, найпростіші, однак їх видовий склад і роль вивчено недостатньо. Відомо, що вони синтезують деякі вітаміни й амінокислоти. Наприклад, у південноамериканського кровосисного клопа *Rhodnius prolixus* фактично всі вітаміни, які в крові теплокровних майже відсутні, продукуються грибом-актиноміцетом кишечника *Nocardia rhodnii*. Німфи цього клопа, позбавлені актиноміцетів, незважаючи на нормальне живлення кров'ю, не досягають фази імаго й гинуть.

Виділення в комах здійснюється кількома органами, які не створюють єдиної системи. Це мальпігієві судини, задня кишка, уратні клітини жирового тіла, перикардальні клітини та деякі специфічні утвори окремих груп комах. Основними видільними органами є мальпігієві судини й задня кишка, що функціонують як єдине ціле. Мальпігієві судини було відкрито в XVII ст. італійським ученим Мальпігі. У типовому випадку це довгі тоненькі трубочки, які впадають у кишечник на межі середньої та задньої кишок. Протилежні сліпозамкнені кінці їх вільно плавають у гемолімфі, їхня кількість коливається в різних комах від 2 до 200; у попелиць вони зникли внаслідок редукції. Деталі будови мальпігієвих судин різняться в окремих групах комах: у клопів вони зрощені кінцями попарно, утворюючи петлі; у комах, яким особливо необхідне заощадження води, наприклад у гусені метеликів, котра одержує воду лише з їжі, кінці мальпігієвих судин приростають до задньої кишки, чим забезпечується додаткове всмоктування води з останньої. Стінки судин утворені одношаровим епітелієм, зовні вкритим базальною мембраною та м'язовими волокнами. Скорочення м'язів спричиняють рух судин у гемолімфі, а також перистальтичні та антиперистальтичні рухи, необхідні для перемішування екскретів і прощтовхування їх у кишечник. Мальпігієві судини всмоктують гемолімфу з продуктами обміну. Це водний розчин вуглеводів, амінокислот і солей сечової кислоти. Він функціонально відповідає первинній сечі хребетних. З уратів, розчинних солей основного продукту азотистого обміну комах — сечової кислоти — у мальпігієвих судинах утворюється малорозчинна сечова кислота. У задній кишці ректальні сосочки вилучають із цієї рідини й повертають до гемолімфи більшу частину води, поживні речовини та іони неорганічних сполук. Зневоднені кристали сечової кислоти разом із фекаліями виводяться назовні через анальний отвір. Видалення з організму продуктів азотистого обміну у вигляді нерозчинної у воді сечової кислоти — важливе пристосування комах до життя в умовах дефіциту вологи. У більшості водяних безхребетних основним екскретом є аміак, добре розчинний у воді, але дуже токсичний: навіть у низьких концентраціях він може спричинити тяжкі отруєння. Тому такий спосіб виділення доступний лише водяним тваринам, яким не доводиться заощаджувати воду. Для наземних комах, особливо таких,

що живуть на відкритому повітрі (метелики та їхні личинки, більшість дорослих жуків, перетинчастокрилих, двокрилих тощо), важливим є збереження вологи, тому вони виділяють майже сухі екскрети, які на 90 % складаються з сечової кислоти. Показово, що комахи або їхні личинки, які перейшли до життя у воді або іншому рідкому середовищі (личинки падальних мух), виділяють аміак.

Крім мальпігієвих судин і задньої кишки, видільну функцію виконують також органи, що вилучають із гемолімфи продукти обміну й нагромаджують їх у своїх клітинах без виведення назовні. До таких органів належать жирове тіло, перикардіальні та гіподермальні клітини. У жировому тілі, крім клітин-трофоцитів, які запасують поживні речовини, трапляються також уратні клітини, що нагромаджують сечову кислоту. Нагромаджувальна функція цих клітин має важливе значення в ті періоди розвитку комах, коли виведення екскретів назовні неможливе. Наприклад, в ендopазитичних личинок екскреторні продукти відкладаються в жировому тілі, оскільки виведення їх в організм хазяїна може спричинити отруєння останнього й загибель самого паразита. Екскрети видаляються назовні лише після вильоту імаго. У лялечок вищих двокрилих задня кишка та мальпігієві судини руйнуються й не функціонують, а сечова кислота акумулюється в уратних клітинах жирового тіла.

Перикардіальні клітини, що оточують спинну кровоносну судину, здатні поглинати великі білкові молекули та різні колоїдні частинки, які потрапляють у гемолімфу. Клітини гіподерми також можна вважати органами нагромаджувальної екскреції, оскільки азотисті продукти обміну речовин використовуються тут для синтезу хітину кутикули та меланінів, омахромів, птеринів. У деяких комах видільну функцію виконують ще лабіальні залози: у щетинкохвісток (підклас *Apterygota*) вони виділяють барвники, у метеликів родини *Saturniidae* — розчин бікарбонату калію. Додаткові залози статевих органів самців тарганів також виводять значну кількість сечової кислоти. Інколи сечова кислота нагромаджується в кутикулі, зумовлюючи її біле забарвлення, наприклад, у крилевих лусочках метеликів — біланів (родина *Pieridae*).

Дихальна система комах представлена трахеями. Трахеї відкриваються назовні кількома парами дихалець — стигм. Дві пари стигм розташовані відповідно на середньо- та задньогрудях; на перших восьми сегментах черевця лежить по парі стигм, однак кількість їх може зменшуватися. Стигми мають досить складно збудований замикальний апарат, який обслуговується одним чи двома м'язами й має спеціальну систему фільтрації повітря, побудовану з численних розгалужених щетинок. Описана трахейна система типова для комах, які дихають атмосферним киснем, і називається відкритою. Трахеї — це розгалужені трубки ектодермального походження. Як і зовнішні покриви тіла, вони складаються з одношарового епітелію й вистелені кутикулою. Остання складається з товстої хітиново-білкової прокутикули та тоненького кутикулинового шару епікутикули. Прокутикула не суцільна, а утворює спіральні потовщення (тенідії), які перешкоджають злипанню трахей. Кожне дихальце обслуговує три поперечні трахеї, з'єднані між собою трьома парами

поздовжніх трахей. Від цих основних стовбурів відходять розгалуження до всіх органів. Вони закінчуються тоненькими трубочками діаметром 1—2 мкм — трахеолами. Кінці трахеол або лежать на поверхні окремих клітин, або входять усередину їх. Кисень із трахеол безпосередньо дифундує в клітини, а вуглекислий газ — із тканин у трахеоли. У комах, що добре літають, на поздовжніх трахейних стовбурах утворюються розширення — повітряні мішки. Вони можуть змінювати об'єм. Повітряні мішки беруть участь у вентиляції крилевої мускулатури під час польоту й виконують аеростатичну функцію, сприяючи зменшенню питомої маси тіла.

Кисень із повітря, яке заповнює трахейну систему, транспортується до окремих клітин тіла шляхом дифузії. В клітинах він одразу ж споживається, тому в трахейній системі виникають дифузійні струми кисню, спрямовані всередину тіла. Крім того, в багатьох комах є додаткова вентиляція трахей. При польоті вона здійснюється в основному за рахунок крилових м'язів, які синхронно з коливаннями крил нагнітають повітря в трахеї й виштовхують його з повітряних мішків до м'язів. Для більшості комах характерні спеціальні дихальні рухи: в одних комах вони здійснюються за рахунок ритмічних розширень черевних сегментів, в інших — телескопічного насування їх одного на інший. У більшості комах одні дихальця при вдиху відчиняються, інші — зачиняються, а при видиху — навпаки. У проміжках між вдихом та видихом усі дихальця зачинені. Кількість дихальних рухів за хвилину коливається залежно від температури навколишнього середовища, фізіологічного стану комахи та її виду від 5—6 до 150 і більше. Закривання стигм між дихальними рухами сприяє зменшенню випаровування води.

У водяних комах, які дихають атмосферним повітрям, є спеціальні пристрої для запасання кисню. Жуки-плавунці набирають атмосферне повітря в порожнину між черевцем і надкрилами. З-під надкрил вони випускають пухирець повітря, через який кисень із води дифундує в повітряну камеру, а вуглекислий газ — у воду. Жуки-водолюби створюють запас повітря між гідрофобними волосинками вентральної поверхні тіла, де теж відбувається газообмін з водою. Отже, водяні жук и під водою можуть споживати не тільки атмосферний, а й розчинений у воді кисень. Водяні личинки деяких жуків-довгоносиків здатні використовувати для дихання бульбашки кисню, які продукуються в результаті фотосинтезу водяних рослин.

У багатьох ендопаразитичних личинок трахейна система частково чи зовсім редукована, й дихання здійснюється через покриви. Деякі з них приєднуються своєю трахейною системою до трахей комахи-хазяїна, інші проривають його покриви, виставляючи дихальця назовні. У багатьох водяних або ендопаразитичних видів трахеї назовні не відкриваються (замкнена трахейна система); вони дихають киснем, розчиненим у воді чи в рідинах тіла хазяїна. У цих комах дихання відбувається або через усю поверхню тіла, або за допомогою спеціальних органів. У водяних личинок або німф дихальця не відкриваються назовні, а продовжуються в трахеї, розгалужені в тонкостінних плівчастих або гілчастих виростах — трахейних зябрах. Трахеї наповнені

повітрям, і газообмін здійснюється з водою через зяброву поверхню. У личинок одноденок, жуків-вертячок, волохокрильців тощо такі зябра метамерно розташовані на черевці; у німф різнокрилих бабок зябра містяться всередині задньої кишки. Німфа періодично вбирає та викидає воду з кишки за допомогою ректальних м'язів; водночас із вентиляцією відбувається реактивний рух тварини вперед при викиданні з анального отвору струменя води.

Безпосередній транспорт газів через трахеї до тканин і клітин енергетично значно вигідніший, ніж багатоетапна система дихання хребетних (органи дихання — кров — міжклітинна рідина — тканини), проте ефективна лише при малих розмірах тіла, а в разі збільшення біомаси м'язи не здатні накачати достатню кількість повітря в клітини. Саме завдяки безпосередній доставці кисню до клітин можуть функціонувати асинхронні крилові м'язи. У м'язах хребетних тварин дефіцит кисню під час посиленої роботи призводить до їх утоми.

Кровоносна система комах дуже редукована через майже повну втрату гемолімфою функції транспорту газів. Від неї залишається спинна судина, розташована в перикардіальному синусі й підвішена за допомогою сполучнотканинних тяжів до спинної стінки тіла. Задня її частина — серце, передня — аорта.

Серце складається з ряду послідовних камер і розташоване в черевній тагмі. Кожна камера серця має пару бічних отворів — остій з клапанами. Через них гемолімфа потрапляє з перикардія всередину серця. Клапани перешкоджають її зворотному руху. Камери сполучені між собою отворами, у частини комах — із клапанами, що не дають змоги крові рухатись назад. Задній кінець серця замкнений, передній — подовжений у трубчасту аорту, яка відкривається в міксоцель поблизу голови. До верхньої діафрагми та нижньої сторони кожної камери прикріплюється пара крилоподібних м'язів. Камери серця по чергово розширюються (діастола), і гемолімфа через остії з перикардія надходить у серце, а потім звужуються (систола), і гемолімфа тече вперед. Пульсація серця спричиняється еластичністю його стінок, а також роботою крилоподібних та інших м'язів. З аорти гемолімфа потрапляє в порожнину голови, де утворюється зона підвищеного тиску. Відповідно в задній частині тиск гемолімфи менший, тому вона по середньому й нижньому синусах тече назад, а по спинній судині знову повертається вперед. Частота серцевих скорочень залежить від виду комах, її фізіологічного стану, фази розвитку та впливів факторів зовнішнього середовища й коливається від 10 до 150 скорочень за хвилину. Біля основи антен, ніг, крил є місцеві пульсуючі органи, які нагнітають у них гемолімфу. Найчастіше це м'язові ампули, скоротливі перетинки, які пульсують незалежно від ритму серця. Жилки крил, подовжні перетинки в кінцівках (септи) утворюють упорядковану систему руху гемолімфи. Дихальні рухи також сприяють її циркуляції. Гемолімфа комах складається з рідкої міжклітинної речовини — плазми та клітин — гемоцитів, які або плавають у плазмі, або нерухомо осідають на поверхні внутрішніх органів. У більшості комах в 1 мм³ гемолімфи міститься від 10000 до 100000

клітин, а їхній загальний об'єм досягає 10% об'єму гемолімфи. Плазма гемолімфи — це водний розчин неорганічних та органічних речовин. У ній є неорганічні іони та амінокислоти, як і беруть участь у підтримці водно-сольового балансу й осморегуляції. Плазма гемолімфи містить також вуглеводи, органічні кислоти, гліцерин, ліпіди, пептиди, білки та пігменти. Гемоцити — це клітини мезодермального походження. Усі вони безбарвні й мають ядра. Розрізняють кілька типів гемоцитів: одні з них можуть утворювати псевдоподії й здійснювати фагоцитоз, інші — нагромаджують поживні речовини, наприклад глікоген, і транспортують їх у тканини. У різних ділянках тіла, переважно в жировому тілі, є скупчення недиференційованих клітин, які перетворюються на гемоцити й потрапляють у плазму.

Гемолімфа утворює рідке внутрішнє середовище організму. Вона виконує деякі важливі функції. Перша — це транспорт поживних речовин, гормонів та інших біологічно активних речовин, а також продуктів обміну до відповідних органів, тканин і клітин. Друга важлива функція — захист організму від інфекційних та інвазійних захворювань. Третя — підтримка сталості хіміко-фізичних властивостей внутрішнього середовища організму. Важлива й механічна функція: внаслідок гідростатичного тиску гемолімфи змінюється форма органів з м'якою кутикулою — розправляються крила в імаго після виходу з лялечки, розкручується хоботок метеликів тощо. Роль гемолімфи в транспорті газів незначна, однак у ній розчинена деяка кількість кисню, необхідного для дихання гемоцитів. У личинок комарів родини Chironomidae в гемолімфі є розчинений гемоглобін, але тут він виконує функцію запасання, а не транспортування кисню. Завдяки наявності зв'язаного гемоглобіном кисню хірономіди можуть надовго зариватися в мул, використовуючи для дихання кисень, який відщеплюється від гемоглобіну. Гемолімфа має здатність до зсідання. При ушкодженні покривів вона витікає назовні й утворює згусток з гемоцитів та плазми, який закриває рану. Частина гемоцитів здатна до фагоцитозу. Вони поїдають і перетравлюють шкідливі мікроорганізми, що обумовлює стійкість комах проти хвороботворних мікроорганізмів. Неспецифічні імунні реакції забезпечують фагоцитуючі гемоцити, а також плазма, де є комплекс ферментів та антибіотиків із широким спектром дії на різні мікроорганізми, наприклад фермент лізоцим, який руйнує оболонки бактеріальних клітин. Крім того, гемоцити утворюють капсули навколо багатоклітинних паразитів (нематоди, личинки їздців тощо), що призводить до загибелі останніх. Специфічний імунітет для комах не характерний, антитіла в гемолімфі не утворюються.

Гемолімфа багатьох комах отруйна й використовується для захисту від ворогів. У разі небезпеки вона виділяється назовні через суглоби кінцівок і вусиків. Це явище відомо для жуків-сонечок (Coccinellidae), листоїдів (Chrysomelidae). Жук шпанська мушка (*Lytta vesicatoria*) у гемолімфі має отруйну речовину кантаридин, яка спричиняє запалення шкіри й загальну інтоксикацію хребетних. Тісно пов'язане з гемолімфою жирове тіло, яке разом з нею утворює внутрішнє середовище організму. Ця пухка тканина

мезодермального походження складається з численних лопатей між внутрішніми органами. Клітини жирового тіла за будовою та походженням близькі до гемоцитів. Більшість клітин жирового тіла становлять трофоцити. У них нагромаджуються резервні поживні речовини — жири, білки та глікоген. Крім того, як уже згадувалося, в ньому є уратні клітини, в яких нагромаджуються кристали сечової кислоти. Основною функцією жирового тіла є нагромадження резервів поживних речовин на личинковій фазі розвитку та забезпечення ними організму на час метаморфозу, діапаузи, голодування, дозрівання статевих продуктів. При цьому жирове тіло не тільки пасивно нагромаджує поживні речовини, а й здійснює проміжний обмін речовин. У його клітинах відбуваються процеси біосинтезу та перетворення білків, жирів, вуглеводів. У самок під час розмноження жирове тіло синтезує специфічні білки — вітелогеніни, необхідні для утворення жовтка в яйцях, що розвиваються. У багатьох комах у жировому тілі є особливі клітини — міцетоцити, у цитоплазмі яких живуть симбіотичні мікроорганізми — бактерії та гриби, що продукують деякі вітаміни та інші біологічно активні речовини, необхідні кохам. Міцетоцити згруповані у скупчення, що називаються міцетомами.

Деякі комахи, наприклад жуки-світляки (родина Lampyridae), мають органи свічення (фотогенні органи) — видозмінені ділянки жирового тіла. Вони залягають під прозорим кутикулярним покривом черевця імаго, інколи личинок. Свічення залежить від наявності в клітинах особливої речовини — люциферину. Під впливом нервового імпульсу люциферин у присутності ферменту люциферази та іонів Mg реагує з АТФ, перетворюючись на люциферин-аденілову кислоту, яка негайно окислюється киснем і виділяє світло. У дорослих комах взаємні світлові сигнали певної частоти призначені для знаходження особинами різної статі одне одного.

Центральна нервова система комах, як і інших членистоногих, складається з парного надглоткового ганглія, або головного мозку, навкологлоткових конектив та черевного нервового ланцюжка. Перший ганглії ланцюжка — підглотковий — лежить разом із надглотковим у голові, решта — в тулубі. Надглотковий ганглії складається з трьох злитих разом гангліїв: протоцеребрума, дейтоцеребрума та тритоцеребрума. Протоцеребрум, або передній мозок, розвинений краще, ніж інші, й має найскладнішу будову. У ньому розрізняють кілька гангліозних центрів, серед яких найкраще розвинена пара стебельчастих, або грибоподібних, тіл — вищого асоціативного та координуючого центру нервової системи. Вони досягають найвищого розвитку в комах зі складними формами поведінки, особливо в перетинчастокрилих. Крім того, в протоцеребрумі міститься пара великих зорових часток, які іннервують складні очі. Дейтоцеребрум — середній мозок — містить парні нюхові центри, він іннервує антени. Тритоцеребрум — задній мозок — іннервує верхню губу. З ним пов'язана вегетативна (симпатична) нервова система. Підглотковий ганглії іннервує ротові органи та слинні залози. Черевний нервовий ланцюжок у примітивніших комах (прямокрилі, таргани) складається

з трьох грудних і восьми черевних гангліїв. В інших комах черевних гангліїв менше, що пов'язано з концентрацією нервової системи. Скорочення кількості гангліїв досягається в результаті об'єднання як черевних, так і грудних гангліїв, і у вищих груп комах приводить до злиття всіх гангліїв у два-три або навіть один великий ганглії, наприклад у вищих мух і жуків.

Крім центральної, у комах добре розвинена вегетативна нервова система. Вона складається з трьох відділів: стоматогастричного (ротошлункового), вентрального, або черевного, та каудального (хвостового). Стоматогастричний відділ складається з кількох самостійних гангліїв і нервів (фронтальний, потиличний, шлунковий ганглії, поворотний нерв), але має зв'язки з мозком. Стоматогастрична система іннервує серце й передню частину кишечника. Вентральний, або черевний, відділ складається з непарного нерва, який тягнеться паралельно до черевного нервового ланцюжка вздовж усього тіла; його вищим центром є тритоцеребрум. Вентральний нерв іннервує дихальця, трахеї, жирове тіло; разом із гангліями центральної нервової системи він посиляє нерви до м'язів, справляючи на них регулювальний вплив. Після його руйнування спостерігається швидке втомлення крилевих м'язів. В останньому черевному ганглії непарний нерв розпадається на дві гілки, які іннервують задню кишку й статеві органи, що його частину називають каудальним відділом. Зі стоматогастричним відділом тісно пов'язані мозкові залози — кардіальні й прилеглі тіла. Це невеличкі парні тільця, розташовані позаду мозку. За допомогою спеціальних нервів кардіальні та прилеглі тіла з'єднуються з мозком і потиличним ганглієм. Вони входять до складу ендокринної системи, куди належать також нейросекреторні клітини й проторакальні (передньогрудні) залози. Ендокринні органи синтезують, нагромаджують і виділяють у гемолімфу гормони, які регулюють усі фізіологічні процеси в організмі. Усі ганглії центральної нервової системи мають у своєму складі нейросекреторні клітини. Найбільше їх у протоцеребрумі. Вони продукують мозковий, або активаційний, гормон, який активізує інші ендокринні органи, стимулюючи виділення ними гормонів. Нейросекреторні клітини підглоткового ганглія продукують гормон ембріональної діпаузи. Нейросекреторні клітини гангліїв черевного нервового ланцюжка виділяють бурсикон — гормон, який спричиняє затвердіння (склеротизацію) кутикули під час линяння. Кардіальні тіла нагромаджують і виділяють нейрогормони, а також виробляють гормони, що регулюють вуглеводний і жировий обмін. Прилеглі тіла виробляють ювенільний гормон, який на фазі личинки сприяє розвитку личинкових органів, але гальмує перетворення на імаго. У самок дорослих комах цей гормон стимулює розвиток яєць. Проторакальні залози — це пара залоз, що лежать у черевній частині передньогрудей по обидва боки передньогрудного ганглія і зв'язані з ним нервами. Вони виділяють гормон линяння, або екдізон. Органи чуття комах — найскладніші й найрізноманітніші, що пов'язане із загальним високим рівнем організації та складною поведінкою комах, яка вимагає точної інформації про навколишній світ. Комахи здатні сприймати різноманітні подразнення й мають такі рецептори: механорецептори (сприймають дотик,

вібрацію та звукові хвилі); терморцептори (реагують на зміну температури); гігрорцептори (реагують на вологу); хеморцептори (сприймають хімічні стимули); фоторцептори (сприймають світлові подразнення). Є ще пропріоцептори, які сигналізують нервовій системі про положення, деформацію та зміщення окремих ділянок тіла. Морфологічну й функціональну основу чутливості комах становлять нервовочутливі одиниці — сенсили. Вони або розкидані по різних частинах тіла, або зібрані у скупчення — органи чуття (очі, органи слуху тощо). Як і в інших членистоногих, сенсила комах складається з кутикулярної частини, однієї або кількох чутливих клітин та обслуговуючих клітин. Залежно від форми і розташування кутикулярних частин розрізняють базиконічні, целоконічні, дзвоноподібні, плакоїдні та інші сенсили. До механорцепторів належать дотикові рецептори, а також структури, що сприймають коливання субстрату, вітру або власного тіла комахи, його положення тощо. Найпростішими механорцепторами є трихоїдні сенсили. Вони розкидані по всьому тілу, але найбільше їх на тих частинах тіла й придатків, які найчастіше контактують із оточуючими предметами (антенах, ногах, яйцекладі тощо). Особливий різновид становлять трихоїдні сенсили, розташовані найчастіше на голові та крилах — вітрочутливі рецептори. Вони сигналізують нервовим центрам про початок, інтенсивність, тривалість і напрямок повітряних струмів, які обдувають тіло комахи під час польоту. У тарганів та цвіркунів такі сенсили містяться на церках і сигналізують про швидке наближення до них будь-якого предмета, що спричиняє реакцію втечі. Механорцептори, які реагують на зміщення сегментів тіла та рух його придатків, належать до пропріоцепторів. Вони представлені волосковими пластинками, дзвоноподібними сенсилами, хордотональними органами та рецепторами розтягнення. Волоскові пластинки — це скупчення трихоїдних сенсил, які розміщені в місцях контакту сегментів тіла, члеників ноги, антен тощо. Дзвоноподібні сенсили слугують пропріоцепторами, які реагують на деформацію кутикули під час скорочень м'язів, особливо їх багато на крилах уздовж жилок, на ногах, яйцекладі, мандибулах. Хордотональні органи — це сукупність особливих механорцепторних сенсил (сколопідіїв), натягнутих між двома ділянками кутикули. За своєю будовою сколопідії відрізняються від інших сенсил. Їхню основу складає нервова клітина, чутливий відросток якої (довгий нерухомий джгутик) оточений по всій довжині кутикулярним чохлам — штифтом, або сколопсом, що є продуктом виділення облямовуючої клітини. Дистальний кінець джгутика входить у канал шапочки, оточеної шапочковою клітиною. Остання прикріплюється до кутикули. Хордотональні органи реагують на деформації кутикули, спричинені рухами комахи. Натискання шапочки на дистальний кінець джгутика збуджує чутливу клітину. Хордотональні органи виконують функції пропріоцепторів і сигналізують нервовій системі про рухи тіла та його придатків. Вони містяться на різних частинах тіла — в ротовому апараті, антенах, грудях, ногах, крилах, черевці та його придатках. Деякі Хордотональні органи чутливі до вібрацій та сильних звуків. Особливим різновидом хордотональних органів є джонстонів орган, що

міститься в другому членику антен майже всіх комах. Він складається з багатьох сколопідіїв, натягнутих між стінками другого членика антени та зчленованню мембраною, яка з'єднує його з третім члеником. Сколопідії реагують на найменші коливання антени при рухах тварини, коливаннях і струсах повітря або субстрату. У кровосисних комарів (родина Culicidae) джонстонів орган має кілька тисяч сколопідіїв і виконує функцію органа слуху, який сприймає звукові коливання високої частоти. Слух розвинений не в усіх комах. Найчастіше слухові органи мають ті з них, які самі здатні створювати звуки. Спеціалізовані органи слуху звуться тимпанальними органами. Вони подібні до хордотональних, але відрізняються від останніх тим, що сколопідії в них прикріплюються до витонченої у вигляді барабанної перетинки ділянки кутикули й сприймають її коливання під дією звукових хвиль. У саранових вони лежать по боках першого сегмента черевця у коників та цвіркунів — на гомілках передніх ніг, у співочих цикад — в основі черевця, у денних метеликів — на здутій основі передніх крил, у совок — між грудьми та черевцем. Найскладнішу будову мають тимпанальні органи коників. Барабанна перетинка в них ізсередини щільно притиснута до двох широких трахей, зверху головної з них розміщені сколопідії, зібрані в три групи: підколінний орган, проміжний орган і слуховий гребінь. Коливання барабанної перетинки спочатку передаються на трахейний стовбур, а від нього — до сколопідіїв. Терморецепторами комах є трихоїдні, базиконічні та целоконічні сенсили, розміщені на різних частинах тіла, в основному на антенах. Одні з них сприймають лише холод (зниження температури), це трихоїдні сенсили, інші — тепло (підвищення температури) — базиконічні та целоконічні. гігрорецептори представлені базиконічними або целоконічними сенсилами, розташованими на антенах. Одна й та сама сенсила може бути і терморецептором, і гігрорецептором, якщо вона має кілька чутливих клітин. Хеморецепторні сенсили комах можна поділити на дві групи: нюхові, або дистантні, які сприймають молекули летючих речовин у дуже малих концентраціях, та смакові, або контактні, що сприймають хімічний стимул у контакті з речовиною. Вони трапляються на різних придатках тіла: антенах, ротових кінцівках, лапках ніг, церках, яйцекладі. Кутикулярні частини хеморецепторних сенсил різноманітні за формою, але мають характерні риси ультраструктури — наявність однієї або кількох пор на кінчику чи на всій поверхні кутикулярної частини сенсили. Через ці пори молекули хімічних речовин можуть вільно проникати до рецепторної поверхні нейронів. Рецепторами смаку найчастіше бувають трихоїдні сенсили, нюху — трихоїдні, базиконічні, целоконічні, плакоїдні та деякі інші. Друга особливість — це наявність у сенсили не однієї, а кількох чутливих клітин, кожна з яких реагує на подразнення певною групою речовин. Так, до складу рецепторів смаку, як правило, входять 3 або 4 чутливі клітини. Одна з них реагує на розчини солей, друга збуджується розчинами цукрів, третя — чистою водою. До складу деяких дистантних хеморецепторів входить більше десяти чутливих клітин. Комахи мають надзвичайно розвинений нюх, особливо на специфічні речовини, що їх приваблюють

(атрактанти) або викликають відразу (репеленти). Серед атрактантів особливо важливе значення в житті комах мають харчові й статеві. Перші полегшують їм пошук їжі, другі, які виділяються самками, допомагають самцям знаходити їх на великій відстані. Відомо, наприклад, що незапліднені самки деяких метеликів здатні приваблювати самців на відстані 3—9 км; це пояснюється надзвичайною чутливістю нюхових сенсил самців: вони здатні реагувати на статевий атрактант на великій відстані та при дуже малій його концентрації (до кількох молекул на 1 м³ повітря). Органи зору комах представлені трьома типами очей: складними, або фасетковими, очима, латеральними та дорзальними вічками. Фасеткове око складається з великої кількості фоторецепторів — омаїдів, а кожне латеральне та дорзальне вічко відповідає окремому фоторецептору. Фасеткові очі мають майже всі дорослі комах та личинки комах із неповним перетворенням. Вони розташовані по боках голови й тісно пов'язані з добре розвиненими зоровими частками мозку. Кожне око складається з окремих зорових сенсил — омаїдів, кількість яких може досягати кількох сотень і навіть тисяч. Омаїдів має вигляд сильно витягнутого конуса, зверненого основою до поверхні ока, і становить сукупність світлозаломлюючого, світлочутливого та світлоізолюючого елементів. Світлозаломлюючий апарат складається з кристалика та кристалічного конуса, які в сукупності виконують роль лінзи. Світлочутливий апарат омаїдія складається з кількох (найчастіше 8—9) чутливих зорових (ретинальних) клітин із нервовими відростками, які зв'язують їх із мозком. Вони розташовані по колу, подібно до часток апельсина. Кожна зорова клітина має по всій довжині внутрішньої поверхні особливу структуру складної мікроскопічної будови — рабдомер. Кожен рабдомер складається з великої кількості мікрворсинок, де знаходяться зорові пігменти. Рабдомери всіх зорових клітин щільно прилягають один до одного й утворюють зорову паличку, або рабдом. Саме в рабдомах здійснюється фоторецепція — перетворення світлового сигналу на нервовий імпульс. Світлоізолюючий апарат омаїдія складається з кількох пігментних клітин, які оточують кристалічний конус і ретинулу омаїдія. Вони ізолюють ці утвори у суміжних омаїдів, запобігаючи проникненню променів світла до рабдомів через сусідні омаїдії. У денних комах пігмент розміщений рівномірно по всій довжині пігментних клітин і цілком ізолює омаїдів від сусідніх (опозиційне око). У нічних комах, які активні при дуже слабкому освітленні, пігмент здатний переміщуватись і нагромаджуватись лише у верхніх.

Завдяки цьому промені світла потрапляють на рабдоми не одного, а кількох сусідніх омаїдів, що істотно підвищує чутливість ока до світла. Крім того, в очах цього типу рабдом укорочений і лежить у нижній частині омаїдія. Денні комах мають апозиційний зір. Завдяки оптичній ізоляції за допомогою пігментних клітин кожен омаїдів перетворений на ізольовану тонку трубку, тому до нього можуть доходити тільки ті промені, які йдуть через кристалик та збігаються з поздовжньою віссю омаїдія. Вони й досягають рабдома. Отже, поле зору кожного омаїдія дуже мале й сприймає лише дуже малу частину предмета, який розглядається. Проте велика кількість омаїдів дає змогу різко

збільшити поле зору взаємним прикладанням (апозицією) одного до одного. В результаті з окремих найменших частин складається, як у мозаїці, єдине загальне зображення. Комахи мають кольоровий зір. Найдосконаліший він у бджолиних і денних метеликів. Проте в комах, на відміну від людини, видима частина спектра захоплює також зону ультрафіолету (короткі хвилі); навпаки, довгохвильова частина його коротша й закінчується на оранжево-червоному, не доходячи до червоного. Комахи мають унікальну здатність до сприйняття поляризації світла. Денне світло поляризоване, проте людина не здатна сприймати поляризацію. Комахи, завдяки такій здатності, дістають змогу орієнтуватися по небу навіть тоді, коли воно затягнуте хмарами (астронавігація). Механізм цього явища полягає в упорядкованому розташуванні мікрворосинок у рабдомі. Латеральні (бічні) вічка трапляються в личинок комах із повним перетворенням, а також в окремих представників імаго, наприклад, бліх, самців червеців. Ці вічка містяться по боках голови в кількості від одного до 30 з кожного боку. При переході комах в дорослий стан вони руйнуються й замінюються на фасеткові очі. Будова латеральних вічок різноманітна: в одних комах, наприклад у гусені метеликів, вони нагадують окремі оматидії, у інших — близькі за будовою до дорзальних вічок (личинки пильщиків).

Дорзальні вічка бувають у дорослих комах (як правило, в таких, які добре літають) та в личинок комах із неповним перетворенням. Найчастіше три дорзальних вічка розташовані у вигляді трикутника на верхній поверхні голови. Вічко має одну лінзу — двоопукле потовщення прозорої кутикули; під нею лежить тонкий шар клітин, який і виділяє лінзу, а під ним залягає сітківка. Вона складається з окремих світлочувливих і пігментних клітин. По периферії сітківки розташовані гіподермальні пігментні клітини, які захищають вічко від бокових променів світла. Дорзальні вічка іннервуються не від зорових часток мозку, як фасеткові та латеральні, а від центральної частини протоцеребрума. Вони не виконують функції органів зору, але підвищують світлочувливість фасеткових очей і беруть участь у зоровій орієнтації комах, особливо під час польоту. Комахи — єдина група безхребетних тварин, здатних активно літати. Політ комах — це складний фізіологічний процес, який включає роботу крил, м'язів, гангліїв нервової системи, органів чуття, дихальної системи тощо. Крило комах при русі опирається на виріст плейриту — стовпчик поблизу місця прикріплення крила. Завдяки цьому крило стає двоплечим важелем, довге плече якого — це крилова пластинка, а коротке — невеличка ділянка біля його основи. Основа крила укріплена кількома дрібними склеритами, які забезпечують гнучке зчленування. Рух крила під час польоту відрізняється великою складністю. Кожне крило може розглядатись як своєрідний пропелер, що створює поступальний рух комах. У нерухомо закріпленої комахі крило описує складну фігуру, схожу на вісімку, причому його нахил (кут атаки) весь час змінюється. Крім того, під час руху крила створюється також підйомний ефект, коли воно опускається вниз у вигляді горизонтальної площини. Висока частота помахів забезпечує поєднання підйомного й поступального ефектів, що

й дає змогу комасі летіти вперед, стійко утримуючись у повітрі. Рух крил під час польоту забезпечується координованою роботою системи м'язів непрямої та прямої дії. Для більшості комах головну роль відіграють м'язи непрямої дії. Вони безпосередньо до крила не прикріплюються, а сполучені з різними склеритами грудей. Це дві групи антагоністичних м'язів. Перша з них, дорзовентральні м'язи, прикріплюється одним кінцем до тергіта, другим — до стерніта й основи ніг. У момент скорочення вони опускають тергіт, який тисне на основу крила, підіймаючи його вгору. Друга група, поздовжні м'язи, розташована уздовж спинки грудей; вони кріпляться до фрагм тергітів і під час скорочення зближують фрагми; при цьому спинка вигинається догори, а крила опускаються. Так забезпечується поступальний рух. Важливе значення тут має пружність кутикули тергітів, які після скорочення м'язів набувають початкової форми. М'язи прямої дії приєднані безпосередньо до основи крила та склеритів грудей. З їх допомогою крило повертається вздовж поздовжньої осі, змінюючи кут нахилу, а також відводиться вперед чи назад, регулюючи швидкість та напрямок польоту. Лише в бабок (ряд Odonata) у польоті майже виключно беруть участь м'язи прямої дії. Зрозуміло, що ліве й праве крила обох пар діють синхронно, причому в більшості комах у польоті беруть участь або задні (коли передні крила перетворені в надарила), або передні (у двокрилих) крила. Часто під час польоту передні та задні крила зчіплюються й діють як єдине ціле (метелики, перетинчастокрилі). У бабок кожне крило діє автономно, чим досягається надзвичайна швидкість і маневровість польоту. Однією з найдосконаліших форм польоту є так званий стоячий політ. Він характерний для деяких перетинчастокрилих, метеликів та мух і полягає в тому, що комаха «нерухомо» тримається в повітрі в одній точці. Наприклад, метелик-бражник, зависаючи над квіткою, запускає в неї свій хоботок і живиться нектаром.

Швидкість польоту в різних комах різна: у кімнатної мухи вона не перевищує 8 км/год, у сарани — 12,6, у джмеля — 18, у бражника — 54, а у деяких бабок — навіть до 100 км/год. Великі комахи, поверхня крил яких значна, здатні досягати великої швидкості польоту при невеликій частоті помахів крил. Дрібні ж форми з маленькими крилами збільшують швидкість польоту, підвищуючи частоту биття крил. Кількість помахів крила за секунду коливається від 5—10 (денні метелики) до кількох сотень у двокрилих, а у комарівдзвінців (родина Chironomidae) та дрібних комарів-мокреців (родина Ceratopogonidae) — до 1000 помахів. У комах із досконалим польотом (бабки, перетинчастокрилі, деякі двокрилі та інші) на передньому краї крила жилки утворюють потовщення — птеростигму. Вона при великих швидкостях гасить шкідливу крилову вібрацію, яка в аеродинаміці називається флатером. У добрих літунів поздовжні жилки частково зливаються та переміщуються до переднього краю крила. Цікаво, що в сучасних літаках для запобігання вібрації на передньому краї крила встановлюють додатковий вантаж.

Роботою крилевих м'язів керують ганглії відповідних грудних сегментів. У грудних гангліях знайдено окремі нейрони, здатні у відповідь на сигнал з головного мозку генерувати ритмічні нервові імпульси з певною постійною

частотою, спричиняючи скорочення м'язів. Отже, мозок не контролює кожен рух крила; грудні ганглії здатні самостійно підтримувати прямолінійний політ. Частота помахів крил відповідає частоті скорочень крилових м'язів. М'язи, що забезпечують політ, можуть бути синхронними й асинхронними. Синхронні м'язи забезпечують політ комах з порівняно низькою частотою биття крил (сарана, метелики, деякі жуки). У них один нервовий імпульс із грудного ганглія спричиняє одне скорочення м'язів і відповідно один цикл (підняття та опускання) роботи крил. Асинхронні, або швидкі, м'язи властиві комахам із високою частотою биття крил (перетинчастокрилі, двокрилі). На один нервовий імпульс вони відповідають кількома (від 2—3 до 10—15) скороченнями, при цьому один нервовий імпульс викликає автоколивання м'яза; коли вони затухають, новий імпульс підтримує їх. Цьому сприяє особлива пружність кутикули. Здатність крилевих м'язів скорочуватися з частотами, незвичайними для м'язів інших тварин, забезпечується структурними особливостями самих м'язів (вони містять дужі великі міофібрили й тому зветься фібрилярними) та інтенсивним постачанням їх киснем. Найдрібніші розгалуження трахей — трахеоли — входять усередину м'язових волоконця і утворюють там складну систему внутрішньоклітинних розгалужень. Здатність до швидких скорочень забезпечується високим рівнем метаболізму крилових м'язів, особливостями температурного режиму їхньої роботи (при цьому температура підвищується до 40—42°C), а також вдалим використанням еластичних властивостей кутикули грудних сегментів та самих м'язів. Велике значення в стимуляції початку польоту та його підтриманні мають органи чуття.

Механорецептори ніг сигналізують про відрив тіла комахи від субстрату, що є необхідною умовою початку польоту; вітрочутливі сенсили на голові сигналізують нервовій системі про швидкість й напрямок польоту (подібні рецептори є ще в основі крил та на їхній поверхні) тощо. Велика роль у підтриманні польоту й маневруванні належить джонстоновому органу, що міститься в антенах, а також очам, які визначають швидкість польоту й положення тіла в просторі. У двокрилих важливі функції при запуску польоту й стабілізації тіла в просторі виконують дзижчальця. Комахи характеризуються складними формами поведінки. Перш за все це стосується комплексу інстинктів турботи про нащадків.

У межах класу Insecta можна знайти всі переходи від найпростіших форм до найскладніших, властивих суспільним комахам. У найпростіших випадках турбота про нащадків виявляється у відкладанні самками яєць біля харчового субстрату личинок або просто в нього (більшість метеликів, мухи, жуки та ін.). Складнішою формою є створення запасів їжі для потомства та побудова тих чи інших спеціальних укриттів, де розвивається молодь. Найбільш поширене це явище у перетинчастокрилих. Наприклад, одиночні бджоли будують гнізда (в ґрунті, деревині або іншому субстраті) з низки комірок, причому в кожному з них уміщують запас нектару й пилку рослин, після чого ці комірки запечатують. Риучі оси запасують у нірках паралізованих ними комах та відкладають на них яйце. Личинка, що вийшла з яйця, поїдає живу, але нерухому жертву. Для того

щоб паралізувати здобич, оса проколєє своїм жалом її тіло й уражує ганглії черевного нервового ланцюжка. Більшість видів при цьому спеціалізується на пошуках певного виду здобичі: як правило, оси амофіли паралізують гусінь совок та п'ядунів, сфекси — саранових та коників, церцеріси — деяких жуків тощо. Пошук, паралізація або умертвіння здобичі та всі наступні дії цих ос супроводжуються складною поведінкою. Найскладніша поведінка у суспільних комах, які живуть великими сім'ями. Це терміти, деякі бджоли, оси, джмелі та мурашки. Для цих комах характерний поліморфізм, тобто диференціювання особин сім'ї на кілька форм (каст): самців, самок (матка, «цариця»), робітників. Часто бувають ще різні форми робітників, спеціалізовані на виконанні певних функцій, наприклад солдати, які захищають гніздо від ворогів, фуражири та ін. Робочі особини годують личинок, добувають їжу, чистять та захищають житло, а статеві призначені лише для розмноження. Поліморфізм виникає завдяки виділенню маткою особливих біологічно активних речовин — телергонів, які впливають на поведінку робочих особин і гальмують розвиток у них статевих органів. Отже, робітники й солдати — це неплідні самки і самці. Важливе значення має й спрямоване виховання личинок — посилене спеціальне годування тих, з яких вийдуть самки, та обмежене годування майбутніх робітників. У суспільних комах форми поведінки, пов'язаної з турботою про нащадків, найбільш різноманітні. Це виявляється в постійному догляді за личинками, їх годівлі, охороні, а інколи й викраданні личинок з інших родин (у деяких мурашок). Деякі види мурашок і термітів ще й ведуть особливе «господарство»: мурашки охороняють і навіть розводять попелиць, від яких одержують солодкі виділення; терміти й мурашки-листогризи з роду *Atta* вирощують у своїх гніздах гриби, гіфами яких живляться. Усі зазначені форми поведінки не потребують навчання: це генетично закріплені інстинкти.

Проте велику роль у поведінці комах, особливо суспільних, відіграють також умовні рефлекси. Вирушаючи за здобиччю, ці комахи здатні запам'ятовувати місцезнаходження джерела їжі, дорогу до нього й назад, до гнізда. Медоносних бджіл можна навчити прилітати на той чи інший кольоровий субстрат або намальовану на ньому фігуру. Навіть у таких одиночних комах, як таргани, можна виробити умовні рефлекси. Велике значення для комах, навіть одиночних, мають засоби спілкування, за допомогою яких відбувається обмін певною інформацією. Вони дуже різноманітні у різних комах. Це звукові сигнали, пахучі речовини, особливі біологічно активні речовини, слизувані комахами, світлові сполохи, особлива форма поведінки, яку сприймають інші особини.

Частина комах здатна створювати спеціальними органами звуки певних частот. У більшості це дві поверхні, одна з яких пильчаста, а інша має виступ або ребро. Від тертя цих поверхонь виникає звук. Наприклад, у коників та цвіркунів ліве переднє крило частково лежить на правому. На одному з них поперечна жилка при основі крила потовщена і зубчаста («напиллок»), на другому, проти «напилка», гостре ребро. При цвіркотанні тварина швидко вібрує крилами. Саранові на задньому стегні мають ряд зубців («смичок»),

якими труть по спеціалізованій потовщеній жилці переднього крила. У цикад органи звуку розташовані в заглибленнях біля основи червця; це мембрана, яка швидко коливається під дією спеціальних м'язів. Звуки цих комах часто сильні й мелодійні: деяких цикад у Давньому Римі тримали в клітках замість співочих птахів. Дзижчальця багатьох двокрилих під час роботи спричинюють звуки певної частоти, які сприймаються іншими особинами того самого виду. «Співають» переважно самці, які таким чином приваблюють самок, інколи (двокрили, вовчки) звуки можуть утворювати обидві статі. Звуки комах певного виду можуть приваблювати їхніх ворогів. У Північній Америці самиці одного виду мух родини Sarcophagidae приваблюються співом самців цикад, де й відкладають паразитичні личинки. Дослідники записали спів цикади на магнітофон і ввімкнули його в природних умовах: за дві години біля нього зібралось кілька сотень самок мухи, готових до відкладення личинок. Відповідно до розвитку звукових органів у цих комах розвинені й органи слуху.

За допомогою звукових сигналів забезпечується зустріч особин протилежної статі, підтримується репродуктивна ізоляція у близьких видів, регулюються внутріпопуляційні та родинні відносини. Велике значення у спілкуванні комах мають особливі біологічно активні речовини — телергони, за допомогою яких здійснюється спілкування з особинами свого (феромони) або інших (гетеротелергони) видів. Серед феромонів розрізняють кілька груп. Статеві феромони виділяються самками для приваблення самців. Найкраще їх вивчено у лускокрилих; залози, що їх виділяють, розташовані поблизу кінця червця. Запах феромону самець може відчувати на відстані в кілька кілометрів. Інколи феромони приваблюють особин обох статей, і внаслідок утворюються їх скупчення (феромони агрегації). Наприклад, феромон клопа шкідливої черепашки, який виділяється грудними залозами, спричиняє скупчення цих тварин на кормових рослинах — злакових. У робочих мурашок і термітів на кінці червця є залоза, виділеннями якої мітиться шлях (слідові феромони). Це полегшує повернення в гніздо, а також показує дорогу іншим особинам до поживи. Так, більшість мурашок залишає пахучі сліди вздовж «мурашиних доріг». Слідові феромони мають вузьку видову специфічність: мурашки прямують по пахучих слідах лише свого виду, не повертаючи на сліди мурашок інших видів, які багаторазово перехрещуються з їхніми слідами. Деякі види мурашок за допомогою слідових феромонів не просто стимулюють робочі особини рухатись уздовж них, а й передають інформацію про напрямок і кількість їжі, яка є в тому місці, куди веде слід. У різних комах слідові феромони секретуються різними залозами: у термітів вони відкриваються на четвертому стерніті червця; у мурашок у різних частинах тіла містяться залози, що виробляють різноманітні феромони; бджоли мають спеціальну насонову залозу, яка міститься на спинній стороні між V та VI сегментами червця; пахучий секрет цієї залози приваблює інших бджіл. Бджоли залишають пахучу мітку на квітах, з яких збирають нектар, і це є додатковим орієнтиром для інших особин. У загрозовій ситуації комаха виділяє феромон тривоги. Реакція інших

особин виду може бути різною: захист, збудження, мобілізація, уникнення небезпеки тощо. Ці реакції характерні переважно для суспільних комах.

Мандибулярні залози бджолої матки виділяють маслянисту речовину зі специфічним запахом, яка змащує тоненькою плівкою все її тіло. Це так звана маточкова речовина, яку робочі особини злизують або сприймають на запах; вона свідчить про наявність матки в сім'ї. Ця речовина гальмує розвиток яєчників у робочих особин. Постійне злизування цього телергону з тіла матки та розповсюдження його серед усіх бджіл у вулику — обов'язкова умова нормального існування бджолої сім'ї. Коли матка гине й, отже, припиняється виділення маточкової речовини, робітники вигодовують з личинок нових маток; у деяких із них самих навіть починають розвиватись яєчники. Запах маточкової речовини приваблює й самців під час парування. У мурашок і термітів мандибулярними залозами теж виділяється спеціальна речовина, яку злизують робочі особини. Так у цих комах відбувається саморегуляція співвідношення між кастами в колонії.

Деякі комахи виділяють речовини, що впливають на поведінку особин не свого, а інших видів (гетеротелергони). У міркеофільних жуків (тобто тих, які мешкають у мурашниках) родів *Atemeles* та *Lomechusa* (родина *Staphylinidae*) на черевці є залози, які продукують речовини, що надзвичайно приваблюють мурашок. Ці речовини зветься ліхневмонами. Коли такий жук потрапляє до мурашника, мурашки весь час облизують його, дбають про нащадків жука й навіть згодують їм свої яйця. Поведінка мурашок під наркотичним впливом ліхневмонів змінюється. Вони занедбують мурашник, не годують нормально личинок, з яких в результаті замість самок і самців виходять недорозвинені особини, нездатні до розмноження, й згодом мурашник гине.

Найскладнішою формою передавання інформації у комах можна вважати високоспеціалізовані рухові реакції — «танці». Відомо, що бджола-розвідниця, повернувшись у вулик, починає танцювати на сотах, описуючи при цьому певні фігури. За допомогою танців вона передає іншим бджолам інформацію про напрямок, відстань до місця взятку й навіть про кількість корму. Бджоли, сприймаючи ці сигнали, знаходять у природі джерело корму.

Багато видів комах здатні в певних ситуаціях застосовувати речовини, спрямовані проти інших істот. Найчастіше це засоби хімічного захисту від ворогів, іноді — нападу на здобич. Наприклад, самки жалажчих перетинчастокрилих (оси, бджоли, джмелі, деякі мурашки) мають знаряддя захисту — жало. Це видозмінений яйцеклад, зв'язаний з отруйною залозою, їхня отрута небезпечна й для людини: 3—4 уколи великої оси — шершня (*Vespa crabro*) можуть спричинити смерть, особливо людей, які страждають алергією на отруту перетинчастокрилих. У деяких мурашок (*Formica* та інших) жало редуковане, і вони вибризкують отруту (розчин мурашиного альдегіду) на нападника або прокушують його покриви жувальцями, а потім упорскують отруту в ранку. Риучі оси, паралізують інших членистоногих уколом жала в ганглії нервової системи, а потім відкладають на жертві яйця. В Україні особливо небезпечна отрута гусені золотогузки (*Euproctis chrysorrhoea*), яка у

людини призводить до сильних шкірних алергічних реакцій. Клопи-щитники виділяють секрет грудних залоз, який спричиняє параліч і смерть хижих комах, відлякує птахів та інших комахоїдних тварин неприємним запахом. У багатьох комах отруйна гемолімфа. Серед них найбільш відомі жуки-навивники (родина Meloidae), гемолімфа яких містить отруйну речовину кантаридін. Якщо такого жука потурбувати, він виділяє краплини гемолімфи через отвори, розташовані між стегнами та гомілками ніг. Отрута відлякує павуків, хижих комах, птахів. Навіть на великих тварин вона діє згубно. Верблюди чи кіні, випадково проковтнувши з травою навивника, захворюють на запалення кишечника і часто гинуть. У людини отрута навивників викликає опіки. Виділяють отруйну гемолімфу й інші комахи: жуки-сонечка, личинки тополевого та осикового листоїдів та деякі інші.

Комахи розмножуються лише статевим шляхом. Як правило, вони роздільностатеві й часто мають чіткий статевий диморфізм, який виявляється в розмірах тіла, забарвленні, розмірах вусиків тощо. Інколи особливо різко, наприклад у самця жука-оленя, розвиваються величезні мандибули, а в жука-носорога — ріг. Проте часто обидві статі майже однакові, й розрізнити їх можна лише за будовою статевих придатків (геніталій). У деяких комах (наприклад, попелиці) має місце партеногенез. Статева система самки складається з пари яєчників, пари яйцепроводів, непарного яйцепроводу, придаткових статевих залоз, сім'яприймача та часто яйцекладу. Кожен яєчник складається з яйцевих трубок, яких у різних комах може бути від 1—4 до 100, а інколи й більше, наприклад, у термітів їх більше ніж 2400. Кожна яйцева трубка складається з верхівкової частини — гермарія та основної — вітеллярія. У гермарії утворюються й розмножуються первинні статеві клітини, з яких потім виходять ооцити й живильні клітини. Сформовані ооцити потрапляють у вітеллярій, де вони дозрівають, нагромаджують поживні речовини у вигляді жовтка й стають яйцеклітинами. Вітеллярій поділений на ряд яйцевих камер. У кожній із них є лише одна яйцеклітина. В міру росту вона наближається до виходу з вітеллярія, тому останні яйцеві камери найбільші; у них містяться вже готові до відкладання яйця. Ріст і розвиток яйцеклітини відбуваються за рахунок надходження до неї поживних речовин, що виробляються в живильних клітинах, а також у фолікулярному епітелії, який формує стінки яйцевих камер. Після закінчення розвитку яйця фолікулярний епітелій виділяє захисну оболонку — хоріон. Дозрілі яйця з яйцевих трубок потрапляють у парні яйцепроводи, потім — у непарний яйцепровід, а звідти через статевий отвір виходять назовні. У непарний яйцепровід впадає протока сім'яприймача, призначеного для зберігання сперматозоїдів, які потрапляють до нього під час парування. Яйце запліднюється, проходячи через непарний яйцепровід під час відкладання яєць; сперматозоїди в цей час виходять із сім'яприймача й проникають у яйце. У багатьох комах у непарний яйцепровід відкривається мускуляста парувальна сумка; при копуляції сперма спочатку потрапляє в цю сумку, а потім — у сім'яприймач. До непарного яйцепроводу відкриваються також придаткові статеві залози, які виконують різні функції — виділяють

секрет для приклеювання яєць до субстрату, для утворення навколо групи яєць захисної оболонки. Часто із статевим отвором зв'язаний яйцеклад для відкладання яєць у більш-менш твердий субстрат (грунт, тканини рослин чи тварин тощо).

Статева система самця складається з пари сім'яників, пари сім'япроводів, сім'явипорскувального каналу, придаткових статевих залоз і копулятивного органа. Сперматозоїди з сім'яників потрапляють до сім'япроводів, з них — у сім'явипорскувальний канал, і при паруванні виводяться назовні. Часто копулятивний орган утворює зовнішні статеві придатки — геніталії, будова яких має видову специфічність і використовується в систематиці комах. Придаткові залози, які відкриваються у сім'явипорскувальний канал, у багатьох комах призначені для вироблення сперматофору, який уводиться в статевий отвір самиці чи прикріплюється до нього.

Розмноження комах регулюється гормональною системою. Нейросекреторні клітини мозку самиці активізують діяльність прилеглих тіл, які виділяють у гемолімфу ювенільний гормон. Останній стимулює розвиток яєчників. Механізм цього явища полягає в тому, що ювенільний гормон стимулює синтез у жировому тілі вітелогенінів — специфічних білків, як і надходять через стінки яєчників до ооцитів і перетворюються там на жовток. Активність нейросекреторних клітин мозку залежить від зовнішніх факторів (температури, довжини світлового дня) та внутрішніх (стан яєчників, живлення, парування). У самців процеси сперматогенезу не підлягають дії гормонів; у них гормональні фактори регулюють лише статеву активність, розвиток придаткових залоз і формування сперматофорів.

Ембріональний розвиток комах має свої особливості. Яйцеклітини комах багаті на жовток, який займає всю центральну частину яйця. Тому дроблення в них часткове, поверхневе; у результаті утворюється поверхневий шар однакових клітин — бластодерма, яка покриває центральну масу жовтка. Частина ядер при цьому залишається в жовтковій масі; пізніше за їх рахунок утворюються жовткові клітини. На майбутній черевній стороні зародка клітини бластодерми починають інтенсивніше ділитися, бластодерма потовщується. Ця ділянка зветься зародковою смужкою. Пізніше за її рахунок формується більша частина зародка. У зародковій смужці відбувається гастрюляція, причому спочатку утворюються лише два зародкових листки: ектодерма та мезодерма. Ектодерма дає початок зовнішнім покривам тіла, трахеям, нервовій системі, статевим протокам, передньому та задньому відділам кишечника, що виникають як впинання покривів на передньому та задньому кінцях зародка. Із мезодерми утворюється мускулатура, жирове тіло, серце з аортою, гемоцити. Мезодерма бере участь також у розвитку статевої системи. Статевий зачаток, як правило, відокремлюється значно раніше від інших тканин у вигляді парної групи клітин біля заднього кінця зародка. Ентодерма, з якої походить середня кишка, у різних комах може будуватися двома шляхами: або за рахунок ядер, що залишилися в товщі жовтка й мігрували до зародкової смужки, або з

невеличких зачатків на дні передньої та задньої кишок, які розростаються назустріч один одному, доки не утвориться суцільна трубка — кишечник.

Водночас із диференціацією зародкових листків над зародком виникають дві оболонки — зовнішня, або сероза, та внутрішня, або амніон. Зародок опиняється під захистом цих оболонок, що забезпечують надійніші умови для нормального розвитку ембріона. Паралельно з розростанням зародка в оболонках починається його сегментація. На головному кінці з'являються зачатки очей, відокремлюються сегменти голови, грудей та черевця. З'являються зачатки кінцівок, у тому числі й на черевці. Пізніше червні кінцівки зникають. Мезодерма при цьому теж сегментується на кілька ціломічних мішечків, які потім розпадаються. Урешті-решт увесь жовток вичерпується, і сформований зародок заповнює все яйце. Він прогризає чи прориває оболонку яйця й виходить назовні.

Постембріональний розвиток комах відбувається з метаморфозом і має епіморфний характер. Це означає, що з яйця виходить личинка з усіма сегментами, яка більш-менш відрізняється від дорослої особини — імаго. Розрізняють два основні типи метаморфозу — неповне та повне перетворення. При неповному перетворенні, або геміметаболії, комаха проходить такі фази розвитку: яйце, личинка, імаго. З яйця виходить личинка, зовні схожа на дорослу особину. Вона має фасеткові очі, такий самий як і в дорослих ротовий апарат, а на старших стадіях — зовнішні зачатки крил. Спосіб життя личинок багатьох видів з неповним перетворенням і дорослих комах однаковий. Ці личинки зветься німфами. Окрему модифікацію становлять так звані наяди — личинки одноденок, бабок і веснянок. Вони теж схожі на імаго, мають фасеткові очі й на старших стадіях — зачатки крил, але живуть у воді й мають спеціальні личинкові органи — зябра, маску (личинки бабок) тощо.

Ріст і розвиток личинки супроводжуються періодичними линяннями, кількість яких, як правило, стала для певних таксонів (найчастіше родин). З кожним линянням личинка за розмірами, пропорціями тіла, розвитком крил наближається до дорослої фази; під час останнього линяння вона перетворюється на імаго.

При повному перетворенні, або голометаболії, комахи проходять такі фази: яйце, личинка, лялечка, імаго. З яйця виходить личинка, яка різко відрізняється від імаго більшою гоміномністю метамерії, відсутністю зовнішніх зачатків крил, слабкішим розвитком органів чуття. Вона не має фасеткових очей, антени її значно коротші; часто ротовий апарат у неї інший, ніж у дорослої комахи (наприклад, у гусені метеликів — гризучий, а в імаго — сисний). Личинки комах із повним перетворенням живуть в інших умовах, ніж дорослі, і з ними не зустрічаються. Більшість органів личинки має тимчасовий характер, наприклад червні ноги в личинок метеликів та пильщиків, шовковидільні залози у гусені метеликів, личинок деяких ос, їздців, пильщиків тощо. Личинки комах із повним перетворенням дуже різноманітні. Серед них трапляються червоподібні, малорухомі, з м'якими покривами, інколи навіть без голови (личинки мух), часто безногі або зі слабо розвиненими грудними

ногами (личинки жуків, перетинчастокрилих). Інші (гусенеподібні) більш рухомі, з трьома парами грудних і 2—8 парами коротеньких черевних ніг (гусінь метеликів, личинки пильщиків). Рідше трапляються рухомі личинки з твердими покривами, добре розвиненими грудними кінцівками та ротовим апаратом із гострими щелепами. Це хижі личинки, плавунців, сітчастокрилих. Личинкові ознаки зберігаються під час усієї личинкової фази. Із кожним линянням личинка лише збільшується в розмірах, а необхідні для метаморфозу зміни відсуваються до останнього личинкового линяння. Закінчивши свій ріст, личинка останньої стадії припиняє живлення, стає нерухомою, линяє востаннє й перетворюється на лялечку. Характерна особливість лялечки — нерухомість (за деякими винятками) і нездатність до живлення (вона живе за рахунок нагромаджених личинкою резервів). Зовні лялечка хоч і не схожа на імаго, проте вже має ряд ознак дорослої фази — зовнішні зачатки крил, ніг, вусиків, фасеткові очі тощо. Часто перед залялькуванням личинка оточує себе коконом із шовку чи часточок субстрату, скріплених шовком або виділеннями мальпігієвих судин (у метеликів, пильщиків, їздців). Усередині цього кокона відбувається залялькування, кокон захищає лялечку від несприятливих впливів. Багато личинок жуків і гусені метеликів не а роблять кокона, а заляльковуються в ґрунті, утворюючи порожнину — комірку, або колісочку, часто укріплену екскрементами. Іноді місцем залялькування є стебла рослин, скручене листя. Буває й відкрите залялькування, наприклад у денних метеликів.

Розрізняють три типи лялечок: відкриті, покриті й приховані. У відкритих зачатки крил і кінцівок вільні, лише притиснуті до тіла (більшість жуків, перетинчастокрилих, бліх, багатьох двокрилих та ін.). У покритих лялечок імагінальні придатки тісно зрощені з тілом унаслідок того, що личинка при останньому линянні виділяє секрет, який при затвердінні вкриває лялечку твердою оболонкою (більшість метеликів, деякі жуки та ін.). Приховані лялечки вкриті шкіркою останньої личинкової стадії, яка не скидається, а утворює несправжній кокон — пупарій, усередині якого міститься типова вільна лялечка (у вищих двокрилих, або мух). Лялечка нерухома, але це тільки зовнішнє враження: на цій фазі відбуваються інтенсивні процеси внутрішньої перебудови — гістоліз та гістогенез. Оскільки характер руху імаго, особливо політ, і його живлення інакші, ніж у личинкової фази, то і м'язи, і травна система, а часто й ротовий апарат, кінцівки та інші личинкові органи мають зовсім перебудуватися. Більшість органів личинки руйнується; цей процес зветься гістолізом. Він відбувається фагоцитозом, автолізом (самоперетравлення), а також за допомогою ферментів. У різних комах переважає той чи інший механізм, але найчастіше діють усі три: гемоцити виділяють у гемолімфу ферменти, які руйнують тканини; їх залишки фагоцитує гомоцитами. Крім того, в деяких тканинах відбувається автоліз. Коли гістоліз досягає свого піку, внутрішні органи лялечки перетворюються на напіврідку масу, яка складається з гемолімфи, збагаченої продуктами розпаду. Не руйнуються лише нервова, статеві системи та спинна кровоносна судина. Нервова система може доповнюватися новими клітинами, в ній можуть концентруватися ганглії, проте

вона ніколи не втрачає своєї цілісності. Паралельно з гістолізмом відбувається гістогенез — побудова імагінальних органів. Органи дорослої комахи формуються з особливих зачатків — імагінальних дисків. Це невеличкі скупчення недиференційованих клітин, розташовані в певних місцях тіла личинки. Кожен імагінальний диск має своє призначення: є диски, з яких утворюються крила, кінцівки, певні ділянки кишечника, фасеткові очі тощо. Імагінальні диски закладаються ще під час ембріонального розвитку або в ранніх личинок; протягом личинкового розвитку вони ростуть, але не диференціюються. Тільки в личинки останньої стадії перед залялькуванням їхні клітини диференціюються; в лялечки вони розгортаються, утворюючи імагінальні органи. Важливу роль у метаморфозі відіграє жирове тіло. На личинковій фазі в ньому нагромаджуються поживні речовини (жири, білки, вуглеводи), що використовуються як пластичний матеріал і джерело енергії при побудові імагінальних органів. Метаморфоз комах відбувається під контролем гормональної (ендокринної) системи.

Клас Insecta поділяється на два підкласи: Первиннобезкрилі (Apterygota) та Крилаті (Pterygota).

Підклас Первиннобезкрилі — дрібні (не більше ніж 1,5 см завдовжки) комахи з веретеноподібним тілом; відомо близько 500 сучасних видів. Ні вони, ні їхні предки ніколи не мали крил. Ротові органи гризучого типу; є видовжені веретеноподібні антени, пара складних очей. Ноги ходильні, лапка з парою кігтиків. Черевце має 11 сегментів, закінчується трьома довгими членистими нитками: парою церків, між якими розташований непарний парацерк. На сегментах черевця розташовані непочленовані парні утвори — грифельки, на які опирається черевце під час руху. Грифельки — рудименти черевних ніжок. Запліднення відбувається за допомогою сперматофорів, які самець відкладає на субстрат, а самка захоплює статевими придатками. Розвиток триває від 3 до 24 місяців. Тварини здатні до линяння в дорослому стані. До підкласу Apterygota належать два ряди. Ряд Махіліди (Machilida). Ці тварини живуть серед скель, під камінням, живляться лишайниками чи перегноєм. Грифельки в них розташовані на II—IX черевних сегментах. Вони здатні стрибати на віддаль до 15—20 см. На Південному березі Криму серед прибережного каміння живе *Halomachilis maritimus*.

Ряд Лускатки (Lepismatida, або Thysanura). Ці тварини живуть у вологих теплих місцях, ведуть нічний спосіб життя; у зв'язку з цим очі в багатьох видів зменшені або взагалі редуковані. Грифельки є лише на VII—IX черевних сегментах. Цукрова лускатка (*Lepisma saccharina*) живе у зволжених приміщеннях (ванні кімнати тощо). Живиться цвільовими грибами, різними органічними речовинами пилу.

До підкласу Крилат належить більшість видів. Вони мають розвинені крила, однак у частини видів крила зазнають редукції чи зовсім зникають у зв'язку з прихованим чи паразитичним (наприклад, воші) способом життя. Окрилені особини (імаго), як правило, не линяють (за винятком одноденок). Система крилатих комах досить складна.

Комахи споживають у с і вегетативні й генеративні органи рослин: листя, трав'янисті стебла й деревину, підземні частини, квіти, пилок, зав'язь, плоди та насіння. Близько 10 % видів комах живляться опалим листям і хвоєю, гниючими плодами й деревною тирсою. Це представники рядів: таргани, терміти, деякі клопи, багато жуків і двокрилих, окремі лускокрилі. Деякі комахи споживають деревину живих і відмерлих рослин (терміти, жуки-вусачі, златки, шашлі, короїди, гусінь метеликів — деревоточців та скляниць). Підземними частинами рослин — бульбами, цибулинами, корінням та кореневищами — живляться капустянки, личинки хрущів, коваликів, чорнотілок, деяких мух і комарів, гусінь певних видів метеликів. Численні комахи живляться пилом і нектаром квітів (імаго та личинки бджіл, багатьох видів ос, імаго жуків, метеликів, пильщиків, їздців, ос-блисківок, двокрилих). Комахи споживають насінні зачатки та насіння рослин (клопи, жуки, наприклад зернівки, довгоносики, личинки жуків, метеликів, двокрилих та ін.). Багато комах — личинки мух, коваликів, вусачів, чорнотілок та короїдів — живляться плодовими тілами шляпкових грибів та міцелієм плісневих грибів, які розвиваються в ґрунті, підстилці й гниючій деревині. Чимало видів термітів і мурашки — листорізи роду *Atta* спеціально вирощують у своїх гніздах певні види грибів, плодовими тілами яких вони живляться. Ряд комах та їхніх личинок живляться фекаліями, послідом і гноєм (копрофаги): жуки-гноювики, різні види коротковусих двокрилих та деякі інші. Трупи хребетних і безхребетних споживають некрофаги: жуки-гробарики, личинки коротковусих двокрилих тощо. Комахи-споживачі гниючої органіки та ґрунтових грибів, а також ті, що будують гнізда в ґрунті (мурашки, терміти), відіграють дуже важливу роль у процесах ґрунтоутворення: вони збагачують ґрунт перегноем і розпушують його. Хижі (богомоли, деякі прямокрилі, частково клопи, жуки-сонечка, туруни, пістряки, стафіліни тощо, безліч перетинчастокрилих — більшість мурашок, складчастокрилі оси та інші, личинки мух — сирфід, сріблянок, деяких саркофагід, каліфорид і мусцид, личинки та імаго ктирів, більшість сітчастокрилих і личинок волохокрильців та інші) й паразитичні (личинки різноманітних їздців і деяких інших перетинчастокрилих та багатьох двокрилих — тахіни тощо) комахи є природними регуляторами чисельності популяцій їхніх жертв і хазяїв. Подібну роль відіграють паразити та кровососи хребетних, які до того ж часто є переносниками збудників хвороб (воші, кровосисні клопи й двокрилі, блохи та інші).

Величезну роль відіграють комахи в запиленні квіткових рослин. Більшість покритонасінних рослин є ентомофільними, тобто запилюються комахами. Взаємні пристосування комах і квіткових рослин до ентомофілії розвинулись у результаті взаємозв'язаної (когерентної) еволюції цих груп, починаючи з часу виникнення квіткових рослин (середина крейдяного періоду). Основні групи запилювачів становлять нектаро- та пилкоїди: бджоли й джмелі з перетинчастокрилих, більшість метеликів і двокрилих, деякі жуки та ін. Щодо людини та її господарства комахи також відіграють надзвичайну роль. Комахи запилюють багато видів культурних рослин, на- самперед майже всі види

фруктових дерев і ягідних чагарників, а також бобові, хрестоцвітні та ін. Деякі рослини зовсім не можуть розмножуватися без спеціальних запилювачів. Деякі види (їздці, риючі оси, хижі клопи та жуки, сітчастокрилі) спеціально акліматизують або розводять у біолабораторіях і випускають у сади, городи, на поля. Так, для боротьби з колорадським жуком застосовують хижих клопів — подизуса (*Podisus maculiventis*). В Україні функціонують біолабораторії та біофабрики з розведення їздця трихограми (кілька видів роду *Trichogramma*), як у використовують для боротьби із шкідливими метеликами (совками, лучним метеликом, яблуневою плодожеркою, листовійками тощо). Ефективне застосування комах у народному господарстві для переробки відходів тваринництва.

Серед комах є чимало паразитів тварин та людини. Ектопаразитами людини і ссавців є кровосисні комахи: блохи, воші, деякі клопи, а також різні двокрилі (гаус) — комарі, мошки, москити, мокреці, гедзі. Ці комахи не тільки дошкуляють тваринам і людині своїми укусами, а й переносять збудників небезпечних хвороб (хвороботворні бактерії, віруси, найпростіші й навіть деякі паразитичні черви). Хвороби, збудників яких переносять кровосисні комахи та кліщі, зветься трансмісивними. Проте є й такі переносники хвороб, які не є паразитами, наприклад кімнатна муха, яка переносить на своєму тілі збудників кишечних захворювань людини. Серед комах є й ендопаразити ссавців (на фазі личинки). Це оводи, деякі мухи (наприклад, вольфартова муха), личинки яких паразитують у тілі свійських тварин (овець, коней, великої рогатої худоби), приносячи великі збитки тваринництву.

Підтип трилобітоморфні (Trilobitomorpha)

Морські тварини, досягли розквіту на початку палеозойської ери (кеморійський та ордовицький періоди), а до її кінця повністю вимерли. Розміри були невеликі (від кількох міліметрів до 10 см), деякі види сягали 75 см. Описано понад 10 тис. викопних видів. Характерне поєднання рис високої спеціалізації (значна цефалізація, одногіллясті кінцівки) та примітивних ознак (неспеціалізовані ротові кінцівки, гоміномна сегментація тулуба, анаморфоз тощо). Характерне розчленування тіла на голову й тулуб. На голові — пара вусиків та чотири пари ротових кінцівок, які не відрізняються від тулубних. Тулуб — різна (від 4 до 44) кількість сегментів, на кожному — пара кінцівок. Часто кілька задніх сегментів зливаються з пігдієм — хвостовий відділ. Трилобіти — керівні форми, за якими визначають вік осадових порід та їх належність до періодів палеозойської ери. Відомо чотири класи; один з них — *Trilobita* (понад 90 % усіх описаних видів трилобітоподібних).

Клас Трилобіти (Trilobita)

Тіло зі спинної сторони вкрите твердим панцирем — спинним щитом, просякнутим вуглекислим, а іноді фосфорнокислим кальцієм. Поверхня панцира часто має різну скульптуру. Спинний щит видовжено-овальної форми й двома борозенками розділений на три частини, або лопаті; середня лопать більш опукла. Поперечний поділ панцира: головний, тулубний і хвостовий щити. По боках головного щита у більшості трилобітів є по-різному розвинені

очі двох типів: фасеткові та агреговані. Фасеткові складаються з великої кількості відносно великих шести- або чотирикутних лінз (фасетки, або оматидії), вкритих загальною оболонкою, кількість фасеток – від кількох десятків до 15 тисяч. Агреговані очі складаються з округлих лінз, відокремлених одна від одної проміжками кутикули сітчастої структури. Кількість фасеток – від однієї-двох до кількох сотень. У багатьох видів знайдено парні прості вічка посередині головного щита («медіальне око»); інша пара подібних очей – на передньому краї головного щита. Відомі також зовсім сліпі форми.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 118-183 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 2, 1996).

Лекція 16.

**Тип Членистоногі (Arthropoda). Підтип Хеліцерові (Chelicerata).
Клас Меростомові (Merostomata). Клас Морські павуки (Pantopoda). Клас Павукоподібні (Arachnida).
Тип Тихоходки (Tardigrada). Тип П'ятиустки (Pentastomida). Тип
Оніхофори (Onychophora).**

План лекції

1. Загальна характеристика підтипу Хеліцерові (*Chelicerata*).
2. Клас Меростомові (*Merostomata*), загальна характеристика. Характеристика підкласів.
3. Клас Павукоподібні (*Arachnida*). Зовнішня та внутрішня морфологія, фізіологія та розвиток, систематика.
4. Клас Морські павуки (*Pantopoda*).
5. Загальна характеристика типів: Тип Тихоходки (*Tardigrada*), Тип П'ятиустки (*Pentastomida*), Тип Оніхофори (*Onychophora*).

Підтип хеліцерові (*Chelicerata*) включає 3 класи:

Клас Меростомові (*Merostomata*); Клас павукоподібні (*Arachnida*); Клас морські павуки (*Pantopoda*).

Хеліцерові предствлені групою членистоногих, що опанувала як наземні, так і водні біотопи. Більшість населяють суходіл і близько 5 % видів живе в морській та прісній воді. Загальні характерні ознаки: тіло поділене на дві тагми: головогруди (просома) та черевце (опістосома). На головогрудах – шість пар кінцівок. Вусики (антени, антенули) відсутні. Перша пара кінцівок (перед ротовим отвором) часто закінчується клешнею – хеліцери. Друга пара кінцівок (позаду ротового отвору) – педипальпи (ногощупальця), що мають різну будову та функції. Останні чотири пари – ходильні ноги. У більшості хеліцерових на черевці кінцівки не розвинені, а якщо вони є, то видозмінені й виконують дихальну, статеву або інші функції.

Головний мозок – прото- та тритоцеребрум; дейтоцеребрум відсутній.

Клас Меростомові (Merostomata) — група водяних хеліцерових, які дихають зябрами. До них відносять уже вимерлих палеозойських евриптерид (Eurypterida) та нині існуючих мечохвостів (Xiphosura).

Підклас Евриптериди (Eurypterida). До цього підкласу належать найбільші серед членистоногих тварини, які будь-коли існували на Землі. Хоча більшість з відомих представників підкласу були порівняно невеликими (10 - 20 см), окремі форми досягали 100 - 180 см. Тіло евриптерид видовжене, головогруди (просома) різної форми (округлі, квадратні, трапецієподібні, напівовальні тощо), вкриті єдиним головним щитом, на якому по середній поздовжній лінії розміщені прості вічка (часто зближені), а по боках — різні за розмірами та формою складні фасеткові очі. Хеліцери різного розміру, клішнеподібні; педипальпи та задні чотири пари кінцівок пристосовані для руху та перетирання їжі за допомогою жувальних відростків; іноді педипальпи й наступна пара кінцівок слугують разом з хеліцерами для захоплення та утримання здобичі; шоста пара часто видозмінюється в плавальні ноги. Черевце (опістосома) евриптерид поділене на 12 рухомих сегментів, з яких сім передніх утворюють мезосому, а п'ять задніх — метасому. Тіло закінчується тельсоном із голкою, шипом або пластинчастим розширенням. На мезосомі є пластинчасті кінцівки, одна пара — це видозмінені статеві покришки, інші — зяброві ніжки. На метасомі кінцівок немає.

Евриптериди знайдено в континентальних відкладах, а це свідчить, що вони жили в прісній і солонуватій воді й здебільшого були, очевидно, донними мешканцями, хоч форми, що мали плавальні ноги, могли активно плавати.

Підклас Мечохвосту (Xiphosura). Представники підкласу населяють мілководдя морів на глибині 4—10 м, проте можуть спускатися континентальним шельфом до глибини 250 м. Трапляються також у гирлах річок у прісній воді. Судячи за знахідками викопних решток у Європі й Азії, мечохвосту мали більший ареал, ніж тепер. У наш час вони живуть лише на атлантичному узбережжі Північної Америки, південніше від Нової Шотландії, й до Мексиканської затоки (*Liniulus polyphemus*) та біля берегів Південно-Східної Азії й прилеглих островів (три види роду *Tachypleus* та один *Carcinoscorpius*), тобто нині живе лише п'ять видів мечохвостів, їхні розміри коливаються від 50 до 90 см. Тіло мечохвостів поділяється на дві, з'єднані рухомо, тагми — головогруди й черевце, на кінці якого є довгий міцний рухливий мечоподібний відросток, так звана хвостова голка. Опуклі зверху й дещо ввігнуті знизу головогруди вкриті зі спини товстим панцирем (головорудним щитом), на якому спереду є прості серединні та складні бічні очі. На черевній стороні в центрі головогрудей міститься поздовжній ротовий отвір, навколо якого групується шість пар кінцівок. Хеліцери коротші; педипальпи довші й за будовою не відрізняються від наступних чотирьох пар ходильних ніг. Усі вони (крім останньої пари) мають на кінці клішні, а на розширених тазиках — жувальні відростки. Кінцівки головогрудей поліфункціональні. Вони призначені для ходіння, захоплення та подрібнення їжі, заривання в пісок або мул, а задні ноги самок — ще й для викопування ямки в піску, куди вона

відкладає яйця. Позаду кінцівок головогрудей розташовані придатки останнього недорозвиненого головогрудного сегмента, так звані хілярії. Черевце зі спинної сторони також вкрите міцним панцирем, з рухомими шипами по боках. На черевці є шість пар кінцівок. Кінцівки першої пари, розростаючись, утворюють покришки (operculum). На нижній стороні покришок по боках є статеві отвори, через що їх називають статевими покришками. Вони прикривають наступні ніжки, що, як і в трилобітів, мають одногіллясту будову і несуть листоподібні зяброві придатки, вкриті на внутрішній стороні численними зябровими листочками. Зяброві ніжки виконують, крім дихальної, також плавальну функцію. Мечохвости вправні плавці, причому плавають вони черевцем догори. Хвостова голка допомагає тварині перевертатись, якщо хвилею вона перекидається на спину, чи при закопуванні в пісок або мул. При цьому тварина перегинається в місці з'єднання головогрудей та черевця, опирається на ґрунт хвостовою голкою і переднім гострим краєм щита закопується.

Покриви тіла мечохвостів характеризуються потужним розвитком кутикулярного панцира, найтовщого на спинній стороні головогрудей. Епікутикула добре розвинена, що, мабуть, і зумовлює можливість виходу їх на берег під час розмноження. У мечохвостів, як і в павукоподібних, крім міцного зовнішнього скелета з виростами (апофізами), спрямованими всередину тіла, є ще справжній внутрішній скелет, основну частину якого становить так званий ендостерніт — пластинка з кількома відростками, розташована в грудному відділі. До зовнішнього та внутрішнього скелетів прикріплюються добре розвинені пучки спеціалізованих м'язів, які забезпечують рух кінцівок, черевця, головогрудей, хвостової голки та ін.

Травна система починається щілиноподібним ротовим отвором, що веде в стравохід, який переходить у жувальний шлунок; у ньому кутикула утворює три грубі зубці. Далі йде середня кишка, куди впадають дві пари проток великої «печінки», що складається з багатьох залозистих часток. Тут відбувається останній етап травлення — внутрішньоклітинне перетравлення їжі та її всмоктування. Задня кишка закінчується анусом біля основи хвостової голки. Мечохвости переважно хижаки. Вони живляться здебільшого кільчастими червами, а також молюсками та іншими донними організмами; можуть вживати також водорості. Органи виділення представлені парою коксальних залоз, розташованих у головогрудях. Кожна з них має чотирилопатеве залозисте тіло, що сполучається з вивідною протокою, яка відкривається біля п'ятої пари головогрудних кінцівок.

Кровоносна система добре розвинена. Є довге трубкоподібне серце з 8 парами остій, котрі ведуть у перикардіальну порожнину. Спереду серце продовжується в передню аорту, а ззаду сліпо замкнене. По боках від серця відходять короткі бічні артерії, що зливаються у великі поздовжні артерії, які розгалужуються на численні дрібні судини. Є також черевна артеріальна судина, розташована між кишечником та черевним нервовим ланцюжком. Вона з'єднується парою дугоподібних судин із переднім кінцем серця або передньою аортою. Завдяки такій розгалуженій сітці артеріальних судин гемолімфа

доходить до всіх органів і тканин мечохвоста, але в кінцевих ділянках судин через отвори вона виливається в міксоцель у систему лакун. Кров в мечохвостів синього кольору, вона містить пігмент гемоціанін.

Нервова система складається з надглоткового ганглія (мозку), навкологлоткових конектив та черевного нервового ланцюжка. Від мозку відходять зорові та антенальні нерви; останні збереглися тільки у мечохвостів; це дає підстави вважати, що вони були і в їх предкових форм. Як уже згадувалося, мечохвости мають пару серединних простих вічок, розташованих на спинній стороні головогрудей над мозком по боках від середньої лінії, та пару так званих бічних складних очей. Останні складаються з багатьох оматидіїв, укритих спільною рогівкою. Органи дотику й смаку мають вигляд простих або пірчастих щетинок і волосків, пов'язаних із чутливими клітинами під кутикулою.

Мечохвости роздільностатеві. Самці дещо менші за розмірами, ніж самки. Яєчники парні; вони мають вигляд дуже розгалужених та анастомозуючих між собою трубчастих мішечків, вивідні протоки котрих відкриваються під статевими покривками. Дрібні численні міхурчасті сім'яники розташовані вздовж сім'япроводів, які відкриваються там, де й яйцепроводи в самок. Під час розмноження мечохвости виходять на берег, самці та самки деякий час шукають партнера. Самець з'єднується з самкою, утримуючись першою парою ніг на її спині протягом тижня. Такі пари виповзають на берег у зоні припливу. Згодом самка викопує ямку, куди відкладає яйця, а самець поливає їх сім'яною рідиною. За рік самка *Tachypleus gigas* продукує до 8000, *T. tridentatus* — до 20000, а *Limulus polyphemus* — навіть до 88000 яєць. Яйця округлі, діаметром 1,5—3,3 мм. Ембріональний розвиток триває близько шести тижнів. Зародок мечохвоста проходить чотирисегментну стадію, що відповідає личинці трилобітів — протаспісу. Проте, на відміну від трилобітів, процес подальшого збільшення кількості сегментів відбувається в яйці, і з нього виходить цілком сформований організм, лише з недорозвиненим хвостовим виростом. Мечохвости ростуть від линяння до линяння. Статевозрілими вони стають на третій рік життя.

Тривалий час в Америці мечохвости були об'єктом промислу й використовувались як добриво; в Південно-Східній Азії деякі місцеві жителі їдять їхнє м'ясо. За останні 40 років мечохвости стали дуже популярні через те, що їхня кров згортається (аглютинуює) у присутності бактерій, особливо грамвід'ємних. Було встановлено, що лізат амебоцитів гемолімфи мечохвостів можна використовувати як дуже чутливий реактив для виявлення бактеріальних ендотоксинів при забрудненні ними ліків, розчинів для ін'єкцій, медичного інструментарію тощо. Ці ендотоксини не знешкоджуються під час стерилізації. Донедавна єдиним способом їх виявлення були багатоденні проби на кролях. Гемолізат мечохвостів може бути використаний також для діагностики деяких інфекційних захворювань. Вважається, що аглютинація гемолімфи мечохвостів у присутності бактеріальних ендотоксинів — примітивна імунна реакція, яка захищає тварин у середовищі, щільно заселеному бактеріями. Нині препарати

для медичних та науково-дослідних установ випускають близько десяти фірм. Сировиною для них є гемолімфа, яку беруть у мечохвостів без ушкодження організму під час виходу їх на сушу для розмноження. Вилучені 30% гемолімфи відновлюються протягом трьохсеми днів.

Клас Павукоподібні (Arachnida). Павукоподібні поширені по всій земній кулі, основна маса видів — вільноживучі наземні тварини, й лише серед кліщів є паразити рослин і тварин, а також мешканці солоних і прісних вод. Описано близько 60 тис. видів. Павукоподібним властиві всі ознаки хеліцерових, зокрема, поділ тіла на головогруді, що несуть хеліцери, педипальпи й чотири пари ходильних ніг, та черевце, на якому зрідка є видозмінені кінцівки. Сегменти головогрудей у більшості павукоподібних злиті в суцільну масу й укриті єдиним спинним головогрудним щитом. Тільки в сольпуг, а також тартарид та кененій (невеликі групи павукоподібних, перша поширена в екваторіальному поясі, друг а — у південних районах з високою вологістю) в одну тагму злиті лише чотири передні сегменти головогрудей, а задні два сегменти вільні, й кожен укритий власним тергітом. Сегментація черевця у різних груп павукоподібних значно відрізняється. Перша пара кінцівок — хеліцери — найчастіше закінчуються клішнею, значно рідше вони гачкоподібні (наприклад, у павуків). Хеліцери, зазвичай, дво-, тричленикові; кінцевий членник відіграє роль рухомого пальця клішні або гачка. У скорпіонів та псевдоскорпіонів педипальпи закінчуються також потужною клішнею, а в сольпуг стають цілком схожими на ходильні ноги. Наступні чотири пари головогрудних кінцівок мають по шістьсім члеників і виконують роль ходильних ніг

Зовні тіло павукоподібних укрите багат шаровою кутикулою, під якою залягає шар плескатих клітин гіподерми. Тонка будова кутикули в різних груп павукоподібних має відмінності. Ступінь склеротизації покривів різна у різних груп і видів, проте, як правило, особливо твердими є окремі ділянки тіла — щитки та членики ніг, а ділянки між ними тонші, еластичні. Похідними гіподермального епітелію є численні залози: пахучі (у косариків), павутинні (у павуків), отруйні (у скорпіонів і павуків) тощо. У павукоподібних, особливо у скорпіонів, є добре розвинений внутрішній скелет, подібний до такого у мечохвостів.

М'язова система дуже складна. Наприклад, у тілі ско піона налічується не менше ніж 150 (частково парних) м'язів, не враховуючи м'язів кінцівок.

Травна система в павукоподібних, як і в інших членистоногих, складається з трьох відділів, проте задній (ектодермальний) відділ кишечника у них набагато коротший. Будова травної системи у представників різних груп дещо відмінна, особливо задньої частини ентодермал ного відділу кишечника. В усіх павукоподібних є мускуляста глотка, що функціонує, здебільшого, за принципом насоса, через який всмоктується напіврідка їжа. Глотка переходить у тонкий стравохід, у якому в деяких павуків є ще одне розширення — смоктальний шлунок. Далі йде середня кишка, її передня частина часто розширюється (іноді стає мішкоподібною), утворюючи шлунок, від якого

відходять бічні випини (дивертикули) різної довжини та товщини, завдяки чому значно збільшуються об'єм та поверхня стінок, де відбуваються травлення та всмоктування їжі. В середню кишку більшості павукоподібних відкриваються протоки масивної парної залози (печінки), функції якої відповідають сукупності функцій печінки та підшлункової залози хребетних. У печінці частково або в основному перетравлюється їжа (порожнинне та внутрішньоклітинне травлення), в її клітинах нагромаджуються поживні речовини. У скорпіонів, крім печінки, в головогрудях є ще шлункова залоза, яка складається з численних залозистих часток і відкривається в шлунок двома протоками. Гістологічно й функціонально вона не відрізняється від печінки. У павукоподібних дуже поширене внутрішньоклітинне травлення, що здійснюється клітинами як середньої кишки, так і печінки. Задня ектодермальна кишка має вигляд короткої прямої трубки. Для павукоподібних характерне також позакишкове травлення. Прокушуючи покриви здобичі, вони виливають у неї травний сік, до складу якого входять сильнодіючі травні ферменти, що утворюються в середній кишці й частково в слинних залозах (якщо вони є). Розщеплюючи білки, вони перетворюють тіло жертви на напіврідку масу, придатну до всмоктування. Як уже згадувалося, більшість груп павукоподібних — хижаки, рідше вони поїдають різні рослинні рештки (косарики, деякі кліщі), смокчуть соки рослин або живляться кров'ю хребетних тварин, у тому числі й людини (кліщі).

Основними органами виділення павукоподібних є мальпігієві судини — сліпо замкнені з одного кінця, іноді розгалужені трубки, які відкриваються в середню кишку в задній її частині. Вони функціонують у комплексі із заднім відділом середньої кишки, де часто утворюються спеціалізовані розширені ділянки (клоакальна сумка у павуків, ректальний міхур у частини кліщів). Гістологічна структура цих ділянок мало відрізняється від такої мальпігієвих судин, які в них впадають. Основним продуктом виділення в павукоподібних є гуанін. Це нерозчинна у воді речовина, яка подібно до сечової кислоти комах дає змогу павукоподібним заощаджувати в організмі воду. У мальпігієвих судинах розчинні продукти азотистого обміну перетворюються на нерозчинні кристали гуаніну, які мають сферичну форму; вони просуваються судинами до заднього відділу середньої кишки, де відбувається реабсорбція — всмоктування води та іонів назад у гемолімфу. Як доведено дослідженнями на кліщах, цьому сприяє особлива структура епітелію заднього відділу кишечника. Мальпігієві судини павукоподібних мають ентодермальне походження, на відміну від аналогічних утворень комах, і функціонально пов'язані не із задньою кишкою, як у комах, а з середньою. Це свідчить, що мальпігієві судини комах і павукоподібних не є гомологічними утворами, а виникли у них незалежно як пристосування до життя в умовах дефіциту вологи. Крім мальпігієвих судин, функцію виділення виконують парні коксальні залози, що мають у деталях різну будову, проте в більшості випадків складаються з кінцевого мішка, звивистого каналу (лабіринта) та більш-менш прямої вивідної протоки із сечовим міхурцем. Протока відкривається біля тазиків третьої-п'ятої пар

кінцівок головогрудей. Коксальні залози розвинені добре у ембріонів і молодих особин, але найчастіше вони більш-менш атрофуються, й тільки в косариків зберігають видільну функцію протягом усього життя. У кененій, як вважають, коксальні залози є єдиними органами виділення. У виділенні беруть участь також різні ділянки кишечника, навіть у форм, що мають добре розвинені спеціальні екскреторні органи. Особливо інтенсивно нагромаджуються продукти розпаду в епітелії дивертикул (павуки, косарики, псевдоскорпіони та інші) та задній частині ентодермальної середньої кишки. У частини тромбідіформних кліщів цей відділ повністю виконує функцію виділення й навіть не з'єднується з передньою частиною середньої кишки, як а сліпо замкнена. Гуанін концентрується в клітинах кишечника, а потім викидається в його порожнину, або навіть уся клітина злу- щується і виводиться назовні. Крім того, в багатьох павукоподібних гуанін часто відкладається в тканинах і не виводиться зовсім. У виділенні беруть участь також спеціальні, досить великі за розміром клітини — нефроцити, розташовані в порожнинах між органами; вони нагромаджують продукти виділення.

Органами дихання у павукоподібних є легеневі мішки (скорпіони, павуки), трахеї (сольпуги, косарики, псевдоскорпіони, кліщі) або ті й інші разом (павуки). Кожен легеневий мішок удається всередину тіла від щілиноподібного отвору — стигми. У порожнину мішка вдаються численні паралельні одна одній листкоподібні пластинки — тонкі сплющені складки стінок легені, складені подібно до листків книги. Стінка кожної легеневої пластинки вкрита дуже тонкою кутикулою. На верхній стороні кожна пластинка має маленькі кутикулярні стовпчики, які не дають сусіднім пластинкам злипатися, завдяки чому в проміжках між пластинками завжди є повітря. Під кутикулою пластинок лежить шар гіподерми, а всередині — вузькі лакунарні порожнини, заповнені гемолімфою. Газообмін відбувається через тонкі стінки пластинок. Скорпіони мають чотири пари легневих мішків, більшість павуків — одну, зрідка дві пари. Трахеї, як і в інших членистоногих, становлять систему різною мірою розгалужених трубок, що починаються спеціальними дихальними отворами (стигмами). Форма, кількість і місце розташування стигм, товщина трахейних стовбурів і ступінь їх розгалуження в кожній групі мають свої особливості. Найкраще розвинена трахейна система в сольпуг. Основні трахейні стовбури відкриваються в них кількома парами дихалець на головогрудях і черевці та одним непарним — на IV сегменті черевця. Трахеї, що відходять від дихалець, об'єднуються в могутні поздовжні стовбури, які зв'язані перемичками й посиляють численні розгалуження до всіх органів. У стінках трахей сольпуг є спіральні потовщення кутикули, подібні до тенідіїв комах. Більшість павуків, поряд із легенями, має ще й трахеї. Найчастіше у них є лише одне черевне дихальце, від якого відходять дві пари сліпо замкнених нерозгалужених трубочок, вистелених тоненькою кутикулою без спіральних потовщень. Трахеї омиваються гемолімфою. У дрібних форм, зокрема в деяких кліщів і кененій, дихання відбувається через тонкі покриви тіла, і спеціальні органи дихання в них відсутні.

Ступінь розвитку кровоносної системи пов'язаний із розмірами тварин, почленованістю їхнього тіла та будовою органів дихання. З розвитком трахейної системи кровоносна система стає менш розвиненою. Найкраще кровоносна система розвинена у скорпіонів. Серце в них має вигляд довгої трубки, що тягнеться на спинній стороні майже через усю передню частину черевця. Серце розташоване в тонкостінному перикардії й підвішене в ньому парними сполучнотканими тяжами (лігаментами). На спинній стороні серця є сім метамерно розташованих остій. Через них, завдяки спеціальним клапанам, гемолімфа проходить лише в одному напрямку — з перикардія в серце. Спереду і ззаду серце продовжується в передню та задню аорти, від яких відходять численні судини, що, розгалужуючись, несуть кро в до всіх органів і тканин. Крім аорт, від серця відходять дев'ять пар бічних артерій; вісім із них занурюються в печінку, де утворюють численні розгалуження, що пронизують весь орган. Кінцеві гілочки всіх судин відкриті, й гемолімфа вресіті-решт потрапляє в систему лакун та синусів, частина яких має власні сполучнотканинні стінки, їх можна назвати венами. У головогрудях та передчеревці з лакун венозна гемолімфа збирається в пару поздовжніх вентральних синусів, які біля легень утворюють розширення — легеневі синуси, котрі омивають легеневі мішки. Заходячи в лакуни легневих пластинок, гемолімфа збагачується киснем. Із легневих синусів сімома парами легневих вен гемолімфа надходить до перикардія, а звідти через остії — до серця. В інших павукоподібних серце відповідно до будови тіла вкорочується, кількість остій зменшується (наприклад, у павуків їх три-чотири, у косариків — одна-дві пари), залишається тільки передня аорта (павуки), зменшується кількість бічних судин (у павуків їх три пари), а в більшості кліщів відокремлена кровоносна система взагалі відсутня, й гемолімфа циркулює в порожнині тіла. Гемолімфа павукоподібних має дихальний пігмент гемоціанін.

Для багатьох павукоподібних характерний високий ступінь концентрації нервової системи, який прямо залежить від скорочення довжини їхнього тіла та злиття сегментів і тагм. Головний мозок складається з двох відділів: переднього — протоцеребрума, що іннервує очі, та заднього — трицеребрума, який посиляє нерви до першої пари кінцівок (хеліцер). Найменш концентрована нервова система у скорпіонів. Вона складається з надглоткового й підглоткового гангліїв, що з'єднані короткими товстими конективами, та довгого черевного ланцюжка з сімома гангліями. Підглотковий ганглій іннервує 2—6 пар кінцівок. У павуків, сольпуг та деяких інших груп підглотковий ганглій і ганглії черевного ланцюжка зливаються в єдину гангліозну масу. У косариків, псевдоскорпіонів та кліщів усі ганглії зливаються в єдине гангліозне тіло (синганглій), розміщене навколо стравоходу. Органи зору представлені простими очима, розташованими на верхній стороні головогрудей. Кількість їх у різних павукоподібних різна: у скорпіонів є пара серединних (медіальних) та дві—п'ять пар бічних; у павуків найчастіше вісім очей, розташованих у дві дуги; чотири з них лежать медіально, інші і дві пари — по боках. Бічні очі мають простішу будову. Це бокалоподібні очі, до складу яких входять опукла лінза,

або кришталик, та сітківка, що складається з видовжених зорових (ретинальних) клітин. Останні згруповані по кілька, утворюючи численні ретинули з рабдомами, не відокремлені одна від одної пігментом. Базальні кінці зорових клітин зібрані в зоровий нерв. Гіподерма утворює навколо ока суцільне темне кільце. Медіальні очі мають кришталик, склоподібне тіло й ретину, яка складається з ретинальних і пігментних клітин. Ретинальні клітини згруповані в ретинули, по п'ять клітин у кожній. Рабдомери всіх п'яти клітин утворюють рабдом. Відростки зорових клітин утворюють зоровий нерв, який входить у мозок. Зір у більшості арахнід обмежений: вони сприймають лише зміну інтенсивності світла й рух, і лише сольпуги, бродячі павуки та скорпіони здатні аналізувати контури предметів своїми медіальними очима. Бродячі павуки родини Salticidae відзначаються більш досконалим зором: спеціальні м'язи рухають очі, завдяки чому вони можуть стежити за здобиччю, залишаючися нерухомими. На тілі та кінцівках є численні, різні за будовою та функціями, чутливі волоски. Поряд зі звичайними сенсилами, у павукоподібних дуже поширені трихоботрії. Вони розташовані на педипальпах і ногах або на тілі (у частини кліщів). Довгий волосок, іноді потовщений на кінці, прикріплюється тонкою мембраною на дні лійкоподібного заглиблення в кутикулі; до його основи підходить група чутливих клітин. Найменше коливання повітря чи субстрату спричиняє його зміщення, яке сприймається чутливими клітинами. Сенсили часто зібрані разом, утворюючи органи. Для арахнід характерні так звані ліроподібні органи, розташовані на тулубі та кінцівках. Це мікроскопічні щілини в кутикулі, затягнуті тонкою мембраною, до якої підходить відросток чутливої клітини. Вважають, що ці органи — механорецептори, які сприймають ступінь натягу кутикули. У кліщів описано пальпальний орган, що міститься на кінцевих члениках педипальп і складається з кількох конусоподібних хеморецепторних сенсил. За функціями це, передусім, орган смаку, за допомогою якого кровосисні кліщі вибирають на тілі тварини-годувальника місце для кровосання. Крім того, частина його сенсил є нюховими рецепторами. У іксодових кліщів є специфічний орган Талера, розташований на дорзальній поверхні лапок передньої пари ніг; він має велике значення при пошуках кліщем годувальника. Павукоподібні роздільностатеві.

Статеві залози містяться в черевці й можуть бути парними або непарними. Яйцепроводи та сім'япроводи парні, але назвні відкриваються непарним статевим отвором. У самок, зазвичай, є розширення яйцепроводу — матка та сім'яприймачі, в яких зберігається сперма. В деталях будова статевої системи у представників різних рядів різна. Запліднення або сперматофорне, або відбувається при копуляції. Більшість арахнід відкладають яйця, хоча серед них є й живородні. Плодючість дуже різна — від кількох сотень яєць до 30000. Яйця більшості арахнід великі й багаті на жовток, тому дроблення в них, як і в інших членистоногих, найчастіше поверхневе, неповне. Зародок формується переважно за рахунок зародкової смужки. У зародка сегментація буває виражена краще, його тіло має більше сегментів, ніж доросла тварина. Наприклад, у зародків павуків черевце складається з 12 сегментів, як у

скорпіонів, причому 4—5 передніх сегментів мають зачатки ніг. У зародків скорпіонів утворюються зачатки черевних ніжок. У павуків і скорпіонів можна простежити, як певні зачатки черевних ніг перетворюються на легеневі мішки. Майже в усіх павукоподібних розвиток прямий, супроводжується ростом і дорозвиненням певних органів під час линянь.

Система класу павукоподібних перебуває в стадії розробки. Немає єдиної думки ні про кількість таксонів, що в ньому об'єднані, ні про їхній ранг. До того ж висловлюються думки про штучність класу в цілому. Серед павукоподібних виділяють 6 підкласів: *Scorpiones*, *Pseudoscorpiones*, *Solifugae*, *Opiliones*, *Aranei*, *Acari*. Докладно ми розглянемо 2 з них: *Scorpiones* та *Aranei*.

Скорпіони — мешканці жарких і теплих районів земної кулі, що лежать приблизно між 50-ми градусами північної й південної широти; деякі види знайдено в горах на висоті 3—4 тис. м над рівнем моря. Описано близько 700 видів. В Україні ці тварини відомі в Криму, де досить часто трапляється кримський скорпіон (*Euscorpis tauricus*). Крім того, на Закарпатті знаходять *E. carpathicus*, під Одесою знайдено *Buthus caucasicus fischeri*. Розміри скорпіонів — 5—10 см, деякі досягають 18 см, наприклад африканський скорпіон-імператор (*Pandimis imperator*). У зовнішній будові скорпіонів найбільш характерні великі педипальпи, що закінчуються клішнями, й поділ тіла на три частини: головогруди, передчеревце й задньочеревце. Хеліцери невеликі, клішнеподібні. Головогруди вкриті єдиним щитом; на передчеревці сегменти мають відокремлені спинні (тергіти) та черевні (стерніти) покривні пластинки. На I сегменті передчеревця розташовані статеві кришечки, на II — гребінчасті придатки — своєрідні органи, що є лише в скорпіонів. На них містяться сенсори різної будови. Функцію цих органів до кінця не з'ясовано. Цілком імовірно, що вони є органами нюху та дотику. На чотирьох наступних сегментах розташовані легеневі стигми, що мають вигляд поперечних щілин. Сегменти задньочеревця оточені склеритними кільцями й придатків не мають. Задньочеревце закінчується потовщеним хвостовим члеником (тельсоном), у якому міститься отруйна залоза, що відкривається протокою на кінці гострого жала. На головогрудному щиті є пара досить великих серединних очей та до п'яти пар дрібних бічних. На тазиках педипальп та двох передніх пар ходильних ніг є жувальні відростки, що спрямовані до рота. Скорпіони — нічні хижаки: вдень вони ховаються в піску, між камінням, під корою дерев тощо, а вночі виходять полювати. Під час полювання скорпіони рухаються повільно, з піднятим догори задньочеревцем та висунутими наперед напівзігнутими педипальпами. На них розташовані чутливі волоски (трихоботрії), завдяки яким скорпіон дуже чутливо реагує на дотик до рухомих об'єктів. Здобич схоплюється клішнями педипальп (внутрішні краї обох пальців клішні озброєні міцними зубцями) і тут же передається хеліцерам. Рухаючи по черзі хеліцерами, скорпіон розриває свою здобич і перетирає її до кашоподібної маси, після чого висмоктує. Якщо здобич починає опиратися, скорпіон жалить її кілька разів і потім розриває. Скорпіони живляться лише живою здобиччю, зокрема комахами, їхніми

личинками, павуками, багатоніжками. Відомі випадки, коли скорпіони поїдали дрібних ящірок і навіть мишей.

Більшість скорпіонів живородні, частина відкладає яйця, з яких швидко виходять молоді скорпіони. Копуляції передують «шлюбна прогулянка». Самець і самка з'єднуються клішнями педипальп, підіймають задньочеревце, і так у парі багато годин рухаються. Відшукавши якесь укриття, самець розчищає його за допомогою хвостової голки та ніг і відкладає на субстрат сперматофор. Далі він протягує над ним самку так, щоб її статевий отвір опинився над сперматофором. Самка звільняється від самця, розкриває статеві кришечки, захоплює ними сперматофор і втягує сперму в статевий отвір.

Розвиток запліднених яєць у материнському організмі триває від кількох місяців до року. Зародки живляться виділеннями особливих залозистих придатків яєчника. Молоді скорпіони народжуються в ембріональній оболонці, яку швидко скидають. У багатьох видів самка деякий час носить новонароджених скорпіонів на собі. Спершу скорпіони не живляться і лише після першого линяння залишають тіло самки, починаючи активно полювати. Дорослими вони стають через рік-півтора, після семи линянь.

Для дрібних тварин, якими живляться скорпіони, їхня отрута смертельна й діє досить швидко. Для людини уку скорпіона не смертельний, і прояви отруєння через 2—3 дні проходять. Проте відомі випадки з тяжкими й навіть смертельними наслідками від укусів великих скорпіонів.

Підклас Павуки (Aranei). Павуки — група павукоподібних, що широко опанувала суходіл від полярних областей і високих гір до сухих степів і розпечених пустель. Павуки живуть у ґрунті, де вони риють нірки або займають природні порожнини, в лісовій підстилці, моху, траві, печерах, норах та гніздах інших тварин, в оселі людини та її господарських будівлях, на морських узбережжях, що заливаються водою, біля прісних водойм, по поверхні яких вільно бігають. Проте у воді живе лише один вид — павук-сріблянка (*Argyroneta aquatica*). Він дихає повітрям, яким наповнює гніздо, збудоване під водою з павутини. Описано близько 3,5 тис. видів, з них в Україні — знайдено понад 400.

Довжина тіла павуків коливається від 0,8 мм до 11 см. Багато видів яскраво забарвлені, часто — зі складним малюнком; є види з золотими та срібними плямами, металево блискучі, перламутрові.

Тіло павуків складається з головогрудей, з'єднаних вузьким стебельцем із суцільним (у переважної більшості) черевцем. Головогруді вкриті твердим щитом. На його передній частині, як правило, є очі (зазвичай, чотири пари). У різних груп павуків очі функціонують по-різному: в одних — сприймають силу й напрям світла, вловлюючи рух різних об'єктів, у інших зір предметний. Павуки-скакуни стежать очима за здобиччю; при цьому їхні очі рухаються за допомогою спеціальних м'язів. Хеліцери у павуків невеликі за розміром, двочленикові, складаються з основного членика та кігтя, на якому відкривається протока отруйної залози. Хеліцерами павуки схоплюють і вбивають здобич, у разі потреби розривають її; копають землю, переносять яйцеві кокони;

інколи хеліцерами самець утримує самку. Педипальпи щупальцеподібні, шестичленикові, їхні тазики розширені в жувальні лопати, що відокремлюють передротову порожнину, а волоски, що їх вкривають, призначені для проціджування їжі. Головна функція педипальп - чутлива. Особливо багато чутливих волосків — сенсил — на їхньому останньому членику. У самців кінцеві членики видозмінені в копулятивні органи. Ноги у павуків семичленикові. На лапках усіх ніг є два серпоподібні, гребінчасті кігтики; між ними міститься непарний придаток, кігтеподібний або у вигляді подушечки. Відносний розмір ніг різний залежно від способу життя. Ноги поліфункціональні. Вони призначені для пересування, викопування нірок, утримання здобичі та яйцевого кокона. За допомогою ніг павук натягає й розриває павутину, розчісує її. Все тіло павука та ноги вкриті численними волосками й щетинками, що є механо- та хеморецепторними сенсилами. Головогруди відділені від черевця вузьким стебельцем, яке у більшості павуків нечленисте. Лише зрідка у примітивніших павуків усі сегменти черевця мають тергіти, а на черевній стороні — поперечні борозенки. На черевній стороні недалеко від переднього кінця черевця міститься статевий отвір, що прикривається парою придатків. Праворуч і ліворуч від нього є щілиноподібні дихальця — отвори легеневих мішків. Далі назад розташовані дві-три пари павутинних бородавок, укритих численними (до 600) короткими трубочками, на кінцях яких відкриваються протоки різно збудованих прядильних, або павутинних, залоз. Секрет із них швидко твердіє на повітрі, утворюючи нитки павутини. Одна павутинка утворюється з багатьох волоконець, що склеюються між собою. Павутина відіграє надзвичайно важливу роль у житті павуків: із неї будуються ловецькі сіті, обплітається жертва перед її висмоктуванням, павутиною вистилають стінки нірок і кришечки для закривання входу в нірку, будують кокони для відкладання яєць. Павутина використовується для розселення молоді по повітрю та ін. Таке багатогранне використання павутини зумовлене наявністю різних її видів (суха, волога, гофрована, клейка і т.д.). За хімічним складом і фізичними якостями павутина дуже близька до шовку шовкопрядів, але значно еластичніша й міцніша.

Безперечно, розвиток павутинних залоз став передумовою прогресивного розвитку цієї групи тварин. Усі павуки — ненажерливі хижаки. Живляться переважно комахами, яких висмоктують. Добувають їжу різними способами: підстерігаючи жертву, активно полюючи на неї (при цьому у бродячих форм здобич обплутується павутиною), або використовуючи різні ловецькі пристрої, від простих сигнальних ниток павутини до складно збудованих ловецьких сіток. Дихають павуки легенями (чотирилегеневі павуки); легенями та трахеями (дволегеневі); а також лише трахеями (деякі тропічні види). У павуків виражений статевий диморфізм. Як правило, самці дрібніші за самок, іноді навіть карликові; вони мають яскравіше забарвлення, особливу форму окремих пар ніг і т.п. У павуків сперматофори не утворюються. Самець перед паруванням плете спеціальну павутинну сіточку, на яку випускає краплину сім'яної рідини, потім наповнює цією рідиною копулятивні органи, про які ми

згадували, описуючи педипальпи. Самець із наповненими сім'яною рідиною копулятивними органами активно відшукує самку, керуючись нюхом. Паруванню передують іноді довготривалі характерні рухи; відомі бійки самців за самку тощо. При паруванні самець вводить копулятивні органи в сім'ялриймачі самки. Запліднені яйця відкладаються в кокони, сплетені з павутини, й часто охороняються до виходу молоді, що схожа на дорослих особин. У деяких павуків після виходу з кокона молодь забирається на спину матері й перебуває там протягом кількох днів.

Практичне значення павуків недостатньо вивчено, але очевидно, що, знищуючи в значних кількостях комах — шкідників сільськогосподарських та лісових насаджень, вони відіграють позитивну роль. Проте краще відомі павуки, отрута яких діє на теплокровних тварин, у тому числі й на людину. При цьому отрута одних павуків має лише місцеву дію й спричиняє омертвіння та руйнування тканин у місці укусу, отрута інших — діє на весь організм і зокрема на нервову систему. Так, яд павуків роду *Mastophera*, що трапляються в Перу, часто уражує людей, які працюють на виноградниках; у момент укусу людина відчуває різкий біль, потім з'являється набряклість, а далі — некроз тканин, при якому можуть оголитись внутрішні органи. Широко відомі великі за розміром (до 10 см) павуки родини *Aviculariidae* — справжні павуки-птахоїди, яких часто тримають у неволі. Більшість із них не отруйні для людини, але є й такі, укуси яких може бути смертельним. В Україні найбільш відомі два види отруйних павуків. Тарантул великий степовий (*Lycosa singoriensis*) живе в степовій і лісостеповій зонах та в Криму. Цей павук, завдовжки 3—4 см, має жовто-буре тіло; головогруді округлотрикутні, черевце видовжене, овальне. Його укуси призводять у людини лише до місцевого запалення. Інший вид належить до роду *Latrodectus*, представники якого мають сильнотруючу на весь організм отруту. В Криму та окремих місцях степової зони трапляється так званий каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*). Розміри каракурта невеликі (самка — 10—20 мм, самець — 4—7 мм), колір чорний; самець і молоді особини обох статей із червоними плямами на черевці. Найбільш небезпечні статевозрілі самки. У важких випадках, якщо не буде надано медичну допомогу, через день-два після укусу настає смерть. Від укусів каракурта страждає худоба, особливо чутливі верблюди та коні, які часто гинуть. В Америці поширений не менш отруйний вид цього ж роду *L. mactans*, що дістав назву «чорна вдова».

Клас Морські павуки (Pantopoda).

До цього класу належать виключно морські членистоногі, що стоять, незважаючи на свою зовнішню схожість на павуків, цілком окремо серед інших членистоногих. Відомо понад 640 видів, більшість із них — мешканці субліторалі (частина морського дна завглибшки до 200 м, яка завжди вкрита водою) океанів і морів із нормальною солоністю води, але частину видів знайдено й на великих глибинах (до 5000—7000 м). У сильно опріснених морях пантоподи відсутні. У Чорному морі знайдено сім видів, найбільш поширені *Calipallene phantoma*, біля берегів Криму — *Tanystylum conirostre*. Довжина тіла (без ніг) становить від 0,8 до 18 мм. Воно складається з короткого тулуба, який

поділяється на головогруді та рудиментарне черевце. До головогрудей спереду причленований так званий хоботок, а по боках — частіше чотири, рідше п'ять або шість пар ходильних ніг. Довжина ніг часто в 10—20 разів більша за довжину тулуба, й здається, що тварина складається із самих тільки ніг (звідси й латинська назва, запозичена з грецької: пан — усе, под — нога). Хоботок, як правило, циліндричний або яйцеподібний, спрямований уперед, проте в деяких видів він підігнутий на черевну сторону і спрямований униз та назад. Головогруді складаються з 7—9 сегментів. Чотири сегменти зливаються між собою, утворюючи головний, або очний відділ, інші можуть бути або відокремленими, або зростатися між собою та головним відділом. Від переднього краю тулуба над основою хоботка відходить перша пара кінцівок, так звані хеліфори, позаду них зразу ж розташована друга пара — пальпи. На черевній стороні хоботка розташована третя пара кінцівок — яйценосні ніжки (у самців). Хеліфори складаються з 2—3 члеників і закінчуються клішнею; пальпи 5—10-членикові, яйценосні ніжки, як правило, 10-членикові. Ці три пари кінцівок значно коротші, ніж ходильні ноги, й у русі участі не беруть. У деяких видів хеліфори, пальпи та яйценосні ніжки більш-менш редуковані (зменшена кількість члеників) або зовсім зникають (найчастіше хеліфори). До задньої частини головного відділу та до всіх інших сегментів причленовані ходильні ноги, що мають однакову будову й закінчуються одним кігтикком, або у багатьох видів — ще з одним чи двома додатковими кігтиками. Цікаво зазначити, що розміри та форма тіла у пантопод змінюються залежно від глибини, на якій вони живуть. На мілководді, як правило, мешкають види, що мають коротке компактне тіло та короткі ноги. Глибоководні види мають довгі тонкі ноги й здатні плавати в товщі води. Більш того, дорослі особини деяких видів, наприклад роду *Nymphon*, які мешкають на мулкому дні у відкритому морі, вдвоє більші, ніж ті, що живуть у прибережній зоні. Тіло пантопод, що має, особливо в мілководних форм, численні шишкоподібні та горбкоподібні вирости, вкрите хітиною кутикулою.

Епітелій багатий на різноманітні залози. Ротовий отвір міститься на кінчику хоботка, всередині якого знаходиться велика мускуляста глотка, що діє як насос. У її задній половині є складна система кутикулярних щетинко- та волосоподібних виростів, котрі подрібнюють та проціджують їжу. Тверді частинки, що після цього залишаються, викидаються через ротовий отвір. Середня кишка коротка, але має бічні вирости (дивертикули), які заходять майже в усі кінцівки, завдяки чому значно збільшується поверхня кишки. Задня кишка відкривається на кінці редукованого черевця. Спеціальні органи виділення відсутні. Живляться пантоподи в дорослому стані м'якими тканинами багатьох морських безхребетних — гідроїдними та кораловими поліпами, медузами, губками, моховатками тощо. Своїми кігтиками та хеліфорами морські павуки чіпляються до тіла жертви, наприклад колонії гідроїдних поліпів, розшуковують гідранта й, зануривши в нього хобот, висмоктують. Кровоносна система незамкнена, представлена U-подібно зігнутою трубкою, що виконує роль серця, та системою лакун. Гемолімфа безбарвна. Нервова

система представлена над- і підглотковим гангліями, з'єднаними між собою конективами, й черевним нервовим ланцюжком. У деяких видів пантопод спостерігається концентрація гангліїв черевного ланцюжка. Своєрідну будову має частина нервової системи, що міститься в хоботку: на його передньому кінці є нервове кільце з трьома гангліозними потовщеннями, які з'єднані трьома нервовими корінцями з мозком. Від кільця вздовж глотки тягнеться нервове плетиво. Органи чуття розвинені слабо. Є чотири примітивні вічка, що містяться на особливому непарному горбку на спинній стороні передньої ділянки тулуба. За своєю будовою вони близькі до наушляльних очей ракоподібних. За допомогою очей пантоподи здатні лише розрізняти напрямок світла. У глибоководних форм очі іноді зникають. По всьому тілу пантопод розкидані численні чутливі волоски та щетинки. Пантоподи роздільностатеві. Часто спостерігається статевий диморфізм, зокрема в будові яйценосних ніжок. Гонади закладаються по боках кишки, але потім відростки статевих залоз розміщуються у потовщених сегментах 4—7 пар ніг. У середині ніг і дозрівають статеві продукти, які виводяться назовні через отвори на другому членику всіх або частини пар ніг. Яйця, відкладені самками, намотуються самцями на яйценосні ніжки й склеюються виділеннями особливих клейких залоз у щільні муфти. В них формуються личинки, які мають коротеньке тіло з хоботком, тричлениковими хеліфорами та двома парами також тричленикових кінцівок. Серце й статеві залози в личинки відсутні, проте є провізорні (личинкові) органи, наприклад двоклітинні або багатоклітинні павутинні залози, що лежать в основному членику хеліфор; їхні протоки відкриваються саме тут, на кінці порожнистого шипа. Секрет залоз у вигляді нитки, що твердне у воді, іноді слугує личинкам для прикріплення до муфти або безпосередньо до яйценосних ніжок самця, де вони залишаються до кінця метаморфозу. Але в більшості морських павуків личинка залишає самця й переходить до паразитичного способу життя, прикріплюючись до хазяїна за допомогою секрета тих самих залоз. У цих личинок відомі також пристосування для легкого проколювання стінок тіла хазяїна. Личинки паразитують на гідроїдних поліпах, актиніях, у мантійній порожнині двостулкових молосків. Молодь *Decachela dogieli* розвивається на амбулакральних борозенках морських зірок. Деякі личинки ведуть ендopазитичний спосіб життя всередині гастральної порожнини гідроїдів. Під час линяння вони втрачають другу та третю пари кінцівок, і личинка легко проходить крізь ротовий отвір гідроїда в його гастральну порожнину. Тут личинка росте, проте відновлені кінцівки міцно притискуються до тіла, і тварина має вигляд щільної грудочки.

Tun Tuxohodu (Tardigrada)

Всесвітньо поширені мікроскопічні (0,05 – 1,4 мм) мешканці вологих біотопів суходолу, прісних та морських водойм. Мають малосегментне тіло з нечітко відокремленою головою, яке несе чотири пари непочленованих ніг. Травна система наскрізна. Органів дихання та кровообігу немає. Нервова система носить метамерний гомономний характер. Роздільностатеві. Розвиток прямий, ріст супроводжується линяннями. Мають деякі риси, спільні як із

поліхетами, так і з членистоногими. Проте деякі особливості їхньої будови та ембріонального розвитку свідчать про те, що це самостійний, дуже своєрідний тип тваринного світу.

Клас Тухоходи (Tardigrada).

Населяють численні водні та наземні біотопи, активне життя всіх наземних видів можливе лише за наявності води. Понад 400 видів, в Україні – 50. Циліндричне коротке, товсте тіло з дещо сплющеною черевною стороною, без помітної членистості. Вважають, що воно складається з п'яти сегментів. Перший (зливається з головною лопаттю) не має кінцівок, наступні чотири несуть по парі ніг, три з них розташовані по боках, четверта – на задньому кінці тіла. Ноги коротенькі, нечленисті, у вигляді горбко-подібних виростів тіла з рухомими кігтками на кінцях. Тварини майже безбарвні й навіть прозорі, іноді жовто-зелені або сливово-зелені, фіолетові чи червонуваті. Постійний клітинний склад окремих тканин та органів, зокрема покривів, м'язів та середньої кишки, які в певних видів складаються з точно відомої кількості клітин, сталої протягом усього життя тварин.

Тун н'ятиустки (Pentastomida)

Невелика група (близько 70 видів) теплолюбних ендопаразитів дихальної системи хребетних тварин, систематичне положення не встановлено. Тіло видовжене, звичайно різною мірою звужене до заднього кінця. Зовні вкрите тонкою кутикулою і має зовнішню кільчастість. Характерна ознака – на передньому кінці тіла поблизу ротового отвору чотири склеротизованих гачки. М'язи поперечно-смугасті. Травна система – пряма трубка, наскрізна. Видільної, дихальної та кровоносної систем немає. Чоловіча та жіноча статеві системи складної будови. Ембріональний розвиток не вивчено. Життєвий цикл пов'язаний зі зміною хазяїв.

Клас П'ятиустки, або Язичкові (Pentastomida, або Linguatulida).

Більшість статевозрілих п'ятиусток – паразити легень рептилій; небагато видів роду *Linguatula* паразитує в носових пазухах собачих та кошачих, один вид (*Reigardia sternaе*) знайдено в яєчниках мартинів та крячків. Тіло має різною мірою виявлену кільчастість і нечітко поділене на передню та задню частини, що іноді підкреслюється різною будовою їхніх покривів. Задній кінець тіла в деяких видів роздвоюється. Розташовані на черевній стороні переднього кінця тіла чотири гачки можуть бути прості одинарні або подвійні і міститися на кутикулі на горбкоподібних виростах тіла або бути зануреними в кутикулярні кишені. Гачки рухаються за допомогою сильних м'язів; ними тварини прикріплюються до тканин хазяїна. Дорослі тварини кінцівок не мають.

Тун оніхофори (Onychophora)

Невелика група наземних хижих безхребетних, живуть лише в умовах підвищеної вологості в тропічному та помірному поясах південної півкулі Землі. У північній півкулі вони трапляються лише в Мексиці та Південно-Східній Азії. Понад 70 видів. Тіло нечітко поділене на голову з трьома парами придатків та тулуб. Тіло вкрите тоненькою еластичною кутикулою, яка не

виконує функції екзоскелета. Добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Порожнина тіла – міксоцель. Травна система слабо диференційована.

Кровоносна система незамкнена (трубчасте серце з метамерними остіями). Органи виділення – численні метамерні целомадукти. Дихання за допомогою трахей, які утворюють багато нерозгалужених пучків. Нервова система – парний надглотковий ганглії та два широко розставлених негангліозованих черевних нервових стовбури, з'єднаних між собою комісурами. Роздільностатеві; запліднення внутрішнє; розвиток без метаморфозу; більшість видів живородні.

До типу *Oncyrophora* належить один клас – *Protracheata*.

Клас Первиннотрахеїни (Protracheata).

Вологолюбні тварини. Оптимальні для життя умови (вологість, постійна температура) у підстилці тропічних та субтропічних лісів, під камінням та корчами, у різних укриттях поблизу води. Чутливі до висихання, тому в сухіших місцях зариваються глибше в ґрунт. Розміри від 2 до 15 см. Більшість видів темно-коричневого або коричневого кольору, але є й зелені, синьо-зелені, помаранчеві, блакитні; однотонні або зі смугами чи плямами. Тіло червоподібне, видовжене, циліндричне, дещо сплюснене на черевній стороні. Має кільчастість, яка не відповідає справжній сегментації. Без чіткої межі поділяється на голову та тулуб. Голова несе три пари непочленованих придатків. Попереду рота дві довгі антени, біля основи яких, на спинній стороні – пара очей. Антени мають зовнішню кільчастість, але на справжні членики не поділені. На черевній стороні перед ротовою порожниною – два мускулястих вирости, кожен з яких має міцну склеротизовану пластинку із зазубреними краями. Це єдина пара щелеп, що є в первиннотрахеїних.

Для засвоєння особливостей морфології та життєвих циклів означених груп скористатися рисунками №№ 184-201 (Щербак, Царичкова, Вервес. Книга 2, 1996) та №№ 90-122 (Догель, 1981).

Лекція 17.

**Тип Щетинкощелепні (*Chaetognatha*). Тип Фороніди (*Phoronida*).
Тип Моховатки (*Bryozoa*). Тип Плечоногі (*Brachiopoda*). Тип
Погонофори (*Pogonophora*). Тип Напівхордові (*Hemichordata*).
Тип Голкошкірі (*Echinodermata*)**

План лекції

1. Тип Щетинкощелепні (*Chaetognatha*), загальна характеристика.
2. Тип Фороніди (*Phoronida*), загальна характеристика.
3. Тип Моховатки (*Bryozoa*), загальна характеристика.
4. Тип Плечоногі (*Brachiopoda*), загальна характеристика.
5. Вториннороті тварини. Тип Погонофори (*Pogonophora*), загальна характеристика.
6. Тип Напівхордові (*Hemichordata*), загальна характеристика.
7. Тип Голкошкірі (*Echinodermata*), морфологія, фізіологія, розвиток.

8. Філогенія безхребетних.

Тип Щетинкощелепні (*Chaetognatha*)

Морські тварини, у більшості – пелагічний спосіб життя. Мають видовжене білатерально-метричне, часто прозоре тіло, поділене на головний, тулубний та хвостовий відділи. На передньому кінці черевної сторони голови – рот, оточений потужним ловецьким апаратом. По боках та на кінці тіла – плавці. Тіло вкрите тонкою кутикулою та одношаровим епітелієм, в деяких місцях – багатошарові ділянки. Дорослі тварини мають первинну порожнину тіла, але під час ембріонального розвитку закладається целом. Кишечник – пряма трубка, на межі тулубного та хвостового відділів – анальний отвір. Спеціальних видільної, дихальної та кровоносної систем немає. Нервова система – мозок (надглотковий ганглії), кілька невеликих гангліїв у різних ділянках тіла, потужний черевний ганглії та довгі конективи, що їх з'єднують. Гермафродити; розвиток без метаморфозу. До типу *Chaetognatha* належить один клас з тією ж назвою.

*Клас Щетинкощелепні, або Морські стрілки (*Chaetognatha*).*

Винятково морські хижаки, погано переносять опріснення, поодинокі види пристосувались до пониженої солоності води. Близько 150 видів, з яких три види – в Чорному морі (*Sagitta euxina* – ендемік) і один – в Азовському. Основна маса видів живе в товщі води, на різних глибинах, в постійному русі. У деяких видів є пристосування для ширяння у воді – широкі крилоподібні плавці (рід *Krohnitta*), зменшення маси тіла – редукція зубчиків, щетинок, м'язової тканини, яка поряд зі збільшенням об'єму тіла знижує питому вагу (рід *Naccisagitta*) тощо. Дев'ять видів родини *Spadellidae* живуть біля дна як на мілководді, де вони маневрують між водоростями та камінням, так і на більших глибинах (до 1000 м). Розміри – від 0,5 до 9 см. Найдрібніші види – придонні, найбільші – північні нектонні форми. Як правило безбарвні (важко помітити у воді). Червонуваті, оранжево-коричневі, жовто-зелені стрілки трапляються серед придонних видів. Тіло вкрите тонкою кутикулою, під якою одношаровий (пластирний) епітелій – краї клітин хвилеподібні й з'єднані так, що опуклість однієї клітини входить у заглиблення сусідньої. Зубчасте зчеплення надає епітелію розтяжність та гнучкість – для перешкодження розриву покривів при різких рухах.

Тип Фороніди (*Phoronida*)

Близько 20 видів. Морські донні тварини, живуть всередині трубок з органічної речовини, яку вони виділяють, зміцнених сторонніми частинками. Тіло витягнуте, червоподібне, передній кінець несе віночок в'їчастих щупалець, що розташовані на лофофорі. Вторинна порожнина тіла (целом) розділена діафрагмою на два відділи. Є шкірно-м'язовий мішок. Кишечник наскрізний петлеподібний, ротовий та анальний отвори зближені; анус – поза віночком щупалець. Є пара целомодуктів, які відкриваються в целом. Кровоносна система розвинена, органів дихання немає. Нервова система досить примітивна, представлена шкірним плетивом зі згущеннями. Спеціальних

органів чуття немає. Переважна більшість – гермафродити. Розвиток з метаморфозом, характерна личинка – актинотроха.

Клас Фороніди (Phoronidea).

Невеликі і середніх розмірів тварини (найдрібніший *Phoronis ovalis* – завдовжки 0,6 см, найбільший – *Phoronopsis californica* – до 37 см), живуть у трубках з органічної речовини, інкрустованих піщинками, довжина трубок більша довжини тіла. Тіло на передньому кінці має підковоподібний виріст – лофофор з двома рядами щупалець, який іноді спіралью закручується; задній кінець колбоподібно потовщений (ампула). Кількість щупалець залежить від розмірів тварини (до кількох сотень). Тварини ніколи не залишають своїх трубок, в яких вони вільно пересуваються, і лише виставляють назовні передній кінець тіла зі щупальцевим апаратом. Тіло прозоре, червоне, оранжеве або зелене, рідше безбарвне. Стінки тіла утворені шкірно-м'язовим мішком, який складається з шару епідерміса, вкритого тоненькою кутикулою, базальної мембрани, тонкого зовнішнього шару кільцевих та розвиненого внутрішнього шару поздовжніх м'язів. Зсередини шкірно-м'язовий мішок підстилає шар перитонеального епітелію. Передня частина тіла найбільш мускулиста та скоротлива. Усі м'язи в гладенькі. Серед епідермальних клітин розкидані чутливі клітини, пов'язані з нервовим плетивом, та залозисті клітини, серед яких є секреторні (речовина, з якої збудована трубка).

Тип Моховатки (Bryozoa)

Водяні бентосні тварини мікроскопічних розмірів (від 0,3 до 5 мм), колоніальний спосіб життя. Близько 4 тис. нині існуючих та 15 тис. видів, що вимерли. Більшість – мешканці Світового океану, значно менше – в прісній воді. Форма колоній різноманітна, більшість – дерево- або кущоподібні, є листоподібні та такі, що стелються по субстрату або обростають різні предмети. Розміри колоній невеликі – до кількох сантиметрів, але трапляються і значно довші – до метра й більше. Основу колоній складають годуючі особини (зооїди). Крім них є кілька типів видозмінених зооїдів що мають інші функції. Стінки тіла окремих зооїдів – з хітинової кутикули, шару епідермісу, шарів кільцевих і поздовжніх м'язів та перитонеального епітелію. У морських форм кутикула просякнута карбонатом кальцію. Стінки передньої частини тіла (поліпіда), вкриті тонкою еластичною кутикулою, завдяки чому поліпід легко втягується в задню частину тіла (цистид). На передньому кінці поліпіда розташований щупальцевий апарат, який має у різних видів різну будову. Порожнина тіла (целом) поділена септою з перитонеального епітелію на два відділи – невеликий кільцевий канал, що дає відгалуження з щупальцевий апарат, та велику порожнину зооїда, яка в прісноводних моховаток сполучається із загальною целомічною порожниною всієї колонії. Целомічна рідина містить протеїни та вільні клітини – целоцити. М'язова система, крім м'язів стінок тіла, включає пучки спеціалізованих м'язів, серед яких найбільшими є м'язи, що забезпечують швидке втягування поліпіда в цистид. Травна система петлеподібна; ротовий отвір – всередині віночка щупалець і веде в глотку – стравохід – ентодермальний шлунок – тонка ентодермальна

середня кишка – пряма кишка з анусом, що відкривається поза щупальцями. Спеціальні органи виділення – два целомодукти є лише в прісноводних моховаток. Основна частина екскретів у виводиться амебоцитами, що плавають у целомічній рідині. Наповнені продуктами розпаду амебоцити виходять назовні через епідерміс щупалець та стінки кишечника. Кровоносної системи немає; дихання через поверхню тіла, переважно через тонкі покриви щупалець. Нервова система – надглотковий ганглій, розташований між ротовим та анальним отворами, від якого відходять нерви до щупалець, стінок тіла та внутрішніх органів. Координація діяльності всіх зооїдів колонії зумовлена наявністю загальноколоніального нервового плексуса. Гермафродити. Будова статевої системи проста. Статеві клітини формуються з клітин мезодермального походження, під перитонеальним епітелієм. Запліднення внутрішнє, рухливі сперматозоїди активно рухаються від однієї колонії до іншої і вільно проникають у целом зооїдів зі зрілими яйцеклітинами. Дробіння яєць повне і в рівномірне, але не носить впорядкованого характеру. З яєць виходить личинка, що має різну будову в представників різних класів. Нестатеве розмноження – брунькування (ріст колоній).

До типу *Bryozoa* належать два класи: Покритороті (*Phylactolaemata*) та Голороті (*Gymnolaemata*).

Тип Плечоногі (*Brachiopoda*)

Виключно морські донні тварини, прикріпленій спосіб життя. Близько 280 сучасних та більше 10 тис. викопних видів. М'яке тіло в двостулковій черепашці. Стулки черепашки вкривають тіло не з боків, а з черевної та спинної сторін. Тіло займає третину черепашки, дві інші третини вистелені двошаровою складкою – мантиєю, і обмежують мантийну порожнину з фільтруючим апаратом, утвореним виростами тіла (руками), що вкриті численними щупальцями. Целомічні тварини, м'язова система включає окремі м'язи стінок тіла та різних органів, спеціалізовані м'язи, серед яких найбільше розвинені м'язи, що відкривають і закривають черепашку. Травна система наскрізна або анальний отвір відсутній. Органи виділення – одна або дві пари целомодуктів. Спеціальних органів дихання немає, і їх функцію мірою виконують руки. Кровоносна система – серце та система судин. Нервова система розвинена слабо, є навкологлоткове нервове кільце, від якого іннервується все тіло. Спеціальних органів чуття немає. Більшість – роздільностатеві. Гонади – в целомічних порожнинах мантиї, дві пари. Розвиток з метаморфозом або прямий.

Тип *Brachiopoda* включає один клас з тією ж назвою, до складу якого входять дві групи видів, які виділяються як підкласи – Беззамкові (*Inarticulata*, або *Ecardines*) та Замкові (*Articulata*, чи *Testicardines*).

Клас Плечоногі (*Brachiopoda*)

Мешканці морів з нормальною солоністю води. Розміри сантиметрові, найбільший сучасний вид *Magellania venosa* – 8,4 см. Усе м'яке тіло в черепашці, черевна стулка більша за розмірами, ніж спинна. Відкритий заокруглений край черепашки – передній кінець тіла, закритий більш загострений – задній. Хімічний склад черепашки різний у представників

підкласів Беззамкових (багато органічної речовини, а неорганічну частину складають фосфати кальцію і магнію) та Замкових (органічна речовина становить всього 2%, карбонат кальцію). Поверхня черепашки рідко буває гладенькою, звичайно на ній розвивається концентрична скульптурація, у тому числі добре помітні лінії наростання, та радіальна скульптурація у вигляді складок, ребер, зрідка голок. Стулки черепашки на задньому кінці з'єднуються в беззамкових за допомогою м'язів, а в замкових, крім того, ще й за допомогою виростів заднього краю черевної черепашки, що входять у заглиблення заднього краю спинної стулки, утворюючи замок – міцне зчленування, яке неможливо роз'єднати. Зрідка плечоногі прикріплюються до субстрату черевною стулкою (*Crania*), здебільшого – за допомогою особливого вироста тіла (ноги, або стебельця). Стебельце виходить з черепашки або між стулками, або через отвір у черевній стулці. Вкрите зовні товстою рогоподібною кутикулою. Стебельце міцно з'єднується з шорстким субстратом всією поверхнею підошви, що утворює його задній розширений кінець, або її коренеподібними відростками. На передньому кінці тіла – дві руки, які в різних видів мають різну довжину, форму і вкриті різною кількістю щупалець. Щупальця вкриті війками, завдяки їхнім коливальним рухам вода проганяється між щупальцями. Вздовж зовнішньої сторони рук проходить глибока, вкрита війками борозна, по якій дрібні частинки їжі підганяються до основи рук у ротовий отвір. Рух війок зумовлює постійну зміну води в мантійній порожнині (нормальне дихання).

Вториннороті тварини.

Вториннороті - група тварин, що включає такі типи серед безхребетних тварин: Голкошкірі, Погонофори, Напівхордові. Вториннороті - тришарові тварини (зародок їх з 3-х зародкових листків). У Вторинноротих, на відміну від первинноротих, у процесі зародкового розвитку ротовий отвір формується як новий утвір, незалежно від первинного рота - бластопора, на місці якого утворюється задньопрхідний отвір. Вториннороті мають вторинну порожнину тіла (целом); внутрішній скелет мезодермального походження; центральна нервова система виникає як впинання ектодерми. Є також групи тварин, які мають ознаки і Вторинноротих, і Первинноротих, що свідчить про спільне походження цих двох груп тварин від первинноротих безхребетних, у яких почала формуватися вторинна порожнина тіла. У Вториннотих, як правило, целом формується ентероцельним способом.

Тип Погонофори (Pogonophora)

Тип Погонофори було встановлено в середині ХХ століття. Трапляються усіх морях і океанах з нормальною солоністю води. Понад 150 видів. Мешкають на дні всередині хітинових відкритих з обох боків трубок різної будови. Протягом життя вони не залишають своїх трубок, але всередині них можуть вільно пересуватись вгору і вниз. Довжина трубок більша за довжину тіла. Речовина, з якої будується трубка, секретується численними багатоклітинними залозами, що відкриваються протоками на поверхні тіла. Більшість відомих видів безбарвні або білуватого кольору, напівпрозорі. Через покриви тіла,

особливо щупалець, просвічуються кровоносні судини, внаслідок чого щупальця бувають яскраво-червоними. Тіло нитко- або шнуроподібне, циліндричне, довжина перевищує товщину в 100 – 500 разів. Тіло складається з чотирьох відділів, які мають дещо різну будову в представників класів *Frenulata* та *Afrenulata*, або *Vestimentifera*; перший відділ несе щупальця (від одного-двох до багатьох тисяч). Тіло, включаючи щупальця, вкрите кутикулою, під якою – одношаровий епітелій з одноклітинними залозами. Під епітелієм – шар кільцевих і поздовжніх м'язів. Зсередини м'язи вистелені перитонеальним епітелієм, який обмежує розвинену вторинну порожнину тіла. Погонофори повністю позбавлені в дорослому стані травної системи. Живляться продуктами хемосинтезу, завдяки симбіозу з сіркоокислюючими бактеріями або поглинаючи з морської води амінокислоти. Органи виділення, якщо є, – целомодукти, в першому відділі тіла. Кровоносна система розвинена, замкнена, кровотік упорядкований. Кров червоного кольору (наявність гемоглобіну). Спеціальних органів дихання немає, газообмін – переважно через щупальця. Нервова система примітивна (нервове плетиво, на якому є згущення нервових клітин та волокон, так званий мозок, що міститься на черевній стороні першого відділу тіла й іннервує щупальця, та поздовжній нервовий тяж, що тягнеться уздовж всього тіла). Повністю залягає в товщі шкірного епітелію. Роздільностатеві, статевий диморфізм не виявлено. Погонофори стародавня група тварин; їхні трубки, описані під назвою *Sabelitida*, відомі з пізнього докембрію.

Tun Haniǵxorǵovi (Hemichordata)

Виключно морські донні тварини, не витримують опріснення. Більшість мешкає в теплих морях. Є як поодинокі ріючі форми, так і прикріплені сидячі організми, що утворюють колонії. Близько 100 сучасних та більше 1000 викопних видів. Білатеральносиметричні вториннороті целомічні тварини, тіло поділяється на три відділи: хоботок, комірць та тулуб. У кожному з відділів є свої целомічні мішки: непарний – в хоботку та парні – в комірці та тулубі. Порожнини хоботка та комірця зв'язані із зовнішнім середовищем целомодуктами, целомічні мішки тулуба замкнені. Характерна ознака – нотохорда – невеликий сліпий пружний виріст ентодермальної глотки, що направлений уперед до хоботка і слугує опорою для нього, а також парних метамерних зябрових щілин, через які кишечник сполучається із зовнішнім середовищем. Кишечник наскрізний; добре розвинена кровоносна система з упорядкованим кровотоком, рух крові завдяки пульсації замкненого перикардіального мішечка. Нервова система – суцільне нервове плетиво зі згущеннями нервових клітин у вигляді спинного та черевного тяжів. Роздільностатеві; статеві залози – в тулубному відділі. Запліднення зовнішнє.

До типу *Hemichordata* належать два класи: Кишководишні (*Enteropneusta*) та Крилозяброві (*Pterobranchia*).

Клас Кишководишні (Enteropneusta)

Вільнорухомі донні червоподібні тварини, переважно ріючий спосіб життя, довжина від кількох сантиметрів до 2,5 м. Близько 70 видів. Тіло чітко

поділене на три відділи. Хоботок має жолудеподібну або овальну форму; це – мускулястий утвір, добре пристосований для риття. Основа хоботка звужена в тонку шийку, яку охоплює другий, також мускулястий відділ тіла – комірць, що піднімається над поверхнею тіла у вигляді валка; на тулубний відділ припадає 9/10 довжини тіла. Передня частина тулуба прорізана по боках двома рядами численних вузьких зябрових щілин. Забарвлення здебільшого жовтувато-коричневе або коричневе з товстим шаром слизу, який виробляється численними слизовими клітинами, яких особливо багато на хоботку та комірці. Тіло вкрите ніжним війчастим епітелієм із великою кількістю одноклітинних залоз та чутливих нервових клітин. Епітелій лежить на тонкій безструктурній базальній мембрані, під якою – два шари м'язових волокон: кільцевий зовнішній та поздовжній внутрішній. У кожному відділі тіла є добре розвинені спеціальні м'язи (м'язи глотки, м'язи, що згинають та розгинають хоботок). Зсередини поздовжні шкірні м'язи підстелені війчастим перитонеальним епітелієм ціломічних мішків. Порожнина цілома хоботка сполучається із зовнішнім середовищем коротеньким каналцем з порою на спинній стороні хоботка (зрідка два каналці). Такі самі каналці з порами мають кожний з ціломічних мішків комірця; відкриваються в першу пару зябрових щілин. Через пору хоботка виводиться надлишок рідини, а через пори комірця – наповнення його ціломів водою та регулювання об'єму хоботка і його пружності, що необхідно при ритті нірок. Тулубні ціломи із зовнішнім середовищем не сполучаються. У комірці та тулубі ціломічні мішки з'єднуються над і під кишечником, утворюючи спинний та черевний мезентерії, проте обидва мезентерії в комірці та спинний у тулубі часто не суцільні, і тоді порожнини правого та лівого мішків сполучаються між собою.

Клас Крилозяброві (Pterobranchia).

Реліктова група морських тварин, близько 30 сучасних та близько 1000 вимерлих видів. Сучасні види об'єднують в три роди: *Atubaria*, *Cephalodiscus* та *Rhabdopleura*, майже всі вони – колоніальні тварини, що ведуть прикріпленій спосіб життя. Окрема особина має невеликі розміри, найбільший вид *Cephalodiscus densus* досягає 1,4 см, але більшість видів менші: від 0,2 до кількох міліметрів. Розміри колоній – кілька сантиметрів (до 25 см висоти при ширині близько 19 см). Тіло поділяється на три відділи. Хоботок, або головний щит, сплющений, має непарну ціломічну порожнину, з'єднану із зовнішнім середовищем двома порами, на його черевній стороні містяться залози, що продукують хитиноподібну речовину, з якої будуються трубки, в яких живуть ці тварини. Комірць має парний цілом, від нього відходить одна або кілька (до 8) виростів-рук, в які заходить ціломічна порожнина. Кожна рука має два ряди порожнистих щупалець, вкритих війчастим епітелієм. Вкорочений тулуб закінчується стебельцем або ніжкою різної довжини. М'язова система втратила риси шкірно-м'язового мішка завдяки сидячому способу життя. У комірці є сильні м'язи рук, при скороченні яких руки втягуються в трубку (їх вип'ячування назовні відбувається при підвищенні тиску в ціломах комірця при замкнених порах та скороченні м'язів його стінок), та м'язи глотки і два пучки

потужних м'язів, що йдуть до головного щита і віялоподібне прикріплюються до його черевної стінки. Крім того, є поздовжні м'язи стінок тулуба та м'язи стебельця, які продовжуються по черевній стороні тулуба до комірця. При їх скороченні тварина втягується в трубку.

Тип Голкошкіри (Echinodermata)

Тип тварин, що з'явився близько 580 млн років тому. Більша частина видів вимерла (близько 13 тис. викопних видів), нині – понад 6 тис. видів. Виключно морські придонні тварини, чутливо реагують на опріснення. Трапляються в морях та океанах усіх широт Земної кулі від припливно-відпливної зони до максимальних глибин океанічних западин. Вільноживучі тварини з радіальною, здебільшого п'ятипроменевою симетрією та елементами білатеральної симетрії; у тілі розрізняють оральну, на якій розташований ротовий отвір, та протилежну – аборальну сторони. Радіальна симетрія – явищем вторинним, про що свідчать деякі викопні форми, двобічна симетрія личинок голкошкірих та будова ряду органів сучасних видів. Зовнішня форма тіла набуває вигляду квітки, зірки, кулі, огірка тощо. Розміри між 5 та 50 см, хоча відомі види й менші, і такі, що досягають кількох метрів. Зовні голкошкіри вкриті одношаровим війчастим епітелієм (тільки у голотурій війок немає), є багато залозистих клітин, що виділяють слиз, липкий та отруйний секрет. Є пігментні клітини, які зумовлюють різноманітність і красу забарвлення багатьох голкошкірих. Під епітелієм – розвинений сполучнотканинний шар (кутис) мезодермального походження, який зсередини підстелений перитонеальним епітелієм, що обмежує целом. У плазмі клітин зовнішнього шару кутиса закладається внутрішній скелет, у вигляді мікроскопічних біокристалів (з кальциту та органічної речовини). Біокристали ростуть, набувають певної форми і випадають з клітин. Тут вони з'єднуються між собою, утворюючи невеличкі пластинки різноманітної форми або, зливаючись краями, утворюють великі губчасті пластини. На їх поверхні можуть формуватись різні вирости: голки (звідки й назва типу), шипи, особливі органи – педицеларії тощо. Мускулатура розвинена слабо; міститься переважно у променах, де скелетні елементи з'єднуються рухомо; оздоблені м'язами також рухомі вирости тіла: амбулакральні ніжки, скелетні голки та педицеларії. Лише голотурії мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок. Усі м'язи гладенькі. Целомічні тварини. Целом у них закладається у вигляді трьох пар мішків; з них, крім загальної порожнини, утворюються канали амбулакральної та перигемальної систем, осьові синуси, ампула осьового органа, статевий тяж. Загальна порожнина тіла досягає значного розвитку, за винятком морських лілей, в яких через наявність великої кількості сполучнотканинних тяжів, та в офіур – через розвиток особливих ектодермальних міхурів-бурс, що вдаються в порожнину тіла, її об'єм значно зменшується. Целом вистелений війчастим епітелієм, який вкриває також поверхню всіх внутрішніх органів, і заповнений прозорою рідиною, близькою за складом до морської води, але з домішками білків. У цій рідині міститься також велика кількість (розрізняють 14 типів) клітинних елементів (целоцитів), які беруть участь у розподілі поживних речовин,

диханні, виділенні, захисті організму від бактерій та паразитів. Відомо, що саме досліди з личинками морських зірок привели І.І. Мечнікова до створення теорії фагоцитозу.

Головні ознаки типу доцільно розглянути на прикладі морських зірок. Вони зустрічаються на різних глибинах. Деякі мешкають біля берегів та можуть залишатись без води до кількох годин, інші живуть на глибинах до 1000 метрів. Всі зірки дуже чутливі до ступіню солоності води, вони потребують океанічної солоності (біля 3,5%). Тому вони відсутні в Чорному та Балтійському морях.

Зірки можуть досягати розмірів до 70 см та більше. Кількість видів досягає 1700. Іноді мають яскраве забарвлення.

Зовнішня морфологія. Тіло морських зірок має вигляд п'ятипроменевої зірки, в якій розрізняють центральний диск та 5 променів, або рук. Деякі зірки мають більш як 5 променів – 6 або 9, 11, 13 та більше.

Для зручності орієнтування в тілі голкошкірих розрізняють лінії, які ідуть від центра до кінця променів, вони мають назву радіуси, або радіальні лінії. Лінії, які закінчуються на краю диска між сусідніми променями, позначаються як інтєррадіуси.

Тіло зірки сплющене у напрямку осі симетрії. В центрі одної з плоских сторін розміщений рот (оральна сторона), в центрі іншої – порошиця (аборальна сторона). Тварина повзає по поверхні ґрунту ротом донизу. Рух відбувається за допомогою амбулакральних ніжок, які розташовані на дні амбулакральної борозни на оральній стороні променя.

Стінка тіла складається з одношарового війчастого епітелія та з шару сполучної тканини, яка його підстеляє. Під сполучною тканиною залягає перитоніальний епітелій, який обмежує вторинну порожнину тіла, або целом, в якому містяться всі внутрішні органи.

Целом голкошкірих складається з кількох часток, які закладаються самостійно і які набувають різноманітних змін та утворюють кілька систем порожнин.

В підшкірній сполучній тканині розвивається вапняний скелет спочатку у вигляді мікроскопічних утворень, пізніше вони зливаються в більш крупні пластинки. Скелет ротової сторони розвинений сильніше. Кожний промінь має два ряди амбулакральних пластинок, які сполучені між собою по дві і приховують амбулакральну борозну. Сусідні пари амбулакральних пластинок сполучені рухомо за допомогою м'язів. Назвні від амбулакральних з кожного боку променя є ряд адамбулакральних пластинок, паралельно їм ближче до краю променя знаходяться 1 – 2 ряди крайових, або маргінальних пластинок.

Скелет аборальної сторони представлений більшою частиною численними вузькими вапняними перетинками. Серед них в одному із інтєррадіусів диска виділяється крупна мадрепорова пластинка, яка пронизана численними дрібними отворами. Від поверхні скелетних пластинок відходять шипи, голки. У деяких зірок короткі вигнуті вапняні

голки можуть сполучатися як дві половини ножиць та утворювати так звані педицілярії. Вони розкриваються та закриваються за допомогою особливих м'язів. Всі м'язи голкошкірих гладенькі.

Травна система починається ротом в центрі оральної сторони. Рот оточений м'якою кільцевою губою. Органи захоплення та подрібнення їжі відсутні. Рот сполучається зі шлунок за допомогою короткого стравоходу. Шлунок розташований всередині диска. Він переходить в коротку та вузьку задню кишку, яка відкривається в центрі аборальної сторони диска. У деяких зірок порошиця відсутня і задня кишка замкнена сліпо. Від шлунка в цілому променів відходять 5 пар довгих сліпих вип'ячувань, які мають бокові вирости. Це печінкові мішки, які виділяють травний сік. Зірки є хижаками. Вони живляться різними безхребетними, але головним чином малорухомими формами. Такими є двостулкові молюски, морські їжаки ... Зірки ковтають дрібну здобич цілком. Для споживання більш крупної здобичі вони вивертають шлунок через рот та огортають ним здобич. Таким чином перетравлення відбувається поза тілом хижака. Зірки споживають велику кількість устриць.

Нервова система примітивна. Майже повністю залягає в зовнішньому епітелії. Головна частина ЦНС складається з біляротового епітеліального потовщення, або нервового кільця. Від кільця відходять 5 радіальних нервів, які розташовані на дні амбулакральної борозни. Нерви доходять до кінця променів. Глибше, під поверхневою нервовою системою, в кожному промені проходить ще подвійний, слабкіший глибокий радіальний нерв. Крім того, в перитоніальному епітелії аборальної сторони диска залягає слабо розвинене аборальне нервове кільце, яке надсилає від себе 5 нервів по аборальній стороні променя. Таким чином, зірки мають одну поверхневу – ектоневральну (оральну) систему, яка вважається головною, а також дві глибокі – гіпоневральну та аборальну.

Поверхнева нервова система має переважно чутливий характер, глибокі – переважно руховий характер. Біляротове кільце є координуючим центром, який керує рухом всіх променів.

Органи чуття. Амбулакральні ніжки є органами дотику. Органами дотику є також п'ять коротких щупальців на кінцях променів. У основи щупальців лежить по одному очку, очка влаштовані просто, за типом очкових ямок, та вони здатні визначати тільки ступінь яскравості світла. Припускають, що зірки мають чуття нюху: вони повзуть в акваріумі за шматочком м'яса, який переміщається, навіть після видалення очей.

Амбулакральна система. Це система каналів, заповнена водянистою рідиною, за допомогою цієї системи відбувається рух. Вона починається на аборальній стороні диска мадрепоровою пластинкою. Пори пластинки ведуть в кам'янистий канал, стінки якого містять вапно. Канал спрямований до оральної сторони тіла і тут впадає в біляротовий кільцевий канал, який залягає під шлунок. Від кільцевого каналу беруть початок п'ять радіальних амбулакральних каналів, які утворюють бокові гілочки. Кожна

гілочка надсилає до оральної сторони каналець ніжки, який проходить між амбулакральними пластинками в одну з ніжок, а всередину тіла віддає невелику порожню ампулу. Амбулакральні ніжки – це порожні, дуже розтяжні вирости, які на кінці забезпечені маленькою присоскою. Ніжки сидять в 2 або 4 ряди на дні амбулакральних борозен. Рух відбувається наступним чином. Рідина амбулакральної системи спрямовується в амбулакральний канал променя, який розташований в напрямку руху зірки. Із каналу рідина потрапляє в ампули та після їх скорочення – в ніжки, які внаслідок цього сильно витягуються в напрямку руху. Ці ніжки прикріплюються до субстрату за допомогою присосок. Потім м'язи ніжок скорочуються, рідина із ніжок виштовхується в ампули, а самі ніжки значно скорочуються. Як наслідок тварина дещо підтягується за напрямком руху на ніжках, які присмоктували. Потім ніжки відчіплюються від субстрату, за рахунок скорочення ампул в них знов потрапляє рідина і т. д.

Рідина амбулакральної системи містить невелику кількість білку та за змістом наближається до морської води. Вода фільтрується через пори мадрепорової пластинки, потрапляє всередину через кам'янистий канал, вийчастий епітелій якого рухається у напрямку середини тіла. Для збереження рідини у багатьох зірок на амбулакральному кільці в інтеррадіусах є мішкоподібні вип'ячування – полієві пухирі. Швидкість руху морських зірок – 5 – 8 см на хвилину.

Органи дихання. Головними органами дихання зірок є шкірні зябра, але амбулакральна система також грає певну роль у диханні. Зябра – це короткі тонкостінні вип'ячування стінки тіла, в які надходить продовження целому. Вони містяться головним чином на аборальній стороні тварини, а також по боках амбулакральної борозни.

Через стінки зябер надходить кисень, який розчинений в морській воді. Він дифундує в целомічну рідину. Целомічна рідина прозора, безбарвна та містить численні амебоїдні клітини.

Перигемальна, або псевдогемальна система. Від загального целома, який містить внутрішні органи, виділяється частка, яка дає продовження в промені. Це т. з. перигемальна система каналів. Вона утворює біляротове кільце, яке залягає між нервовим і амбулакральним. Від кільця відходять радіальні перигемальні канали, кожний з яких поділений на дві половини поздовжньою вертикальною перетинкою. Перигемальна система містить ту саму рідину, що і целом. Вона супроводжує нервову систему і, можливо, забезпечує нервову тканину травними речовинами і охороняє її від здавлення: нервова система оточена перигемальною рідиною.

Кровоносна система. Всередині перетинки, яка залягає в перигемальних каналах, містяться лакуни незамкненої кровоносної системи. Вони об'єднуються біляротовим кільцем. Є також і аборальне кровоносне кільце, яке пов'язане з біляротовим за рахунок т. з. осьового органу.

На відміну від перигемальної системи, яка вистелена перитонеальним епітелієм, кровоносна система представляє собою систему порожнин в

сполучній тканині (лакуни), які позбавлені власної епітеліальної стінки. Рідина накопичується головним чином за рахунок надходження в лакуни травних речовин із стінки кишечника. Таким чином, вона відповідає не стільки крові, скільки лімфі вищих хребетних, тобто розносить по тілу травні речовини.

Виділення. Спеціальні органи виділення відсутні. Значна частина продуктів обміну речовин, які утворюються в тілі, виводяться назовні за допомогою амебоїдних клітин, які містяться в рідині всіх порожнин тіла. Якщо в тіло зірки ввести дрібні інертні часточки будь-якої речовини, амебоцити захоплюють ці часточки та виходять із тіла через його покрови. Під час виконання цієї функції вони використовують найбільш тонкі ділянки тіла, а саме шкірні зябра. Частина екскретів накопичується в шкірі та інших тканинах у вигляді жовтих зерен. Запас амебоїдних клітин в організмі постійно поповнюється. Цю функцію виконують особливі лімфатичні органи: тидеманові залози та осьовий орган. Тидеманові залози мають вигляд невеликих тілець, які розташовані парами на біляротовому амбулакральному кільцевому каналі по боках полієвих пазирів та кам'янистого каналу. Осьовий орган прилягає до кам'янистого каналу у вигляді продовгуватого мішка, який складається із губчастої тканини (видозмінена кровоносна лакуна). В чарунках губчастої тканини лежать численні овальні клітини, які активно діляться і таким чином утворюють нові амебоцити.

Осьовий комплекс органів. Осьовий орган разом з кам'янистим каналом та целомічними утвореннями, які проходять по орально-аборальній осі диска морських зірок, складаються в осьовий комплекс органів.

Головні складові частини комплексу – частки різних систем органів: 1) кам'янистий канал та мадрепорова пластинка амбулакральної системи; 2) осьовий орган з порожнинами кровоносної системи, які в ньому залягають; 3) дві відокремлені частини целома – лівий і правий осьові синуси: лівий відходить від біляротового кільця, правий розташований аборально (він здатний ритмічно скорочуватись – пульсувати – і тим самим сприяти руху рідини в кровоносних судинах осьового комплексу); 4) статевий синус (або частка целома, яка містить статевий тяж – статевий столон), який складається із статевих клітин, що розвиваються. Тяж починається від осьового комплексу на аборальному полюсі, а потім, розростаючись, дає початок зачаткам статевих залоз; в статевому тяжі статеві клітини не досягають кінцевого розвитку.

Статева система. Зірки роздільностатеві. Статеві залози мають вигляд гіллястих гроноподібних мішечків, які залягають попарно в основі променів та відкриваються назовні за допомогою коротких каналів між променями. Статеві продукти виводяться у воду, де відбувається запліднення.

Морські зірки здатні до регенерації. Вони можуть поновлювати промені. Промінь, який відірвано, здатний поновити центральну частину

зірки. Іноді у деяких зірок за наведеною схемою відбувається нестатеве розмноження.

До підтипу *Asterozoa* належать також Офіури, або Змієхвістки. Вони дуже схожі на зірок, але мають деякі значні морфологічні відмінності. До таких відмінностей належать відсутність порошиці, дихотомічне галудження променів у деяких видів. Всередині променів мають осьовий скелет із низки великих вапняних члеників.

У викопних офіур є типова для зірок амбулакральна борозна. У сучасних офіур краї борозни зійшлися і стали замкненими. Амбулакральні пластинки теж злилися і утворили ті великі вапнові членики (хребці). Хребці об'єднані м'язами, що дозволяє тваринам виконувати змієподібні рухи. Мадрепорова пластинка лежить на оральній стороні.

Травна система відрізняється не тільки відсутністю порошиці, але також відсутністю задньої кишки та печінкових виростів.

Амбулакральна система виконує функцію дихання, а не руху.

Нервова система має суттєві особливості. Ектоневральна система заглиблена всередину тіла, в радіальних нервах спостерігаються скупчення нервових клітин у вигляді гангліїв відповідно розташуванню хребців. Ендоневральна система розвинена дуже слабо. Перигемальна і кровоносна система - без істотних змін. Статева система представлена п'ятьма вузькими щілинами, які ведуть до 10 статевих сумок (бурс), куди відкриваються статеві залози. В сумках відбувається частковий розвиток запліднених клітин.

Офіури мають яскраве забарвлення. Здатні до автотомії променів, легко регенерують. В Чорному морі зустрічається 3 види офіур.

Підтип *Echinozoa* представлений двома класами: Морські їжаки та Голотурії.

Морські їжаки – тварини частіше круглої форми, вкриті вапняними голками. Біля 800 видів. Мають розміри від 2-3 см в діаметрі до розмірів дитячої голівки. Чутливі до солоності води, як і Морські зірки.

Зовнішня морфологія. На оральному полюсі тіло дещо сплюснене, в його центрі – рот. В центрі аборального полюсу – порошиця. По меридіанам від рота до порошиці ідуть амбулакральні борозни з амбулакральними ніжками. Таким чином, на відміну від зірок, оральний полюс більш розвинений у порівнянні з аборальним. Тіло розміщене в нерухомому панцирі із вапняних пластин, які міцно сполучені між собою.

Деякі голки на поверхні тіла прикріплені рухомо, забезпечені м'язами і іноді використовуються для руху. Серед звичайних голок на тілі є т. з. педицільарії, тобто голки, які видозмінені в щипці, які виконують захоплюючу функцію. Кожна педицільарія складеться із рухомого стебельця і трьох рухомих кінцевих гачків, які здатні за допомогою особливих м'язів стискатись, як щипці. Педицільарії виконують функцію очищення тіла від екскрементів, які при верхньому положенні порошиці і великій кількості

голок і виростів обов'язково накопичуються на поверхні тіла. Інші педицилярії мають три пари отруйних залоз і виконують захисну функцію.

Морські їжаки мають особливий апарат – аристотелів ліхтар. Це жуйний апарат. Він складається із 25 вапняних перетинок і пластинок, які рухомо сполучені за допомогою м'язів. П'ять із цих пластинок мають вигляд довгого гострого долота і оточують рот у вигляді вінця, утворюючи т. з. зуби. Аристотелів ліхтар рухомо сполучений з виростами нижніх інтрамбулакральних пластинок – вушками. Аристотелів ліхтар вдається в целом.

Морські їжаки живляться як тваринною їжею, так і морськими водоростями, які вони відшкрябують з поверхні кам'янистого ґрунту за допомогою зубів.

Амбулакральна система схожа на амбулакральну систему морських зірок. Дуже схожі також інші системи органів.

Голотурії відрізняються від інших Голкошкірих наявністю білатеральної симетрії. Кількість видів – до 600.

На відміну від інших голкошкірих вони мають витягнуту форму тіла (в орально–аборальному напрямку), нагадують огірок. Рот оточений десятьма щупальцями (видозміненими амбулакральними ніжками). На аборальному полюсі – анальний отвір. У більшості меридіанально розташовано 5 рядів амбулакральних ніжок. Скелет складається з окремих вапняних пластинок, які розташовані під епідермісом.

Мають шкірно-м'язовий мішок, який приймає участь в русі. Для голотурій характерний вторинний перехід до білатеральної симетрії. Тільки Голотуріям властиві спеціальні органи дихання – легені. Це 2 деревоподібно розгалужених органа, які відкриваються загальним отвором в клоаку. Рух води з киснем забезпечує ритмічне втягування її клоакою. Одночасно легені виконують видільну функцію, в них потрапляють амебоцити.

В Чорному морі зустрічається 3 види голотурій. В північних морях вони є об'єктом промислу.

Підтип Стебельцеві – *Crinozoa* представлений одним класом – Морські лілії – *Crinoidea*.

Це найдрівніша група Голкошкірих. Відомо біля 700 видів. Більшість веде прикріплений спосіб життя. Вони схожі на квіти. На верхній стороні чашечки розташовані рот і анальний отвір. Розрізняють стебельцеві та безстебельцеві лілії. Довге стебельце перших прикріплене до субстрату. Безстебельцеві плавають, або чепляються до субстрату за допомогою вусиків, які розташовані на аборальному полюсі. На відміну від інших голкошкірих у морських лілій оральна сторона спрямована доверху, а аборальна – донизу.

У морських лілій – п'ятипроменева радіальна симетрія. Від рота до променів (або рук) ідуть амбулакральні жолобки. Амбулакральні ніжки виконують кілька функцій: дихальну, функцію дотику і функцію доведення їжі до рота. Живлення пасивне. За допомогою амбулакральних ніжок та

війок епітелію амбулакральних борозен до рота надходять частки детриту та планктон.

Радіальна симетрія порушується тільки положенням анального отвору, який розташований інтєррадіально на оральній стороні.

Ембріональний розвиток голкошкірих є доказом їх походження від білатерально симетричних тварин та приналежності їх до вторинноротих організмів.

Яйця голкошкірих містять невелику кількість жовтка. Дроблення майже завжди повне та на початкових стадіях рівномірне (до стадії 8 бластомерів). Відбувається за радіальним типом. Тобто бластомери анімальної частини зародка розташовані безпосередньо над бластомерами вегетативної частини. Радіальний тип дроблення характерний для вторинноротих

Подальше дроблення у морських їжаків відбувається нерівномірно: після четвертого поділу (стадія 16 бластомерів) вісім анімальних клітин дрібніші за 4 крупних вегетативних бластомери, від яких відділилися 4 зовсім маленьких бластомери, які лежать на вегетативному полюсі. Так відбувається диференціювання на зачатки ектодерми (анімальні бластомери), ентодерми і мезодерми (4 крупних клітини). Маленькі бластомери утворюють пізніше личинкову мезенхіму.

У інших голкошкірих, наприклад у багатьох офіур і голотурій, дроблення яєць цілком рівномірне.

В подальшому в результаті дроблення утворюється типова бластула, а потім інвагінаційна гастрולה. Під час гастрольї відбувається відділення клітин личинкової мезенхіми до бластоцеля. Із неї розвиваються головним чином скелетні утворення личинок голкошкірих.

Наступним етапом розвитку Голкошкірих є утворення зачатків мезодерми і целома. На сліпому кінці гастрального вп'ячування відшнурковується від первинної кишки замкнена бульбашка, яка порожня всередині. Ця непарна бульбашка, або мішечок, ділиться на 2 мішечки, які розташовані по обидва боки від первинної кишки та представляють собою зачатки мезодерми і целома. В такому стані зачатки целома знаходяться на ранній стадії личинки голкошкірих. Такий спосіб утворення зачатків целома називається ентоцельним.

Одночасно з утворенням двох первинних зачатків целома в напрямку сліпого кінця первинної кишки відбувається вп'ячування ектодерми, яка зростається з первинною кишкою. Так утворюється вторинний рот у голкошкірих та інших вторинноротих. В той же час відбувається змикання бластопора. На його місці шляхом вп'ячування ектодерми утворюється задній відділ кишечника та анальний отвір. Так закінчується формування першої личинкової стадії, яка схожа у всіх голкошкірих.

Рання личинка голкошкірих має видовжено-овальну форму. На черевному боці, ближче до переднього кінця, є широке біляротове заглиблення, в середині якого розміщується рот. Біляротовий простір

оточений валиком миготливих клітин, або в'їчастим шнуром. Кишечник личинки складається з передньої, середньої та задньої кишки. По боках середньої кишки лежать ціломічні мішки. Анальний отвір також зміщено на черевну сторону. Таким чином, рання личинка всіх голкошкірих, яка має назву диплеврула, має яскраво виражену білатеральну симетрію.

Подальші зміни двох зачатків целома полягають в тому, що кожний з них перешнуровується на три зачатки (мішечки), і тепер по боках кишки лежать три пари зачатків целома, з яких два задніх більш розвинені. Із задньої пари зачатків розвивається безпосередньо порожнина тіла, а із їх стінок утворюється м'язова система, сполучна тканина, скелет, частини кровоносної системи, статеві органи. Правий середній зачаток, а часто і правий передній редукують. Із лівого переднього зачатка розвивається кам'янистий канал з мадрепоровою пластинкою, осьовий орган та псевдогемальні синуси. Із лівого середнього зачатка розвиваються інші частини амбулакральної системи. Всі ці зміни починаються на наступних за диплеврулою личинкових стадіях та завершуються під час метаморфозу.

Диплеврула перетворюється на другу личинкову стадію, яка відрізняється у різних класів Голкошкірих. Під час перетворення диплеврули головні зміни стосуються розростання та ускладнення в'їчастого шнура, який часто утворює складні вигини та вирісти. Крім того, спостерігаються відміни щодо розвитку личинкового скелету, так у личинок морських їжаків та змієхвосток личинки набувають дивовижних форм, зберігаючи при цьому білатеральну симетрію. Ці личинки мають різні назви: ехиноплутеус (морські їжаки), аурікулярія (голотурії), біпіннарія (морські зірки), офіоплутеус (офіури).

Перетворення личинок на дорослих тварин відбувається шляхом складного метаморфоза.

Філогенія безхребетних

Дослідити філогенію найпростіших дуже важко. Ті організми, що були давніми предками сучасних найпростіших і давно вимерли, не залишили після себе майже ніякого сліду. Для встановлення філогенетичних зв'язків між окремими формами, що зараз існують, біолог також не має достатньої кількості даних. Порівняльна анатомія цих організмів у зв'язку з незначним диференціюванням їх не дає достатньо переконливих аргументів.

При дослідженні взаємовідносин між окремими класами найпростіших насамперед стає питання, який з них слід вважати за найдавніший. Звичайно, найдавнішими не можуть бути ні інфузорії, які досягають значного рівня розвитку серед одноклітинних, ні споровики.

Свого часу найдавнішими формами вважали саркодових і зокрема амебу, виходячи з примітивності їх будови. Справді, відсутність в амеби сталої форми тіла, відсутність скелетних і скоротливих утворів, примітивний спосіб пересування, відсутність пелікули тощо — все це давало підставу вважати амеб найбільш давніми з найпростіших і виводити від них всі інші групи. Проте зараз більшість зоологів вважають, що

найдавнішою формою найпростіших є джгутикові, серед яких наявні форми, яким властивий рослинний тип живлення. Така думка ґрунтується на тому, що рослини на Землі виникли раніше, ніж тварини, і останні походять від перших. На користь цього погляду наводять такі факти. Від зелених джгутикових легко вивести безбарвні форми з тваринним способом живлення, а ряд саркодових на перших етапах свого індивідуального розвитку мають джгутики, що, можна думати, є відображенням походження цих форм від джгутикових.

Слід зауважити, що обидва ці погляди помилкові. Вважати саркодових, подібних до амеб, найбільш давніми формами лише тому, що їх тіло має найпростішу будову неможна. Ця простота могла стати явищем вторинним. Разом з тим твердження, що найдавнішими є джгутикові, оскільки для них властивий рослинний спосіб живлення, також помилкове. Взагалі правильніше сказати, що первинні організми не були ні рослинами, ні тваринами у повному розумінні цього слова, а живими організмами, від яких походять і ті, і другі. Проте цим організмам властивий був спосіб живлення ближчий до тваринного, ніж до рослинного.

Щоб зрозуміти правильність висловленого твердження, необхідно повернутись до питання про походження життя на Землі. Згідно з теорією академіка О.І. Опаріна, синтезові живої речовини передували утворення хімічних сполук, аж до складних органічних сполук, яких було надзвичайно багато в розчиненому вигляді у воді первинних океанів. Відповідні комбінації таких органічних сполук привели до утворення краплинок живої матерії, що мали примітивні властивості живих організмів, у тому числі і властивість живлення. Поживою для них були ті самі органічні сполуки, з яких вони щойно синтезувалися і які всмоктувалися цими краплинами живої матерії. Отже, виходячи з позиції цієї прийнятої і науково обґрунтованої теорії, первинним організмам був властивий тваринний спосіб живлення. Звичайно, що й структура протоплазми цих первинних істот була примітивною. Вони не мали ядра, щільної оболонки у вигляді пелікули або черепашки, не мали певної форми, не мали органодів руху у вигляді джгутиків чи війок, і цілком припустимо, що першим способом пересування таких організмів було пересування за допомогою псевдоніжок, оскільки джгутик є наслідком тривалого філогенетичного розвитку.

Дальшим етапом розвитку було утворення стародавніх предків джгутикових (первинноджгутикових), які і дали початок найпростішим, що існують тепер. Ще первинні джгутикові, очевидно, також мали властивість утворювати псевдоніжки які служили частково для пересування, а частково для захоплення їжі, тобто — вони за своєю будовою були подібні до сучасних амеб і сучасних джгутикових (як і деякі форми, що й зараз існують). Від первинноджгутикових походять і саркодові, і сучасні джгутикові.

Десь на перших етапах розвитку джгутикових, які продовжували жити органічними сполуками, при відповідних умовах розвинулися

форми, що набули властивостей рослинного живлення. Ці форми згодом дали початок справжнім рослинам, а другі гілки утворили сучасні безбарвні джгутикові.

На користь думки про походження рослин від організмів, яким був властивий анімальний спосіб живлення, говорять такі факти. Рослинні організми на перших етапах свого індивідуального розвитку живляться органічними речовинами, відкладеними в насінні. Якщо ж взяти до уваги, що в онтогенезі має місце відображення філогенезу, то можна думати, що тут ми маємо *відображення* походження рослин від організмів з тваринним способом живлення. Крім того, у вищих рослин певні їх частини живляться гетеротрофно. Слід також відмітити, що культури рослинних тканин (наприклад, ділянки коріння) також живляться органічними сполуками.

Нарешті, відмітимо ще й такий факт: водорості вважаються найстарішими представниками рослинного світу, але ж для вегетативного їх розмноження характерне утворення голих клітин, яким властивий вільний рух за допомогою джгутиків. За свою схожість з тваринним світом такі клітини називаються зооспорами. Це також слід вважати відображенням походження таких водоростей від джгутикових.

Про те, що предки сучасних саркодових мали джгутики, свідчить і той факт, що під час статевого розмноження гамет багатьох саркодових мають джгутики.

Предки сучасних саркодових, що походили від первинноджгутикових, дали початок двом гілкам: амебам, від яких пішли черепашкові амеби, і предкам сонцевиків та променяків.

Інфузорії являють собою групу високоорганізованих найпростіших, що походять від джгутикових. Між джгутиками і війками є багато спільного як у будові, так і в їх утворенні. Отже, припущення, що війки походять від джгутиків, цілком справедливе. Між джгутиковими і первинновійчастими є багато спільного. У первинновійчастих статевий процес відбувається способом копуляції і відсутнє диференціювання ядер на мікро- і макронуклеус. Сисні походять від війчастих інфузорій. Про такий зв'язок між ними свідчить онтогенез сисних. Брунька, що відокремлюється від материнського організму, утворює на собі кілька віночків війок і плаває деякий час як вільноживуча інфузорія. Лише згодом молода інфузорія прикрплюється до субстрату стебельцем, яке вона утворює, скидаючи війки. Безумовно, сисні зазнали таких змін у процесі еволюційного розвитку в зв'язку з переходом до сидячого способу життя.

Що ж до споровиків, то вони, на думку багатьох дослідників, мають подвійне походження. Частина їх походить від джгутикових, а частина від саркодових. Наприклад, грегарин і кокцидій споріднює з джгутиковими наявність джгутикових статевих форм, мікроспориції їх здатні утворювати псевдоподії, що наближає їх до саркодових. Спільні ж риси у цих двох груп споровиків можна легко пояснити однаковим (паразитичним) способом життя.

Предками грегарин були кишечні джгутикові. Епімерит грегарин є перетворений на апарат прикріплення джгутиковий апарат. Особливо нагадує джгутиковий апарат епімерит *Pogonites crinitus*. Кокцидії походять від грегарин; відповідних змін вони набули з переходом до паразитування в клітину. А про походження кров'яних споровиків від клітинних паразитів свідчить той факт, що кров'яні споровики перші стадії свого розвитку проходять у клітинах, про що була мова попереду. Отже, телоспоридії походять від джгутикових. Менш ясне походження неоспоридій. Виходячи з того, що деякі з неоспоридій мають здатність утворювати псевдоніжки, їх виводять від саркодових.

У тип кишковопорожнинних найпримітивнішу будову мають гідрозої.

Про їх примітивність насамперед говорять відсутність ектодермічної глотки і проста будова гастральної порожнини. Їх мезогля представлена переважно тонкою безструктурною перетинкою, примітивна нервова система носить дифузний характер, статеві клітини формуються в ектодермі тощо.

Генетичний зв'язок сифонофор з іншими гідрозоями безсумнівний, хоча сифонофори мають значно складнішу будову, що зв'язане з диференціюванням колонії. Щодо походження колонії сифонофор, то найбільш поширеною і найбільш ймовірною є думка, що це модифіковані потомки поліпоїдної колонії, де окремі особини спеціалізувалися в різних напрямках. Окремі особини поліморфної колонії сифонофор настільки спеціалізовані, що це стало приводом для деяких дослідників розглядати їх як окремі, не колоніальні особини, що походять від медуз, а окремі особини колоній вважати за органи тіла. Цей погляд не має належного обґрунтування і він заперечується онтогенетичним розвитком цих тварин, в якому відбивається їх філогенез.

Коли прийняти, що сифонофори походять від гідрозоїдних, та взяти до уваги їх індивідуальний розвиток і здатність поліпоїдної форми гідрозоїв утворювати колонію, в тому числі і медузоїдних особин, то буде зрозумілим, що поліпоїдна теорія походження сифонофор більш обґрунтована, ніж медузоїдна.

Є підстави вважати сифонофор потомками придонних форм, про що свідчить індивідуальний розвиток деяких з них. Так, наприклад, личинки парусника, який плаває на поверхні води, живуть на значній глибині.

Це, звичайно, не є випадковим і відображує походження сифонофор та умови життя їх предків.

За більш давніх слід вважати сифонофор з довгою стеблиною. Вкорочення стеблини та перетворення її на дисковидну форму є наслідком розвитку сифонофор.

Щодо походження медузоїдної і поліпоїдної форм взагалі одностайної думки ще нема. Проте думка, що більш давніми є поліпоїди, має більше підстав. Якщо припустити, що поліп походить від медузи, то можна було б

чекати, що в ньому збереглися якісь, хоч незначні залишки медузоїдної форми, чого ніколи не буває. До того ж медузоїдна форма має складнішу будову і виникла вона в зв'язку з розвитком статевого розмноження.

Щодо походження гідрозоїв, то нема ніяких підстав виводити їх з губок або навіть вважати, що вони мають спільного предка. І губки, і кишковопорожнинні походять від колоніальних джгутикових, але предок кишковопорожнинних, очевидно, мав вищу організацію з більш розвиненим статевим способом розмноження. Цей гіпотетичний предок спочатку, звичайно, мав поліпоїдну будову, яка є простішою і могла безпосередньо виникнути від високо розвиненої колоніальної форми, чого не можна припустити для медузи.

Прийнято вважати, що в основі нині існуючих кишковопорожнинних лежать форми, що мають і поліпоїдне, і медузоїдне покоління; відсутність того чи іншого розглядається як вторинне явище. Це буде цілком правильним щодо тих організмів, які мають лише медузоїдну форму, і може бути спірним щодо тих, які мають лише поліпоїдну форму. Вважають, наприклад, що прісноводна гідра втратила медузоїдне покоління в зв'язку з переходом до життя у прісній воді. Не виключена можливість, що предки гідри мали складнішу будову, проте відсутність в її розвитку будь-яких натяків на медузоїдне покоління дає підстави думати, що для предків гідри воно і не було властивим. Статеве розмноження гідри досить легко вивести від статевого розмноження колонії типу вольвоксів, де окремі групи клітин колонії дають початок статевим продуктам. Отже, є підстави вважати гідру потомком гіпотетичного поліпоїдного предка, який виник з колоніальної форми; інші ж кишковопорожнинні в умовах моря набрали складнішої організації.

Інші класи кишковопорожнинних досягли вищого ступеня розвитку. Тут ми маємо значне диференціювання гастральної порожнини. Проте схожість в організації перших трьох класів досить велика і генетичний зв'язок між ними безсумнівний. Більший зв'язок є між сцифомедузами і гідрозоями, ніж між гідрозоями і кораловими поліпами. У сцифомедуз, хоча й переважає медузоїдна форма, проте збереглася і поліпоїдна.

Менш ясне походження коралових поліпів. Складність будови їх стінки тіла та гастральної порожнини ставить їх вище від гідрозоїв. Разом з тим ми не маємо достатніх підстав твердити, що предки коралових поліпів мали медузоїдну форму. Очевидно, коралові поліпи походять безпосередньо від гіпотетичного предка, що мав поліпоїдну будову. Від цього предка, як ми вже говорили, з одного боку, пішли прісноводні гідри, а з іншого коралові поліпи, що досягли значно вищого розвитку.

Спірним є також і те, який підклас коралових поліпів давніший: восьмипроменеві чи шестипроменеві. Ряд даних свідчить за більшу примітивність шестипроменевих, але є й факти, що говорять за протилежне. Очевидно, мають рацію ті дослідники, які відмовляються виводити

шестипроменевих від восьмипроменевих чи навпаки, а вважають, що ті й інші мають спільного предка.

Реброплави, значно відрізняється від трьох інших. Реброплави мають ознаки примітивності в організації, але разом з тим у них є чимало ознак, що ставлять їх вище від інших трьох груп. Примітивним є спосіб пересування за допомогою війок, властивий лише личинкам перших трьох груп кишковопорожнинних.

Але ж у реброплавів наявний зачаток закладки мезодерми, що наближує їх до черв'яків. Реброплави розмножуються статевим способом, і нестатеве розмноження буває лише як виняток. Наявність двох щупальців (як і деякі інші ознаки) наближає їх до двобічно-симетричних: Будова гастральної системи реброплавів дала підставу Геккелю і ряду інших дослідників споріднювати їх з медузою. Отже, походження реброплавів мало зрозуміле. Дехто вважає, що вони походять від предків сучасних гідрозоїв. Проте, очевидно, буде правильним припущення, що обидві групи кишковопорожнинних (жалкі і нежалкі) розділились досить давно. Вихідною формою кишковопорожнинних були вільноживучі організми типу паренхімули І. І. Мечникова, які походили від колоніальних джгутикових.

Велика різноманітність, що спостерігається серед кишковопорожнинних, є наслідком пристосування до відповідних умов життя. Це особливо позначилося на реброплавах, сифонофорах та медузоїдних формах, що перейшли до вільноплаваючого способу життя. Повернення ж від вільноплаваючого до сидячого чи повзаючого способу життя, в свою чергу, відбилося на організації тіла. Так, наприклад, перехід деяких реброплавів до сидячого та повзаючого способу життя з чим зв'язана і зміна живлення, привів до ряду відхилень від типової для реброплавів будови.

Значний теоретичний інтерес становлять форми реброплавів, відкриті О.О. Ковалевським в Червоному морі, які поєднують в собі риси реброплавів і турбеларій.

Отже, тип кишковопорожнинних лежить в основі інших багатоклітинних тварин.

Питання філогенії війчастих черв'яків становить великий теоретичний інтерес. Правильне розуміння філогенії війчастих черв'яків розв'язує питання походження черв'яків взагалі та виникнення білатеральної симетрії. Що війчасті черви походять від кишечнопорожнинних, у цьому не може бути сумніву, проте походження окремих груп війчастих не з'ясовано.

Не з'ясованим, наприклад, є походження безкишечних і прямокишечних. Одні дослідники вважають їх спрощеними гіллястокишечними, а інші, навпаки, вважають, що ця простота є первинною і від них походять гіллястокишечні. Коли стати на останню точку зору, та зробити припущення, ніби безкишечні форми походять від планулоподібних істот (подібних до личинок кишечнопорожнинних), тоді

можна було б легко змалювати філогенетичні зв'язки між різними групами війчастих, виводячи їх від давніх планулоподібних предків. Проте така думка мало ймовірна. Важко припустити, щоб планулоподібні форми, від яких походять кишкопорожнинні, могли безпосередньо дати початок тришаровим істотам, між якими, з одного боку, та планулою, з іншого, величезна різниця.

В. В. Заленський вважав, що війчасті черви є деградованими істотами, які походять від п'явок. Ця думка, звичайно, помилкова, бо виводити турбеларій від інших червів нема ніяких підстав. Обґрунтованим і поширеним є погляд на філогенію війчастих червів як на тварин, споріднених з реброплавами. На користь цієї теорії говорить значна подібність між ними. Обидві ці групи тварин рухаються за допомогою війок; багато спільного є в будові їх травної системи; у деяких війчастих червів над мозковим ганглієм розміщений орган рівноваги, що відповідає аборальному органу реброплавів; у реброплавів помітна закладка третього зародкового шару, який цілком яскраво виражений у війчастих червів. У цих червів у будові нервової системи має місце відбиток радіальної симетрії, а в деяких – і в будові видільної системи. Деякі війчасті черви не мають яйцеводів, і яйцеклітини виходять назовні через рот, як у реброплавів. Можна установити багато рис подібності в розміщенні тих чи інших органів у тілі реброплавів і мюллерівських личинок турбеларій тощо. Нарешті на користь спорідненості між турбеларіями і реброплавами досить переконливо свідчать відкриті видатними вченими - О.О. Ковалевським та О.О. Коротнєвим - дві форми реброплавів. Відкритий в 1881 р. О.О. Ковалевським реброплав *Coeloplana metschnikowi* сплюснутий, суцільно вкритий війками і не має гребних пластинок; кишечник його розгалужений, без радіальних каналів і нагадує кишечник турбеларій. Цей реброплав не лише плаває, а й може вільно повзати. На відміну від турбеларій, він має типовий аборальний орган та два добре розвинені щупальця.

Не менш цікавий у цьому відношенні реброплав *Stenoplana kowalewskij*, якого у 1885 р. відкрив О.О. Коротнєв. Маючи велику подібність до турбеларій, *Stenoplana* разом з тим має 8 ребер, що усуває будь-який сумнів щодо її відношення до реброплавів.

Згадані відкриття, а також висновки, зроблені з них О.О. Ковалевським та О.О. Коротнєвим, ствердились пізнішими дослідженнями японської *Coeloplana*, молоді стадії якої мають типові гребні пластинки.

Отже, О.О. Ковалевський і О.О. Коротнєв своїми дослідженнями з'ясували перехід від кишкопорожнинних до червів. Виходячи з правильного розуміння розвитку, який проходить у певному середовищі і залежить від нього, згадані вчені показали, як із зміною життєвих умов (перехід до повзаючого способу життя) відбулися зміни в будові цих тварин. З переходом до придонного життя тіло тварини поступово сплюсилось по головній осі. З цього часу не всі частини організму реброплава перебувають в однакових умовах: кінець, яким тварина просувається вперед, зазнає в

більшій мірі різних подразнень, у зв'язку з чим центральна нервова система пересунулася до переднього кінця, на ньому розвинулися очі тощо. Поряд з такими змінами в будові відбувалась поступова заміна радіальної симетрії білатеральною. Між повзаючими реброплавами і вйчастими червами є ряд інших спільних рис схожість кишечника цих реброплавів з кишечником багатогіллястокишечних, розміщення рота у тих і в інших на черевній стороні тіла тощо.

Отже, *Coeloplana* і *Stenoplana* допомагають нам зрозуміти шляхи розвитку вйчастих червів від реброплавів. Проте не зовсім зрозумілим залишається походження прямокишечних і безкишечних. Ми знаємо, що на будову травної системи дуже впливають життєві умови, під впливом чого кишечник не лише змінюється в бік ускладнення або спрощення, а й може зовсім зникнути, як це ми маємо у деяких плоских червів. Тригіллястокишечних турбелярій легко вивести від багатогіллястокишечних. Перші далі змінювались у бік білатеральної симетрії тіла. Беручи це до уваги, можна припустити, що прямокишечні і безкишечні є спрощеними формами, а спрощеність (зникнення кишечника) відбулася у зв'язку з певними змінами умов життя.

Вйчасті черви дали початок ряду інших форм і зокрема паразитичним плоским червам.

Цестоди є типовими представниками плоских червів. Під впливом паразитичного способу життя в організмі цестод відбувалися значно більші зміни, ніж у сисунів. На передньому кінці їх тіла розвинувся потужний апарат прикріплення у вигляді присосків та гачків, а в деяких цестод загострені задні краї члеників, що допомагає їм чіплятись за стінки кишечника і чинити опір пересуванню їжі.

У кишечнику паразит з усіх боків оточений перетравленою, готовою для всмоктування, їжею. У таких умовах виникає здатність всмоктувати їжу всією поверхнею тіла і, разом з тим, зникає кишечник, який до того і не міг би забезпечити живлення таких гігантських паразитів, завдовжки 12 м і більше.

Трематоди і цестоди живуть в умовах відсутності доступу вільного кисню. У цих умовах виникла здатність до анаеробного дихання, що відбувається за рахунок розщеплення глікогену, який у великій кількості нагромаджується в організмі цих паразитів.

Як пристосувальна особливість, що має значення для збереження виду, у цестод розвинулася велика плодючість та здатність до зміни хазяїна, що забезпечує поширення паразитів.

Слід проте відзначити, що генетичний зв'язок цестод з якимись іншими групами плоских червів не досить ясний. У свій час вважали, що примітивними предками цестод є нерозчленовані форми, які походять від сисунів.

На думку інших дослідників, примітивними цестодами слід вважати не представників ряду псевдофілід, а тетрафілід. Цей погляд базується на

тому, що тетрафіліди паразитують в селахій, що є найбільш давніми хребетними, тоді як псевдофіліди у селахій не трапляються. Проте ця думка є хибною. Вона насамперед ґрунтується на неправильному, метафізичному співвідношенні між паразитом і хазяїном. Стародавність хазяїна не завжди свідчить про стародавність паразита або навпаки, так само як філогенетичні зв'язки між якимись формами паразитів ще не є переконливим доказом філогенетичних зв'язків між їх хазяями.

Але, крім того, які б цестоди ми не вважали за найбільш примітивних, між ними і сисунами існує велика відмінність, яка дає підстави брати під сумнів походження перших від других. Ця відмінність полягає не лише у відсутності у цестод кишчика, що можна було б розглядати, як дальшу зміну під впливом паразитизму; між цестодами і сисунами можна знайти значну відмінність у будові статевого апарата тощо. Нарешті, вважають за мало ймовірне, щоб сисуни, що є спеціалізованими паразитами, могли дати початок цестодам.

Більш ймовірною є інша думка, згідно з якою предками цестод є війчасті черви (турбелярії). Вважають, що сколекс цестод гомологічний передньому кінцеві тіла війчастих; велика схожість є також у будові видільної системи цестод і війчастих червів. Отже, є підстави вважати, що війчасті черви були предками як сисунів, так і цестод, причому останні відокремилися від війчастих я значно раніше, ніж сисуни, і внаслідок пристосування до відповідних умов набули значно більших змін.

Палеонтологія не дає нам належних даних про організацію предків сучасних щетинконогих, і про філогенію їх доводиться говорити на підставі даних порівняльної анатомії та ембріології.

На базі дослідження ембріонального розвитку в свій час виникла так звана *трохофорна теорія* філогенії щетинконогих, у якій особливе значення приділялось личинці поліхет - трохофорі. Біологи кінця минулого століття вважали незаперечною істиною те положення, що онтогенез є скорочене повторення філогенезу і що личинкова стадія повторює в своєму розвитку історію своїх предків.

Виходячи з цих міркувань, вважали, що різні тварини, які в своєму розвитку проходять трохофорну стадію, мають між собою генетичні зв'язки, і що їх спільним предком був трохофороподібний організм - *трохозоон*.

Цей гіпотетичний предок близький до реброплавів, але мав білатеральну будову. Метамерія, за цією теорією, виникла з вегетативного розмноження: під час поперечного поділу утворилася стробіла, в якій окремі особини перетворилися в сегменти єдиного організму.

На перший погляд така думка про походження щетинконогих здається правдоподібною, проте вона не має належного обґрунтування і не відповідає дійсності. Ми вже раніше згадували, що онтогенез не є стисле повторення філогенезу, а в ньому лише відображується філогенез; У процесі розвитку різні стадії онтогенезу підпадають певним змінам відповідно до

умов життя, і тому не всі риси личинки дають відображення рис свого предка.

Деякі біологи намагалися вивести кільчаків безпосередньо від кишковопорожнинних. За цією теорією предками кільчаків є коралові поліпи. Ротова щілина їх ніби видовжувалася і посередині заростала, а жолобки по краях перетворилися один на ротовий отвір, а другий - на анальний. Камери порожнини тіла, за цією теорією, утворили метамери. Ця теорія також недостатньо обґрунтовує походження кільчаків.

Пошуки предків кільчаків поза групою червів слід вважати помилковими. Є підстави припускати, що кільчаки походять від війчастих червів. На користь цього говорять такі дані:

1. Метамерію щетинконогих можна вивести з несправжньої метамерії турбеларій. У цьому напрямі можна помітити деяку спільність загальних рис будови нервової системи. У деяких турбеларій від поздовжніх нервових стовбурів відходять бокові гілки через однакові проміжки, що при дальшому розвитку могло утворити нервовий ланцюжок. Крім того, у турбеларій відмічено правильну повторюваність деяких інших органів бокових гілок кишечника, гонад. Така будова кидає світло на можливість походження справжньої метамерії.

2. Метанефридії кільчаків не важко вивести від протонефридів турбеларій, тим більше, що деяким кільчакам властиві видозмінені протонефридії, про що вже була мова раніше. Крім того, у трохофор, а також у нижчих кільчаків є типові протонефридії.

3. Нарешті, є багато спільного і в розвитку паренхіматозних і кільчастих червів: спіральний тип дроблення, закладання деяких органів тощо. При сукупності ряду спільних рис у будові личинок (мюллерівської личинки, трохофори).

Теорія походження кільчаків від паренхіматозних червів має серед зоологів найбільше прихильників. Проте ряд дослідників заперечує цю теорію і вважає, що у вирішенні питання філогенії кільчаків велике значення має питання походження вторинної порожнини (целому), тим більше, що з целомом зв'язане утворення гонад, метанефридів, ускладнення кровоносної системи тощо. Целом, як відомо, властивий для частини первинноротих (кільчаки, молюски) і для вторинноротих. Закладка його у цих двох груп тварин відбувається по-різному. У вторинноротих його закладка відбувається ентоцельним способом, тобто за допомогою випинань первинної кишки, у первинноротих його закладка відбувається телобластично, тобто утворюється з телобластів, що занурюються всередину зародка. Виникає питання: а чи мають ці два типи утворення целома філогенетичний зв'язок і який з них є первинним? В.М. Беклемішев вважає, що походження первинноротих, які мають целом, і вторинноротих, зв'язане з стародавніми реброплавами. На підтвердження такої думки він наводить вагомні аргументи. Так, коли взяти до уваги, що ентоцельний спосіб утворення целому вторинноротих зв'язаний з походженням їх від

кишечнопорожнинних, то можна було б припустити, що телобластичний спосіб є вторинним явищем. Проте не можна не погодитися з П.П. Івановим, який вважає таку думку неймовірною, оскільки телобластичний спосіб утворення целому характерний для тварин, що стоять на нижчому ступені розвитку.

Відома ще й інша теорія походження целому, що називається гоноцельною. Прихильники цієї теорії виходили з того, що гонади тісно зв'язані з целомом, і вважали, що спочатку целом утворився з порожнин гонад, які були метамерно розміщені; целомодукти ж за цією теорією розвинулися із статевих проток. Ця теорія заперечувалася і раніше, а зараз проти неї висуваються незаперечні аргументи. Наприклад, у деяких тварин статевий зачаток утворюється досить рано і незалежно від целома в інших частинах зародка, і лише після утворення целома мігрує в його епітелій.

Щодо зв'язків між ентероцельним і телобластичним способом утворення целому, то між ними спільним є те, що в обох випадках целом розвивається з ентодермальних зачатків (у першому випадку з кишкової ентодерми, а в другому - з бластомера, що також належить до ентодермального зачатка). Проте це ще не дає підстави виводити якийсь один спосіб утворення целома з другого. Очевидно, в процесі філогенезу ці два способи виникли незалежно один від одного.

Отже, питання походження кільчаків не можна вважати остаточно вирішеним. Заслуговує на увагу думка М.О. Ліванова, який вважає, що кільчаки походять від немертиноподібних предків.

Що ж до філогенії малощетинкових, то не може бути сумніву в тому, що вони походять від поліхет. Зміни, що відбулися в організації малощетинкових, зв'язані з переходом їх до життя у прісній воді та ґрунті.

Сплюснутість тіла, наявність присосків і паренхіми давали привід споріднювати п'явок з плоскими червами і розглядати їх як перехідну форму від плоских червів до кільчаків. Проте ця думка не має жодних підстав, і від неї довелося відмовитися. Організація п'явок свідчить про їх безумовну приналежність до вищих червів. Багато ознак (будова нервової і кровоносної систем, видільних органів, характер розвитку п'явок тощо) свідчать про їх зв'язок з малощетинковими кільчаками. Спільність у будові цих двох груп така велика, що походження п'явок від олігохет не викликає ніякого сумніву. Відсутність целому і наявність паренхіми є вторинним явищем, що виникло в певних умовах життя. У цьому напрямі становить інтерес одна паразитична форма - *Acanthobdella pelledina*, що має добре розвинену вторинну порожнину, поділену поперечними сегментами на камери; на передніх сегментах п'явок цього виду є по вісім щетинок, як у дощового черв'яка. Ці п'явки примітивні і займають проміжне місце між олігохетами і звичайними п'явками. Від подібних примітивних п'явок походять сучасні хоботні та щелепні.

Панцирні моллюски, або хітони, мають риси подібності до багатощетинкових червів: личинка — трохофора, тип нервової системи

(ортогон), відсутність очей, щупалець, метамерні органи (які повторюються): пластинки панциря, зябра. Примітивні двостулкові мали одну цільну черепашку. Але перехід до життя на м'яких субстратах змусив захищати тіло з боків. В процесі еволюції черепашка перегнулася навпіл і розділилась на дві стулки, в зв'язку з цим редукувалась голова і розвинулись ротові лопаті. У примітивних родів червононогих молюсків зберігається білатеральна симетрія тіла, наприклад у блюдечка.

За планом будови Членистоногі дуже подібні до Кільчастих червів. І не випадково в ХІХ столітті зоолог Ж. Кюв'є об'єднав кільчаків і членистоногих в один тип "*Articulata*", що означає "членисті", що свідчить про рідство цих груп.

Порівняльно-морфологічний аналіз ракоподібних показав, що кожен сучасний підклас має декілька унікальних вихідних ознак. Наприклад, у зяброногих раків голова не злита, з залишками сегментації; у Вищих раків є черевні ноги (примітивна риса) та в деяких видів нараховують дві пари нирок.

Найбільш стародавню групу складають водні хеліцерові з зябровим диханням: мечехвости та ракоскорпіони. Саме ракоскорпіони першими вийшли на суходіл, доказом цього є перехідні форми викопних ракоскорпіонів до скорпіонів, які вже належать до сухопутних хеліцерових.

Щодо походження трахейних серед біологів немає єдиної думки. Деякі дослідники вважають, що трахейні своїм походженням не становлять єдиної групи. На їх думку, первиннотрахейні походять від поліхет, але займають відокремлене положення, а губоногі та інші багатоніжки розглядаються як дві групи, що також не мають між собою генетичного зв'язку.

Щодо походження комах думки дослідників розходиться по двох напрямках. Одні вважають, що комахи походять від поліхет через первиннотрахейних і багатоніжок. Друга група дослідників, до яких належать палеонтологи, комах виводять від нижчих раків, а первиннотрахейних розглядають як сліпу гілку, що має безпосередній генетичний зв'язок з кільчаками. Прихильники цього погляду намагаються обґрунтувати його тим, що личинкові стадії викопних комах жили у воді і дихали трахейними зябрами, подібно до сучасних веснянок та одноденок. Отже, беручи до уваги спосіб життя личинок викопних комах та диференціювання їх тіла, вважають, що це ніби може бути підставою виведення комах від раків, які є водними тваринами.

Звичайно, досліджуючи філогенетичні зв'язки між окремими групами тварин, не доводиться відкидати даних палеонтології, проте в даному разі з теорією палеонтологів погодитись не можна. У цій теорії ігнорується той факт, що комахи дихають трахеями, які утворюються внаслідок вгинання шкіри, і трахейні зябра веснянок та одноденок слід розглядати як явище вторинне, що виникло в зв'язку з пристосуванням до водного середовища. Не доводиться виводити трахейні зябра і від кінцівок: трахейні зябра личинок

веснянки і одноденок утворюються в різних місцях, в різній кількості і незалежно від кінцівок, що свідчить про інше їх походження. Безумовно, що між первиннотрахейними, багатоніжками та комахами є значна різниця в будові їх тіла, і важко установити поступовий перехід від однієї до іншої групи, проте цю різницю не слід перебільшувати. Цілий ряд ознак, що їх мають і первиннотрахейні, і багатоніжки і комахи, говорять про їх філогенетичні зв'язки. Дослідники першого напряму беруть до уваги сукупність різноманітних ознак, які споріднюють комах з багатоніжками, і вважають, що комах треба виводити від предків, близьких до сучасних багатоніжок, а останніх - від первиннотрахейних.

Отже, предками членистоногих є, безумовно, багатощетинкові черви. Можна відмітити три основні гілки членистоногих, що походять від кільчаків. Першою гілкою є зябродишні, які зберегли значну спільність з багатощетинковими кільчаками і в будові тіла. До другої гілки належать хеліцерові, які не безпосередньо походять від кільчастих червів, а зв'язуються з ними через вимерлих предків ракоподібних, які жили у воді і дихали зябрами.

До третьої гілки належать трахейні.

Щодо філогенетичних зв'язків між окремими групами трахейних, то можна прийти до такого висновку. Багатощетинкові кільчаки дали початок первиннотрахейним, від яких досить давно відгалузилися багатоніжки. Від первинних багатоніжок походять комахи.

Філогенетичні взаємозв'язки між первиннобезкрилими і крилатими комахами поки ще не цілком зрозумілі. Деякі дослідники вважають, що первиннобезкрилі, які мають ряд ознак примітивної організації, слід розглядати як проміжну ланку між багатоніжками і комахами. Але проти такого погляду є небезпідставні заперечення. Деякі ознаки первиннобезкрилих (відсутність вусиків і трахей в окремих видів) є явищем вторинним. Тому інші дослідники схильні розглядати первиннобезкрилих як неотенічні форми, що походять від крилатих. У дослідженні розвитку і філогенії комах і інших членистоногих велика заслуга належить П.П. Іванову.

Голкошкірі належать до групи вторинноротих. Свідченням цього є утворення ануса на місці бластопору, вторинне закладання рота, ентероцельне походження мезодерми та трьохсегментна личинка. При цьому будова дорослих голкошкірих дуже своєрідна, їх важко порівнювати зі всіма іншими безхребетними. Але загальна для всіх голкошкірих личинка диплеврула дає уяву про пращурів. Це була білатерально симетрична олігомерна тварина з трьома парами ціломічних мішків і яка вільно рухалася. Ротовий отвір був розташований на черевній стороні тіла ближче до переднього кінця, анальний отвір – ближче до заднього кінця. Від цього гіпотетичного організму походять не тільки нижчі голкошкірі, а, вирогідно, і всі вториннороті. Для цього висновку існують наступні факти. У ланцетника на одній з зародкових стадій закладаються 3 первинних

сегмента (сегментованість дорослої тварини є наслідком вторинного розчленування задньої пари целомів).

Поява перших голкошкірих пов'язана з переходом їх білатерального пращура, який вільно рухався, до сидячого способу життя, що призвело до надбання радіальної симетрії.

Припускають, що прикріплення пращура до субстрату виникло за рахунок передротової частки тіла. Внаслідок цього рот пересунувся на кінець тіла, який звернений в протилежному субстрату напрямку. Рот став оральним полюсом, а кишка набула вигляд петлі. Целомічні мішки теж набули значних змін. Білатеральна симетрія зникла, а органи набули асиметричного розташування. Захисні вапняні пластинки скелета розвинулись у товщі шкіри.

Морські зірки, офіури та морські їжаки за рахунок малорухомого способу життя повністю зберегли радіальну симетрію, яку вони одержали в спадщину від сидячих пращурів.

ДОДАТКОВА ІНФОРМАЦІЯ ЗА РЕЗУЛЬТАТАМИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

I. Доповнення до лекції №2 «Тип Апікомплексні (Apicomplexa). Тип Мікроспоридії (Microspora). Тип Міксоспоридії (Mycozoa)».

При проведенні порівняльного аналізу між личинками борошняного хрущака *Tenebrio molitor* ураженими грегаринами та не ураженими, нами не було виявлено негативного впливу на фізіологічний стан хазяїна з боку грегарин. Ми схилиємося до думки, що грегарини є симбіотичними формами, а не паразитичними. За результатами досліджень виявлено, що не всі особини грегарин об'єднуються в сизигій, як це прийнято вважати. Результати наших досліджень свідчать про симбіотичний характер відносин між *Gregarina polymorpha* та личинками борошняного хрущака, що має значення загальнобіологічного характеру.

II. Доповнення до лекції №4 «Тип Кишковопорожнинні (Coelenterata). Тип Реброплави (Ctenophora)».

Під час проведення польових практик із зоології безхребетних тварин проводилися спостереження та дослідження морфології медуз Дніпро-Бузького лиману Чорного моря. Було виявлено залежність присутності Ушатої медузи *Aurelia aurita* від солоності води. Виявлено, що цей вид сцифоїдних з'являється у лимані разом із надходженням солоної морської води. Особини швидко гинуть при переважанні прісної води у розглянутій акваторії. Другий вид чорноморських медуз Коренерот (*Rhizostoma pulmo*)

зустрічається біля берегів лиману вкрай рідко (трічі за 10 років спостереження) у незначній кількості.

III. Доповнення до лекції №7 «Тип Коловертки (Rotifera), Тип Скреблянки (Acanthocephales). Тип Первиннопорожнинні (Круглі черви) (Nemathelminthes). Клас Черевовійчасті, або Гастротрихи (Gastrotricha). Клас Нематоди (Nematoda). Тип Головохоботні (Cephalorhyncha)».

Відомий вид паразитичних черввів класу Нематоди (Nematoda) аскарида кінська (*Parascaris equorum*) паразитує не тільки в кишечнику коня свійського (*Equus ferus caballus* або *Equus caballus*), але також в кишечнику кіангів (*Equus kiang*) та куланів (*Equus hemionus*). В умовах утримання в зоопарку інтенсивність інвазії може досягати кількох сотен особин, розміри паразитів досягають більш як 40 см. Для попередження патогенного впливу паразита на хазяїна двічі на рік у зоопарках, у тому числі у Миколаївському зоопарку, проводять дегельмінтизацію за допомогою ветеринарних препаратів.

IV. Доповнення до лекції №11 «Тип Молюски (Mollusca). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Пластинчатозяброві, або Двостулкові (Lamellibranchia, або Bivalvia). Клас Головоногі (Cephalopoda). Клас Лопатоногі (Scaphopoda)».

Вивчення ареалу двостулкового молюска *Dreissena polymorpha* Eulamellibranchia неможна вважати закінченим, адже періодично з'являється інформація про знайдені нові популяції, підтвердженням чого є і знайдена нами популяція *D. polymorpha* у річці Громоклія у Миколаївській області. Широке розповсюдження *D. polymorpha* зв'язують з її високою мінливістю, особливо фізіологічною. Мінливість за формою раковини поки залишається поза межами уваги більшості вчених. Можливо це залежить від незначного вираження мінливості у цьому аспекті, що і вдалося підтвердити результатами наших досліджень мінливості апікального кута раковини *D. polymorpha*.

При проведенні порівняльного аналізу між двома популяціями *D. polymorpha* із річки Громоклія та річки Південний Буг за величиною апікального кута не було виявлено вірогідних відмінностей за даною ознакою, хоча популяції, які досліджувалися, значно віддалені одна від одної, що може свідчити або про стійкість обраної для аналізу ознаки, або про наявність дрейфу генів між популяціями. Ми схилиємося до першого висновку. Ми вважаємо неможливим виділення фенотипів *D. polymorpha* за характером забарвлення черепашки, адже «елементарні» ознаки рисунка, які пропонують виділяти деякі малакологи, дуже розмиті, не підлягають

диференціюванню. Отримані дані дозволяють розширити уявлення про ареал *D. polymorpha*. Запропонована методика визначення мінливості раковини за апікальним кутом може бути використана у подальших дослідженнях.

V. Доповнення до лекції №12 «Тип Молюски (Mollusca). Підтип Раковинні (Conchifera). Клас Черевоногі (Gastropoda)».

1. У 2010 нами вперше була здійснена спроба штучного заселення особин виду *Brephulopsis bidens* в умовах континентальної частини Північного Причорномор'я. Було простежено зміни стану статевого апарату статевозрілих особин виду у період літо-осінь. Простежені деякі особливості живлення, локалізації відносно поверхні ґрунту, виживання дорослих особин протягом часу проведення експерименту.

Основною ціллю цієї роботи являється виявлення можливості виживання та адаптації особин виду *B. bidens* в умовах континентальної частини Північного Причорномор'я. Для її досягнення були поставлені наступні завдання:

Було зібрано групу молюсків *B. bidens* на території нативного ареалу у Криму та транспортовано до місця проведення дослідження на території Миколаївської області. Проведено маркування особин, які не досягли статевої зрілості, за допомогою нітролаку. Заселено у природу три групи молюсків по приблизно 200 особин різного віку.

У середині періоду активності популяції *B. bidens* містять статевозрілих особин різного віку – тих, які наближаються до закінчення життєвого циклу та тих, які входять у чоловічу фазу. У штучно заселених групах молюсків на території континентальної України у частині періоду сезонної активності (з липня по жовтень) протерандричний цикл у цілому відповідає такому, який відбувається у нативних популяціях Криму. Але це ствердження стосується тільки тих дорослих особин, які входять у чоловічу фазу. У досліджених групах на території проведення експерименту у період сезону активності (липень – жовтень) відбуваються спарювання, нормальне живлення, спостерігається період літньої діпаузи у посушливий період, тобто присутні всі прояви нормальної життєдіяльності.

Результати досліджень стосовно стану та змін стану статевого апарату штучно заселених особин *B. bidens* в умовах континентальної частини України можуть бути використані при оцінці стану популяцій означеного виду як у нативному ареалі, так і у районах заселення. Результати досліджень щодо штучно заселених особин *B. bidens* у певній мірі впливатимуть на уявлення про здатність до розселення означеного виду та дозволять провести порівняльний аналіз щодо екологічної пластичності видів *B. bidens* та *B. cylindrica*.

2. У 2012 році нами було досліджено малакофауну м. Миколаєва

Ми вважаємо, що суто міськими ландшафтами можна вважати такі як: парки і сквери, малоповерхові міські ландшафти, території, прилеглі до багатоповерхових будинків, заводські ландшафти, міські кладовища, та відкриті ділянки: тротуари вулиць, узбіччя трас, та пустирі. У парках і скверах виявлені: *X. derbentina*, *C. vindobonensis*, *Helix albescens*, *Brephulopsis cylindrica*, *Monacha fruticola*; малоповерхові міські ландшафти: *B. cylindrica*, *X. derbentina*, *C. vindobonensis*, *Helix albescens*; багатоповерхові будинки: *B. cylindrica*, *X. derbentina*, *C. vindobonensis*, *Helix albescens*, *M. fruticola*; заводські ландшафти: *B. cylindrica*, *M. fruticola*, *H. albescens*, *C. vindobonensis*, *X. derbentina*; міські кладовища: *B. cylindrica*, *X. derbentina*, *C. vindobonensis*, *Helix albescens*, *M. fruticola*; відкриті ділянки - тротуари вулиць: *B. cylindrica*, *X. derbentina*, *H. albescens*, *C. vindobonensis* - узбіччя трас: *X. derbentina*, *C. vindobonensis*; - Пустирі: *B. cylindrica*, *H. albescens*, *C. vindobonensis*, та *X. derbentina*.

Таким чином на території міста Миколаєва знайдені наступні види: *Brephulopsis cylindrica* (Menke, 1828), *Chondrula tridens* (Muller, 1774), *Xeropicta derbentina* (Krynicky, 1833), *Monacha fruticola* (Krynicky, 1833), *Helix albescens* (Rossmassler, 1839), *Cerpea vindobonensis* (Ferussac, 1821), *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758), *Deroceras agreste* (Linnaeus, 1758) та *Deroceras riticulatum* (Linnaeus, 1758). У міських ландшафтах переважають надродини *Helicoidea*, у прибережній зоні, на берегах річок, у межах міст, зустрічаються всі (крім *Helix pomatia*) представники. Тобто, крім антропогенного навантаження на розподіл молюсків впливає волога.

3. У 2013-2014 роках було досліджено особливості життєвого циклу наземного молюска *Brephulopsis cylindrica* у Миколаївській області. Було виявлено, що

- найбільші показники інтенсивності приросту черепашки особин *B. cylindrica* у континентальній частині ареалу характерні для ранніх стадій онтогенезу у молюсків з висотою черепашки 2,9 мм, 3,04 мм, 3,24 мм, 3,83 мм, 4,04 мм (3,4°; 1,8°; 1,7°; 1,6°; 1,7°; 1,8°, відповідно);

- найбільш інтенсивний ріст відбувається у ґрунті перед масовим виходом молоді на поверхню. Ріст молюсків у всіх розмірно-вікових групах відбувається нерівномірно, внаслідок чого, терміни досягнення статевої зрілості у кожній з двох генерацій тривають від 26 до 34 місяців;

- Період реального росту значно коротший внаслідок наявності зимової та літньої діапauз у життєвому циклі. Молюски весінніх генерацій починають досягати статевої зрілості у вересні (26-27-й місяць життя), та молюски осінніх генерацій - у травні (у такому ж віці). Максимальна тривалість життя *B. cylindrica* на території проведення дослідів складає 51–52 місяці (4,25–4,33 роки).

4. У 2013 році досліджено міжпопуляційну мінливість статевого апарату наземного молюска *Cerpea vindobonensis* Ferussac, 1821.

Результати дослідження ступеню схожості між трьома популяціями *S. vindobonensis* дозволяють припустити наявність дрейфу генів, який перебуває під антропогенним впливом. Саме антропогенний фактор суттєво впливає на генотип будь-якої особини. Оскільки антропогенний фактор - це безпосередній вплив людини на організми або вплив на організми через зміну людиною їх середовища проживання. Дрейф генів — зміна відносної частоти, з якою певний варіант гену знаходиться в популяції, що є наслідком того, що алелі у нащадків є випадковим набором алелей батьків та через вплив випадковості на виживання та розмноження. Вірогідність відмінностей між популяціями за морфометричними ознаками може бути результатом еволюційного процесу у кожній окремій популяції. Саме еволюційний процес впливає на різноманітні процеси будь-якої популяції. Оскільки з розвитком еволюції і значно посилюється вплив на популяцію. Найнижчі показники мінливості притаманні ознакам, які контролюють успішність популяції.

5. У 2013 році було досліджено етологічні характеристики наземного моллюска *B. cylindrica*. Тривалість виходу моллюсків зі стану зимового анабіозу залежить від їхнього фізіологічного стану, включаючи енергетичні характеристики, які залежать від умов розвитку організму у передзимовий період, а також від енергозатрат під час зимових потеплінь. Вихід із гібернації регулюється температурою та вологістю та не залежить від тривалості світлового дня.

Вихід з анабіозу дорослих особин *B. cylindrica* відбувається швидше за інші розмірно-вікові групи. При перериванні зимівлі на показники швидкості виходу з анабіозу у бік зростання впливають показники, характерні для особин, що завершують свій життєвий цикл. Пізніше за всі розглянуті групи активізуються молоді особини.

6. У 2013-2014 роках проведено дослідження особливостей схрещування наземних моллюсків *B. cylindrica* на предмет асортативності під час обрання статевого партнера.

За даними аналізу розмірних показників черепашки копулюючих пар *B. cylindrica* з двох популяцій було виявлено позитивну достеменну кореляцію за висотою раковини копулюючих пар, за висотою та шириною устя. За шириною раковини виявлено позитивну, але недостеменну кореляцію. Найбільш значущими виявилися показники взаємозалежності копулюючих пар особин за висотою раковини.

Наявність позитивної достеменної кореляції між більшістю основних показників раковини свідчить про участь у копуляції сумірних особин *B. cylindrica*.

Механізмом досягнення можливості копулюювати переважно сумірних особин *B. cylindrica* полягає у фізичній спроможності особин утримання одна одної перед обміном сперматофорами.

7. У 2014-2015 роках вивчалася мінливість черепашки наземного моллюска *Chondrula tridens* з прилеглої території озера Солонець-Тузли.

Виявлено, що мінливість лінійних показників черепашки наземного моллюска *C. tridens* з прилеглої території озера Солонець-Тузли має низькі показники, що свідчить про їхню усталеність. Отримані дані корегують відомі лінійні показники черепашки, що необхідні для ідентифікації виду. Співвідношення висоти черепашки до її ширини варіює незначно, що свідчить про стабільність процесів формування черепашки. Переважна більшість особин популяції має класичну устьову арматуру з п'ятьма зубами устя. Виявлений варіант устьової арматури із шостим зубом, який ми назвали «супраколумелярним», підлягає перевірці на предмет присутності особливого фенотипу в дослідженій популяції.

8. У 2014-2016 роках було проведено дослідження особливостей внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості адультивної раковини червононогих моллюсків родини Viviparidae Gray, 1847 із річки Південний Буг та річки Буча.

Порівняльний аналіз середніх показників раковини *Viviparus sphaeridius* та із річки Південний Буг та річки Буча свідчить про те, що особини із річки Південний Буг значно перевищують особин із річки Буча за абсолютними розмірами раковини. Пропорції раковини, які відповідають показнику висота раковини/ширина раковини, не мають вірогідних розбіжностей між адультивними особинами з двох популяцій *V. sphaeridius*.

Порівняльний аналіз середніх показників раковини *Viviparus viviparus* із річки Південний Буг та річки Буча свідчить про те, що особини із річки Південний Буг значно перевищують особин із річки Буча за абсолютними розмірами раковини. Пропорції раковини вірогідно розрізняються між адультивними особинами з двох популяцій *V. viviparus*.

Результати аналізу співвідношення конхологічних показників самок та самців *V. sphaeridius* із популяції Південного Бугу свідчать про відсутність розбіжностей між особинами за розмірами та пропорціями раковини. Між самцями та самками *V. sphaeridius* із популяції з р. Буча виявлені вірогідні розбіжності за висотою та шириною раковини. Пропорції раковини у самців та самок також схожі.

Аналіз співвідношення конхологічних показників *V. viviparus* із Південного Бугу свідчать про відсутність розбіжностей між особинами самок та самців за розмірами та пропорціями раковини. Між самцями та самками *V. viviparus* у популяції з р. Буча, виявлені вірогідні розбіжності за висотою та шириною раковини. Пропорції раковини у самців та самок також схожі.

Наявність достеменних розбіжностей між конхологічними ознаками самців та самок *V. sphaeridius* і самців та самок *V. viviparus* в умовах відносно несприятливого довкілля може свідчити про те, що мікроеволюційні процеси приводять до розмежування енергетичного внеску

у самців та самок з урахуванням їхнього особистого енергетичного внеску в нащадків. Така залежність може бути використана як для оцінки стану популяцій, так і для оцінки стану середовища, в якому вони перебувають.

9. У 2015-2017 роках досліджено меристичні та пластичні особливості раковини наземних моллюсків *Cochlicopa lubrica*

Проведені вимірювання раковини досліджуваного виду значно розширюють уявлення про її конхOMETричні характеристики. Для статистичної обробки використано найбільш уживані лінійні характеристики черепашок та обраховано на їх основі індекси. Отримані нами результати сприятимуть знаходженню опорних показників для ідентифікації виду, а також стануть корисними для аналізу міжпопуляційних відмінностей морфології виду *C. lubrica*. Сталість показників раковини дослідженої популяції свідчить про усталеність еволюційних процесів та її специфічність, що може бути використано при порівняльному аналізі з іншими популяціями виду. Із досліджених параметрів найбільш мінливими є індекси висота раковини/висота устя, висота устя/ширина устя та висота раковини/висота четвертого оберту. Коефіцієнти їхньої варіації складають вище 10 %. У той же час коефіцієнти варіації індексів висота раковини/ширина раковини та ширина четвертого оберту/ширина третього оберту виявилися дуже низькими та складають відповідно 6,194% та 4,941%. Ми припускаємо, що саме останні два показники можуть стати ключовими для ідентифікації виду *C. lubrica* за структурою раковини.

10. У 2016-2017 роках досліджено особливості структури та пігментації раковини моллюска *Cerpea vindobonensis* Ferussac, 1821 із чотирьох локальних популяцій Північного Причорномор'я. Розглянуті популяції із міста Первомайськ, міста Миколаїв (парк Перемоги), мису Аджияск та з території прилеглої до озера Солонець-Тузли.

Мікроеволюційні процеси в популяціях *C. vindobonensis* Північного Причорномор'я активні, специфічні та залежать від факторів локалізації, які включають мікрокліматичні умови, характер ландшафту. Різноманіття умов сприяє активізації еволюційних процесів в популяціях та надбанню значних розбіжностей за конхологічними ознаками. Терморегуляційні механізми включають добір в напрямку оптимізації ступеню пігментації раковини для конкретних мікрокліматичних умов.

Найменшою мірою коливаються показники структури раковини. Ці показники знаходяться під ретельним генетичним контролем в межах кожної окремої популяції (абсолютні значення показників розглядаються нижче). У найбільшому ступеню в межах кожної окремої популяції варіюють показники ширини смуг на поверхні раковини. П'ята смуга та, певною мірою четверта, не виражені на завитку раковини, адже вони прикриті попередніми обертами. Втім, як найширша смуга із п'яти, п'ята

смуга, яка присутня на останньому оберті, є вагомою складовою загального ступеню пігментації раковини та безумовно впливає на показник загальної ширини смуг. Із усіх показників пігментації раковини у всіх популяціях саме цей показник варіює найменшим чином. Високий ступінь інсоляції, нестача вологи сприяє освітленню завитка, як способу терморегуляції (запобігання перегріву). Між популяціями Миколаєва та Аджияску немає достеменних розбіжностей за шириною трьох смуг. Миколаївська популяція розташована в парку Перемоги, а на мисі Аджияск – в глибоких ярах, що дозволяє запобігти значного опромінювання. Остання пара порівнювальних популяцій не має достеменних розбіжностей також за загальною пігментацією раковини. Таким чином, ступінь інсоляції відіграє провідну роль у напрямку зміни ознаки (пігментації) всередині популяції. Відомо, що Первомайська популяція мешкає за межами бризової зони, тобто кліматичні умови мають більш виражений континентальний характер. Отже, тут характерне більш посушливе літо та холодніша зима, що обумовлює найменші розміри раковини.

VI. Доповнення до лекції №15 «Тип членистоногі (Arthropoda). Підтип Трахейнодишні (Tracheata). Клас Комахи, або Відкритощелепні (Insecta, або Ectognatha). Підтип Трилобітоморфні (Trilobitomorpha), Клас Трилобіти (Trilobita)».

Дослідження видового складу комах проводиться починаючи з 2014 року за програмою Літопису природи національного природного парку «Білобережжя Святослава», яка затверджена спільним наказом Мінприроди та НАН України №465/430 від 25 листопада 2002 року у рамках Державної програми (Державний реєстраційний номер 0114U005341). Згідно укладеного договору (2014р.) між НПП «Білобережжя Святослава» та МНУ ім. В.О. Сухомлинського проводяться сумісні дослідження тваринного світу Березанського району, зокрема акваторії та прилеглої території оз. Солонець-Тузли. «Солонець озеро» є гідрологічним об'єктом охорони у межах НПП «Білобережжя Святослава». На прилеглої до озера території містяться оригінальні природні угруповання, які підлягають вивченню. Дослідження видового складу комах означеної території окремо не проводилося. Матеріалом для дослідження стали колекції, що були зібрані студентами біологічного факультету за останні роки.

Солонець-Тузли – грязево-сольове озеро, розташоване біля узбережжя Чорного моря поблизу села Рибаківка Миколаївській області. Входить до історико-географічного регіону Північного Причорномор'я. Розташоване на рівнинній території, солоність води складає близько 70%. Площа водної гладі постійно змінюється, іноді пересихає, залишаючи значні території солоного намулу із залишками ракоподібних. Рослинність переважно типово степова, але значну частину прибережної зони займають також

специфічні рослини-галофіти. Ці умови впливають на поширення представників комах.

На даний момент в колекції остаточно визначено представників 20 видів ряду Coleoptera. Серед них: Вусач соняшниковий (Усач подсолнечниковый, *Agapanthia dahli* Richter, 1821), Скакун гібридний (Скакун гибридный, *Cicindelidae hybrida* Linnaeus, 1758), Жук хлібний (Кузька посевной, хлебный жук, *Anisoplia austriaca* Herbst, 1783), Кукурудзяний гнойовик (Дупляк кукурузный, *Pentodon idiota* Herbst, 1783), Бронзівка золотиста (Бронзовка золотистая, *Caetonia aurata* Linnaeus, 1758), Клітра чотирикрапкова (Клитра четырехточечная, *Clytra quadripunctata* Linnaeus, 1758), Клітра Лайхартінга (Клитра Лайхартинга, *Clytra Laicharting*, 1781), Сонечко семикрапчасте (Семиточечная коровка, *Coccinella septempunctata*, Linnaeus, 1758), Наривник чотирьохкрапковий (Нарывник четырёхточечный, *Mylabris quadripunctata* Linnaeus, 1758).

Родина Денні метелики (Дневные бабочки, Papilioniformes, Lepidoptera) представлена наступними видами: Строкатка мінлива (Пестрянка изменчивая *Zygaena ephialtes* Linnaeus 1758), Перламутровка велика лісова (Перламутровка большая лесная *Argynnis raphia* Linnaeus, 1758), Великоголівка кома (Толстоголовка запятая *Hesperia comma* Linnaeus 1758), Білан капустяний (Капустница *Paeris brassicae* Linnaeus 1758), Брюквениця (Брюквенница *Pieris napi* Linnaeus 1758), Шашечницз дидима (Шашечница дидима *Melitaea didyma* Denis & Schiffermüller, 1775), Жовтушка лугова (Желтушка луговая *Colias hyale* Linnaeus 1758), Голуб'янка ікар (Голубянка икар *Polyommatus icarus* Rottemburg, 1775), Чубатка сливова (Хохлатка сливовая *Strymon pruni* Linnaeus 1758), Чорнушка кавова (Чернушка кофейная *Erebia ligea* Denis & Schiffermüller, 1775), Арканія (Сенница аркания *Coenonympha arcania* Linnaeus 1758), Чорнушка темно-бура (Чернушка темно-бурая *Neptis hylas* Herbest 1796), Кропив'янка (Крапивница обыкновенная *Aglais urticae* Linnaeus 1758), Махаон (Махаон *Papilio machaon* Linnaeus 1758), Адмірал (Адмирал *Vanessa atalanta* Linnaeus 1758), Кутокрилка (Углокрыльница с-белое *Polygonia c-album* (Linnaeus 1758).

Список рекомендованої літератури

Базова література

1. Барнс, Р. Беспозвоночные: Новый обобщенный подход [Текст] / Р. Барнс, П. Кейлоу, П. Олив, Д. Голдинг. – М.: Мир, 1992. – 583 с.
2. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Проморфология. [Текст] / В.Н. Беклемишев. Том I. – М.: Наука, 1964. – 432 с.
3. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Органология [Текст] / В.Н. Беклемишев. Том II. – М.: Наука, 1964. – 446 с.

4. Беклемишев К.В. Зоология беспозвоночных. [Текст] / В.Н. Беклемишев. – М., 1979. – 188 с.
5. Догель В.А. Зоология беспозвоночных [Текст]: Учебник для ун-тов / В.А. Догель. – М.: Высш.шк., 1981. – 606 с.
6. Натали В.Ф. Зоология беспозвоночных [Текст]: Учебник для ун-тов / В.Ф. Натали – М.: <Просвещение>, 1975.
7. Рупперт Э.Э. Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты [Текст] / Э.Э.Рупперт, Р.С.Фокс, Р.Д. Барнсю. Т.2. - М.: Издательский центр “Академия”, 2008. - 448 с.
8. Щербак Г.Й. Зоологія безхребетних [Текст]: Підручник. У трьох книгах / Г.Й. Щербак, Д.Б. Царичкова, Ю.Г. Вервес. Книга 1. – К.: Либідь, 1995. – 320 с.
9. Щербак Г.Й. Зоологія безхребетних [Текст]: Підручник. У трьох книгах. / Г.Й. Щербак, Д.Б. Царичкова, Ю.Г. Вервес. Книга 2.– К.: Либідь, 1996. – 320 с.

Допоміжна література

1. Абдурахманов Г.М. Основы зоологии и зоогеографии [Текст]: Учебник для студ. высш пед. учеб. заведений / Г.М. Абдурахманов, И.К. Лопатин, Ш.И. Исмаилов. – М.: Издательский центр “Академия”, 2001. – 496 с.
2. Бей – Биенко Г.А. Общая энтомология [Текст] / Г.А. Бей–Биенко. – М., Высшая шк., 1980. – 496 с.
3. Богданова Т.В. Видовий склад ряду Coleoptera на прилеглий території озера Солонець-Тузли [Текст] / Т.В. Богданова; Н.В. Вичалковська // Молода наукова громада природознавців Миколаївщини: XIV Регіональна підсумкова студентська науково-практична конференція., 18 квітня 2016 р.: Збірник наукових праць – Миколаїв, МНУ, 2016. – С. 28-29.
4. Вычалковская Н.В. Особенности размножения наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) в лабораторных условиях [Текст] / Н.В. Вычалковская // Вестник зоологии. – 2005. – Т. 39, №3. – С. 77–83.
5. Вичалковська Н.В. Репродуктивна стратегія наземного молюска *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) Північно-Західного Причорномор'я [Текст] / Н.В. Вичалковська, С.С. Крамаренко // Вісник Львівського університету. Сер. біологічна. – 2006. – Вип. 42. – С. 89–96.
6. Вычалковская Н.В. Распространение и внутривидовая изменчивость Крымского эндемического моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) за пределами нативного ареала [Текст] / Н.В. Вычалковская // Вестник зоологии. – 2008. – Т. 42, №3. – С. 229–235.
7. Вичалковська Н.В. Міжпопуляційні особливості репродуктивної стратегії наземного молюска *Brephulopsis cylindrica* (Buliminidae) [Текст] / Н.В. Вичалковська // Екологія. – Миколаїв: Вид-во МДГУ ім. П. Могили. – 2006. – Т. 58. – Вип. 45. – С. 37-40.

8. Вычалковская Н.В. Сезонная изменчивость состояния половой системы наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) [Текст] / Н.В. Вычалковская // VII Міжнародні Новорічні біологічні читання: Зб. наук. праць. – Вип. 7. — Миколаїв: Вид-во МДУ ім. В. О. Сухомлинського, 2007. – С. 144–150.
9. Вычалковская Н.В.. Размерно-ассортативное скрещивание в популяции наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Buliminidae) [Текст] / Н.В. Вычалковская // Вісник проблем біології та медицини: Український науково-практичний журнал. – Вип. 3, Т. 1(87) – Полтава: ВДНЗУ «УМСА», 2011. – С.25-27.
10. Вычалковская Н.В.. Внутри- и межпопуляционная изменчивость полового аппарата наземного моллюска *Brephulopsis cylindrica* (Pulmonata, Buliminidae) / Н.В. Вычалковская [Текст] // Вісник проблем біології та медицини: Український науково-практичний журнал. – Вип. 3, Т. 1(87) – Полтава: ВДНЗУ «УМСА», 2011. – С. 28-31.
11. Вычалковська Н.В., Максименко Т.В. Мінливість статевого апарату наземного моллюска *Seraea vindobonensis* (Ferussac, 1821) [Текст] / Н.В. Вычалковська, Т.В. Максименко // Науковий вісник Миколаївського державного університету імені В.О. Сухомлинського. Серія «Біологічні науки». – Вип.1 – Миколаїв: МНУ імені В.О. Сухомлинського, 2013. – С. 111-115.
12. Вычалковська Н.В., Ходаковська І.С. Мінливість черепашки наземного моллюска *Seraea vindobonensis* [Текст] / Н.В.Вычалковська, І.С.Ходаковська // Науковий вісник Миколаївського державного університету імені В.О. Сухомлинського. Серія «Біологічні науки». – Вип.1 – Миколаїв: МНУ імені В.О. Сухомлинського, 2013. – С. 151-155.
13. Вычалковська Н.В. Грегарини (Sporozoa) мучного хрущака (деякі особливості життєвого циклу) [Текст] / Н.В. Вычалковська, М.О. Мошарипова // Наука. Студентство. Сучасність: Всеукр. наук конф., 13 травня 2010 р.: матеріали – Миколаїв, МДУ, 2010. – С. 126-127.
14. Вычалковська Н.В. Поширення та мінливість двостулкового моллюска *Dreissena polymorpha* (Eulamellibranchia) [Текст] / Н.В. Вычалковська, Н.А. Ціпко // Наука. Студентство. Сучасність: Всеукр. Наук конф., 13 травня 2010 р.: матеріали – Миколаїв, МДУ, 2010. – С. 144-145.
15. Вычалковська Н.В. Деякі особливості мінливості черепашки *Helix albescens* Rossmässler, 1839 в популяціях Миколаївської області [Текст] / Н.В. Вычалковська // Науковий вісник Миколаївського державного університету імені В.О. Сухомлинського. Серія «Біологічні науки». – Вип. 6.3(113) – Миколаїв: МНУ імені В.О. Сухомлинського, 2014. – С. 10-15.
16. Вычалковська Н.В. Перші дані про фауну озера Солонець-Тузли та прилеглої до нього території [Текст] / Н.В. Вычалковська, Ю.С. Рябцева // Науковий вісник Миколаївського національного університету імені В.О. Сухомлинського. Серія «Біологічні науки». – Вип. №1 (4) – Миколаїв: МНУ імені В.О. Сухомлинського, 2015. – С. 11-15.

17. Вичалковська Н.В. Особливості схрещування молюсків *Brephulopsis cylindrica* як фактор, що впливає на розміри раковини [Текст] / Н.В. Вичалковська // Науковий вісник Миколаївського національного університету імені В.О. Сухомлинського. Серія «Біологічні науки». – Вип. №2 (5) – Миколаїв: МНУ імені В.О. Сухомлинського, 2015. – С. 19-23.
18. Гиляров А.М. Рецензия на книгу Р.Б.Кларка «Динамика в эволюции многоклеточных. Происхождение целома и сегментов» [Текст] / А.М. Гиляров // Журнал общей биологии, 1967. – Т. 28, №1. – С. 125-127.
19. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология Пер. с англ. [Текст] / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1990.
20. Жизнь животных [Текст] / Под ред. Л.А.Зенкевича – М., Просвещение, т. 1, 1968; т. 2, 1968; т. 3, 1969.
21. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных [Текст] / Иванов А.В. – Л.: Наука, 1968. – 288 с.
22. Иванов А.В. Большой практикум по зоологии беспозвоночных [Текст]: Учебное пособие. Простейшие, губки, кишечнотолостные, гребневика, плоские черви, немуртены, круглы черви. / А.В. Иванов, Ю.И. Полянскый, А.А. Стрелков. - М.: Высш. шк., 1981. – 504 с.
23. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Ч.2. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. [Текст] / О.М. Иванова-Казас – М., 1977. – 312 с.
24. Константинов А.С. Общая гидробиология [Текст] / А.С. Константинов – М.: Высш. шк., 1986. – 472 с.
25. Леміш К.В. Особливості зовнішньої та внутрішньої морфології наземних молюсків *Sepaea vindobonensis* Ferrussac, 1821 з околиць озера Солонець-Тузли [Текст] / К.В. Леміш; Ю.С. Рябцева // Молода наукова громада природознавців Миколаївщини: XIII Регіональна підсумкова студентська науково-практична конференція., 23 квітня 2015 р.: збірник доповідей – Миколаїв, МНУ, 2015. – С. 31-32.
26. Мельников О.А. К проморфологии членистых [Текст] / О.А. Мельников // Журнал общей биологии, 1977. – Т. 38. – с. 393-408.
27. Мельников О.А. О первичной гетерономности сегментов тела Articulata [Текст] / О.А. Мельников // Журнал общей биологии, 1971. – Т. 32, №5. – с. 597-611.
28. Незлин Л.П. Золотой век сравнительной морфологии: лазерная сканирующая микроскопия и нейрогенез трохофорных животных [Текст] / Л.П. Незлин // Онтогенез, 2010. – Т. 41, № 5. – С. 370-380.
29. Тимофеев-Ресовский Н.В. Краткий очерк теории эволюции [Текст] / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков – М.: «Наука», 1969. – 408 с.
30. Трофимчук В.В. Внутрішньо- та міжпопуляційні розбіжності молюсків роду *Viviparus* із річки Південний Буг та річки Буча [Текст] / В.В. Трофимчук; Н.В. Вичалковська // Молода наукова громада природознавців Миколаївщини: XIV Регіональна підсумкова студентська науково-

практична конференція., 18 квітня 2016 р.: Збірник наукових праць – Миколаїв, МНУ, 2016. – С. 10-11.

31. Яблоков А.В. Эволюционное учение (Дарвинизм) [Текст] / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов – М.: Высш. шк., 1998. – 335 с.

