МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Г.П. Островерхова, Н.В. Островерхова

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Учебник

Томск
Издательский Дом Томского государственного университета
2015

УДК 591.3:592
ББК 28.633
О77

Островерхова Г.П., Островерхова Н.В.
О77 Биология размножения и развития беспозвоночных : учебник. – Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2015. – 464 с.

ISBN 78-5-94621-394-3

Учебник посвящен вопросам общей биологии размножения и развития, а также частной эмбриологии беспозвоночных животных. Особое внимание уделено некоторым теоретическим вопросам: особь как тип биологической организации, происхождение многоклеточности, закономерности эволюции онтогенезов и жизненных циклов, теории метамерии, онтогенез и филогенез и др. Приведены сведения по сравнительной эмбриологии основных групп беспозвоночных животных. Рассматриваются особенности размножения простейших и многоклеточных животных, онтогенез и жизненные циклы простейших и многоклеточных организмов, типы постэмбриогенезов. Биология размножения и развития беспозвоночных животных – теоретическая основа решения практических вопросов. Материал сопровождается большим количеством иллюстраций.

Для студентов-биологов, специализирующихся по зоологии беспозвоночных, эмбриологии, энтомологии, паразитологии, а также для научных сотрудников, занимающихся исследованиями в этих областях знаний.

УДК 591.3:592
ББК 28.633

ISBN 78-5-94621-394-3

© Островерхова Г.П., Островерхова Н.В., 2015
© Томский государственный университет, 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 5

Введение 6

Глава 1. Особь как тип биологической организации 8

Глава 2. Размножение на клеточном уровне индивидуальности (Protozoa) 16
2.1. Бесполое размножение Простейших 16
2.2. Половое размножение Простейших 24

Глава 3. Размножение на многоклеточном уровне индивидуальности (Metazoa) 27
3.1. Бесполое размножение у многоклеточных организмов 27
3.2. Регенерация и соматический эмбриогенез 32
3.3. Половое размножение у многоклеточных организмов 34
3.3.1. Типы яйцеклеток (яиц) 34
3.3.2. Типы осеменения у беспозвоночных животных 37
3.4. Неспецифические формы полового размножения Metazoa 44

Глава 4. Общая характеристика онтогенеза. Онтогенез и жизненные циклы Простейших (Protozoa) 48

Глава 5. Онтогенез на многоклеточном уровне организации. Закономерности эволюции онтогенезов 73
5.1. Периодизация онтогенеза многоклеточных животных 73
5.2. Эмбриологическая классификация Metazoa 86
5.3. Теория зародышевых листков 89
5.4. Эволюция процессов дробления 92
5.5. Эволюция типов гаструляции 102
5.6. Органогенез 107
5.7. Метамерия у первичноротых и вторичноротых животных. Теория П.П. Иванова о гетерономности метамерии 110
5.8. Образование зародышевых оболочек и бластокинез 115
5.9. Метаморфоз у насекомых 120

Глава 6. Онтогенез и жизненные циклы многоклеточных животных 129
6.1. Развитие представителей основных групп беспозвоночных животных 129
6.1.1. Тип Губки – Spongia (=Porifera) 129
6.1.2. Тип Стрекающие – Cnidaria (=Coelenterata) 137
6.1.3. Тип Гребневики – Ctenophora (=Ctenophoraria) 154
6.1.4. Тип Плоские черви – Plathelminthes 158
6.1.5. Тип Круглые черви (=Первичнополостные) – Nemathelminthes 187
6.1.6. Тип Коловратки – Rotifera 193
6.1.7. Тип Скребни – Acanthocephala 196
6.1.8. Тип Немертины – Nemertini 199

6.1.9. Тип Кольчатые черви – Annelida 204
6.1.10. Тип Моллюски – Mollusca 224
6.1.11. Тип Членистоногие – Arthropoda 250
6.1.12. Тип Мшанки – Bryozoa 350
6.1.13. Тип Плеченогие – Brachiopoda 352
6.1.14. Тип Иглокожие – Echinodermata 355
6.1.15. Тип Погонофоры – Pogonophora 357
6.1.16. Тип Щетинкочелюстные – Chaetognatha 361
6.2. Жизненные циклы Metazoa 363

Глава 7. Типы постэмбриогенезов и их приспособительное значение 391
7.1. Свободный личиночный тип развития 391
7.2. Неличиночный тип развития 395
7.3. Вторичный личиночный тип развития 396

Глава 8. Онтогенез и филогенез 403

Литература 411

Указатель русских названий и терминов 412

Указатель латинских названий и терминов 442

Приложение 453

ПРЕДИСЛОВИЕ

Вопросы биологии размножения и развития беспозвоночных животных являются важной частью общебиологической университетской дисциплины «Зоология беспозвоночных», которую студенты слушают на первом курсе. Большой объём материала, предусмотренного программой дисциплины, не позволяет рассмотреть эти вопросы подробно, в то время как сами по себе они теоретически значимы, поскольку отражают одно из основных свойств живого. Освещение их студентам, особенно старших курсов, несомненно, способствует систематизации знаний, более глубокому их анализу, а следовательно, и фундаментальной подготовке специалистов.

На кафедре зоологии беспозвоночных Томского государственного университета для студентов-магистров уже несколько лет читается курс «Онтогенез беспозвоночных животных». Но, к сожалению, учебника, который можно было бы рекомендовать студентам, нет.

Уникальные работы отечественных учёных В.А. Догеля (1951, 1962), В.Н. Беклемишева (1964), И.И. Шмальгаузена (1939, 1968), А.А. Захваткина (1949), А.В. Иванова (1968), П.П. Иванова (1937), О.М. Ивановой-Казас (1975, 1977, 1979), Б.П. Токина (1950), Г.А. Шмидта (1951, 1953, 1968) стали уже библиографической редкостью. В данном учебнике сделана попытка рассмотреть вопросы размножения и развития на основе литературных данных и дать некоторые обобщения. Непросто было выбрать материал и принципы его структурирования. В итоге авторы учебника решили, что следует представить особенности размножения и развития беспозвоночных животных в соответствии с уровнями индивидуальности, которых, как известно, у животных три – клеточный, многоклеточный, колониальный (кормусы) и которые у беспозвоночных животных представлены во всей полноте.

В учебнике рассматриваются следующие вопросы: особь как тип биологической организации; размножение и развитие на разных уровнях индивидуальности; общие вопросы эволюции онтогенезов и жизненных циклов; онтогенез и жизненные циклы многоклеточных; онтогенез и филогенез. Из-за ограниченности объёма кратко рассматривается эмбриогенез различных представителей беспозвоночных. Желающим более детально ознакомиться с данным разделом мы рекомендуем обращаться к трудам названных выше авторов.

ВВЕДЕНИЕ

Размножение и развитие – это неотъемлемые свойства живого, которые реализуются на онтогенетическом уровне организации жизни – уровне индивидуальности. Согласно классическим взглядам эволюция путём естественного отбора возможна только потому, что существуют размножающиеся особи с их наследственностью и изменчивостью.

По мнению Н.В. Тимофеева-Ресовского (1958), одно из главных проявлений жизни состоит не в том, что нарастает масса живого, а в том, что множится число элементарных индивидов, особей, а процесс этот не просто размножение, а редупликация. Конвариантная редупликация как уникальная способность к самовоспроизведению основных управляющих систем (ДНК, хромосом, генов) осуществляется матричным способом синтеза макромолекул, что обеспечивает основную функцию ДНК – функцию воспроизведения и передачи генетической информации из поколения в поколение. Это свойство ДНК как носителя и хранителя генетической информации – важная предпосылка эволюции жизни.

Реализация конвариантной редупликации и сопровождающих её процессов на уровне индивидуальности (особь=индивид) при половом размножении – это свидетельство уникальной и незаменимой роли особи в жизни планеты, в эволюции живой природы, в поддержании её биологического разнообразия. Особи отражают одно из основных свойств жизни – её дискретность. Поэтому индивидуальность – первичное и основное свойство жизни, как и обмен веществ, рост, размножение. У животных различают три последовательных уровня (ранга) индивидуальности: индивидов-клеток; индивидов – многоклеточных организмов; индивидов-колоний (простейших) и кормусов, т.е. высокоинтегрированных колоний метазоев.

Реальность особи как биологической организации проявляется в наличии онтогенеза – одного из главных и неотъемлемых её признаков. В понимании В.Н. Беклемишева (1964), основным критерием индивидуальности является собственная устойчивость морфопроцессов – функциональная гармония: всякий организм есть в сущности морфопроцесс, и характеризуется он определёнными стадиями в изменении всех своих свойств и определённым взаимоотношением этих изменений во времени. Моментальные формы, которые принимает одну за другой тело, и характер их чередования, форма самого процесса – вот что подлежит описанию и на основании чего строится система.

Фактически онтогенезы и есть морфопроцессы, т.е. индивидуальные морфопроцессы. Постоянство и запрограммированность морфопроцессов в ходе онтогенеза являются основными характеристиками вида как биологического типа.

В.Н. Беклемишев писал (1942) о жизненной схеме вида как биологическом типе. Э. Майр (1974), говоря о необходимости классификации видов, выделении «типов видов», считал, что для такой классификации критерием может быть почти каждое свойство вида, но для более обоснованного различения видов необходимо определить основные критерии, среди которых, наряду с характером популяционной структуры, генетической системой размножения, он выделял способ размножения.

Исключительное биологическое разнообразие беспозвоночных животных, проявляющееся в их морфофизиологических и экологических особенностях, способах размножения, онтогенезах и жизненных циклах и многих других свойствах, является отражением как общих, так и частных закономерностей эволюции. Такое разнообразие обусловлено генетическими, историческими и экологическими (необыкновенное разнообразие сред обитания и условий жизни беспозвоночных животных) факторами. Всё это разнообразие предполагает необходимость многоаспектной классификации, выделения типичных вариантов, что является объектом исследований сравнительной систематики. Данные же сравнительной систематики – это прочная основа для исследований в области сравнительной эволюции. В этом плане анализ и обобщение данных по биологии размножения и развития беспозвоночных животных представляют значительный интерес.

ГЛАВА 1. ОСОБЬ КАК ТИП БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Предлагаемые классификации уровней организации жизни в основе своей учитывают наличие специфических элементарных структур и элементарных явлений. Характерно, что классификации разных авторов включают организменный (=онтогенетический) уровень. Но из-за отсутствия до настоящего времени общей теории онтогенеза нет и достаточно глубокого анализа элементарных структур и явлений на онтогенетическом уровне. Тем не менее само название уровня и имеющиеся в литературе данные говорят о том, что основной единицей онтогенетического уровня организации жизни является особь, а её основным свойством – онтогенез (развитие, рост, размножение и др.).

Особь (индивид, индивидуум) (лат. *individuum* – неделимое) – неделимая единица жизни. Самым существенным свойством особи является строгая взаимозависимость отдельных частей, причём разделить особь на части без потери индивидуальности невозможно. С эволюционной точки зрения особь – это морфофизиологическая единица, происходящая от одной зиготы или гаметы (в случае гаметофита, партеногенеза), от одной споры или почки (при вегетативном размножении), индивидуально подвергающаяся действию элементарных факторов эволюции. Понятие «особь» в строгом смысле применимо лишь к неколониальным индивидуумам. Для колониальных, вегетативно размножающихся и симбиотических индивидов понятие «особь» относительно: для них применимо понятие «организм» (фр. *organisme*; лат. *organizo* – устраиваю, придаю стройный вид). В широком, самом общем смысле живой организм – это любая биологическая или биокосная целостная система, состоящая из взаимозависимых и соподчинённых элементов, особенности строения и взаимоотношения которых детерминированы их функционированием как целого. В этом смысле в понятие «организм» входят не только особи, но и колонии (колониальные организмы), семьи (у общественных животных), популяции, биогеоценозы. В узком смысле организм – это особь, индивид, живое существо.

Онтогенез (гр. *ontos* – сущее; *genesis* – развитие) – это индивидуальное развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения её жизненного цикла. Онтогенез – это процесс развёртывания, реализации наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках. Общими чертами онтогенеза являются: запрограммированность, направленность дифференцировок, последовательность смены программ развития под влиянием генетических и эпигенетических факторов.

Особь как одну из форм существования жизни можно рассматривать в разных аспектах: особь и организация жизни; морфофизиологические особенности особи; особь и популяция; особь, вид и видообразование; особь и филогенез; особь в экосистеме; особь как функционирующая система; особь и проблемы общей теории жизни и т.д. Рассмотрим кратко каждый из этих аспектов.

Особь и организация жизни. Попытки теоретической биологии определить основные свойства живой природы базируются на онтогенетическом уровне, в частности, на свойствах, присущих особи. Так, дискретность и целостность являются фундаментальными свойствами организации жизни на Земле. С одной стороны, эти свойства проявляются в обособленности особей, популяций и видов в природе (дискретность), а с другой – в целостности и в разной степени организованности этих форм жизни, состоящих из взаимосвязанных элементов (особь – из клеток, популяция – из особей, вид – из популяций и т.д.) разной степени интегрированности. Это обусловливает незаменимую роль особи в жизни планеты и в эволюции органической природы, в поддержании биологического разнообразия на Земле. В.И. Вернадский (1926) отводил большую роль колоссальной способности организмов к размножению, отмечая, что на земной поверхности нет химической силы, «более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом».

Морфофизиологические особенности особи. Самыми общими чертами особи являются: строгая взаимозависимость отдельных частей; системность организации при разном морфологическом содержании особи (одноклеточные, многоклеточные), реальность которой проявляется в наличии онтогенеза, в согласованном развитии признаков, явлении регенерации и т.д.; двойственная природа особи, слагающаяся из генотипа и фенотипа.

Особь, вид и видообразование. Согласно Ч. Дарвину, естественный отбор – это «выживание особей, лучше всего приспособленных к окружающим их сложным и изменяющимся в течение веков условиям, и произведение этими особями себе подобных». В соответствии с современными представлениями в процессе естественного отбора (и в эволюции) важно не только само выживание особей, но и дифференциальное (избирательное) размножение каждой особи и соответственно её вклад в генофонд последующих поколений популяции. Более весомым в формирование генетических особенностей последующих поколений будет вклад той особи, которая оставит более многочисленное потомство. Поэтому отбор контролирует признаки, непосредственно связанные с процессами, повышающими вероятность оставления потомства. Некоторые признаки (второстепенные в адаптационном отношении) могут опосредованно включаться в сферу действия естественного отбора. Это преимущественно признаки, коррелированные с основными или играющие роль в таких эволюционных явлениях, как преадаптации и постадаптации. Однако через дифференциальное выживание и воспроизведение потомков могут отбираться признаки и

свойства, невыгодные для отдельной особи, но полезные для популяции и вида в целом. Возможна также ситуация, когда благоприятные для выживания признаки могут никак не влиять на воспроизводство или даже быть неблагоприятными.

Велика роль особей в поддержании вида как сложной интегрированной системы. Это достигается пусть даже редким скрещиванием особей из разных популяций внутри вида, в результате которого получается плодовитое потомство. При возникновении изоляции между разными частями видового населения и невозможности скрещивания между особями вид как система разделяется на два вида, а это уже процесс видообразования. Например, две популяции, отличающиеся по генетическому разнообразию в результате дрейфа генов и пространственно изолированные друг от друга (географическая изоляция) в течение длительного времени, могут дать начало сперва разновидностям, а в конечном счёте и новым видам. Известны случаи при аллопатрическом видообразовании, когда немногие особи являлись основателями многочисленных популяций. Успех в подобных случаях мог быть достигнут или при сочетании внешних условий, обеспечивающих слабое давление естественного отбора в новых условиях, или при вспышке индивидуальной изменчивости особей, например при увеличении частоты мутационных событий, сразу дающей необходимый материал для естественного отбора и образования новой формы. Но вид, представленный всего лишь несколькими особями, – пока не новый, а будущий вид, или, по терминологии К.М. Завадского, форма видового ранга, которой ещё надо выдержать борьбу за существование, распространиться, образовать ареал и систему популяций, а это многие сотни поколений размножающихся особей.

Особь, онтогенез и филогенез. Онтогенез – процесс, управляемый жёсткой программой и протекающий в сильно связанной, высокоцелостной системе, – резко отличается от филогенеза, идущего в дискретных системах и статического в своей основе (Завадский, 1972). По мнению Л.И. Корочкина (2001), два процесса развития – индивидуальное развитие особи и эволюция органического мира – тесно связаны, составляют некое единство, поскольку индивидуальное и эволюционное развитие основываются на одном материале, а именно ДНК, и потому им должны быть присущи общие закономерности.

Поскольку онтогенез – это свойство особи, которая является объектом естественного отбора, то и индивидуальные онтогенезы также подвержены его действию, а потому являются основой филогенеза. Для изменения филогенеза важны изменения (филэмбриогенезы) процесса онтогенеза (учение А.Н. Северцова). Наблюдаемое повторение (рекапитуляция) развития предков в онтогенезе свидетельствует о том, что онтогенез – не только предпосылка филогенетического развития, но и его результат.

Важную роль в эволюционных изменениях играет перестройка онтогенетического развития. Согласно И.И. Шмальгаузену (1968), эволюция сопровождалась по-

степенным усилением дифференциации, целостности и устойчивости онтогенеза. Этому способствовали корреляции (в онтогенезе) и координации (в филогенезе) в формообразовательных процессах. В ходе онтогенеза устанавливаются структурные и функциональные взаимосвязи, или корреляции, между частями развивающегося организма, при которых изменения в одних органах приводят к изменениям в других. Исходными в процессах индивидуального развития являются геномные корреляции, основанные на взаимодействии и сцеплении генов в генотипе. Морфогенетические корреляции основаны на взаимодействии клеток или частей организма друг с другом в процессе их дифференциации в эмбриогенезе. Геномные и морфогенетические корреляции дополняются функциональными (эргонтическими) корреляциями, которые играют важную роль в развитии целостного организма. Наличие разных форм корреляций, действующих взаимосвязанно и контролирующих друг друга по результатам, обеспечивает нормальное протекание формообразовательных процессов и различных дифференцировок в онтогенезе. Система корреляций определяет также судьбу мутаций. Любая мутация в той или иной степени оказывает влияние на формообразовательные процессы, но в ходе онтогенеза смогут реализоваться только те мутации, которые не приводят к резкому нарушению морфогенетических корреляций и к перестройке системы корреляций в целом.

Целостность организма предполагает согласованное изменение его органов и частей не только в онтогенезе, но и в филогенезе – координации. Топографические координации определяют пространственные связи органов, согласованно меняющихся в процессе филогенеза, но не объединённых единой функцией (например, соотношение размеров и расположения органов в полости тела). Динамические координации, наоборот, контролируют в процессе филогенеза изменения функционально связанных между собой органов и их систем (например, связи между рецепторами и соответствующими центрами нервной системы). Наконец, биологические координации контролируют такие эволюционные изменения в органах, которые непосредственно не связаны между собой корреляциями, но в процессе отбора могут подвергаться согласованному изменению ввиду значимости для жизнедеятельности организма.

Координации и корреляции связаны между собой, причём последние служат основой для первых. Корреляции касаются морфофизиологических взаимозависимостей формообразования в индивидуальном развитии, тогда как координации складываются исторически как приспособительная норма вида. Эволюция системы корреляций приводит к усилению целостности особи в историческом развитии. Естественный отбор способствует развитию фенотипов с более целостным онтогенезом – большей взаимозависимостью этапов развития.

Эволюция онтогенезов у разных организмов имеет свою специфику, но общие черты онтогенеза – запрограммированность, направленность дифференцировок, по-

следовательность смены программ развития под влиянием как генетических, так и эпигенетических факторов – сохраняются. Существенным результатом эволюции онтогенеза явилось усиление эмбрионизации, что защитило и интенсифицировало процессы размножения, стабилизировало развитие. Возникновение в ходе эволюции онтогенеза разнообразных регуляторных механизмов и повышение устойчивости онтогенетического развития в целом делают его менее зависимым от разрушающего влияния внешней среды, т.е. происходит автономизация онтогенеза в ходе эволюции.

Особь в экосистеме. Особь представляет собой наиболее выраженный по степени организованности (интеграции) тип индивидуальности (в сравнении с популяцией, видом, биоценозом) в биосфере Земли. Роль особей в функционировании экосистем огромна и заключается в том, что они участвуют в специфической трансформации энергии, вещества, форм, информации и передаче их от одного звена круговорота веществ к другому (трофические уровни). Эту роль особей, в частности беспозвоночных животных, обусловливает исключительное разнообразие их трофической специализации.

Живые организмы выполняют основные биогеохимические функции (по В.И. Вернадскому): газовую (все организмы); кислородную (хлорофильные растения); окислительную и восстановительную (бактерии); кальциевую (водоросли, бактерии, одноклеточные); концентрационную (животные, растения); функцию разрушения органических соединений (бактерии, грибы); функцию восстановительного разложения (бактерии), метаболизма и дыхания (все организмы).

Каждая особь является элементом эволюционирующей системы (конкретной популяции или вида в целом). Как система оказывает влияние на популяцию особей, так и популяция воздействует на биогеоценоз через посредство активной деятельности её особей. И.И. Шмальгаузен утверждал, что «биогеоценоз выступает по отношению ко всем составляющим его популяциям видов как управляющее устройство. Контроль и регуляция взаимозависимостей популяций разных видов друг с другом и с неживыми компонентами биогеоценоза совершаются через отбор или дифференциальное участие особей в воспроизведении следующего поколения. Гибель, полное или частичное устранение от размножения всех, кто не может выполнять биогеохимическую функцию, поддерживает устойчивость процессов циркуляции вещества и энергии в биогеоценозе и вместе с тем обеспечивает эволюцию отдельных видов. Эволюция является побочным, но неизбежным результатом поддержания устойчивости системы высшего по отношению к организму ранга. Отбор, осуществляя контроль и регуляцию, т.е. поддерживая стационарное состояние биогеоценоза, тем самым становится движущим фактором эволюции вида и обеспечивает не просто изменение вида как системы, которое могло бы привести её к разрушению, а переход системы из одного гармонического (устойчивого по принципу регулирования) состояния в другое гармоническое состояние».

Процесс взаимодействия системы и внешней среды представляет собой последовательность информационных процессов: накопления, отбора, преобразования, передачи информации о свойствах (признаках) отдельных элементов и системы в целом (Шмальгаузен, 1968). Являясь регулятором эволюционных процессов, биогеоценоз обеспечивается всей необходимой «информацией» о состоянии популяции. Первичные эволюционные изменения происходят именно в популяции (или в поколениях особей, но не в отдельных особях) и часто связаны с изменением генетического состава популяции (генотипов). Информация о таких изменениях передаётся популяции от регулятора (биогеоценоза) через наследственный аппарат её особей следующему поколению с помощью половых клеток или другими способами воспроизведения. Популяции, в свою очередь, также активно воздействуют на биогеоценоз, например через потребление пищи и накопление продуктов своей жизнедеятельности. Однако прямой связи между наследственной информацией по первому каналу (от биогеоценоза) и обратной информацией по второму каналу (от популяции к биогеоценозу) не наблюдается, так как обе линии связи находятся на разных уровнях: наследственная информация передается на внутриклеточном (молекулярном) уровне организации, а обратная информация – только на уровне организации целой особи. Переход от одной линии связи к другой совершается с помощью механизма преобразования: наследственная информация преобразуется в ходе индивидуального развития в фенотип особи, являющейся реальным носителем жизни и средством передачи обратной информации. В биогеоценозе через естественный отбор и процессы размножения происходит новое преобразование этой информации в наследственную с переходом от уровня организации особи (в фенотипах) на уровень организации клетки (половые клетки, зиготы). Так замыкается полный круг преобразований в элементарном цикле эволюционного процесса (Шмальгаузен, 1968).

Таким образом, роль особей (фенотипов) как носителей информации в экосистемах двояка и заключается в преобразовании информации в онтогенезе (реализация фенотипов) и передаче обратной информации через фенотип особей, составляющих популяционно-видовой уровень организации жизни.

Особь как функционирующая биологическая система. В историческом плане организм (особь) рассматривался как работающая система, выполняющая механическую, термодинамическую, химическую и электрическую работу. Эти подходы во многом определялись достижениями физики. Организм выполняет механическую работу (движение) и внутреннюю (химическую, осмотическую, электрическую), а значит, производит энергию.

Особь – это открытая динамическая система, и её основная черта – потеря свободной энергии – диссипация (рассеивание), в отличие от замкнутых (неживых) систем. Открытая система заимствует энергию и вещество из окружающей среды и одновременно выводит отработанное вещество и энергию во внешнюю

среду. Вырабатывая и заимствуя энергию, открытая система производит энтропию, которая характеризует тепловое состояние системы, но энтропия не накапливается в системе, а выводится в окружающую среду. С поступлением энергии и вещества в открытую систему её неравновесность возрастает, разрушаются прежние связи между элементами и возникают другие, которые приводят к новой структуре, новым кооперативным процессам.

В живом организме как функционирующей системе все жизненные реакции (обмен веществ и др.) идут с определённой скоростью, конечны, а значит, необратимы. Живой организм – это открытая негэнтропийная система (неравновесная – флуктуационно упорядоченная), основой динамического состояния которой являются внутренние процессы, например циклические биохимические процессы и активный транспорт веществ. Циклические процессы поддерживают постоянство внутренней среды организма (например, концентрацию сывороточных белков крови), его динамическое равновесие, или гомеостаз. Считается, что циклические процессы – это качественно новое, характерное для жизни явление. Активный транспорт – это транспорт растворённых веществ через мембраны в направлении, обратном «естественному» (диффузному). Наличие специальных присущих особи механизмов, способных осуществлять это движение, – величайшее достижение жизни.

Представляется интересным рассмотрение особи как функционирующей системы в свете синергетической парадигмы (Г. Хакен, И. Пригожин – 70-е гг. XX в.). Суть синергетики (лат. *sinergeia* – сотрудничество, кооперация, содружество) – междисциплинарные исследования кооперативных процессов структурирования целостности (самоорганизации) в системах разной природы с позиций динамического подхода. Основное внимание в синергетике обращено на диссипативные структуры (в живой и неживой природе, в обществе). Выводы синергетики обосновывают идеи всеобщности развития, поскольку выявлено, что существуют всеобщие характеристики (условия) процесса развития, не связанные со спецификой субстрата развития. Такими необходимыми условиями развития являются возникновение неустойчивого состояния и самоорганизация.

В онтогенетическом развитии особи эти условия имеют место, и поэтому познание особи как диссипативной самоорганизующейся структуры представляет значительный общенаучный интерес. В биологических системах, в частности, на уровне особи, имеет место такое характерное для самоорганизации явление, как бифуркация (лат. *bifurcus* – раздвоенный, двузубчатый). Точке бифуркации соответствует критическое значение процесса самоорганизации, когда траектория развития системы начинает отклоняться от прежнего пути, появляется некоторое множество вариантов дальнейшего развития и наступает момент выбора пути развития системы. В качестве примеров бифуркации в развитии живых систем можно

назвать деление надвое (Protozoa), образование первичных половых клеток (микро- и макрогаметоцитов) и т.д.

Особь и проблемы общей теории жизни. Многоаспектное познание особи как биологической системы имеет исключительно большое значение для решения вопросов теоретической биологии. Предмет и основной принцип теоретической биологии есть жизнь как целостное явление, где каждый элемент – это функция целого (биосферы); часть, взятая в отрыве от этого целого, не может быть правильно понята, так как вне целого нет части – «всё во всём»!

Общая теория жизни – одна из главных проблем теоретической биологии. Философско-методологическая и общебиологическая трактовка сущности жизни базируется на таких универсальных принципах, как принципы монизма, субстанции, противоречия, отражения, детерминизма и развития. Все эти принципы работают при рассмотрении особи как формы существования жизни. Например, принцип противоречия, реализуемый через единство и борьбу противоположностей, в биологии отражается в наследственности и изменчивости – свойствах, присущих особи. Наследственность консервативна, пассивна, закрепляет и сохраняет признаки из поколения в поколение в отличие от изменчивости, которая приводит к появлению новых генетических особенностей и, как следствие, новых адаптационных возможностей у организма. Наследственность «оказывает сопротивление» и вступает в противоречие с изменяющейся окружающей средой, которое снимается приспособлением (адаптацией), преодолевающим консерватизм наследственности и в то же время её сохраняющим.

Принцип отражения заключается в специфике ответных реакций, определяемой наследственной основой организма. Этот принцип хорошо иллюстрирует выражение К. Бернара: «Собака жиреет вовсе не жиром баранов, она образует свой собственный собачий жир».

Принцип детерминации – всеобщей объективной закономерности и причинной обусловленности всех явлений в природе – проявляется в адаптации, которая выражается не только во внешних взаимодействиях со средой, но и во внутреннем отношении к себе – к самой системе, к таким её внутренним факторам, как наследственность, потребность, обмен веществ, норма реакции.

Принцип развития состоит в том, что адаптация и организация являются результатом эволюционного развития. Основной принцип биологической организации – это минимизация траты энергии, которая, в частности, может быть достигнута за счёт минимизации объёмов, уменьшающих влияние среды, усиливающих связи между элементами структуры и увеличивающих объём информации.

ГЛАВА 2. РАЗМНОЖЕНИЕ НА КЛЕТОЧНОМ УРОВНЕ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ (PROTOZOA)

2.1. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ПРОСТЕЙШИХ

Бесполое размножение, или **агамогония** (гр. *agamos* – безбрачный, *gone* – зарождение, потомство), характеризуется отсутствием полового процесса и осуществляется без участия половых клеток. Генотип потомства идентичен родительскому. Будучи древнейшей формой, бесполое размножение широко распространено на клеточном уровне индивидуальности, а также встречается и у многоклеточных индивидов (грибы, растения, животные). Из беспозвоночных животных бесполое размножение отсутствует у первичнополостных (Nemathelminthes) и моллюсков (Mollusca). Как редкое исключение бесполое размножение встречается у членистоногих (Arthropoda) в форме полиэмбрионии, а также некоторых позвоночных животных (Chordata).

Бесполое размножение происходит путём отделения от материнской особи большей или меньшей части и превращения её в дочернюю особь. Также бесполое размножение происходит путём развития специальных образований (спор простейших, геммул губок, статобластов мшанок), которые в дальнейшем отделяются от материнского организма и дают начало дочерним особям.

Различают несколько типов бесполого размножения: деление, почкование, споруляция.

Деление (лат. *deleo* – уничтожать, истреблять) – это бесполое размножение, при котором материнская клетка делится на две или более дочерних клеток. Деление может быть нескольких вариантов: монотомия, палинтомия, шизогония.

Монотомия (гр. *monos* – один, единый, *tome* – отсечение) – такое деление, при котором материнская клетка делится примерно на две равные части. Возникшие две дочерние клетки восстанавливают все утраченные при делении структуры, активно питаются, растут и к началу деления достигают состояния материнской особи. Различают два вида монотомии – протозойную и метазойную. При протозойной монотомии сначала митотически делится ядро, потом разделяется цитоплазма (рис. 1). Различные органоиды, имеющиеся в большом количестве, распределяются между дочерними особями. Органоиды, содержащиеся в единичном числе, или тоже делятся, или целиком переходят к одной дочерней особи, а у второй образуются заново (жгутиконосец *Ceratium*, амёба *Euglypha*).

При метазойной монотомии простейшее делится в дедифференцированном состоянии, иногда под покровами материнской особи или в специальной цисте

(рис. 2). Перед делением тело обездвиживается, округляется, утрачивает многие органоиды, которые после деления восстанавливаются (*Chlamydomonas nasuta*).

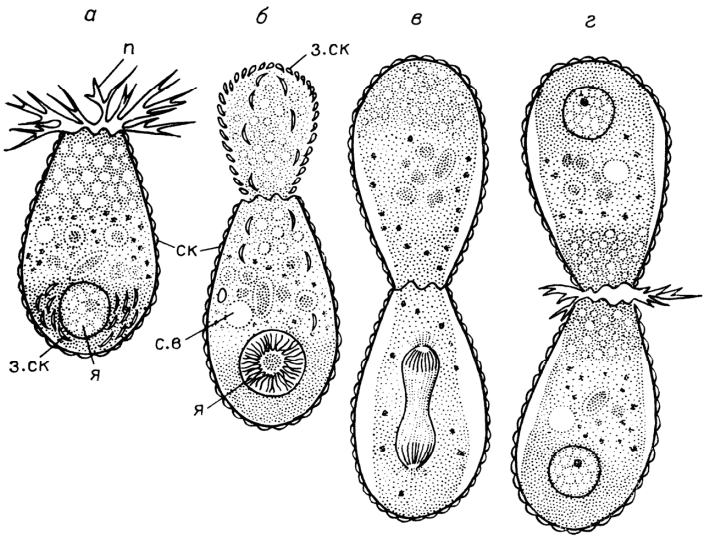


Рис. 1. Деление раковинной амёбы *Euglypha* (по Ивановой-Казас, 1975):
а–г – последовательные стадии деления. *з.ск* – запасные скелетные пластинки; *п* – псевдоподии; *с.в* – сократительная вакуоль; *ск* – скелетные пластинки; *я* – ядро

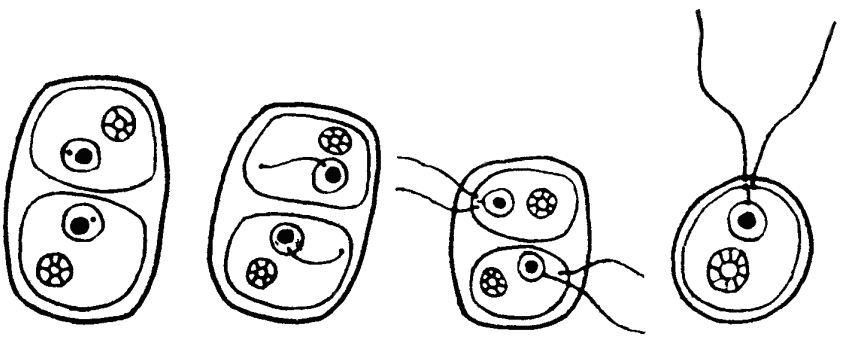


Рис. 2. Метазойная монотомия у *Chlamydomonas nasuta* (по Ивановой-Казас, 1975)

Особый случай монотомии – **почкование**, которое может быть простым и множественным, наружным и внутренним. Так, при наружном почковании (солнечник *Acanthocystis*) после каждого деления ядра (микронуклеуса) одно из дочерних ядер обособляется вместе с небольшим участком цитоплазмы, образуя почку (рис. 3). Такая почка принимает форму двужгутиковой зооспоры, отделяется от материнской особи, некоторое время активно плавает, жгутики утрачиваются, и почка переходит в амебоидное состояние с короткими широкими псевдопо-

диями, постепенно приобретая черты взрослого солнечника. Почка – двужгутиковая зооспора, которая выполняет расселительную функцию.

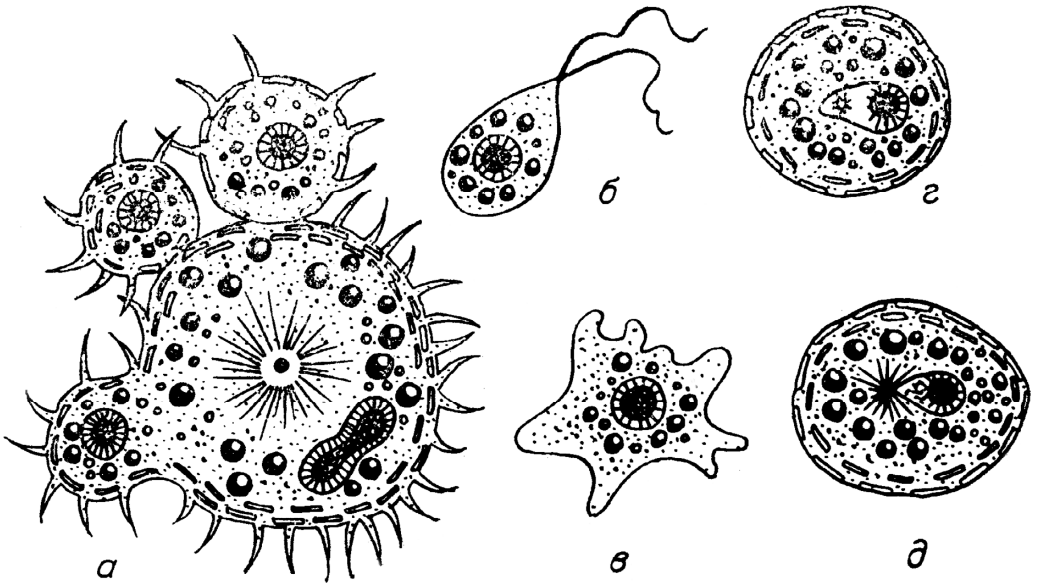


Рис. 3. Почкование солнечника *Acanthocystis aculeata* (по Ивановой-Казас, 1975):
а–д – последовательные стадии жизненного цикла

У сосущих инфузорий (Suctoria), ведущих прикреплённый образ жизни, наблюдается почкование, при котором дочерние особи значительно отличаются друг от друга размерами и строением. Родительская особь лишена ресничек и имеет специальные сосательные щупальца. Дочерние, небольшого размера почки, лишённые щупалец (или с недоразвитыми щупальцами) и покрытые ресничками, отделяются от материнского организма, некоторое время плавают и принимают обычную сидячую форму (рис. 4). Эти дочерние особи, так называемые бродяжки, имеют расселительное значение, напоминают личинок многих сидячих Metazoa и проделывают «настоящий» метаморфоз.

У сосущих инфузорий также встречается внутреннее почкование: в теле появляется кольцевая впадина, которая постепенно углубляется и как бы вырезает участок цитоплазмы, образуя глубокое впячивание (рис. 5). Затем в этом участке возникают сократительная вакуоль и ряды ресничек, а из материнского тела выходят микро- и макронуклеус. Бродяжка, развившаяся таким образом, отделяется от материнской особи, некоторое время плавает, потом прикрепляется к субстрату, теряет реснички, образует стебелёк, сосательные палочки и превращается во взрослую инфузорию.

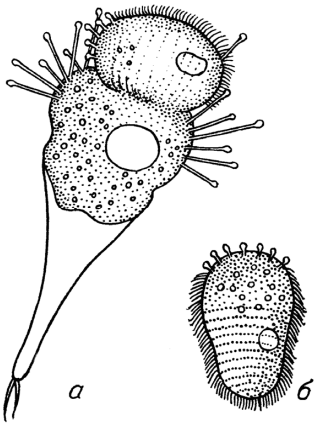


Рис. 4. Почкование сосущей инфузории *Paracineta* (по Ивановой-Казас, 1975):
а – делящаяся инфузория; *б* – бродяжка

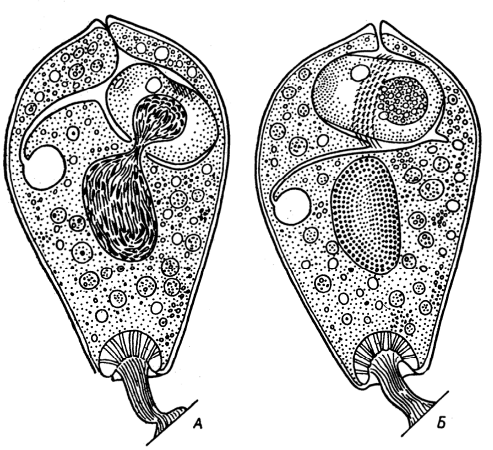


Рис. 5. Внутреннее почкование *Tokophrya* (по Ивановой-Казас, 1975):
А–Б – последовательные стадии формирования почки

Палинтомия (гр. *palin* – повторение, *tome* – отсечение) – это множественные повторные деления клетки, началу которых предшествует период усиленного питания и роста исходной материнской особи. После этого происходит ряд быстро следующих один за другим делений, промежуточные продукты деления (спороциты) не успевают дифференцироваться, не питаются, не растут и с каждым делением становятся всё мельче (рис. 6). Таким образом, онтогенез этих промежуточных клеточных поколений оказывается сокращённым и подавленным. Только последнее поколение достигает полного развития, выходит из оболочки, под которой проходит палинтомия, и превращается в питающиеся особи, называемые трофозоитами.

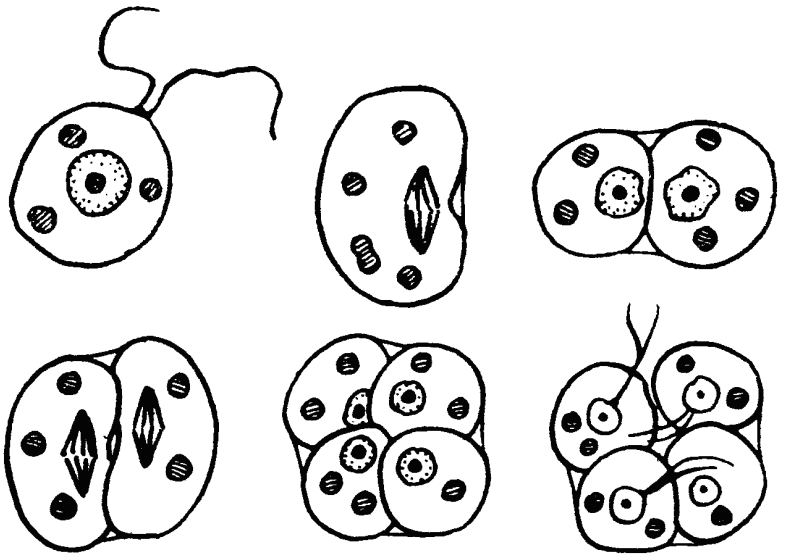


Рис. 6. Палинтомическое деление *Haematococcus* (по Ивановой-Казас, 1975)

Палинтомия встречается у многих Protozoa, что, вероятно, свидетельствует об её независимом происхождении в разных группах организмов от монотомии метазойного типа.

У Protozoa, размножающихся только бесполым путём, при монотомическом делении возникают моноэнергидные (Phytomonadina), при палинтомическом – полиэнергидные особи (Ciliophora).

Синтомия (=шизогония, схизогония, мерогония) (гр. *syn* – совместный, *tome* – отсечение) – это множественное деление, заключающееся в том, что сначала происходит многократное деление ядра, не сопровождающееся делением цитоплазмы. В результате клетки некоторое время остаются необособленными, а организм становится многоядерным (полиэнергидным). Затем плазматическое тело распадается (плазмотомия) на много отдельностей (особей), называемых мерозоитами, и происходит возврат к моноэнергидному состоянию (рис. 7). Иногда имеет место чередование синтомических и монотомических делений.

Споруляция (=спорогония) (гр. *spora* – посев, семя) – это тип бесполого размножения, наиболее характерный для споровиков (Sporozoa) и связанный с половым размножением. При спорогонии происходит деление зародыша внутри ооцисты, т.е. внутри оплодотворённой яйцеклетки – зиготы, покрытой плотной оболочкой. В результате спорогонии образуются мелкие зародыши, называемые спорозоитами. Спорозоиты покрыты плотной оболочкой и представляют собой споры.

Спорогония имеет место в онтогенезе грегарин (Gregarinia), для которых характерно в основном половое размножение. Так, например, у кокцидий (Coccidio-

morpha) спорогония чередуется с бесполым (шизогонией) и половым размножением. Причём количество делений (шизогоний) может быть 4–5, а судьба последнего поколения (мерозоитов) различна. Часть мерозоитов дифференцируется в клетках хозяина в шизонты, другая часть – превращается в первичные половые клетки (микро- и макрогаметоциты), т.е. даёт начало половому процессу.

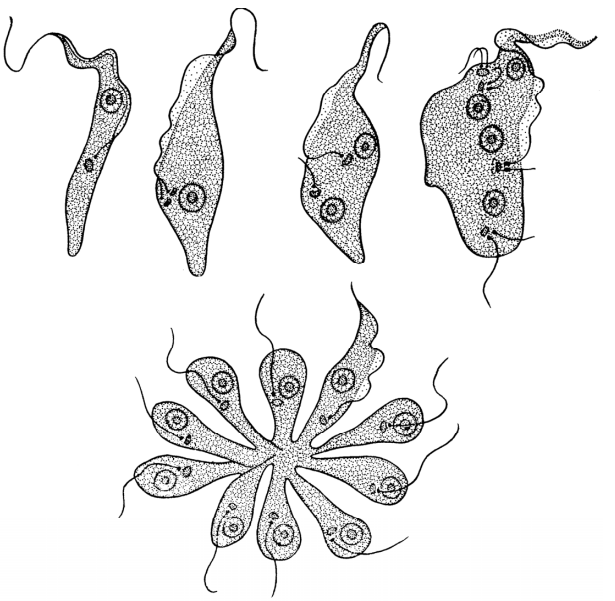


Рис. 7. Синтомическое деление *Trypanosoma lewisi* (по Ивановой-Казас, 1975)

Перечисленные способы бесполого размножения простейших характерны как для моноэнергидных, так и для полиэнергидных форм, хотя бесполое размножение последних имеет некоторые особенности. Само возникновение полиэнергидного состояния напоминает сильно растянутую во времени шизогонию (например, у фораминифер). У полиэнергидных инфузорий, обладающих ядерным дуализмом, т.е. имеющих два ядра (микро- и макронуклеус), бесполое размножение проходит по типу монотомии. При этом микронуклеусы делятся митотически, а макронуклеусы (полиплоидные) – мейотически. За делением ядер следует деление цитоплазмы. После расхождения дочерние особи восстанавливают форму и органоиды. Для прикреплённых инфузорий (Suctoria) характерно почкование. Возникающие почки, называемые бродяжками, плавают, оседают на дно и проделывают метаморфоз.

Монотомия и палинтомия обычно не связаны с половым размножением, а онтогенез в этом случае совпадает с жизненным циклом и представляет отрезок жизни особи между делениями. Индивидуальное развитие особи простейшего

начинается, когда материнская особь разделяется на две дочерние, и заканчивается, когда дочерние особи, в свою очередь, приступают к делению. Между делениями происходят сложные морфофизиологические изменения, и дочерние особи начинают проходить свой онтогенез – бесполый онтогенез и т.д. Такая точка зрения высказана Б.П. Токиным (1934), поддержана А.А. Захваткиным (1949), В.А. Догелем (1951), О.М. Ивановой-Казас (1975).

Синтомия и спорогония чаще являются определённым этапом в жизненном цикле вида и обычно связаны с половым размножением.

Иногда бесполое размножение заканчивается до разделения особей, которые остаются связанными между собой. В результате такого не дошедшего до конца деления возникают временные или постоянные колонии. В зависимости от способа формирования колонии бывают монотомические или палинтомические. Наибольший интерес в связи с вопросом о происхождении многоклеточных организмов представляют палинтомические колонии (рис. 8). Классическим примером палинтомических колоний являются колонии Phytomonadina, в частности колонии рода *Volvox* (рис. 9).

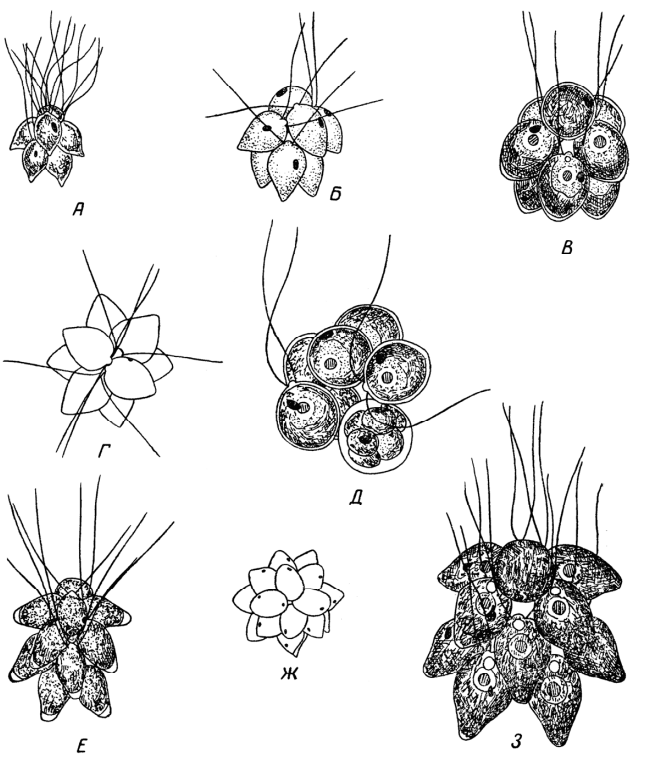


Рис. 8. Палинтомические колонии простейших Spondylomoridae (по Шмидту, 1953):
А–Д – Clamydobotrys stellata; *Е–З – Clamydobotrys gracilis*

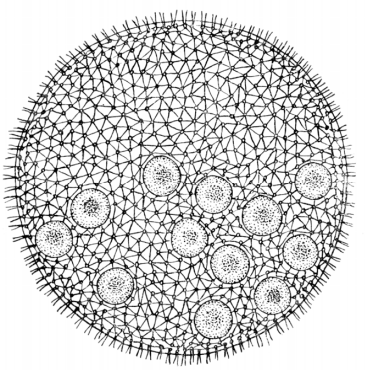


Рис. 9. Вольвокс *Janetosphaera aurea* (Phytomonadida) (по Иванову, 1968)

В колонии *Volvox* число особей достигает 10–20 тысяч. Такие многоклеточные колонии приобретают характер целостного организма, причём индивидуальность отдельных членов колонии несколько подавляется и подчиняется целому. Каждая клетка колонии *Volvox* – это жгутиконосец с двумя жгутиками и всеми присущими ему органоидами. Выделяемые клетками студенистые оболочки сливаются в общий студенистый шар, у поверхности которого и располагаются особи колонии, связанные друг с другом плазматическими мостиками. Клетки колонии различаются по морфологии, функциям, потенциям. Хорошо выражен морфологический градиент: на одном из полюсов колонии, обычно переднем, клетки мельче, на заднем – клетки более крупные. Функциональная дифференциация проявляется в том, что большая часть клеток колонии не способна к делению, а выполняет вегетативные функции (питание, движение). Только лежащие у заднего полюса немногие клетки (генеративные), называемые гонидиями, служат для размножения колонии. Гонидии, обычно в количестве не более пятнадцати клеток, отличаются крупными размерами и специфической окраской.

Колония *Volvox* размножается бесполым и половым путём. При бесполом размножении новые колонии образуются за счёт гонидий, которые проделывают ряд палинтомических делений. Дочерние колонии образуются внутри материнской, при распаде которой молодые колонии освобождаются. При половом размножении колонии *Volvox* из генеративных клеток развиваются микро- и макрогаметы, причём из каждой гонидии развивается большое количество микрогамет или одна макрогамета. Образовавшаяся при их слиянии (копуляции) зигота дает начало новой колонии. Колонии у разных видов *Volvox* раздельнополы или ведут себя как протерандрические гермафродиты, т.е. сначала созревают микрогаметы, а потом – макрогаметы.

Таким образом, колониям *Volvox* наряду с бесполым присуще половое размножение, а следовательно, имеют место разные онтогенезы: онтогенез колонии при бесполом размножении и онтогенез колонии при половом размножении.

2.2. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ПРОСТЕЙШИХ

В процессе эволюции половое размножение возникло позже бесполого. Появление полового размножения было сопряжено с дифференцировкой гамет и развитием у организмов совокупности половых признаков – пола, обеспечивающего половой процесс. Суть полового размножения состоит в объединении генетического материала половых клеток родительских особей (половой процесс) с образованием зиготы (нового организма). Для различения родительских особей (полов) в зоологии существует специальный термин – гонохоризм.

Половое размножение (двуполое=гонохористическое) является одним из основных способов размножения у организмов. Иногда половое размножение чередуется с другими способами. Известны два наиболее обычных отклонения у животных – это гермафродитизм и партеногенез. У некоторых видов животных половые стадии не описаны.

У многоклеточных организмов половое размножение и половой процесс, происходящие с участием половых клеток, взаимосвязаны и представляют собой единое целое. У Protozoa, у которых в процессе размножения сами особи выполняют роль половых клеток, половой процесс (слияние гамет) не приводит к увеличению числа особей, т.е. не является размножением, поэтому термин «размножение» не совсем точен применительно к простейшим. Половой процесс у простейших представлен двумя способами: копуляцией и конъюгацией.

При копуляции происходит полное слияние особей (гамет). В простейшем случае гаметы одинаковые (изогамная копуляция – изогамия), в других случаях они отличаются по величине и обозначаются как микро- и макрогаметы (анизогамия=гетерогамия). При более развитых формах полового процесса макрогаметы крупные, неподвижные, с большим запасом питательных веществ и, таким образом, резко отличны от подвижных микрогамет (оогамия). В результате слияния гамет образуется диплоидная зигота. На определённой стадии жизненного цикла простейших возникает особая форма деления – мейоз, в результате чего возникает гаплоидное состояние ядра.

Конъюгация представляет собой более сложную форму полового процесса и известна в настоящее время только у инфузорий (Infusoria). Конъюгация – это временное частичное слияние двух особей, при котором происходит взаимный обмен ядрами таким образом, что после разделения партнёров их ядра содержат перекомбинированные хромосомные наборы (рис. 10, 11).

Конъюгация не связана непосредственно с размножением, но половой процесс очевиден – изменение наследственных свойств особей партнёров. Две сходные внешне особи (конъюганты) соединяются между собой в области ротовых отверстий (цитостомов) с помощью цитоплазматического мостика. Макронуклеусы, или вегетативные ядра, обычно полиплоидны. У обоих конъюгантов они рас-

падаются и резорбируются. Микронуклеусы, или генеративные ядра, представляют собой своеобразные депо наследственной информации.

Перед каждым делением (митозом) в микронуклеусах наблюдается удвоение (репликация) хромосом, после чего дважды происходят мейотические деления. В результате образовавшиеся четыре ядра в каждом конъюганте оказываются гаплоидными, т.е. возвращаются в исходное состояние. Три ядра растворяются, а четвёртое ядро делится ещё раз, образуя половые ядра – пронуклеусы: мужское блуждающее и женское стационарное. Затем обе инфузории обмениваются мужскими пронуклеусами, которые сливаются с находящимися в них стационарными женскими пронуклеусами. Так происходит перекрёстное оплодотворение (кариогамия), в результате которого восстанавливается диплоидное число хромосом и образуется синкарион (зигота), после чего инфузории расходятся.

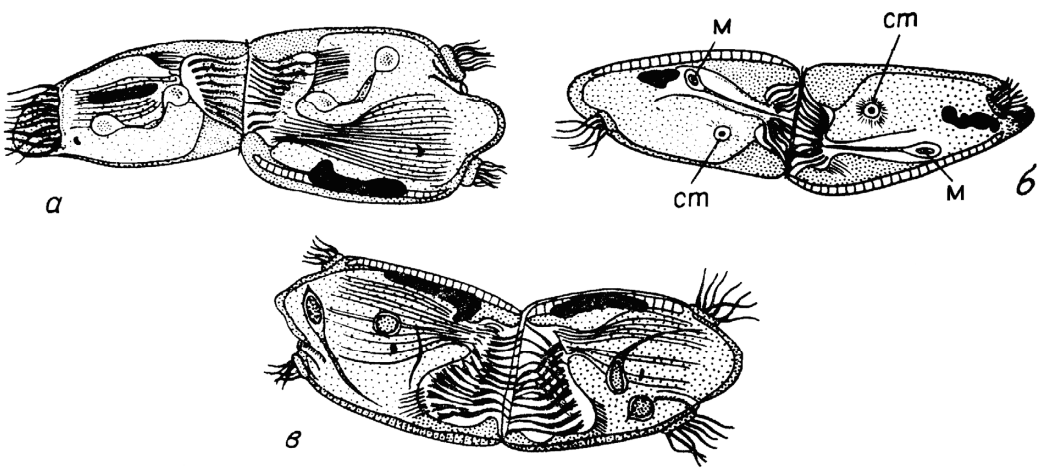


Рис. 10. Конъюгация *Cycloposthium* (по Ивановой-Казас, 1975):
а–в – последовательные стадии. *м* – мигрирующее ядро; *ст* – стационарное ядро

В дальнейшем осуществляется генетическая реконструкция ядерного аппарата каждой из инфузорий, называемых теперь экскоңъюгантами, которые стали в результате конъюгации моноэнергидными. Синкарион делится, формируются микро- и макронуклеусы, которые в результате эндомитоза становятся полиплоидными.

Реконструкция ядерного аппарата приводит организм к полиэнергидному (двухъядерному) состоянию. Таким образом, полиэнергидные простейшие в ходе жизненного цикла становятся дважды моноэнергидными (состояние гаметы и зиготы – синкариона).

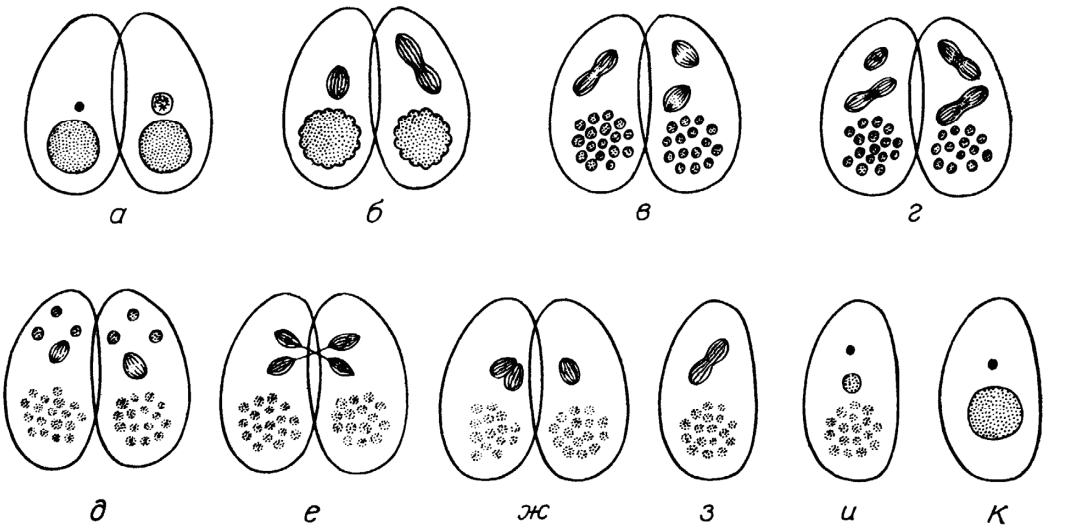


Рис. 11. Ядерные процессы при конъюгации инфузорий (по Ивановой-Казас, 1975):
а – сближение конъюгантов; *б–д* – макронуклеус разрушается, а микронуклеус проходит деление созревания; *е* – 3-е деление микронуклеуса на мигрирующее и стационарное ядра и переход мигрирующего ядра в партнёра; *ж* – слияние пронуклеусов; *з–к* – реконструкция ядра после расхождения партнёров

У некоторых представителей процессы, подобные конъюгации, могут проходить в форме автогамии или педогамии. При автогамии не происходит временного соединения двух особей, а все процессы проходят в одной особи, являющейся как бы гермафродитной, в которой сливаются сестринские ядра. При педогамии одна особь сначала делится на две дочерние, которые сливаются между собой, образуя зиготу (например, солнечник).

ГЛАВА 3. РАЗМНОЖЕНИЕ НА МНОГОКЛЕТОЧНОМ УРОВНЕ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ (METAZOA)

3.1. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ У МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Бесполое размножение на многоклеточном уровне индивидуальности беспозвоночных животных известно у Пластинчатых (Placozoa), Губок (Spongia), Кишечнополостных (Cnidaria), Плоских червей (Plathelminthes), Кольчатых червей (Annelida), Иглокожих (Echinodermata). Различают следующие способы бесполого размножения у многоклеточных: почкование (наружное и внутреннее), стробиляция, деление (продольное, поперечное), паратомия, архитомия, фрагментация и лацерация.

Почкование у Metazoa осуществляется путём деления материнской особи, на которой возникает почка (группа клеток), дающая в дальнейшем начало новому организму. Будучи ещё на материнской особи, почка превращается в молодой дочерний организм, который может или отпочковываться от материнского (гидра), или оставаться связанным с ним (коралловые полипы). Иногда почкование называют вегетативным размножением.

Так, у Пластинчатых почкование заключается в образовании на спинной поверхности тела почки, которая отделяется от материнского организма и превращается в «бродяжку» со жгутиками.

У Губок встречается наружное и внутреннее почкование. Наружное почкование состоит в том, что на поверхности тела губки появляется вырост, в который продолжаются все слои тела и парагастральная полость. Такая почка редко отделяется от материнской особи и приступает к самостоятельной жизни; чаще она остаётся на теле материнского организма, в результате чего образуются колонии (рис. 12).

Внутреннее почкование, например у пресноводной губки – бадяги *Sycon*, заключается в том, что в мезоглее губки из амебоидных клеток образуются шаровидные скопления, представляющие собой внутренние почки, называемые геммулами. Геммулы – это многоклеточная масса, окружённая оболочкой из двух роговых слоёв с воздушной прослойкой. Геммулы зимуют, а весной их содержимое выделяется из оболочки, прикрепляется к субстрату и развивается в новую губку (рис. 13).

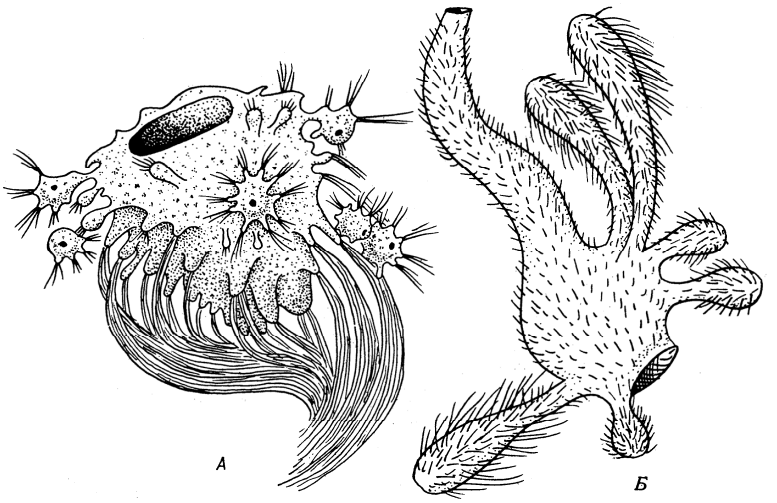


Рис. 12. Наружное почкование у губок (по Ивановой-Казас, 1977):
А – Lophocalyx philippinensis; *Б – Leucosolenia botryoides*

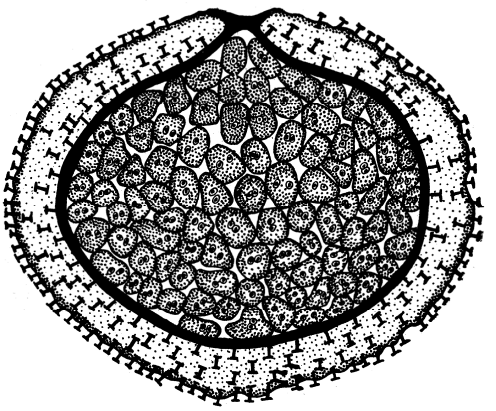


Рис. 13. Зимующая геммула *Ephydatia fluviatilis* (по Ивановой-Казас, 1977)

У Кишечнополостных почкование распространено особенно широко, причём отделение почек, переходящих к самостоятельной жизни, – явление редкое, встречающееся, например, у гидры. Кишечнополостные – преимущественно колониальные организмы. Их колонии образуются за счёт почек, представляющих собой дочерние полипы, называемые гидрантами, которые не покидают тело материнского организма. На таких колониях (например, у морских гидроидов) тоже путём почкования образуются половые особи – медузы. Медузы формируются на особых выростах (бластостилях), представляющих собой видоизменённые полипы. Окружённый оболочкой бластостиль называется гонангий, в котором путём почкования формируются медузы – половое поколение гидроидов (рис. 14).

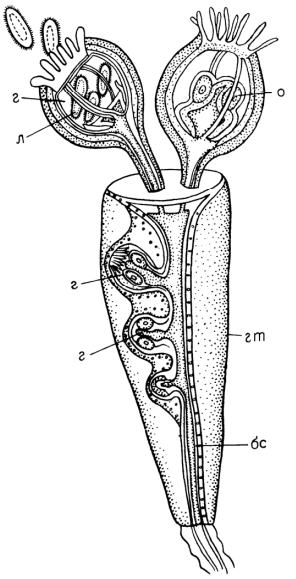


Рис. 14. Гонангий *Gonothyrea loveni* (по Ивановой-Казас, 1975):
бс – бластостиль; *г* – гонофор; *гт* – гонотека; *л* – личинка; *о* – ооцит

У коралловых полипов (Anthozoa) при почковании образуются дочерние полипы, подобные материнской особи. Обычно дочерние особи остаются на материнском организме, в редком случае – покидают его.

Из Иглокожих почкование имеет место у офиур (Ophiuridae).

Стробиляция (гр. *strobilos* – сосновая или еловая шишка) – это своеобразное почкование, свойственное сцифомедузам (Scyphozoa). Стробиляция заключается в том, что образовавшийся в результате полового размножения полип, или сцифистома (оплодотворённое яйцо → мерцательная планула → полип), перешнуровывается поперечно на несколько дисков. Эти диски и являются молодыми медузами, которые отрываются от сцифистомы, представляя особую личиночную стадию, называемую эфирой (рис. 15).

Таким образом, у Кишечнополостных (Hydrozoa, Scyphozoa) почкование приводит к формированию как бесполых поколений (полипов), так и половых (медуз).

Почкование имеет место у ленточных червей (Cestodes), развитие которых сопровождается формированием пузырчатых стадий – ценура или эхинококка (рис. 16). В результате почкования внутри финны образуется множество головок (сколексов).

Деление у Metazoa может быть продольным и поперечным. Деление характерно для Кишечнополостных. Продольное деление чаще встречается у Sagartiidae и Actiniidae, различается по величине формирующихся частей (равномерное, неравномерное), по месту начала деления (аборально-оральное, оральноаборальное), по механизму (перетяжка, разрыв материнской особи). Равномерное

деление редко, а варианты неравномерного деления разнообразны. Иногда разделившиеся части сразу опять начинают делиться. Аборально-оральное деление происходит вследствие движения, например сползания противолежащих участков педального диска в разные стороны.

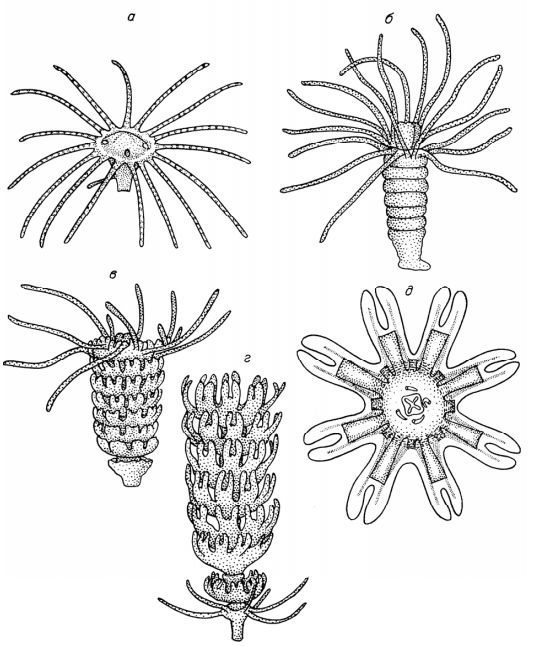


Рис. 15. Стробиляция у *Aurelia limbata* (по Ивановой-Казас, 1975):
а – сцифистома; *б–г* – последовательные стадии стробиляции; *д* – эфира

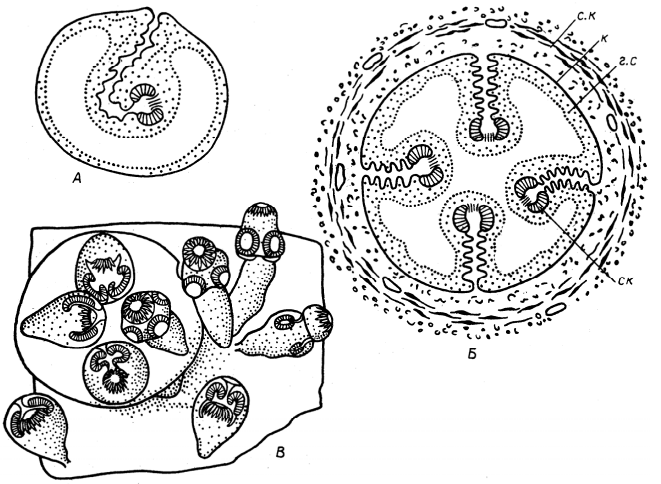


Рис. 16. Почкование у *Cyclophyllidea* (по Ивановой-Казас, 1977): *А, Б* – схема строения цистицерка и ценура; *В* – часть стенки пузыря эхинококка с пролиферирующим пузырём и сколексами

Поперечное деление свойственно некоторым примитивным группам актиний, например Gonactiniidae, Aiptasiidae (рис. 17).

Поперечное деление известно у турбеллярий (Macrostomida). Поперечная перетяжка закладывается позади глотки, где находится зона деления, в которой проходят регенерационные процессы. Отделение особей происходит только после того, как сформируются органы в задней части тела. Иногда отделение особей задерживается и образуются колонии в виде цепочки из 14–16 особей. Такой способ деления называется паратомией.

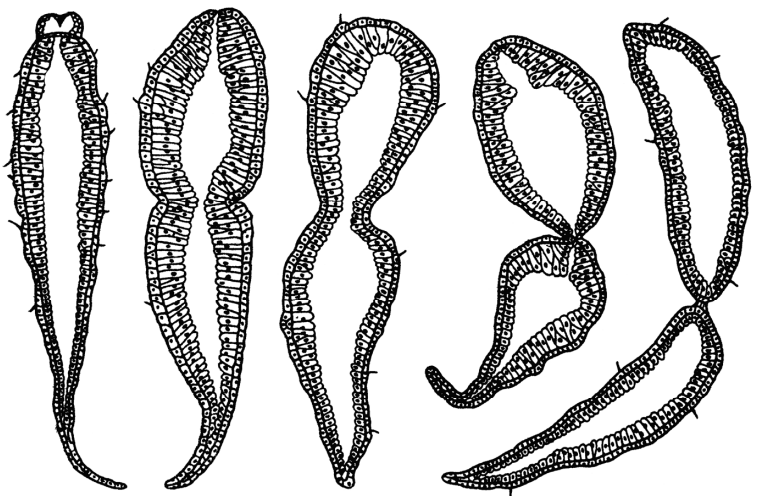


Рис. 17. Поперечное деление *Protohydra leuckarti* (по Ивановой-Казас, 1977)

Паратомия (гр. *para* – около; *tome* – отсечение) – это повторное поперечное деление червя, которому предшествует закладка и образование органов. Поэтому особи, образовавшиеся в результате деления, сразу способны питаться, двигаться и т.д. Каждая образовавшаяся часть, в свою очередь, может обособлять участки меньшего размера. При неразделении особей возникает цепочка типа временной колонии, например у кольчатых червей (рис. 18).

Архитомия (гр. *archi* – главный; *tome* – отсечение) – это разделение (перешнуровывание) тела особи на несколько участков, каждый из которых развивается в дальнейшем в целого червя. Передняя часть регенерирует заднюю, а задняя – переднюю (олигохеты, безногие голотурии). Архитомия сопровождается регенерационными процессами.

Фрагментация (гр. *phragmos* – перегородка) – это деление особи Metazoa на две или более частей, которые в дальнейшем восстанавливают недостающие органы и ткани. В основе фрагментации также лежат процессы регенерации. Фрагментация встречается у некоторых турбеллярий и актиний (Anthozoa).

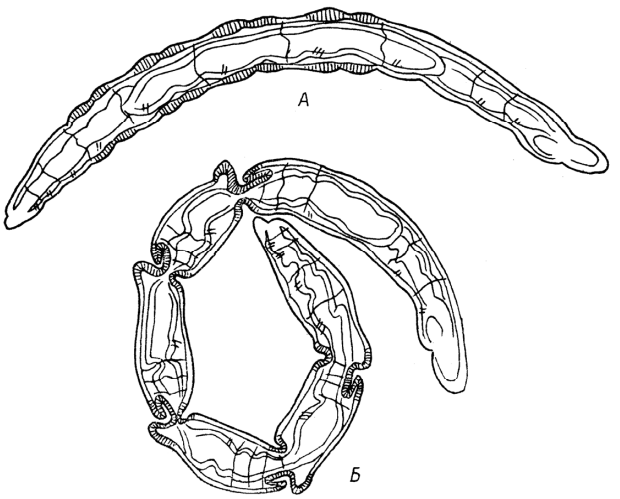


Рис. 18. Паратомическое деление *Ctenodrilus serratus* (по Ивановой-Казас, 1977):
А, Б – две стадии деления

Лацерация – это своеобразный способ бесполого размножения, известный у некоторых видов актиний. Лацерация заключается в том, что во время ползания полипа по субстрату (например, скорость движения 1 см/ч) от педального диска отрываются маленькие фрагменты, формирующиеся потом в полип. Основные процессы морфогенеза в развивающихся фрагментах состоят в изменении ориентации и полярности, установлении симметрии, выражающейся в развитии глотки и парных мезентериев, в образовании орального диска со щупальцами.

Приведенные выше формы бесполого размножения наиболее полно представлены у Кишечнополостных: почкование, стробиляция, деление – поперечное и продольное, лацерация. Характерными формами для кольчатых червей являются архитомия и паратомия, а для некоторых плоских червей – фрагментация.

3.2. РЕГЕНЕРАЦИЯ И СОМАТИЧЕСКИЙ ЭМБРИОГЕНЕЗ

Бесполое размножение связано с нарушением интегрированности организма, «физиологической изоляцией» его частей (Токин, 1959). Но в основе некоторых форм бесполого размножения (архитомия, паратомия и др.) лежат восстановительные явления. Существуют представления о связи восстановительных явлений со степенью интегрированности организма, со сложностью его организации. Выделяют два основных типа восстановительных явлений: регенерация и соматический эмбриогенез.

Регенерация (лат. *regeneratio* – возрождение, возобновление) – это восстановление организмом утраченных или повреждённых органов и тканей. Соматический эмбриогенез (лат. *soma* – тело) – восстановление целого организма из его телесных частей (вегетативное размножение).

Считается, что движущим элементом индивидуального развития является способность живых существ к регуляции в ответ на любые экзо- и эндогенные изменения (Воронцова, 1960; Короткова, 1972). А отправным пунктом всякой регуляции в нормальном онтогенезе является отделение исходного материала от материнского организма. Таким материалом может быть спора при спорообразовании, половая клетка при половом размножении или какая-либо иная часть организма, как это имеет место при вегетативном размножении. Во всех случаях очевидно более или менее полное отделение части от материнского организма и развитие этой части в направлении образования целого, подобного родительскому. Отделение от материнского организма является нарушением целостности системы, вырывающим отделяющуюся часть из всех привычных для неё связей. Отделившаяся часть с момента обособления начинает формировать новое целое, подобно тому, от которого она берёт начало. Все восстановительные процессы обозначаются терминами «морфогенетическая регуляция» или «восстановительный морфогенез».

Различают два вида регенерационных явлений – эпиморфоз и морфаллаксис (Морган, 1901). **Эпиморфоз** (гр. *epi* – на, над, сверх; гр. *morphe* – вид, форма) характеризуется образованием на раневой поверхности регенерационной бластемы (скопление дедифференцированных клеток) с последующим развитием из неё типично или атипично организованной недостающей части, т.е. под эпиморфозом понимаются процессы формообразования, осуществляющиеся по типу «надставки».

Для **морфаллаксиса** (гр. *morphe* – вид, форма; гр. *allaxis* – обмен, изменение) характерно преобразование остатка органа или тела, когда орган или индивид развиваются путём «переплавки», перегруппировки клеток. Понятия «эпиморфоз» и «морфаллаксис» отражают реально существующие различные способы морфогенезов, наступающих после повреждения организма.

В противоположность регенерационным процессам соматический эмбриогенез изучен хуже. Известно, что он имеет некоторые особенности, различно протекает у разных организмов (губки, кишечнополостные) и нуждается в классификации. Отмечено, что существует связь между характером организации и ответной реакцией на повреждения (Короткова, 1963). Ответная реакция индивида определяется уровнем его интеграции: менее интегрированные организмы при одном и том же оперативном вмешательстве реагируют на повреждения морфогенетической реакцией по типу соматического эмбриогенеза; у более интегрированных индивидов регенерационные процессы преобладают над таковыми соматического эмбриогенеза.

Критерием разграничения восстановительных морфогенезов (регенерации и соматического эмбриогенеза) может служить следующий момент: сохраняется или преобразуется исходный тип организации, а также основные признаки индивидуальности. Если морфогенез идёт в рамках старой организации (сохраняется исходная полярность, тип симметрии и др.), то его следует отнести к регенерации. Если же в ходе морфогенеза черты старой организации исчезают, а исходный тип симметрии существенно изменяется, то такой процесс следует рассматривать как соматический эмбриогенез.

Собственно регенерация и соматический эмбриогенез являются разновидностями более общих морфогенетических регуляций, что говорит об отсутствии между ними резких различий.

3.3. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ У МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

3.3.1. Типы яйцеклеток (яиц)

Яйца животных обычно имеют шаровидную форму, реже – удлинённую или сплюснутую, ещё реже – билатерально-симметричную. В большинстве случаев яйца обладают ясно выраженной полярностью: различают анимальный и вегетативный полюса. Анимальный полюс характеризуется следующими признаками:

1) ядро ооцита (а часто и яйца) лежит ближе к анимальному полюсу, поэтому здесь проходят деления созревания и образуются редукционные тельца;

2) у анимального полюса яйцо содержит больше активной цитоплазмы и меньше желточных включений;

3) анимальная область яйца отличается более интенсивным обменом веществ, значительной чувствительностью к действию различных веществ и большей физиологической активностью;

4) если борозды дробления имеют врезающийся характер (кишечнополостные), то они зарождаются на анимальном полюсе.

Цитоплазма яйца в разных его участках неоднородна по своей структуре и содержанию органоидов и включений, основным из которых является желток. По содержанию желтка различают следующие типы яиц: алецитальные, изолецитальные, телолецитальные и центролецитальные.

Алецитальные яйца отличаются отсутствием желтка и характерны почти исключительно для живородящих и паразитических животных.

Изолецитальные (=гомолецитальные) яйца содержат небольшое количество желтка, равномерно распределённого по цитоплазме (многие насекомые).

Телолецитальные яйца характеризуются большим количеством желтка, расположенного у вегетативного полюса. Это самый распространённый тип яиц (черви, моллюски, а также большинство позвоночных животных).

Центролецитальные яйца содержат достаточно много желтка, расположенного в центре вокруг ядра, и небольшое количество цитоплазмы вокруг желтка. Центролецитальные яйца характерны для членистоногих.

Неоплодотворённые яйца имеют так называемую предварительную структуру, которая меняется после оплодотворения, в результате чего окончательно распределяются компоненты цитоплазмы. Иногда предварительная структура яйца очень сложная, как, например у билатерально-симметричных животных, у которых этот тип симметрии уже представлен в яйце (головоногие моллюски, насекомые и некоторые позвоночные). Вероятно, более примитивными являются яйца, бедные желтком, – алецитальные и изолецитальные. Накопление желтка в яйцах – одна из важных тенденций эволюции, что позволяет зародышу длительное время развиваться под защитой яйцевых оболочек. Сложная предварительная структура яйца – вторичное явление.

Оболочки яиц в зависимости от происхождения разделяются на первичную, вторичную и третичные. Первичная (=желточная оболочка) – это продукт выделения самой яйцеклетки. Вторичная оболочка выделяется фолликулярным эпителием, через который растущий ооцит получает необходимые питательные материалы (хорион насекомых). Третичные оболочки формируются за счёт выделений половых протоков и желёз материнской особи (круглые черви). Яйцевые оболочки имеют адаптивное значение, и степень их развития зависит от условий, в которых развивается зародыш. Особенно это хорошо прослеживается у членистоногих.

Наземные членистоногие преимущественно яйцекладущие. Непременным условием развития их яиц является наличие влаги. В одних случаях для этого достаточно влаги, содержащейся в окружающем воздухе, в других – требуется влага субстрата, в котором происходит развитие яиц, так называемая контактная влага. В зависимости от потребностей условий увлажнения для развития яиц наземных членистоногих выделяют три типа яиц: клейдоичные, неклейдоичные и переходные от неклейдоичного к клейдоичному типу.

Клейдоичные яйца снабжены всеми необходимыми для развития зародыша веществами, включая воду. Из внешней среды развивающийся зародыш получает только кислород. Тем не менее эти яйца требуют для своего развития влажности окружающей атмосферы, близкой к насыщенной. Клейдоичность яиц многих членистоногих определяет места кладок (чаще влажный субстрат), а также возможные защитные оболочки яиц – щитки, оотеки и др. Так, яйца непарного шелкопряда (*Porthetria dispar*) прикрываются защитным гигроскопическим войлоком из волосков брюшка самки. Стекловидной массой покрывается кладка яиц у жуков-

щитоносок (*Cassida*), у которых яйца активно адсорбируют воду из почвы и набухают. У тараканов и богомолов яйца развиваются в особых «оотеках», имеющих сложные многослойные стенки. Защита яиц от высыхания обеспечивается также за счёт водонепроницаемости скорлупы (хориона), её наружных и внутренних оболочек, содержащих воскоподобные или жироподобные вещества, препятствующие быстрой отдаче влаги. Например, у клопа (*Rhodnius*) различают семь слоёв хориона, состоящих из задубленных белков, липопротеиновых комплексов и других, аналогичных таковым кутикулы. У иксодовых клещей (Ixodides), разбрасывающих яйца по поверхности почвы, часть отложенных яиц оказывается клейдоичной, а часть – неклейдоичной. Неклейдоичные яйца покрыты водонепроницаемым слоем и плохо развиваются даже при 100 % относительной влажности воздуха.

Неклейдоичные яйца содержат необходимый для развития зародыша запас питательных веществ и солей, но нуждаются в поступлении воды из окружающей среды. Неклейдоичные яйца характерны для членистоногих (саранчовые, жужелицы, хрущи, щелкуны, пилильщики *Pontania*), связанных в своём развитии с почвой и другими влажными субстратами. У паукообразных неклейдоичность яиц обеспечивается высокой влажностью среды, в которую откладываются яйца, или особым способом откладки яиц (прикрепление их к телу матери), что обеспечивает кладку влагой, транспирируемой через покровы, и, конечно, различными паутинными плетениями, защищающими яйца на субстрате или прикреплёнными к телу материнской особи. В целом для эволюции паукообразных характерна тенденция к образованию почти клейдоичных яиц, сохранение воды в которых обеспечивается высокой влажностью воздуха окружающей среды или создаётся внутри паутинных коконов. Неклейдоичные и чувствительные к высыханию яйца встречаются у многоножек и низших насекомых (коллембол). У них насасывание воды в яйца происходит с помощью особого дорзального органа эмбриона, деятельность которого и способствует отталкиванию эмбриональной хитиновой мембраны, выполняющей защитную функцию. Максимального развития дорзальный орган достигает у ракообразных – мокриц, у которых он прикрывает яйца наподобие седла. Эти яйца находятся на вентральной поверхности брюшка материнской особи и больше подвержены высыханию, чем яйца водных ракообразных.

Переходный тип от неклейдоичного к клейдоичному – это яйца, обеспеченные питательными веществами и водой, но легко теряющие воду в сухой атмосфере, т.е. при дефиците влажности. Переход к ярко выраженному клейдоичному типу характерен для насекомых, в эмбриогенезе которых появились внезародышевые оболочки – амнион и сероза, отделяющие зародыш от скорлуповой оболочки (хориона) яйца. Наличие этих оболочек обеспечивает возможность насекомым развиваться в самых различных условиях, даже в воздушной среде под прямыми солнечными лучами, в то время как яйца некоторых членистоногих (много-

ножек, коллембол, диплур), не имеющие, например, амниона, могут развиваться только в почве с постоянной насыщенностью воздуха влагой.

Определённое недоразвитие, редукция или отсутствие внезародышевых оболочек встречаются у крылатых насекомых, например у перепончатокрылых, развитие яиц которых происходит в субстратах, обеспеченных влагой. Так, у пилильщиков имеются амнион и сероза. У одиночных пчёл (*Chalicodoma*), ос (*Ammophila*) сначала закладываются обе складки, но затем амнион перестает расти и остается только сероза (наружная оболочка). У муравьев, в связи с заботой о потомстве и постоянством благоприятных условий в гнезде, внезародышевая оболочка состоит из одного слоя клеток. У эндобионтных перепончатокрылых (*Eurytoma*) имеется только сероза, а у паразитических (многие яйцееды *Aphidius*) прослеживается редукция серозы вплоть до полного её исчезновения (*Caraphractus* и др.).

В общем у членистоногих просматриваются некоторые тенденции в развитии яиц, направленные на ослабление их зависимости от влажности среды, т.е. от неклейдоичности к клейдоичности. Так, у низших наземных членистоногих яйца неклейдоичны, развиваются во влажном субстрате (почва и др.) и требуют контакта с ним или с проницаемыми покровами материнского организма. Неклейдоичность яиц сохраняется и у высших наземных членистоногих (насекомых), яйца которых требуют поступления воды извне. У таких членистоногих внезародышевые оболочки развиты не всегда.

Следующим этапом в эволюции является выработка «потенциальной клейдоичности», т.е. способности яиц к развитию без поступления влаги извне, но при обязательном пребывании во влажной атмосфере, исключающей потерю воды (почва, коконы, оотеки). Наконец, происходит формирование клейдоичных яиц, имеющих препятствующие потере влаги оболочки (многие высшие насекомые) или покрывающую водонепроницаемую смазку (иксодовые клещи). Особой адаптацией, освобождающей организмы от зависимости с влажными субстратами на ранних стадиях онтогенеза, является живорождение. Переход к живорождению хорошо прослеживаются у онихофор. Скорпионы – все живородящи. Варианты живорождения различны. Например, широко распространено яйцеживорождение. Всё это является дополнительными предпосылками к освоению сухих местообитаний, к существованию вида в условиях дефицита влажности.

3.3.2. Типы осеменения у беспозвоночных животных

Осеменение – это процесс переноса сперматозоидов к яйцеклеткам. В биологической литературе нередко с термином «осеменение» отождествляется термин «оплодотворение» и оба эти процесса называются оплодотворением. Однако в более строгом смысле эти термины не являются синонимами. Оплодотворение – это процесс проникновения сперматозоида в яйцеклетку, в результате которого образуется зигота с диплоидным ядром.

Способы осеменения у беспозвоночных животных различны и во многом определяются средой обитания. Так, у водных обитателей имеет место наружное осеменение, при котором половые продукты (сперматозоиды и яйца или только сперматозоиды) выводятся во внешнюю среду. В последнем случае сперматозоиды проникают в специальные места женских особей, где происходит развитие яиц и образование зародышей.

Наружное осеменение характерно для низших Metazoa (губки, кишечнополостные, гребневики), а также для таких животных, как полихеты, боконервные и двустворчатые моллюски, иглокожие. При наружном осеменении оплодотворение яиц происходит в воде, без сближения партнёров и независимо от места их нахождения. Это особенно характерно для животных, ведущих прикреплённый или малоподвижный образ жизни. Повышают вероятность оплодотворения при наружном осеменении сближение или концентрация животных на ограниченной площади в период размножения (полихеты *Eunice* и др.). Способы наружного осеменения зависят от частоты встречаемости особей. Например, при массовости особей вида простое рассеивание сперматозоидов в воде обеспечивает оплодотворение. У форм с более редкой встречаемостью обнаруживается тенденция к спариванию. Первоначально эта тенденция проявляется в наружном избирательном, наружном сперматофорном (десятиногие раки, головоногие моллюски и др.), наружно-внутреннем (многие пиявки) и, наконец, настоящем внутреннем (переднежаберные моллюски, равноногие раки и др.) осеменении.

Внутреннее осеменение более надёжно обеспечивает оплодотворение, но при этом образуется сравнительно небольшое количество яйцеклеток, продуцируемых женскими или гермафродитными особями. Тем не менее внутреннее осеменение является необходимой предпосылкой размножения и развития животных, живущих в воздушно-наземной среде в условиях дефицита влаги. Продвижение сперматозоидов к яйцу и оплодотворение обеспечивает жидкая среда женских половых протоков. Всем наземным членистоногим свойственно внутреннее осеменение, и оплодотворение яиц происходит в материнском организме.

Способы осеменения определяют и характер оплодотворения, что хорошо прослеживается на беспозвоночных животных, обитающих в почве. Общепринятым является положение о том, что почва была первичной средой (от водной к воздушно-наземной) в эволюции членистоногих, поскольку дефицит влаги в почве невелик. У членистоногих, обитающих в почве, много морфофизиологических особенностей, сходных с таковыми водных обитателей. Это касается и способов осеменения, и оплодотворения, среди которых можно проследить промежуточные варианты между крайними формами – наружным и внутренним. Своеобразным примером может служить осеменение и оплодотворение земляных червей (Lumbricidae). При копуляции, происходящей и при внутреннем оплодотворении, происходит осеменение – сперма попадает в семяприёмники партнёра. При таком перекрёстном осеменении сперма

изолирована от протоков женских гонад. Оплодотворение происходит позже, когда образуется муфтообразное скопление слизи, из которого червь выползает. На пути, когда слизистая муфта оказывается напротив выводных отверстий яйцеводов, в неё поступают яйца. Затем, когда муфточка с яйцами проходит над выводными отверстиями семяприёмников, в неё изливаются сперматозоиды, полученные при копуляции партнёров, и происходит оплодотворение. Таким образом, оплодотворение у дождевых червей совершается вне организма и является наружным, но протекает под защитой кокона, в который превращается муфта после её сползания с тела червя, т.е. оплодотворение у дождевого червя носит «наружно-внутренний» характер. Водный режим почвы таков, что позволяет долго сохраняться жидкости кокона, в которой происходит оплодотворение и развитие личинки червя.

У многочисленной и разнообразной группы членистоногих, представляющих собой преимущественно воздушно-наземных животных, способы осеменения также определяются средой обитания.

Осеменение и оплодотворение у паукообразных. У наиболее древней группы членистоногих – мечехвостов – имеет место типичное наружное осеменение и соответственно оплодотворение. Обитающие в прибрежной зоне морей мечехвосты в период размножения выползают из мелководья на песок, смачивающийся во время прилива. Самка откладывает неоплодотворённые яйца в вырытые в песке неглубокие ямки, а самец, прикрепившись к спинному щитку самки, осеменяет их.

У наземных низших членистоногих (скорпионы, ложноскорпионы, жгутоногие) осеменение сперматофорное: самец выделяет сперматофоры во внешнюю среду, а самка подхватывает и направляет их в матку, т.е. осеменение наружно-внутреннее. У сольпуг (Solifugae) наблюдается тенденция к сокращению пребывания спермы (сперматофора) вне половых протоков, т.е. во внешней среде.

Некоторые тенденции в изменении способов осеменения проявляются у клещей разных экологических групп. Например, у клещей, обитающих в почве (Oribatidae), подстилке и других подобных субстратах, в которых воздух насыщен парами воды, отмечено наружно-внутреннее оплодотворение. Самец может откладывать сперматофоры и в отсутствие самки, которая, пробегая мимо них, подхватывает их половыми органами. То есть **наружно-внутреннее** осеменение происходит без сближения партнёров, чему способствует возможность длительного сохранения сперматофоров во влажных условиях почвы. У некоторых клещей с переходом к открытому образу жизни прослеживается поведение в направлении приближения отложенных сперматофоров к половым путям самки (гамазовые, иксодовые клещи), что, в конечном счёте, приводит к внутреннему осеменению и соответственно оплодотворению. Такое внутреннее осеменение и оплодотворение характерно для настоящих пауков (Araneina). У них самцы выделяют капельку семенной жидкости на паутину, в которой живёт самка. Затем с помощью педипальп, имеющих специальные придатки со спирально извивающимся

резервуаром для семенной жидкости, самец вбирает (всасывает) выделенную им сперму и переносит в половые пути самки, где происходит оплодотворение. Таким образом, у пауков время пребывания спермы вне полостей спаривающихся особей минимально (половые пути самца, резервуар педипальп самца, половые пути самки). И осеменение в данном случае физиологически становится внутренним, возникшим на основе наружно-внутреннего, свойственного паукообразным, связанным с почвой.

Таким образом, экологический аспект филогении хелицеровых хорошо просматривается в изменении способов осеменения и оплодотворения в связи со сменой сред обитания, а именно: от наружного у водных (мечехвосты) к наружно-внутреннему у обитателей суши с высокой влажностью, например в почве, подстилке (жгутоногие, ложноскорпионы), и к внутреннему (почти внутреннему) у обитателей воздушно-наземной среды с дефицитом влаги, у которых перенос спермы осуществляется с помощью придатков, не являющихся непосредственно половыми (педипальпами).

Осеменение и оплодотворение у многоножек. Подобные способы осеменения наблюдаются у многоножек (Myriapoda). Так, у обитающих в почве, гнилой древесине кистевиков (*Polyxenus*) осеменение и оплодотворение наружно-внутреннее. Их самцы, двигаясь между почвенными частицами, в период размножения выделяют паутинные нити. На одну из них (среднюю) самец выпускает 2–3 капли спермы, которую самка засасывает в половое отверстие. Самцы же, встречая капли спермы, съедают их, но откладывают новые капли, таким образом, обновляя запас спермы на нитях, гарантируя этим оплодотворение и показывая пример своеобразной половой конкуренции.

У некоторых многоножек, как и у пауков, перенос спермы может осуществляться неспецифическими конечностями – участками ходильных ног (некоторые южно-американские виды), мандибулами самца (Glomeridae). Своеобразно осеменение у Symphila, у которых самцы могут откладывать сперматофоры и в отсутствие самок. Самки же, встречая сперматофоры, заглатывают их, стискивая челюстями. Часть спермы попадает в пищеварительную систему и погибает, а часть оказывается в слепых углублениях челюстей (челюстные «семяприёмники»), где сперматозоиды долго сохраняют жизнеспособность. При созревании яиц самка прикрепляет их к субстрату челюстями. В то время когда самка держит яйцо челюстями, происходит его оплодотворение спермиями, находящимися в челюстных резервуарах. Такое оплодотворение у Symphila (Scutigerella) можно охарактеризовать как наружное (вне половых путей самки), но физиологически это наружно-внутреннее, представляющее вторичную его модификацию, характерную для многих низших групп почвенных членистоногих.

Всем губоногим многоножкам (Chilopoda) свойственно типичное наружно-внутреннее осеменение. На их примере хорошо прослеживается изменение харак-

тера наружно-внутреннего осеменения по мере некоторого ослабления связи с почвой как средой обитания. Например, у типичных геобионтов (Geophilomorpha) осеменение происходит без встречи полов путём нахождения сперматофора самкой в паутине. У многоножек, живущих у поверхности почвы и оставляющих её (сколопендры), а также связанных с подстилкой (костянки), инстинкт откладки сперматофоров на сплетённые паутинки сохраняется. Но самец откладывает сперматофор в присутствии самки, сложное поведение которой обеспечивает немедленное его подхватывание, чем сокращается время пребывания спермы вне половых протоков партнёров. У некоторых удалившихся от почвы представителей многоножек (Scutigeridae) встреча полов происходит вне почвы, и самка сразу подхватывает выделенный самцом сперматофор.

Таким образом, у многоножек по мере ослабления связи с почвой сокращается время пребывания сперматофора во внешней среде, что достигается сложным поведением полов, обеспечивающим синхронизацию откладки сперматофора и его подхватывание самкой.

Осеменение и оплодотворение у насекомых. Для представителей всех групп первичнобескрылых насекомых (Apterygota) характерно наружно-внутреннее осеменение и оплодотворение, характерное для обитателей почвы и других сходных по степени влажности субстратах. Общей закономерностью является то, что сперма, заключённая в полупроницаемую оболочку сперматофора или в виде свободных капель семенной жидкости, помещается не непосредственно в почву, а подвешивается на паутинных нитях или стебельках сперматофоров, что обеспечивает её сохранность. Такое непрямое сперматофорное наружно-внутреннее оплодотворение является примитивным в условиях воздушно-наземной среды (низшие членистоногие) и связано с наружным оплодотворением водных форм.

Характер наружно-внутреннего оплодотворения у членистоногих зависит не только от физических свойств среды, но и от численности особей вида. Так, у скрыто живущих обитателей почвы при большой численности особей в местах обитания или при высокой концентрации особей в период размножения осеменение неизбирательное, и сперма остается во внешней среде на неопределённо долгий срок в виде сперматофоров (Trombiculidae, Oribatidae, некоторые коллемболы) или в виде капелек (*Geophilus, Polyxenus*). При меньшей численности в этих же условиях имеет место спаривание и избирательное оплодотворение, которое только намечается у Campodea, а у Thysanura обеспечивается особым поведением. Сложное поведение у членистоногих, перешедших в более сухие, хотя и близкие к почвенным условия обитания при общем характере наружно-внутреннего оплодотворения, обеспечивает быстрое попадание спермы в половые протоки самки (скорпионы, ложноскорпионы, жгутоногие, подуры и др.).

С переходом от жизни в почве или сходных с ней субстратов в воздушно-наземную среду наружно-внутреннее оплодотворение становится невозможным, и

происходит переход к внутреннему оплодотворению. У крылатых насекомых вырабатываются физиологически внутреннее осеменение и оплодотворение, которые филогенетически связаны с наружно-внутренним оплодотворением. В разных по степени эволюционной продвинутости группах внутреннее осеменение и оплодотворение достигаются разными путями. Они различаются у примитивных и прогрессивных групп как Hemimetabola, так и Holometabola.

В группе Hemimetabola (насекомые, развитие которых происходит с неполным превращением) сперматофорное оплодотворение имеет место у тараканов (спермотека), богомолов, палочников. У сверчков (прыгающие Orthoptera) процесс принятия самкой подводимого самцом снизу сперматофора напоминает таковой аптеригот, у которых самка подбирает сперматофоры с субстрата. После спаривания остаток сперматофора самка съедает. У многих прыгающих прямокрылых (Orthoptera, Saltatoria) сперматофоры прикрепляются к половым протокам самки снаружи, их содержимое выдавливается в половые пути самки уже после спаривания – это явные следы наружно-внутреннего оплодотворения. У саранчовых (Acridoidea) либо весь сперматофор вводится во время полового акта в половые протоки самки, либо из сперматофора, остающегося в половых путях самца, сперма выдавливается в половые протоки самки, т.е. при сохранении сперматофора с физиологической точки зрения оплодотворение становится внутренним.

Своеобразно осеменение и оплодотворение у древнекрылых насекомых, например у подёнок и стрекоз. У подёнок спаривание происходит в воздухе, оплодотворение внутреннее, причём выводные протоки самок и совокупительные органы самцов парные. Налету спаривание происходит и у стрекоз. Перед осеменением самец помещает сперматофор из полового отверстия в особый резервуар – копулятивный аппарат, находящийся на 2–3-м стернитах брюшка. При совместном полёте схваченная самцом самка подгибает брюшко к копулятивному аппарату самца, и самец вводит сперматофор в её половое отверстие.

Среди насекомых, развитие которых протекает с полным превращением (Holometabola), наиболее примитивными по ряду признаков являются нейроптероидные (Neuropteroidea). В этом комплексе (вислокрылки, верблюдки, златоглазки) имеет место сперматофорное оплодотворение, напоминающее таковое Orthoptera. У высших Holometabola осеменение физиологически всегда бывает внутренним: сперма вводится самцом непосредственно в половые протоки самки благодаря прогрессивному развитию полового органа самца – эдеагуса (aedeagus). Но при этом сперматофоры могут сохраняться или отсутствовать. Так, сперматофорное осеменение и оплодотворение известно у некоторых жуков (плавунец, некоторые хрущи). У перепончатокрылых (медоносная пчела, наездники) сперматофоры внутренние. У двукрылых, характеризующихся дифференцированным совокупительным аппаратом, сперматофорное оплодотворение известно пока у одного представителя – *Culicoides nubeculosus*, имеющего внутренний сперматофор.

Сравнение способов осеменения в разных группах насекомых и его экологическая трактовка показывают, что исходным было наружно-внутреннее осеменение, с которым легко связываются все типы внутреннего. Сперматофорное осеменение и оплодотворение представляются наиболее древними. Сперматофорное осеменение с подведением сперматофора в момент его выхода непосредственно к половому отверстию (гонофору) самки – это следующий этап в эволюции способов осеменения при переходе от наружно-внутреннего оплодотворения к внутреннему. Возможны вторичные изменения внутреннего осеменения, примером чего является постельный клоп (*Cimex lectularius*). Его самец вводит копулятивным органом сперму не в половое отверстие самки, а в особую ямку между 4–5-м стернитами (орган Рибага), из которого сперматозоиды активно проникают через покровы и по полости тела мигрируют к яичникам и семяприёмнику, т.е. у постельного клопа вторично вырабатывается способ оплодотворения, несколько напоминающий таковой первичнотрахейных (онихофор), но развившийся на основе внутреннего осеменения. У онихофор как наиболее примитивных наземных беспозвоночных самцы откладывают сперматофоры непосредственно на поверхность покровов самок. Сперматозоиды проникают через кожу (как у многих пиявок) и мигрируют по полости тела к яйцам. Осеменение у онихофор может рассматриваться как примитивное наружно-внутреннее, поскольку имеется этап, когда сперма находится вне полостей мужской и женской особей.

Таким образом, связь типов осеменения и оплодотворения основных групп членистых (Trochozoa) со средой обитания отчётливо проявляется. Так, в водной среде возможно и распространено наружное осеменение, хотя встречается внутреннее и наружно-внутреннее. При открытом образе жизни на суше наружное осеменение исключено и возможно только внутреннее. У более древних обитателей почвы и сходных с ней субстратов выработались промежуточные типы осеменения, такие как ложновнутренне-наружное (дождевые черви) и наружно-внутреннее (низшие группы наземных членистоногих).

Сравнение типов осеменения в пределах классов наземных членистоногих (многоножки, паукообразные, насекомые) показывает, что исходным типом осеменения для всех этих групп было наружно-внутреннее, свойственное более примитивным формам, связанным с почвой и другими укрытиями. Настоящее же внутреннее осеменение развилось в разных группах независимо из исходного наружно-внутреннего типа. Из водных членистоногих легко переходили к наземному образу жизни представители тех групп, для которых и при обитании в водной среде характерно осеменение, близкое к внутреннему (например, мокрицы Isopoda). Общей закономерностью типов осеменения является их специфичность для групп, обитающих в конкретных средах: наружное осеменение – в водной среде, наружно-внутреннее – в почве, внутреннее – в воздушной. Сменой этих типов осеменения

сопровождался эволюционный переход членистоногих разных групп из воды на сушу: наружное – наружно-внутреннее – внутреннее.

3.4. НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ METAZOA

Кроме типичного полового размножения, у животных встречаются некоторые отклонения от основного типа: гермафродитизм, партеногенез, полиэмбриония, педогенез.

Гермафродитизм – это явление, когда одна особь продуцирует как мужские, так и женские гаметы. В царстве животных гермафродитизм широко распространён. При гермафродитизме оплодотворение может быть в виде самооплодотворения и в виде перекрёстного (взаимного) оплодотворения. Облигатное самооплодотворение у гермафродитов встречается довольно редко, что обусловлено наличием у гермафродитных видов многочисленных механизмов, уменьшающих или совершенно исключающих возможность самооплодотворения. Одним из таких наиболее важных механизмов является так называемый последовательный гермафродитизм, когда гонады особи в каждый данный момент времени продуцируют только мужские или только женские гаметы. Гермафродитизм, при котором сначала продуцируются мужские гаметы, называется протандрией, а при первоначальном образовании женских гамет – протерогенией. Другим препятствующим самооплодотворению механизмом является взаимное (перекрёстное) оплодотворение, встречающееся, например, у лёгочных моллюсков. Предполагается, что самооплодотворение является дополнительным к перекрёстному оплодотворению. Известно, что перекрёстнооплодотворяющиеся гермафродиты по структуре вида не отличаются от гонохористических форм. Самооплодотворение не только увеличивает степень инбридинга, но и даёт возможность отдельным особям становиться основателями новых популяций, что может привести к изменению эволюционного потенциала.

В целом значение гермафродитизма заключается, вероятно, в увеличении общей продуктивности. Известно, что продуцирование яиц требует значительно больше метаболических ресурсов, чем продуцирование сперматозоидов. Возможно, этим объясняются случаи, когда у некоторых гермафродитных видов более мелкие молодые особи продуцируют сперматозоиды, а более крупные старые особи – яйца.

Партеногенез – это развитие потомства из яиц, не оплодотворённых мужскими гаметами. Различают две формы партеногенеза: арренотокия и телитокия.

Арренотокия – это появление гаплоидных самцов из неоплодотворённых яиц и одна из форм определения пола. Основное влияние арренотокии на генетическую систему заключается в том, что в каждом поколении у самцов элими-

нируются все перестройки, гомозиготные летали и другие аномалии, нежизнеспособные в гемизиготном состоянии. Предполагается, что такая гаплоидность самцов возникала около восьми раз за всю историю многоклеточных животных: шесть раз у насекомых и по одному разу у клещей и коловраток.

Телитокия – это женский диплоидный партеногенез. Телитокия возникала в большинстве крупных типов животных, и поэтому именно телитокия обычно называется партеногенезом. Она может быть факультативной или сезонной у размножающихся половым путём организмов или вообще вытеснять половое размножение – тогда самцы обычно неизвестны.

Цитогенетически различают два типа партеногенеза: амейотический и мейотический. При амейотическом типе мейоз совершенно отсутствует. Деления созревания в яйце подобны митотическому делению, поэтому дочери имеют генетическую конституцию, идентичную материнской, за исключением генных и хромосомных мутаций. Поскольку рекомбинация отсутствует, а отбору подвергаются доминантные мутации, то происходит накопление рецессивных мутаций и структурных перестроек, ведущих к увеличению гетерозиготности. Кроме того, исключение конъюгации хромосом не оставляет механических преград для возникновения различных хромосомных нарушений, в том числе и полиплоидии. Поэтому полиплоидия широко распространена в группах животных с амейотическим партеногенезом.

При мейотическом партеногенезе в процессе мейоза число хромосом уменьшается, но затем в ходе жизненного цикла происходит восстановление диплоидного числа хромосом. Среди групп с мейотическим партеногенезом в течение эволюции также несколько раз возникала полиплоидия. Полный партеногенез обычно ограничен отдельным видом или родом в большой таксономической группе (например, из позвоночных – некоторые костистые рыбы, рептилии). На примере ряда беспозвоночных животных (нематоды, бабочки-мешочницы, дождевые черви, мошки, дрозофила и др.) показано, как быстро может приобретаться партеногенез. Но единственным пока известным примером полного амейотического партеногенеза являются коловратки (Bdelloidea).

Эволюционное значение партеногенеза в том, что он делает возможным мгновенное видообразование. Партеногенез позволяет одному-единственному колонисту основать новую популяцию в ранее не освоенной этим видом области. Связанная с партеногенезом утрата генетической рекомбинации обычно даёт кратковременное преимущество, что позволяет предполагать сравнительно недавнее происхождение всех случаев партеногенеза в царстве животных, за исключением, видимо, коловраток, причём из полового размножения.

Партеногенез как способ размножения по своей биологической сути рассматривается неоднозначно. С одной стороны, развитие потомства из неоплодотворённого яйца, т.е. из половой клетки, позволяет считать партеногенез половым

размножением. Но, с другой стороны, отсутствие при партеногенезе генетической рекомбинации является основанием для отнесения его к бесполому размножению. Возможно, это вообще особый способ размножения.

Полиэмбриония – это многозародышевое развитие на фазе яйца (паразитические перепончатокрылые, веерокрылые). При полиэмбриони в тело хозяина откладывается одно яйцо, которое дробится и образует эмбриональную клеточную массу, состоящую из 100 и более клеток (до 1 000), каждая из которых даёт личинку; личинка окукливается и превращается в имаго (рис. 19). Яйца при этом мелкие, бедны питательным материалом, и питание зародыша осуществляется за счёт веществ тела хозяина. Полиэмбриония резко увеличивает число потомков и является, по сути, бесполым размножением. Биологическое значение полиэмбриони – усиление заражения хозяина.

Педогенез – это «детское» размножение, когда в фазе личинки у насекомого развиваются неоплодотворённые яйца. Фактически это одна из форм партеногенеза.

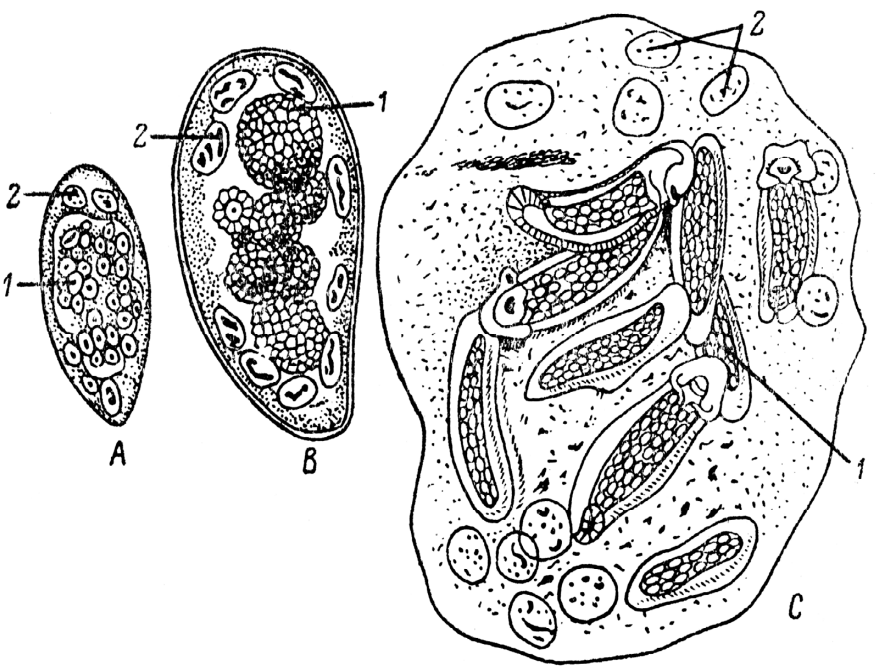


Рис. 19. Полиэмбриония в развитии наездника *Polygnotus minutus* (по Догелю, 1962):
A – яйцо в процессе дробления, распадающееся на отдельные клетки;
B – дробящиеся зародыши, возникающие из отдельных бластомеров; *C* – дальнейшие стадии развития зародышей, развившихся из одного яйца. *1* – зародыши; *2* – питательные ядра, возникшие из яйцевой клетки, но не участвующие в образовании эмбриона

Рассмотрение только способов размножения (кроме генетических, экологических, этологических характеристик) позволяет принять существующее утверждение (Майр, 1974) о том, что все типы видов распределяются между двумя крайностями – инбридингом и аутбридингом. Инбредные и аутбредные формы отличаются друг от друга. Так, вся система размножения аутбредных форм направлена на накопление и сохранение генетической изменчивости, создавая максимальную экологическую пластичность и эволюционную гибкость. Система же размножения инбредных форм обеспечивается такой генетической комбинацией, позволяющей им процветать в узком диапазоне условий среды, создавая генетическую устойчивость. Но системы размножения аут- и инбредных форм предполагают и расплату. При аутбридинге – это воспроизведение многих неполноценных вариантов, а при инбридинге – это неспособность противостоять внезапному изменению условий среды. Аутбридинг, вероятно, был первоначальным состоянием у животных, а инбридинг – явление вторичное. Для большинства животных характерен аутбридинг.

Инбридинг у беспозвоночных животных имеет место в случае партеногенеза и гермафродитизма (при самооплодотворении). При партеногенезе инбридинг всегда повышает темпы воспроизводства. Например, дафнии в озере весной или тли весной при появлении новой листвы должны развиваться как можно быстрее, чтобы опередить конкуренцию или противостоять неблагоприятным внешним воздействиям. Временное прекращение полового размножения у этих форм даёт два преимущества. Во-первых, оптимальный генотип воспроизводится неизменённым без генетических рекомбинаций. Во-вторых, удваивается плодовитость, поскольку из всех зигот развиваются самки, продуцирующие яйца. Временный отказ от полового размножения характерен для организмов, осваивающих свободные ниши.

При гермафродитизме самооплодотворение увеличивает степень инбридинга, но даёт возможность отдельным особям становиться основателями новых популяций. Самооплодотворение может привести к изменению эволюционного потенциала. Но этот вопрос требует серьёзных сравнительно-таксономических исследований самооплодотворяющихся гермафродитов.

Таким образом, основной способ размножения животных – половое размножение. Его вариантами можно считать гермафродитизм (перекрёстное и самооплодотворение), партеногенез, педогенез и полиэмбрионию. Достаточно широко распространено бесполое размножение. На основе особенностей скрещивания (дальне- или близкородственного) все виды распределяются между двумя крайностями – аутбридингом и инбридингом. Для большинства животных характерен аутбридинг, являющийся первичным по сравнению с инбридингом, который у беспозвоночных животных имеет место при партеногенезе и гермафродитизме.

ГЛАВА 4. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОНТОГЕНЕЗА. ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРОСТЕЙШИХ (PROTOZOA)

Онтогенез (гр. *onto* – сущее, существо; *genesis* – зарождение, происхождение) – это одно из неотъемлемых свойств особи, проявление её реальности как уровня (типа) биологической организации, независимо от систематической принадлежности. Онтогенез, или индивидуальное развитие, представляет собой совокупность последовательных морфологических, физиологических, биохимических преобразований особи от её зарождения (зиготы или другого зачатка) до конца жизни, т.е. естественной смерти. В ходе онтогенеза происходит развёртывание, реализация наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках. Онтогенез включает размножение, развитие, рост – процессы, сопровождаемые сложными морфогенетическими перестройками, формирующими в конечном итоге особь (индивидуум). Эти процессы обеспечивают непрерывность особи во времени, её пространственную обособленность, структурированность и являются вполне очевидными.

Онтогенез представляет собой морфопроцесс как закономерный процесс, в котором с устойчивым постоянством происходит смена определённых стадий (Беклемишев, 1964). При этом все стадии, начиная от зародышей, и закон их чередования входят в понятие органического вида.

В качестве основных общих черт онтогенеза обычно отмечаются запрограммированность, направленность дифференцировок, последовательность смены программ под влиянием факторов среды. Основными тенденциями, проявляющимися в ходе эволюции онтогенеза, являются целостность и устойчивость, эмбрионизация и автономизация. Именно в онтогенезе проявляется одно из основных свойств земной жизни – конвариантная редупликация.

Поскольку онтогенез – это характерная и основная функция особи, а естественный отбор, как известно, идёт по функциональным признакам, то онтогенез, имеющий прямое отношение к сохранению вида, совершенствовался в направлении указанных выше тенденций. Если согласиться с современными представлениями о том, что в процессе естественного отбора важно не само выживание особи, а вклад каждой особи в генофонд популяции (а вклад больше той особи, которая оставит наиболее многочисленное потомство), то получается, что отбор контролирует признаки, непосредственно связанные с процессами, повышающими вероятность оставления потомства, т.е. онтогенез – его физиологические регуляции. Возникшие в ходе эволюции сложные онтогенетические дифференцировки яви-

лись основой всех эволюционных новообразований в развитии любой группы организмов.

Онтогенез **на клеточном уровне** индивидуальности своеобразен. Жизнь простейшего имеет начало и конец (Токин, 1959). Она начинается, когда материнская особь разделяется на две дочерние, а заканчивается, когда дочерняя особь в свою очередь приступает к делению. Онтогенез простейшего совершается между двумя делениями, при этом простейшее претерпевает морфофизиологические изменения, возникают различные состояния, в которых проявляется разная реакция на внешние воздействия, регенеративная способность и т.д. Деление простейшего – это естественное завершение его развития и жизнедеятельности и означает конец существования данного индивида. Онтогенез простейших имеет свои особенности, которые во многом определяются разнообразием уровней их организации.

Среди простейших различают несколько типов (уровней) организации: моноэнергидные простейшие, простейшие с полиплоидным ядром, полиэнергидные простейшие, колониальные простейшие, «многоклеточные простейшие». Моноэнергидные простейшие – это простейшие с одним ядром, или одноядерные (*Euglena, Bodo, Trypanosoma, Leishmania, Amoeba, Plasmodium, Eimeria* и др.). Полиэнергидные, или многоядерные, – это простейшие с несколькими ядрами (фораминиферы, некоторые радиолярии, солнечники, жгутиконосцы из Polymastigida и Opalinida). Скрытая форма полиэнергидности присуща простейшим с полиплоидным ядром, возникающим в результате эндомитоза, т.е. путём многократного удвоения числа хромосом в ядре, не сопровождающегося делением ядра и клетки в целом (некоторые радиолярии). Инфузории имеют несколько ядер, отличающихся по размерам и степени плоидности: диплоидные микронуклеусы и полиплоидные макронуклеусы. Сложные «многоклеточные» образования представляют споры миксоспоридий, которые содержат 6 ядер: 2 ядра створок оболочки, 2 ядра стрекательных капсул и 2 генеративных ядра. Характерным для простейших является наличие колониальных форм.

Таким образом, под термином «простейшие» объединяются существа разных уровней организации. Каждый уровень организации Protozoa характеризуется своими особенностями процессов размножения и развития – онтогенезов. Наиболее типичными являются онтогенезы одиночных моноэнергидных простейших, полиэнергидных простейших и колониальных простейших.

Жизненный цикл (греч. *kyklos* – круг) в одних случаях трактуется как последовательность событий в развитии организма от его зарождения (появления) до формирования гамет; в других – как отрезок жизни между двумя однозначными стадиями, т.е. при этом учитывается повторяемость с определённой закономерностью тех или иных стадий – иначе цикличность.

Жизненный цикл Protozoa, размножающихся только бесполым путём, полностью совпадает с его онтогенезом и протекает между двумя делениями простейшего. С появлением полового процесса жизненный цикл простейших значительно усложняется, вследствие чего возникло чередование гаплоидных и диплоидных фаз, а также усложнились общая организация простейших и их онтогенез.

Исходными стадиями онтогенеза первоначально были продукты бесполого размножения (агаметы). С появлением полового размножения, продукты которого (гаметы) стали также исходной стадией онтогенеза, развитие организмов усложнилось. Исходной стадией онтогенеза может быть также и зигота, например образование многоядерных, заключённых в сложную многокамерную раковину взрослых организмов у корненожек. Кроме того, нередко несколько поколений, предшествующих половому акту или непосредственно следующих за ним, отличаются от обычных бесполых поколений морфологически и по способу деления. Тогда в жизненном цикле различают прогамный и метагамный периоды. Таким образом, возникает чередование способов размножения (бесполого и полового), соответствующих стадий, различающихся онтогенезами, в результате координации которых оформились жизненные циклы, включающие несколько онтогенезов.

Классифицировать жизненные циклы довольно сложно, так как иногда кажущийся простым жизненный цикл на самом деле произошёл в результате упрощения гораздо более сложного цикла. У представителей одной и той же группы имеют место иногда различные циклы, а один и тот же тип цикла может проявляться в разных группах организмов.

Обычно всё разнообразие жизненных циклов подразделяют на три типа:

– жизненный цикл только с бесполым размножением (некоторые жгутиконосцы – эвглена, трипаносома, саркодовые и др.);

– жизненный цикл только с половым размножением (грегарина);

– жизненный цикл со сменой полового и бесполого размножения: со сменой генераций, бесполое размножение чередуется или с копуляцией, или с конъюгацией (характерно для большинства простейших).

Общая схема дифференцированного жизненного цикла неколониальных простейших представлена на рис. 20.

Агамонт (трофозоит) – особь, размножающаяся бесполым путём (агамогонией), дает начало агамонтам; это повторяется несколько раз. Затем агамонты дают начало гамонтам, которые путём деления (гамогонией) продуцируют гаметы. Деления, приводящие к образованию гамет, называются гамогонией и составляют прогамную часть цикла. После слияния гамет (=оплодотворение, сингамия) образуется зигота. Деление зиготы, или метагамная часть цикла (=спорогония), приводит к образованию спор, превращающихся в агамонты. Число поколений в каждом периоде цикла может быть различным.

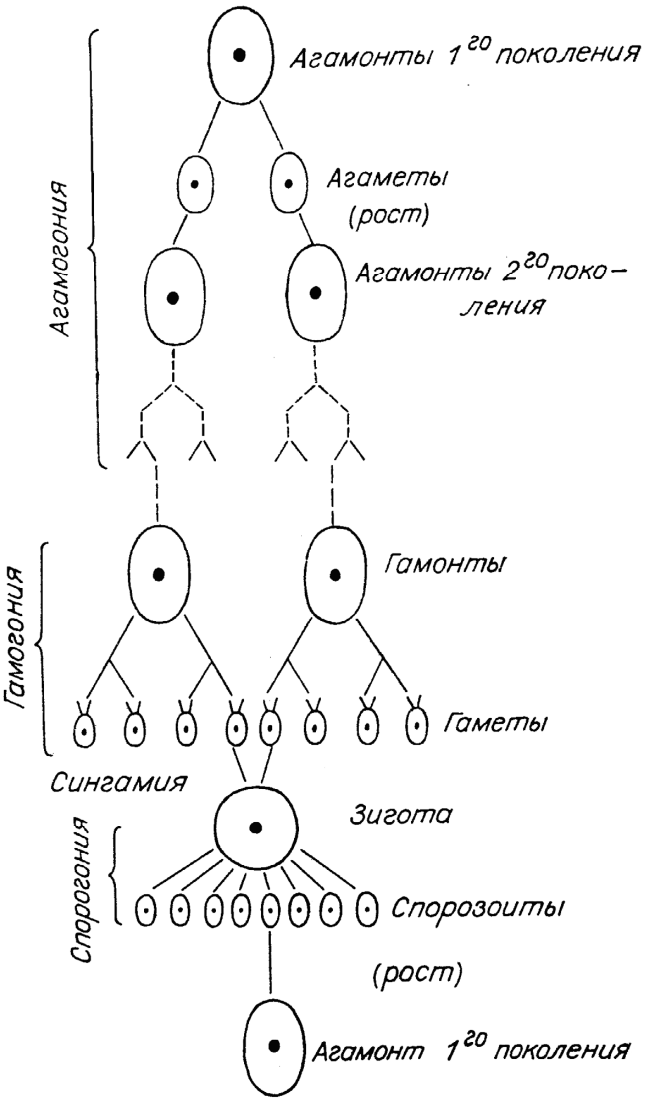


Рис. 20. Схема сложного жизненного цикла Protozoa (по Ивановой-Казас, 1975)

Представляется затруднительным сравнение жизненных циклов простейших и многоклеточных. Так, у многоклеточных организмов зигота, как правило, образует (исключение полиэмбриония) один взрослый индивид, а у простейших зигота часто в виде покоящейся цисты производит в себе несколько зародышей путём деления (бесполого размножения). Кроме того, у некоторых простейших организмов, например кишечных амёб, кишечных и кровяных жгутиконосцев, известно только бесполое размножение – особенность, не встречающаяся среди многоклеточных животных.

Онтогенез одиночных моноэнергидных простейших. Примером наиболее простого онтогенеза является развитие *Euglena, Bodo, Amoeba*, которые размножаются только бесполым путём – делением надвое.

Появление полового процесса влечёт за собой усложнение жизненного цикла. Так, у некоторых саркодовых (Actinopoda) имеет место как бесполое, так и половое размножение, т.е. происходит чередование онтогенезов – бесполых поколений с половыми. Бесполое размножение – обычно деление, реже почкование. Половое размножение различно. Например, у солнечника *Actinophrys* оно протекает так: солнечник делится на две клетки, которые окружаются студенистой оболочкой, и в ядрах дочерних клеток происходит два деления созревания. Затем две дочерние клетки сливаются в зиготу, которая после короткого периода покоя развивается во взрослого солнечника. То есть половое размножение солнечника происходит по типу педогамии – слияния двух дочерних клеток и образования зиготы.

У некоторых простейших в жизненных циклах есть отклонения. Так, у жгутиконосцев из рода *Chlamydomonas*, размножающихся в основном бесполым способом путём монотомии (*Chl. nasuta*) или палинтомии, иногда с ухудшением условий существования, происходит половое размножение (рис. 21).

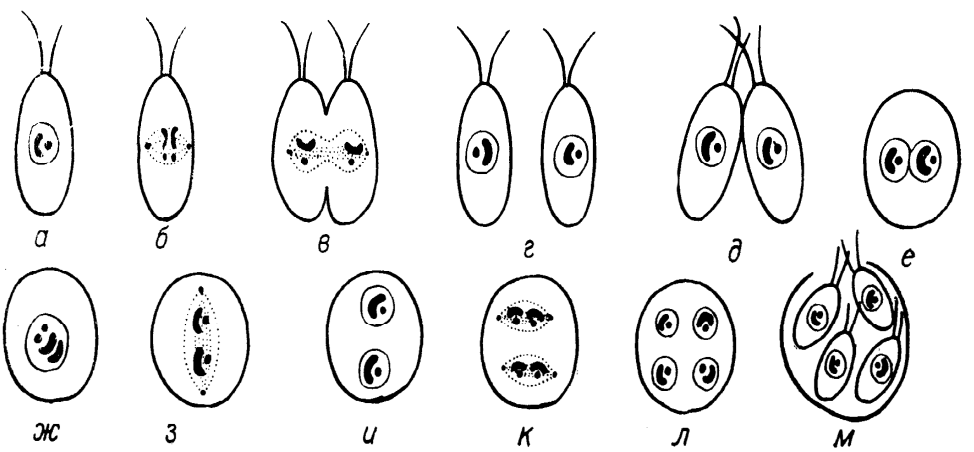


Рис. 21. Схема жизненного цикла жгутиконосцев из рода *Chlamydomonas* (по Ивановой-Казас, 1975): *а–г* – монотомическое деление; *д–ж* – копуляция гамет; *з–л* – метагамный мейоз; *м* – выход жгутиконосцев из оболочки зиготы

В случае палинтомии жгутики отбрасываются, а плазматическое тело отслаивается от оболочки и несколько (от 2 до 4) раз продольно делится, в результате чего внутри оболочки образуется до 16 клеток. Органоиды при этом также делятся или исчезают, а потом вновь возникают в дочерних особях. Дочерние особи выходят из оболочки, питаются, растут и вновь начинают палинтомическое деление.

При половом размножении *Chlamydomonas* гаметы формируются также путём палинтомических делений, которых меньше при образовании макрогамет, чем при образовании микрогамет. Гаметы мало отличаются морфологически от особей бесполых поколений. У *Chlamydomonas* прослеживаются все стадии перехода от изогамии к анизогамии. После копуляции зигота одевается оболочкой, под покровом которой палинтомически образуется от 4 до 32 особей. Эти особи выходят из оболочки и приступают к бесполому размножению. Редукция числа хромосом происходит во время первых делений зиготы, которая является единственной диплоидной стадией в жизненном цикле *Chlamydomonas*. Таким образом, у *Chlamydomonas* половой онтогенез является факультативным и определяется условиями среды, а преобладает онтогенез бесполый.

Жизненные циклы усложняются у паразитических моноэнергидных простейших, например у дизентерийной амёбы, которая в организме человека встречается в двух формах (рис. 22).

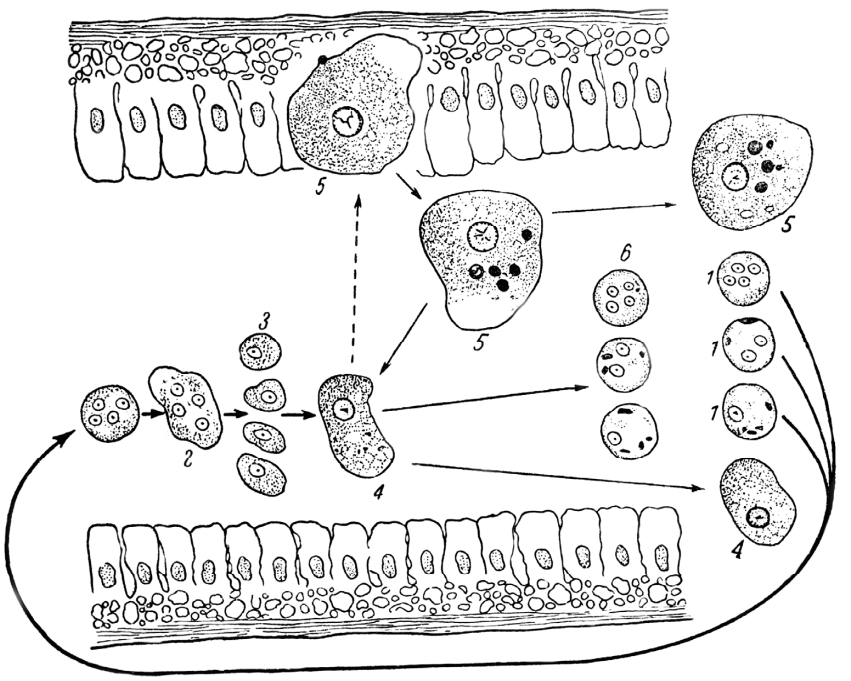


Рис. 22. Схема жизненного цикла дизентерийной амёбы (по Гофман-Кадошникову и др., 1956): *1* – цисты в наружной среде; *2* – эксцистирование; *3–4* – вегетативная форма (f. minuta) в просвете кишечника; *5* – тканевая форма (f. magna); *6* – цисты в кишечнике

Крупная тканевая форма (forma magna), которую можно обнаружить в острой стадии болезни, паразитирует в стенке толстой кишки. Проникая под сли-

зистую оболочку, амёбы образуют в её стенках язвы, откуда, попав в кровеносные и лимфатические сосуды, они могут быть занесены током крови в печень и другие органы. Мелкая «просветная» форма (forma minuta) паразитирует в просвете толстой кишки. Эта форма интенсивно размножается и обладает способностью образовывать цисты, которые выводятся с фекалиями во внешнюю среду и обеспечивают распространение паразита.

Ещё более сложные циклы у паразитических простейших, у которых размножение бесполое, но сопряжено со сменой хозяев (*Trypanosoma, Leishmania*). Так, у трипаносом, паразитирующих в крови человека или животных, бесполый онтогенез распределяется между двумя хозяевами, и часть жизненного цикла проходит в кишечнике кровососа-переносчика (рис. 23).

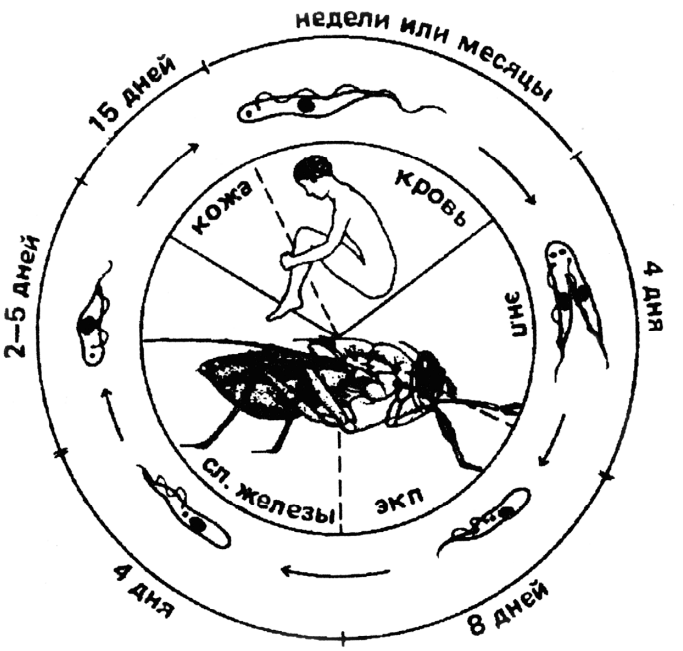


Рис. 23. Схема цикла развития *Trypanosoma brucei gambiense* (по Догелю, 1981):
энп – эндоперитрофическое пространство; *экп* – эктоперитрофическое пространство;
сл – слюнные железы

В кишечнике кровососов-переносчиков трипаносомы размножаются путём простого деления, которое ускоряется, а продукты деления приобретают новые формы, различающиеся положением жгутика. Эти формы могут чередоваться в жизненном цикле одного вида трипаносом и различаются в разных хозяевах. Подобное раздвоение онтогенеза присуще внутриклеточным паразитам рода *Leishmania*.

Значительное усложнение жизненных циклов наблюдается у паразитических простейших, например у споровиков (*Eimeria, Plasmodium*), которым свойственны бесполый и половой онтогенезы и смена хозяев (особей того же вида хозяина или особей разных видов хозяев). В случае кокцидий (*Eimeria*) заражение хозяина происходит при заглатывании ооцисты, из которой выходят спорозоиты и проникают в клетки стенок кишечника (рис. 24). Эти вегетативные формы (трофозоиты) растут, питаются и превращаются в шизонтов (агамонтов), приступающих к бесполому размножению путём шизогонии. Продуктом шизогонии являются мерозоиты, которые выходят в просвет кишечника, снова внедряются в клетки его стенок, превращаются в шизонтов, вновь дающих в результате деления мерозоитов, и т.д. На определенном этапе часть мерозоитов превращается в первичные половые клетки – микро- и макрогаметоциты, дальнейшее развитие которых отличается.

Микрогаметоциты многократно делятся, в результате чего образуется большое количество половых клеток – микрогамет (сперматозоидов). При развитии макрогаметоцитов делений нет, а первичные половые клетки растут, превращаясь в крупные макрогаметы (яйцеклетки). Подвижные микрогаметы проникают в макрогаметы, происходит копуляция и образование зиготы (ооцисты), которая выводится во внешнюю среду. Далее в ооцисте происходит спорогония (образование спорозоитов), и она становится инвазионной, т.е. способной развиваться в новой особи хозяина.

Таким образом, в жизненном цикле кокцидий *Eimeria* прослеживается три поколения: бесполые шизонты (агамонты), дающие мерозоитов; мерозоиты, превращающиеся в первичные половые клетки, развивающиеся в гаметы, которые сливаются (зиготическая редукция) и образуют зиготу (ооцисту); спорогония – множественное деление и образование спорозоитов. При этом наблюдается смена сред обитания: онтогенезы бесполых (шизонтов) и половых (некоторых мерозоитов) поколений проходят в организме хозяина; спорогония протекает во внешней среде, где происходит заражение особей хозяина того же вида.

Жизненный цикл споровика *Plasmodium vivax* усложняется тем, что в окончательном хозяине (комаре) протекают процессы гамогонии (образование половых клеток) и спорогонии (образование спорозоитов), и далее паразит передаётся комаром при кровососании промежуточному хозяину (человеку), в котором протекает бесполая часть цикла – агамогония (рис. 25). В данном случае происходит чередование бесполых онтогенезов с половыми, при этом со сменой хозяев, относящихся к разным видам.

Наиболее сложные жизненные циклы, связанные с чередованием поколений (бесполого, полового) и сменой хозяев, описаны у Eimeridea (*Schellackia, Aggregata*, *Haemosporidia* и др.). Их жизненные циклы имеют некоторые особенности, связанные с кровепаразитизмом.

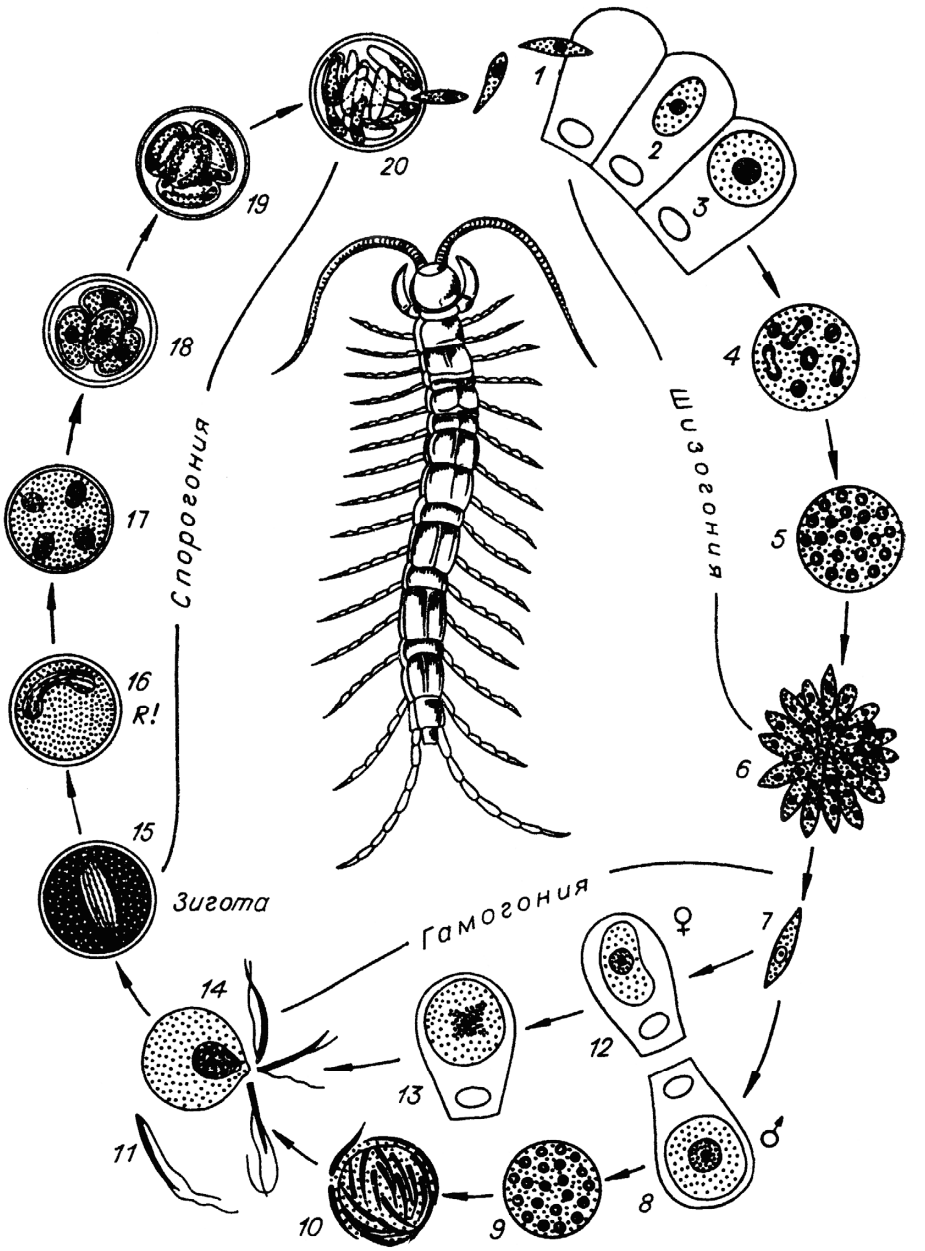


Рис. 24. Схема жизненного цикла споровика *Eimeria schubergi* (по Ивановой-Казас, 1975): *1–3* – превращение спорозоита в шизонта; *4–6* – шизогония и образование мерозоитов; *7, 12, 13* – превращение мерозоита в макрогамету; *8–11* – развитие микрогамет; *14* – оплодотворение; *15–18* – метагамные деления зиготы, приводящие к образованию четырёх спор; *19, 20* – образование в каждой споре двух спорозоитов

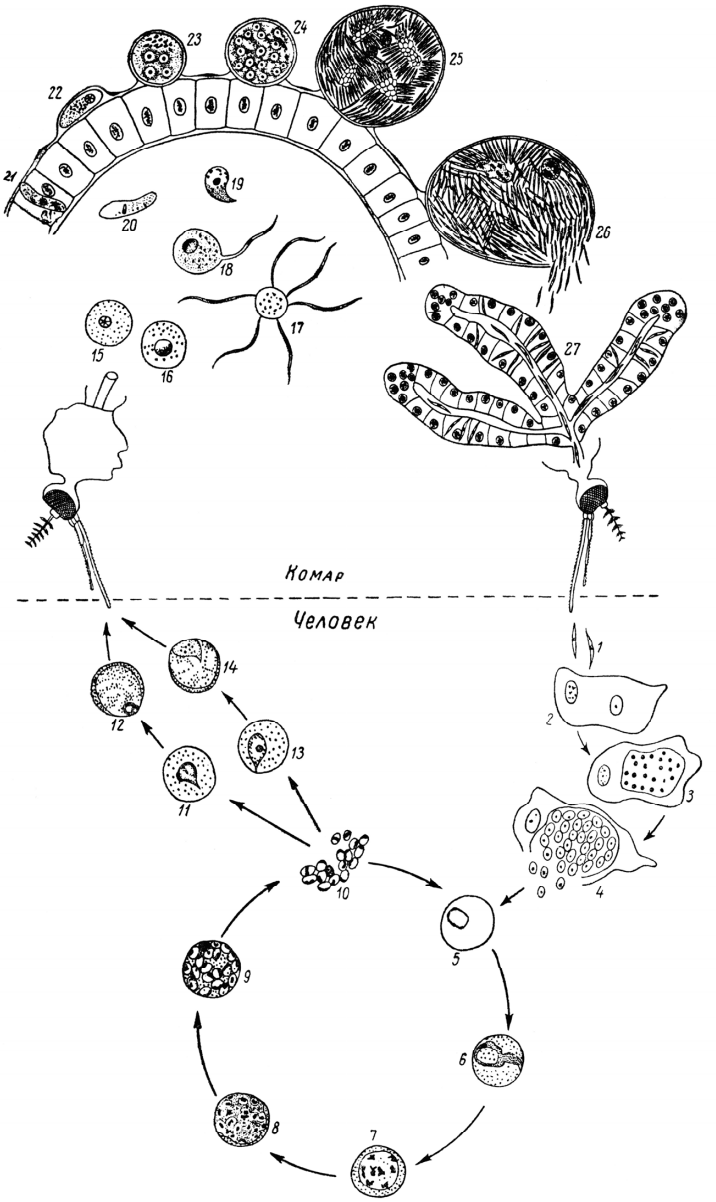


Рис. 25. Схема цикла развития малярийного паразита *Plasmodium vivax* (по Догелю, 1962): *1* – спорозоиты; *2–4* – преэритроцитарные стадии развития, шизогония в клетках печени; *5–10* – эритроцитарные стадии развития; *5–9* – шизогония; *9* – сегментация шизонта и образование мерозоитов; *10* – мерозоиты, вышедшие из эритроцитов; *11–14* – гамонты; *11*, *12* – макрогамонты; *13*, *14* – микрогамонты; *15* – макрогамета; *16* – микрогаметоцит; *17* – образование микрогамет; *18* – копуляция; *19, 20* – зигота, или оокинета; *21* – проникновение зиготы через эпителий стенки желудка комара; *22–26* – ооцисты, в которых происходит развитие спорозоитов; *27* – спорозоиты в клетках слюнных желёз комара

Так, у *Schellackia* половое и бесполое размножение имеет место в одном хозяине, а именно в позвоночном животном, тогда как беспозвоночное содержит в себе лишь покоящуюся стадию паразита и является простым переносчиком (рис. 26). Бесполое размножение приводит к эндогенному накоплению (агломерации) паразита в хозяине, а в результате полового процесса и последующей спорогонии в крови позвоночного хозяина накапливаются спорозоиты, имеющие значение для распространения паразита.

Дальнейшее развитие кровепаразитизма и усложнение отдельных стадий наблюдается у кокцидии *Lankesterella minima*, паразитирующей в организме лягушки (рис. 27). Заражение паразитом происходит через кишечник, также как у *Schellackia*. Однако спорозоит *Lankesterella* сразу проникает через эпителиальный и субэпителиальный слои кишки в капилляры и затем внедряется в эндотелиальные клетки сосудов разных органов. В этих клетках происходит бесполое размножение паразита. Освобождающиеся из клеток мерозоиты попадают в кровь и заражают новые эндотелиальные клетки, в которых вновь происходит бесполое размножение. В результате ряда шизогоний возникают гамонты, созревающие и совершающие процесс оплодотворения в этих же эндотелиальных клетках. В результате оплодотворения образуется зигота, которая покрывается оболочкой и становится ооцистой. В ооцисте без образования споробластов и спор формируется множество спорозоитов, которые выходят из ооцисты, вновь попадают в кровь, где внедряются в эритроциты. В эритроцитах спорозоиты остаются без изменений до тех пор, пока не попадут в кишечник пиявки *Hemiclepsis marginata*, откуда проникают в клетки эпителия.

Спорозоиты *Schellackia* в клеще и спорозоиты *Lankesterella* в пиявке не претерпевают никакого развития в организме этих хозяев, но сохраняются до тех пор, пока не попадут в кишечник позвоночного животного, где вновь начинается жизненный цикл паразитов.

Жизненный цикл *Aggregata* отличается от такового *Schellackia* тем, что половое размножение и спорогония происходят в одном хозяине – моллюске *Sepia*, а бесполое – в другом хозяине – крабе *Portunus* (рис. 28). Дисперсия (рассеивание) ооцист происходит в первом хозяине, а эндогенная агломерация – во втором.

Для *Haemosporidia* характерно, что эндогенная агломерация происходит, как и у *Aggregata,* в промежуточном хозяине, однако носит более интенсивный характер (рис. 29). Бесполое размножение путём шизогонии приводит к образованию огромного количества паразитов в хозяине. В окончательного хозяина (кровососущего двукрылого) *Haemosporidia* проникают при кровососании, и таким же путём спорозоиты возвращаются обратно в промежуточного позвоночного хозяина. В окончательном хозяине происходят половой процесс и спорогония, приводящие к накоплению спорозоитов в слюнных железах насекомого, что обеспечивает передачу паразита восприимчивому хозяину.

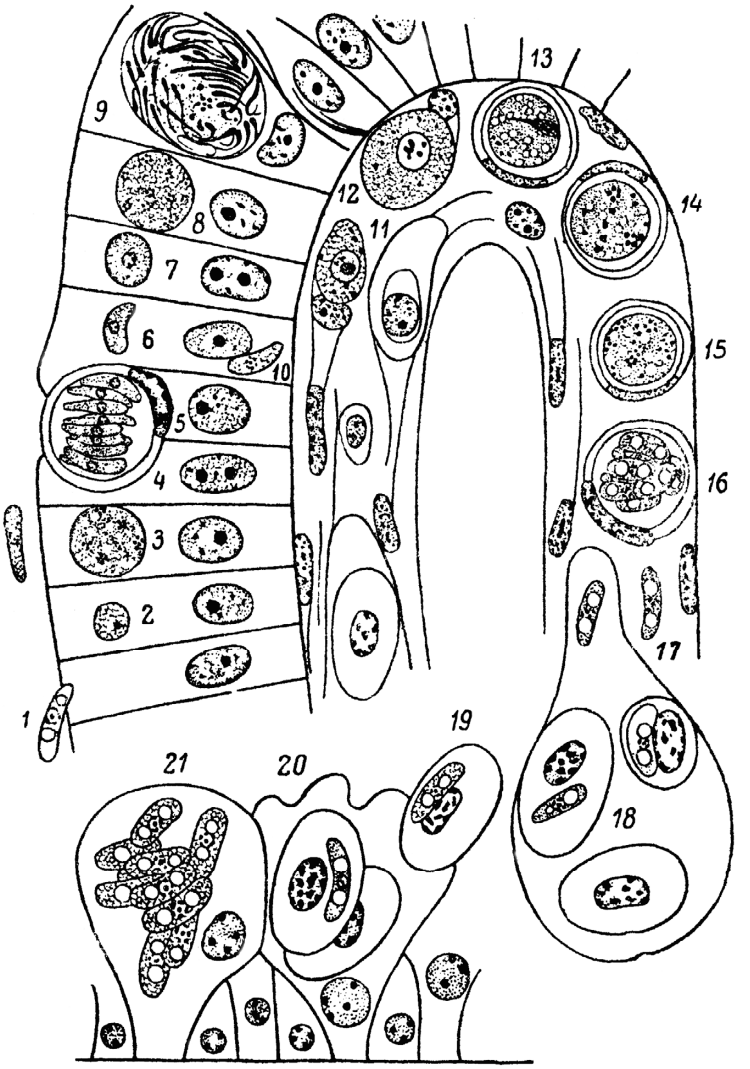


Рис. 26. Схема жизненного цикла кокцидии *Schellackia bolivari* в ящерице и в клеще *Liponyssus saurarum* (по Догелю, 1962): *1* – вхождение спорозоитов в клетку кишечника ящерицы; *2–5* – стадия шизогонии в стенке кишки; *6–9* – рост микрогаметоцита и образование микрогамет в эпителии кишечника; *10, 11* – рост макрогаметы в субэпителиальной ткани; *12* – оплодотворение макрогаметы; *13–16* – рост зиготы и образование в получающейся из неё ооцисте спорозоитов; *17* – проникновение спорозоита в кровеносный сосуд ящерицы; *18* – спорозоиты внутри эритроцитов; *19* – красные кровяные тельца со спорозоитами фагоцитируются клетками кишечного эпителия клеща; *20* – красные кровяные тельца внутри кишечных клеток клеща; *21* – группа спорозоитов, скопившихся в кишечной клетке клеща после того, как содержащие их эритроциты ящерицы подверглись перевариванию. При поедании клеща (*19–21*) ящерицей (*1–18*) спорозоиты проникают в кишечный эпителий ящерицы, и цикл начинается снова

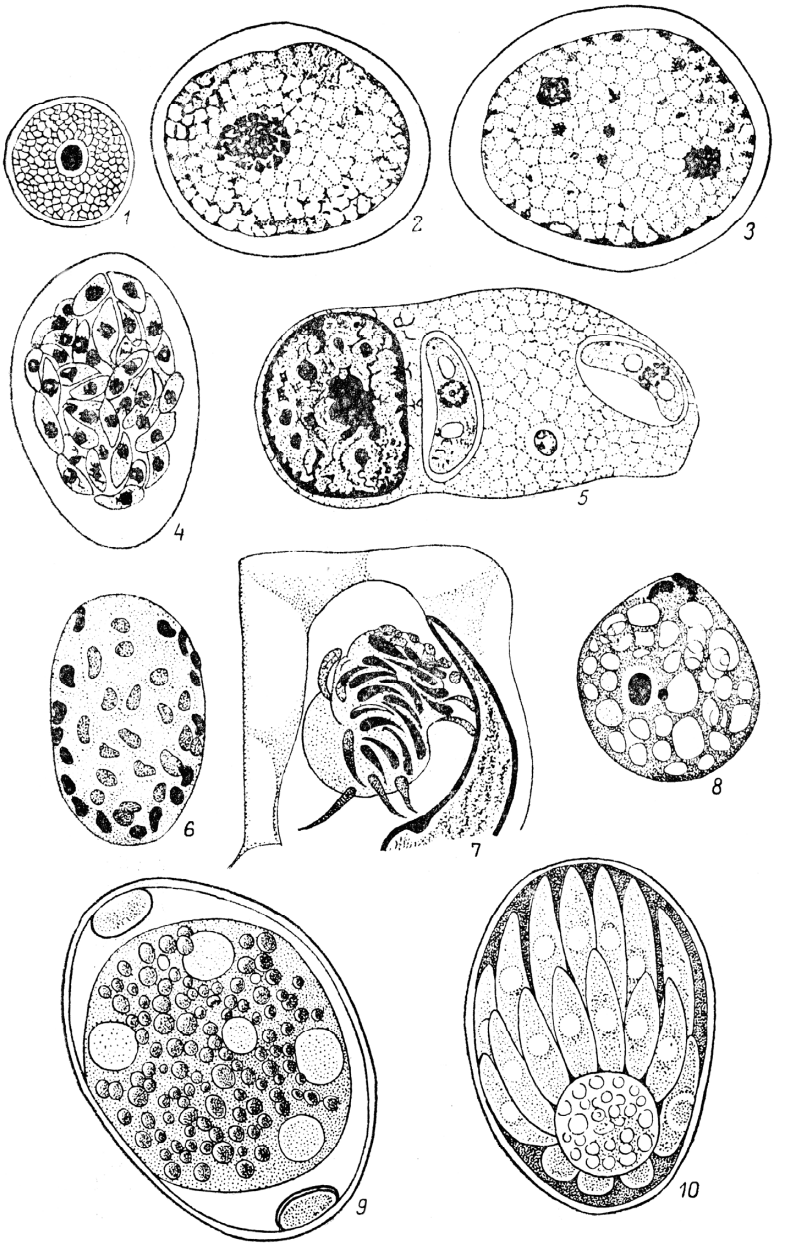


Рис. 27. Развитие кокцидии *Lankesterella minima* в организме лягушки (по Догелю, 1962): *1–4* – стадии шизогонии в эндотелиальных клетках сосудов, начало шизогонии дают спорозоиты, попавшие в организм лягушки из пиявки; *5* – молодые формы гаметоцитов в эндотелиальных клетках; *6, 7* – рост мужского гаметоцита и образование микрогамет в эндотелиальных клетках сосудов; *8* – оплодотворение женской гаметы в эндотелиальной клетке сосуда; *9* – ооциста, сформированная в эндотелиальной клетке; *10* – зрелая ооциста со спорозоитами

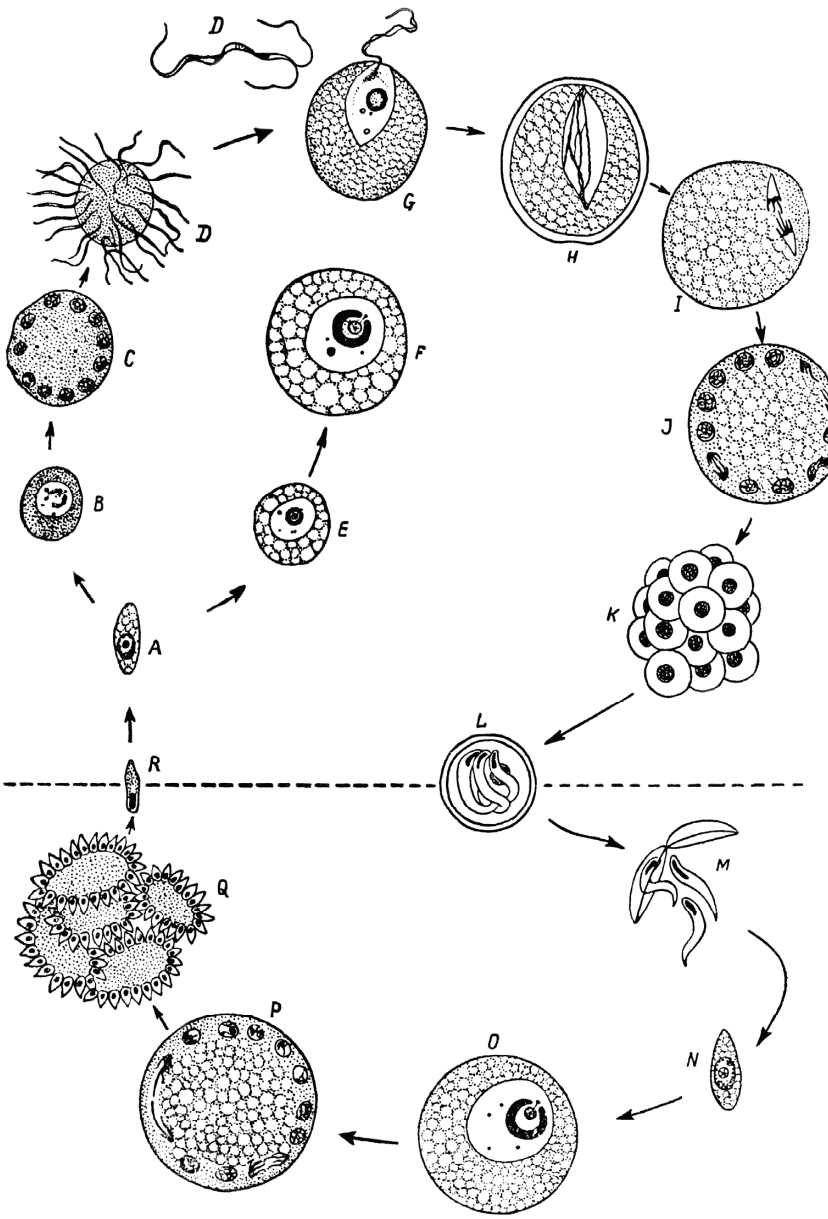


Рис. 28. Схема жизненного цикла *Aggregata eberthi* (по Догелю, 1962):
A – недифференцированная стадия паразита, развивающаяся из мерозоита;
B–D – рост микрогаметоцита и развитие микрогамет; *E–G* – развитие макрогаметы и оплодотворение; *H* – зигота, начало первого (редукционного) деления яйца; *I* – анафаза редукционного деления ядра; *J–K* – деление ядер в спороцисте и образование споробластов; *L* – спора с тремя спорозоитами и остаточным телом; *M* – выход спорозоитов в кишечнике краба; *N–Q* – рост шизонта и шизогония; *R* – мерозоит, проникающий в организм моллюска *Sepia*

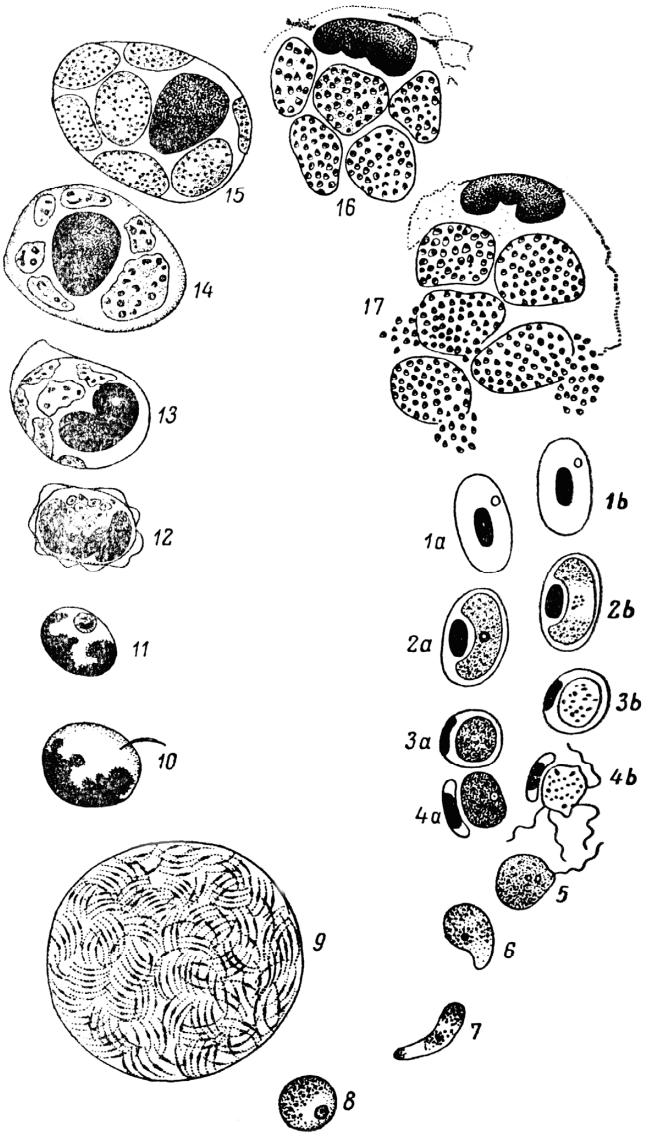


Рис. 29. Схема жизненного цикла *Haemoproteus columbae* (по Догелю, 1962):
1a, 2a – рост женской гаметы в красном кровяном тельце; *1b, 2b* – рост мужского гаметоцита; *3a, 4a* – округление женской гаметы и выход её из красного кровяного тельца голубя; *3b, 4b* – округление мужского гаметоцита и образование микрогамет; *5* – оплодотворение; *6, 7* – образование оокинеты, которая проникает через стенку кишки мухи-кровососки *Lynchia maura*; *8* – молодая ооциста на стенке кишки кровососки; *9* – зрелая ооциста со спорозоитами, которые проникают в слюнные железы *L. maura* и затем попадают в кровь голубя; *10* – спорозоит проникает в клетку эндотелия сосуда голубя; *11* – рост спорозоита в эндотелиальной клетке; *12–15* – последовательное размножение паразита путём шизогонии; *16–17* – распад продуктов шизогонии на множество мелких молодых гамонтов, проникающих в красные кровяные клетки

Вместе с усложнением онтогенезов у некоторых паразитических простейших, например у настоящих грегарин (Eugregarinae), наблюдается процесс упрощения жизненных циклов (рис. 30). Бесполое размножение у Eugregarinae полностью отсутствует. Накопление паразитов в одной и той же особи хозяина совершается только путём поступления новых паразитов извне, а половое размножение приводит к образованию инцистирующихся зигот – ооцист, в которых формируются спорозоиты. Ооцисты служат для дисперсии во внешней среде. Вероятно, жизненный цикл грегарин произошёл от цикла, в котором имелось и бесполое размножение, но впоследствии бесполое поколение у предков грегарин выпало и осталась только половая часть цикла.

Таким образом, у моноэнергидных простейших широко распространено бесполое размножение, продукты которого различаются по дальнейшему развитию и локализации. Наиболее простое – деление надвое у свободноживущих представителей (*Euglena, Bodo*); продукт деления – окончательные их формы; онтогенез заканчивается. У некоторых паразитических простейших (трипаносомы) отмечается ускоренное деление с образованием различных форм (кишечник кровососов), но окончание бесполого онтогенеза происходит в другом хозяине (позвоночном животном). В ряде случаев продукты бесполого размножения развиваются в половые клетки (педогенез у *Actinophrys)*, или из мерозоитов образуются микро- и макрогаметоциты и половые клетки (кокцидии, плазмодий). Бесполое размножение (множественное деление) зиготы у споровиков – спорогония – даёт начало также бесполым поколениям – спорозоитам, причём спорогония может идти во внешней среде (кокцидии) или в окончательном хозяине (плазмодий).

Онтогенез одиночных полиэнергидных простейших. Онтогенез одиночных полиэнергидных простейших усложняется и удлиняется, прежде всего, с появлением полового размножения (инфузории, фораминиферы). Так, для фораминифер характерен жизненный цикл, включающий несколько онтогенезов – бесполого (прогамный период) и полового (метагамный период), чередование диплоидной и гаплоидной фаз. Гаметы и зигота представляют собой моноэнергидные стадии жизненного цикла полиэнергидных простейших.

Схема жизненного цикла одного из представителей фораминифер – *Myxotheca arenilega* – следующая (рис. 31). Гаплоидный гамонт путём шизогонии производит множество двужгутиковых гамет; гаметы копулируют попарно, образуя диплоидную зиготу, которая превращается в бесполую особь – агамонт. Агамонт в результате митотического деления ядра, не сопровождающегося плазмотомией, становится полиэнергидным. Затем начинается подготовка к агамогонии: все ядра агамонта дважды делятся, что сопровождается редукцией числа хромосом; вокруг образовавшихся гаплоидных ядер обособляются участки цитоплазмы – возникают моноэнергидные агаметы. Агаметы растут и превращаются в гамонтов.

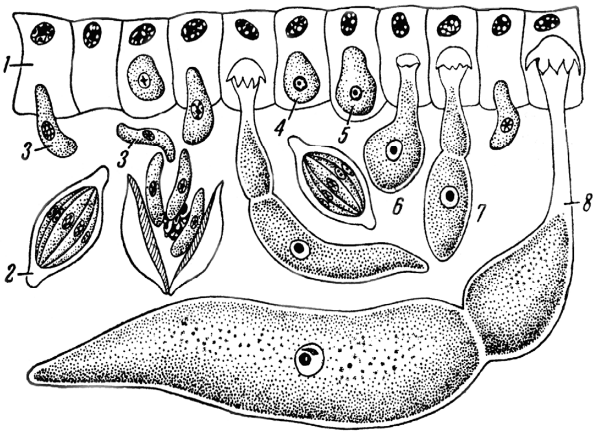


Рис. 30. Схема развития грегарин (по Гофман-Кадошникову и др., 1956): *1* – эпителиальная клетка кишечника*; 2* – спора; *3* – спорозоит; *4–8* – развитие спорозоита в грегарину

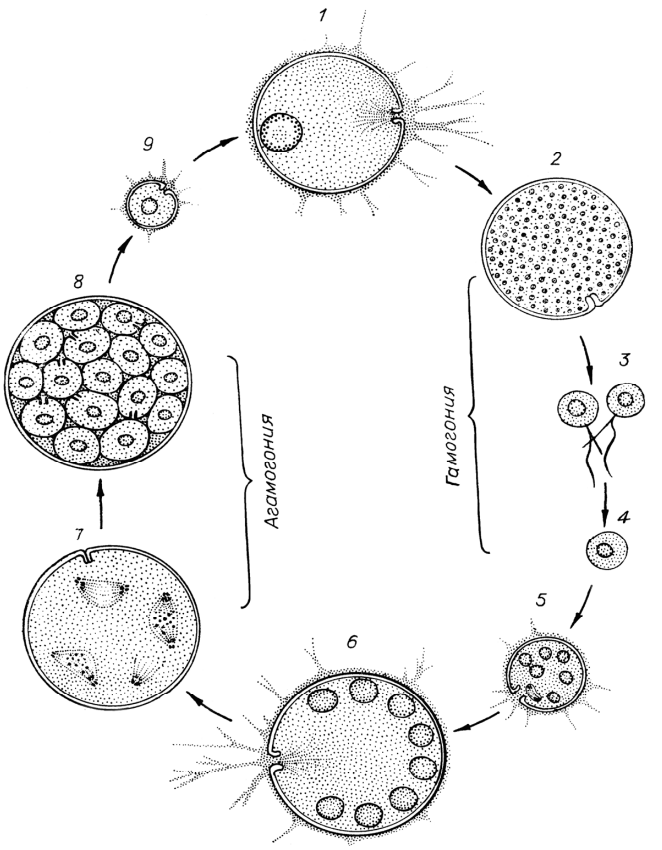


Рис. 31. Схема жизненного цикла корненожки *Myxotheca arenilega* (по Ивановой-Казас, 1975): *1* – одноклеточный гамонт; *2* – увеличение числа ядер; *3* – копуляция гамет; *4* – зигота; *5* – молодой агамонт; *6* – взрослый агамонт; *7* – мейотические деления ядер агамонта; *8* – образование агамет; *9* – агамета

Фораминифера *Polystomella crispa* также развивается со сменой бесполого (микросферические формы) и полового (макросферические формы) поколения (рис. 32). Тело макросферы распадается на множество одинаковых двужгутиковых изогамет. Изогаметы из разных особей копулируют, и образовавшаяся зигота развивается в многокамерную микросферическую особь, размножающуюся бесполым путём.

Внешняя простота жизненных циклов *Myxotheca* и *Polystomella* (чередование только двух поколений – бесполого и полового) связана с их вторичным происхождением. Онтогенез агамонта, во время которого происходит переход от моноэнергидного состояния к полиэнергидному, представляет собой результат конденсации развития – объединения незавершённых онтогенезов ряда метагамных (возможно, агамных) поколений в цикле более примитивных моноэнергидных предков.

Разнообразие жизненных циклов простейших обусловлено несколькими моментами: наличием или отсутствием полового процесса; различиями в числе и способах деления в разные периоды цикла; сменой хозяев или чередованием паразитических и свободноживущих поколений у паразитов; наличием покоящихся стадий (цист) или цист деления. Разнообразными жизненные циклы делают ядерные циклы, которые различаются по времени и месту мейоза. У простейших мейоз может проходить в прогамный период, т.е. перед образованием гамет (гаметическая редукция у инфузорий, солнечников, опалин); в метагамный период, когда мейоз происходит в зиготе, которая становится гаплоидной (зиготическая редукция *Eimeria* и Phytomonadina). Встречается промежуточная редукция числа хромосом, связанная с бесполым размножением, когда мейоз наступает в середине цикла при образовании агамет у Foraminifera. Это единственный известный случай в животном мире, когда одно поколение (половое) гаплоидно, а другое (бесполое) – диплоидно (зигота – агамонт), и называется гетерофазным чередованием поколений.

Онтогенез колониальных простейших. Колонии простейших образуются в результате нерасхождения дочерних клеток, т.е. не дошедшего до конца бесполого размножения (монотомического и палинтомического делений, почкования и др.). Возникшие при делении особи сохраняют связь друг с другом, представляя, таким образом, временные или постоянные колонии (рис. 33). Колонии могут быть образованы моноэнергидными простейшими, например жгутиконосцами Phytomonadina, или полиэнергидными, например инфузориями подкласса Peritricha. По форме колонии исключительно разнообразны. Наиболее характерны колонии для класса растительных жгутиконосцев Phytomastigina (отряды Volvocidae, Phytomonadina). По способу их формирования различают колонии монотомические и палинтомические (рис. 33–35).

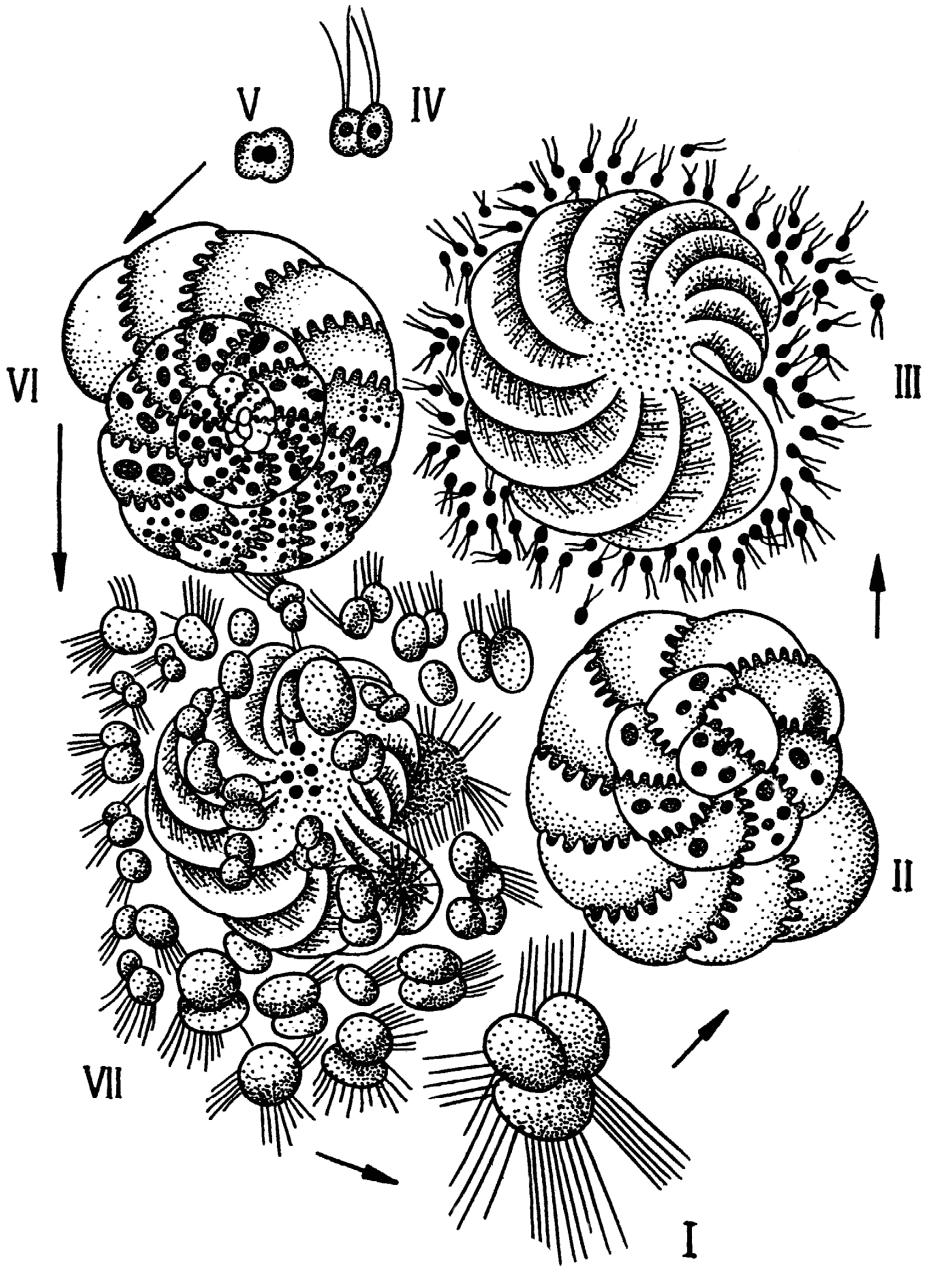


Рис. 32. Схема развития фораминиферы *Polystomella crispa* (по Матвееву, 1938):
I – молодой макросферический индивидуум; *II* – взрослый макросферический индивидуум;
III – макросферический индивидуум с выходящими гаметами; *IV* – жгутиковая гамета;
V – копуляция гамет; *VI* – микросферический индивидуум;
VII – микросферический индивидуум с выходящими эмбрионами

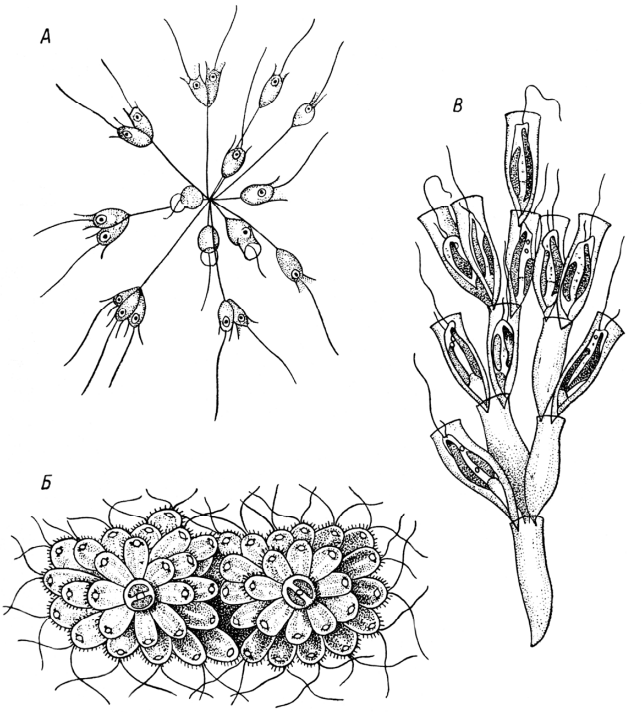


Рис. 33. Колонии моноэнергидных жгутиконосцев (по Иванову, 1968):
А – Astrosiga radiata (Protomonadina, Craspedomonadina); *Б* – колония *Synura uvella* (Chrysomonadina) в процессе дробления; *В – Dinobryon sertularia* (Chrysomonadina)

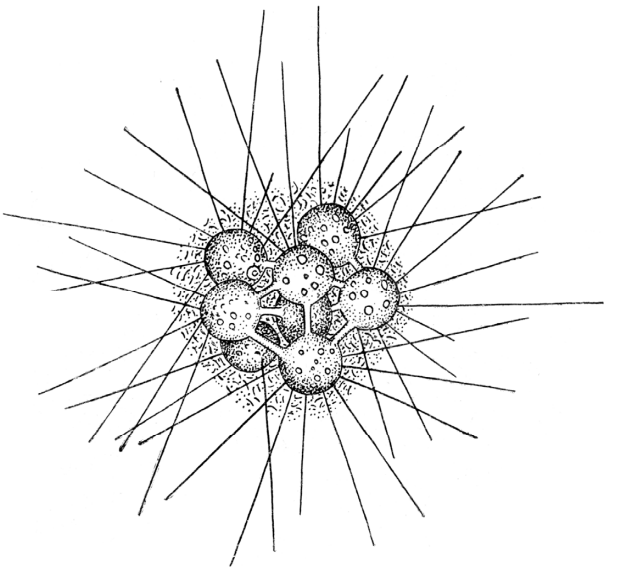


Рис. 34. Колониальный солнечник *Raphidiophrys elegans* (по Иванову, 1968)

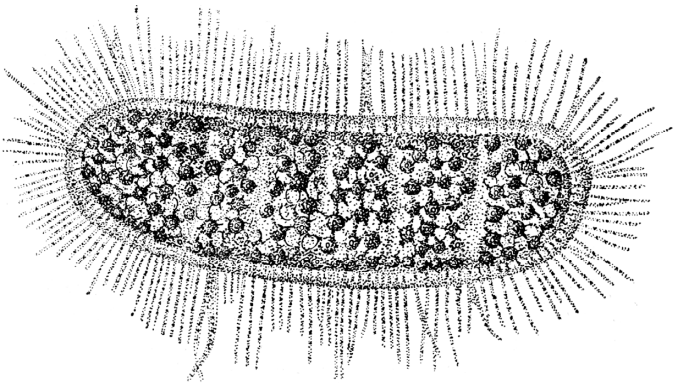


Рис. 35. Колония *Collozoum inerme* (Spumellaria) (по Иванову, 1968)

Монотомическая колония, например *Sphaeroeca* (Protomonadina), – это свободноплавающая шаровидная колония с периферическим расположением жгутиконосцев. Все индивиды колонии однородны. Размножение только бесполое путём распада колонии на отдельные клетки, каждая из которых даёт начало новой колонии. Характерное для современных Protomonadina отсутствие палинтомических колоний с половым размножением, возможно, объясняется вымиранием таких форм (Иванов, 1968). Если таковые формы были, то их жизненный цикл должен был состоять из трёх периодов: сингамного, заканчивающегося формированием диплоидной зиготы; метагамного (палинтомического), в конце которого возникала взрослая колония; прогамного, в течение которого происходил мейоз и формировались гаплоидные гаметы. Эти предположения связаны с рассмотрением вопроса о происхождении многоклеточности.

Палинтомические колонии Volvocidae образованы моноэнергидными простейшими и состоят из различного числа особей (рис. 36).

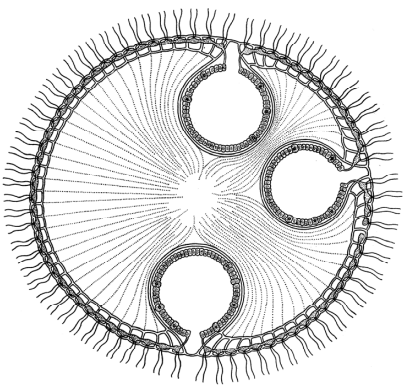


Рис. 36. Схематический разрез через колонию *Volvox* с формирующимися бесполым путём дочерними колониями (по Ивановой-Казас, 1977)

Каждая клетка, входящая в состав колонии, – жгутиконосная со всеми присущими ей органоидами. Все клетки слиты в общий студенистый шар. Клетки колонии разнородны, отличаются по форме, размерам и функциям. Большинство из них выполняют вегетативную функцию (питание, движение) и не способны к делению, и только немногие (не более 15) с функцией размножения – генеративные клетки, или гонидии. В палинтомических колониях (Volvocidae) все клетки (*Pandorina, Eudorina*) или только некоторые (*Volvox*) претерпевают последовательные палинтомические деления. Так, при делении всех клеток материнская колония распадается на несколько молодых колоний, число которых равно числу клеток старой колонии. Когда палинтомически делятся только некоторые клетки колонии (Phytomonadina, Volvocidae), дочерние особи сначала помещаются внутри материнской колонии (рис. 36). Через некоторое время старая колония разрушается, и молодые колонии оказываются свободными. В этом случае говорят о размножении колоний путём агамной цитогонии. В сложной колонии *Volvox* большая часть клеток погибает, подобно соматическим клеткам Metazoa, не давая потомства.

Онтогенез палинтомических колоний Phytomonadina (Volvox). Палинтомическая колония *Volvox* размножается половым и бесполым путём. При бесполом размножении новые колонии образуются за счёт гонидий. Перед началом развития гонидия усиленно растёт, отслаивается от оболочки и приступает к палинтомическому делению. Деление гонидии начинается с переднего (жгутикового) полюса и проходит продольно в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, что приводит к образованию клеточной пластинки. Деление гонидии напоминает спиральное дробление дексиотропного характера (рис. 37).

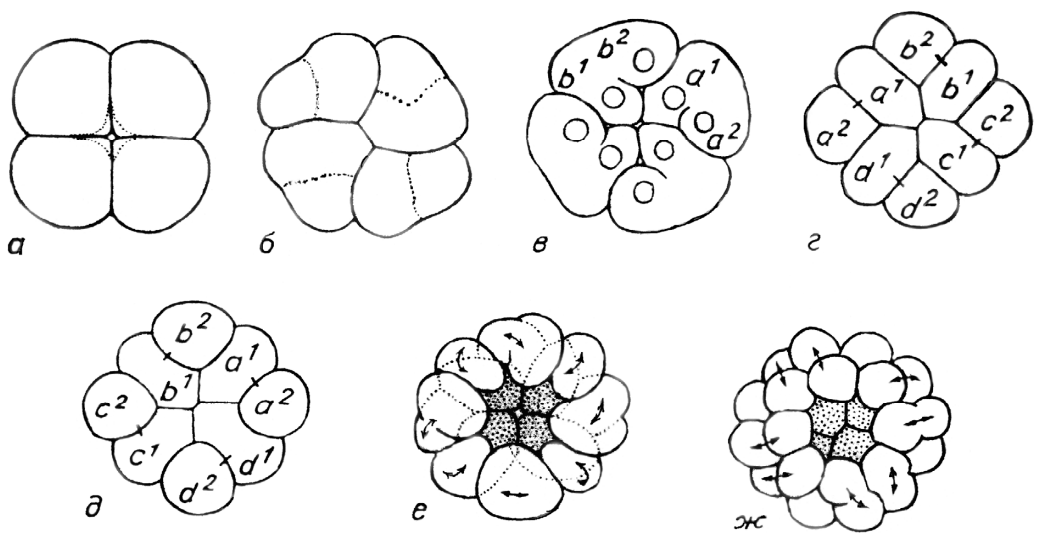


Рис. 37. Деление бесполой гонидии у *Volvox minor* (по Ивановой-Казас, 1975):
а, в, д–жс – вид со стороны фиалопора; *б, г* – вид с противоположного полюса

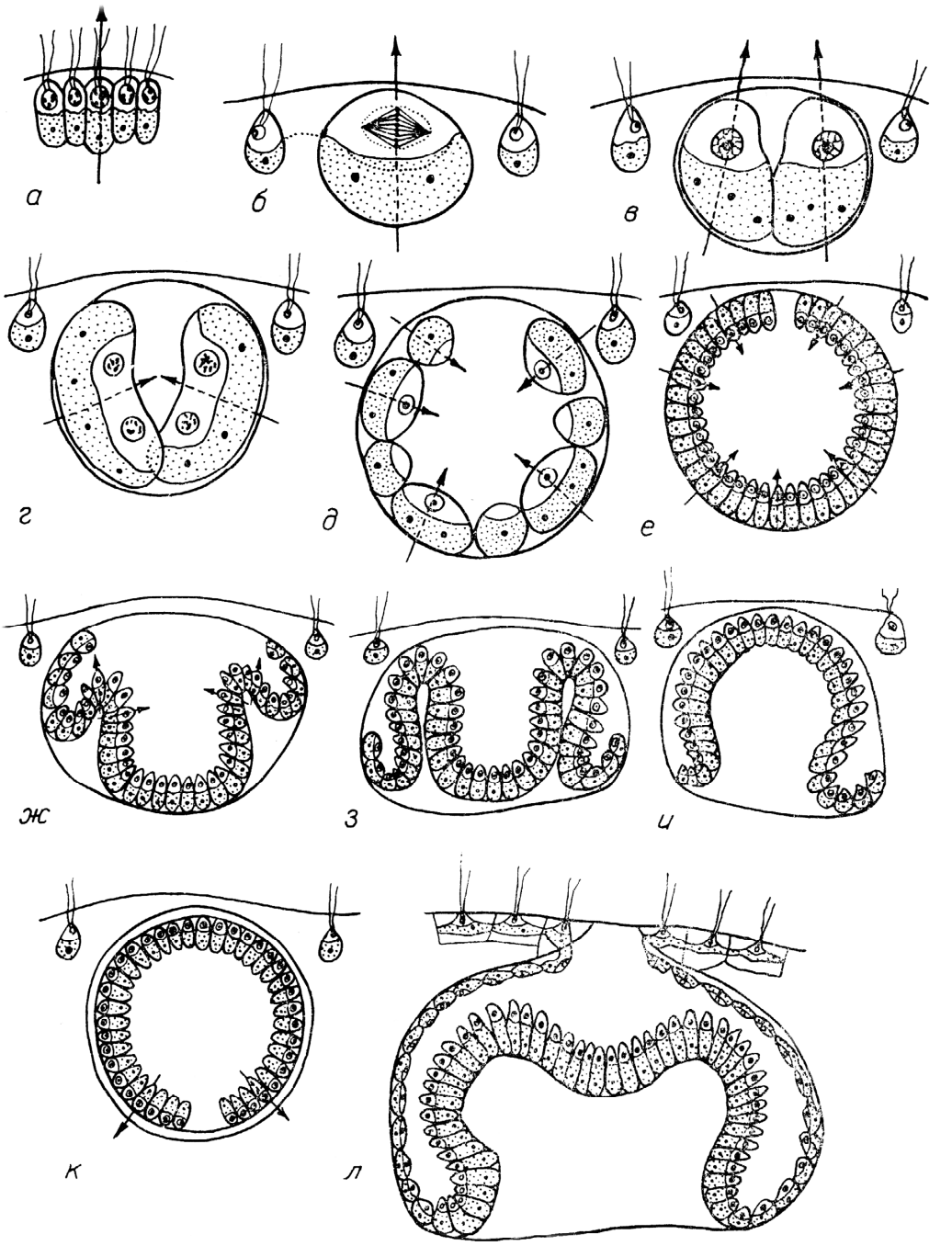


Рис. 38. Процессы инкурвации и экскурвации при развитии колонии *Volvox* (по Ивановой-Казас, 1975): *а, б* – растущий гонидий; *в–е* – инкурвация; *ж–к* – экскурвация у *V. aureus; л* – экскурвация у *V. globator*. Стрелками показана полярность клеток

В результате наклонного положения веретён деления образованные 8 клеток лежат не в одной плоскости (см. рис. 38). В процессе последующего палинтомического деления искривление клеточной таблички (инкурвация) усиливается, она принимает форму чаши (стоматобластула) сначала с узким, а затем с расширившимся отверстием – фиалопором. При этом передние (будущие жгутиковые) полюса клеток обращены внутрь чаши.

Перед выходом молодой колонии из оболочки происходит процесс выворачивания – экскурвации, в результате которого клетки принимают окончательное положение (жгутиками наружу), фиалопор замыкается, и колония становится шаровидной. После выхода колонии из оболочки составляющие её клетки больше не делятся, и рост колонии происходит только за счёт увеличения размеров клеток и выделения студенистого вещества.

Онтогенез колонии *Volvox* при половом размножении происходит сходно с таковым при бесполом у некоторых организмов (*V. minor*). А именно, из оболочки зиготы сразу выходит вполне сформированная колония, состоящая из 512 клеток, которые дифференцированы, имеют все органоиды и обозначившиеся более крупные клетки – будущие гонидии. У других представителей (*V. rousseletti*) из оболочки зиготы выходит одиночная двужгутиковая бродяжка, которая после некоторого периода свободного плавания палинтомически даёт начало маленькой колонии, состоящей из небольшого количества клеток (рис. 39). Из гонидиев этих колоний бесполым путём формируются колонии окончательных размеров.

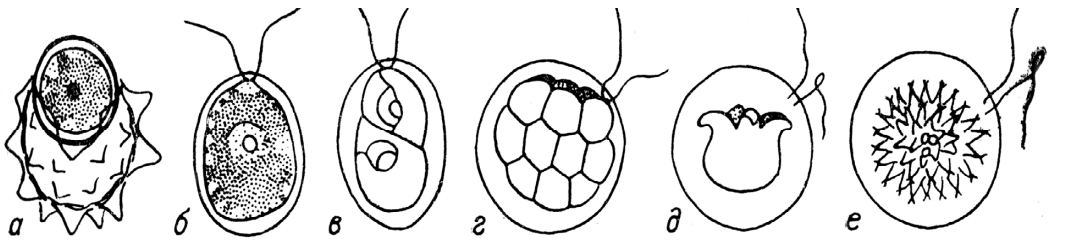


Рис. 39. Развитие *Volvox rousseletti* из зиготы (по Ивановой-Казас, 1975):
а – выход зиготы из оболочки; *б* – одиночный жгутиконосец (бродяжка); *в, г* – палинтомическое деление; *д* – начало экскурвации; *е* – молодая колония, готовая к выходу из оболочки

Возможно, эти два варианта онтогенеза колоний (*V. minor* и *V. rousseletti)* при половом размножении отражают два этапа эволюции, причём у *V. minor* произошло вторичное укорочение онтогенеза – выпадение стадии свободноплавающей одиночной бродяжки, которая у более примитивных Phytomonadina (*Pandorina*) имеется (двужгутиковая бродяжка).

Таким образом, у некоторых колониальных простейших колонии приобретают статус индивида более высокого уровня, в котором первичные индивиды иг-

рают подчинённую роль. Соответственно онтогенез нескольких их поколений (промежуточных продуктов палинтомии) сокращён, упрощен и входит составной частью в онтогенез колонии в целом.

Размножение колоний Protozoa сопряжено с двумя процессами: размножением на клеточном уровне (бесполым и половым) и размножением на уровне самой колонии.

Среди колониальных Protozoa прослеживается ряд ступеней повышения интеграции колонии, приводящей к тому, что она становится индивидом высшего порядка. Эта тенденция, вероятно, присуща как моноэнергидным (Phytomonadina), так и полиэнергидным колониальным простейшим (Peritricha). У тех и других члены колонии постепенно дифференцируются на соматические и половые особи, и вырабатываются структуры, принадлежащие уже организму всей колонии.

Интересна в этом отношении полиэнергидная пальмообразная колония *Zoothamnium arbuscula* (Infusoria, Peritricha). Основателем колонии является крупная клетка – макрозоид (бродяжка), отрывающийся от материнской колонии. После некоторого периода свободного плавания макрозоид прикрепляется к субстрату задним полюсом, дифференцируется и начинает выделять прикрепительный стебелёк, который быстро растёт. Вскоре происходит первое деление макрозоида, за которым следуют второе, третье и т.д.; первые деления идут синхронно, но потом эта правильность нарушается. Повторность делений напоминает палинтомический процесс Protozoa или дробление яйца Metazoa. Постепенно формируется древовидная колония из многих инфузорий, и на некоторых её ветвях дифференцируются макрозоиды. Они снова отделяются и, таким образом, осуществляют бесполое размножение колоний. Кроме того, при определённых условиях на колонии развиваются половые особи; у основания обеих главных ветвей вырастают особые веточки, на которых формируются два крупных макроконъюганта, а на ветвях появляются многочисленные микроконъюганты. Каждый макроконъюгант конъюгирует с приплывающим к нему микроконъюгатом, после чего отрывается от колонии, оседает на субстрат и инцистируется. Стебельчатая циста остаётся в покоящемся состоянии всю зиму. Колония *Z. arbuscula* характеризуется высокой целостностью, в значительной мере приближаясь к многоклеточному организму. Интеграция её выражается в наличии соматических и половых особей, в дифференциации соматических членов колонии на мелкие трофические особи и крупные бродяжки, в сильном развитии стеблевых отделов древовидных ветвей колонии, в реакции всей колонии на раздражение.

Таким образом, индивидуальное развитие простейших позволяет выявить истоки и такие особенности онтогенезов, которые были изначальными или вторично приобретёнными, т.е. показать существование преемственности между онтогенезами простейших и многоклеточных организмов.

ГЛАВА 5. ОНТОГЕНЕЗ НА МНОГОКЛЕТОЧНОМ УРОВНЕ ОРГАНИЗАЦИИ. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗОВ

Онтогенез Metazoa отличается от такового Protozoa целым рядом особенностей, обусловленных, прежде всего, самой многоклеточной организацией и преобладанием у многоклеточных животных полового размножения. Онтогенез начинается с оплодотворения, т.е. с момента образования зиготы, а заканчивается естественной смертью индивидуума. Однако традиционная периодизация онтогенеза выделяет в нём ещё период образования половых клеток – гаметогенез. Таким образом, онтогенез подразделяется на три периода – проэмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный, отличающихся особенностями морфогенетических процессов.

5.1. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Развитие многоклеточных животных представлено огромным множеством различных вариантов. Однако во всех случаях можно обнаружить некоторые общие черты, и онтогенез Metazoa может быть подразделён на ряд сходных морфологических стадий.

Гаметогенез, или проэмбриональный период, – период возникновения и формирования половых клеток. У разных животных они могут образовываться из соматических, так называемых резервных клеток (губки, кишечнополостные и плоские черви) или гоноцитов – особого зачатка первичных половых клеток (остальные группы беспозвоночных животных). У некоторых беспозвоночных (например, круглые черви) половые клетки могут формироваться как из соматических клеток, так и из гоноцитов. Характерно, что зачаток первичных половых клеток у различных животных обособляется на разных стадиях эмбриогенеза будущей материнской или отцовской особи отдельно и независимо от зачатка половой железы, с которой контакт происходит позже. Половые клетки отличаются от соматических своей тотипотентностью, т.е. способны дать начало любому клеточному типу организма.

Эмбриональный, или зародышевый, период включает все процессы развития, которые протекают под покровом яйцевых оболочек, а в случае живорождения – в теле материнской особи. Началом эмбрионального развития являет-

ся слияние яйцеклетки со сперматозоидом, объединение наследственного материала и образование зиготы. В ядре и цитоплазме зиготы (оплодотворённого яйца) содержится вся необходимая для развития нового индивидуума наследственная информация.

Традиционно в эмбриональном периоде выделяют несколько стадий: дробление, гаструляцию, формирование основных закладок, органо- и гистогенез. Однако для беспозвоночных животных характерно огромное многообразие вариантов развития, когда такие стадии, как гаструляция, формирование основных закладок и др., являются этапами постэмбрионального развития.

Дробление – это период эмбриогенеза, который начинается после оплодотворения яйца и представляет собой серию последовательных митотических делений зиготы. В процессе дробления из одноклеточной зиготы возникает многоклеточный зародыш. Дробление является строго координированным, генетически регулируемым процессом. У большинства организмов при дроблении образуются бластомеры, расположенные в строгом порядке относительно анимально-вегетативной оси яйца, относительно друг друга и имеющие закономерные различия в размерах. У многоклеточных животных описаны различные типы дробления, отличающиеся характером и скоростью дробления, расположением бластомеров и их способностью к регуляции и др. В значительной мере тип дробления определяется количеством и распределением желтка в яйце. Желток является пассивной питательной массой, и чем больше количество желтка в цитоплазме яйца, тем медленнее идёт деление в этой части яйцеклетки. При значительном количестве желтка в яйце дробление становится невозможным. Но эта зависимость не абсолютна. Иногда яйца, богатые желтком и имеющие большие размеры, сохраняют полное дробление (мечехвосты). У некоторых паразитических насекомых (наездники), несмотря на полное вторичное исчезновение желтка, дробление остается поверхностным. Возможно, что эволюционные изменения типа дробления происходят с некоторым опозданием. Таким образом, желток как запас питательных веществ для развития зародыша является важным эволюционным приобретением. Его количество и распределение очень сильно варьируют в яйцах различных видов животных и влияют на их эмбриональное развитие. У организмов, яйцеклетки которых содержат небольшое количество желтка, в процессе развития в короткий срок формируется свободноплавающая и самостоятельно питающаяся личинка (морской еж) или образуется плацента, посредством которой зародыш получает питание из материнского организма (индийский скорпион). У животных, яйца которых с большим запасом желтка, зародыши развиваются в течение длительного времени под защитными оболочками (головоногие моллюски, насекомые).

Морфологические типы дробления, связанные с распределением и количеством желтка, включают полное (голобластическое) и неполное (меробластическое, частичное) дробление.

При **голобластическом** дроблении борозды дробления проходят через всё яйцо, которое разделяется полностью (рис. 40). Такое полное дробление возможно, когда яйцо содержит незначительное количество желтка (например, изолецитальные, мезолецитальные яйца). При **меробластическом** дроблении борозды дробления проникают вглубь яйца, но не разделяют его полностью. Желток остается нераздробленным. Неполное дробление происходит в яйцах с большим количеством желтка (полилецитальные яйца), когда борозды дробления не могут пройти через желток, и яйцо делится частично. Меробластическое дробление бывает дискоидальным и поверхностным.

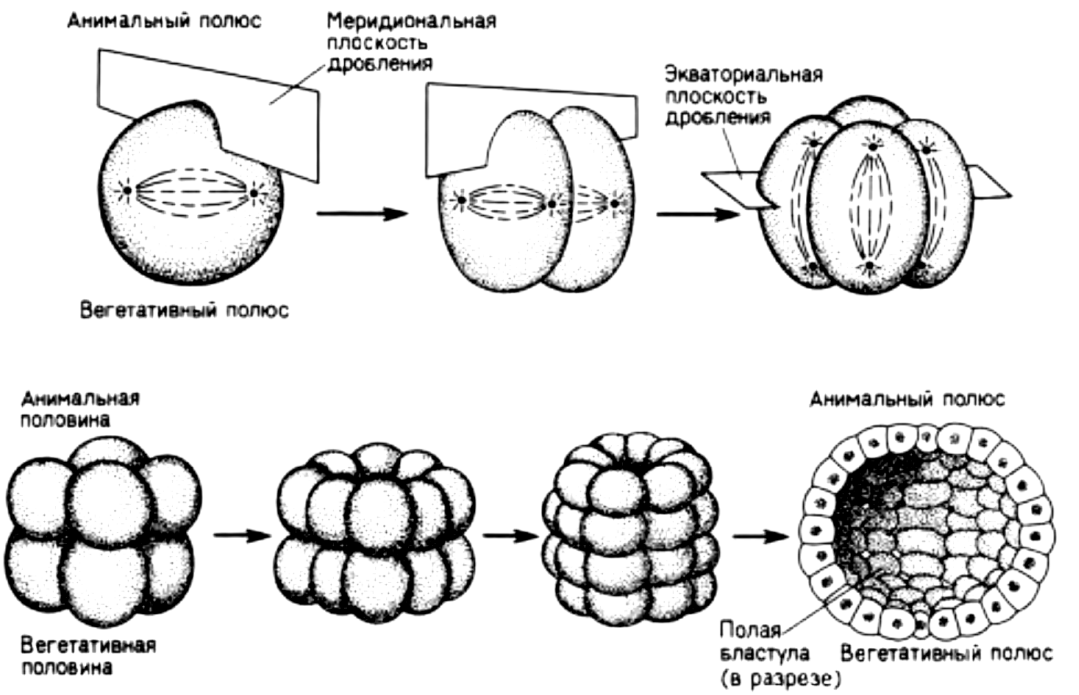


Рис. 40. Голобластическое радиальное дробление иглокожего *Synapta digita* (по Гилберту, 1993)

Дискоидальное дробление встречается в яйцах с большим количеством желтка, расположенного в вегетативной части (полилецитальные телолецитальные яйца), и описано, например, у головоногих моллюсков (рис. 41). При дроблении делятся ядро и анимальный колпачок цитоплазмы, из которых формируется многоклеточный зародышевый диск, а основная масса желтка остаётся неразделившейся.

Поверхностное дробление характерно для полилецитальных центролецитальных яиц членистоногих (рис. 42). Сначала происходит многократное де-

ление ядра, не сопровождающееся делением цитоплазмы. В результате образуется много ядер (энергид дробления), окружённых небольшим участком цитоплазмы. По мере увеличения количества ядер они отходят от центра яйца в поверхностный слой цитоплазмы, образуя синцитиальную бластодерму. Затем на периферии яйца появляются борозды, разграничивающие отдельные клеточные территории. Так на поверхности яйца образуется слой клеток бластодермы, а в центре остаётся неразделившаяся масса желтка.

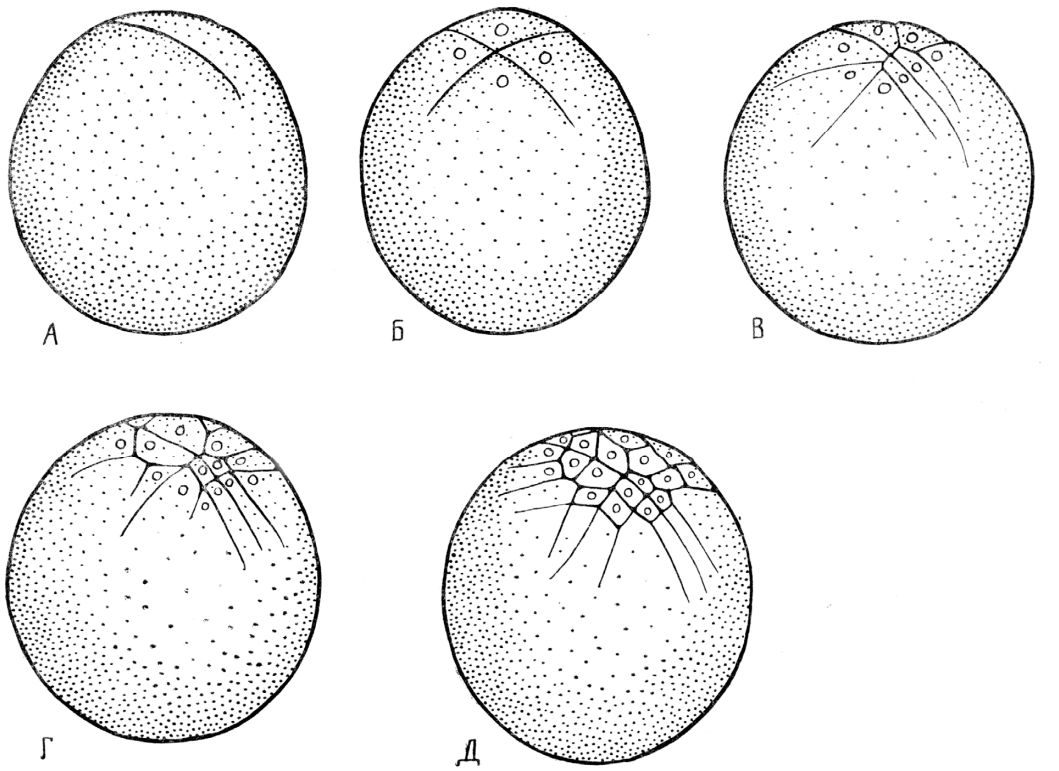


Рис. 41. Последовательные стадии (*А–Д*) дискоидального дробления яйца моллюска *Loligo pealei* (по Ивановой-Казас, 1977)

По расположению бластомеров выделяют несколько типов дробления: анархическое, радиальное, спиральное, билатеральное.

Анархическое, или беспорядочное, дробление характеризуется очень слабой связью между бластомерами и отсутствием каких-либо закономерностей в расположении бластомеров. Такой тип дробления встречается у кишечнополостных и некоторых плоских червей (рис. 43).

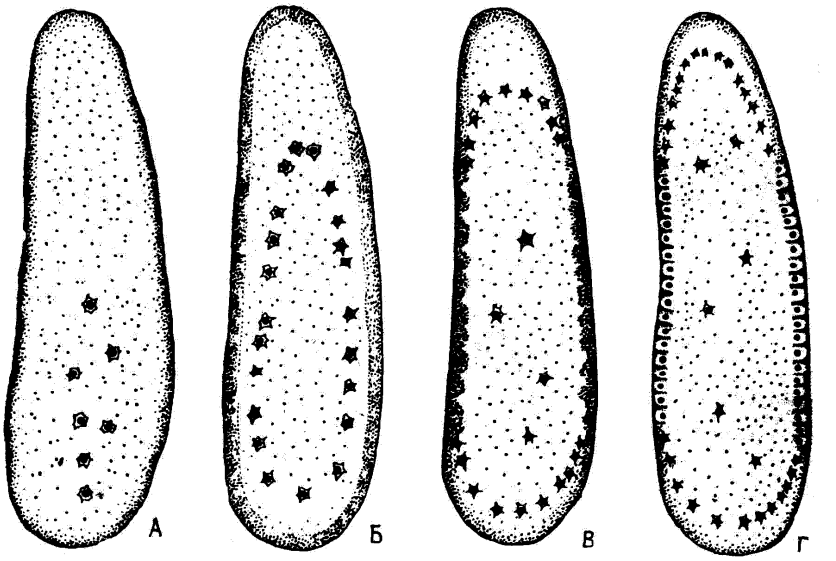


Рис. 42. Последовательные стадии (*А–Г*) поверхностного дробления яйца насекомого (по Белоусову, 1980)

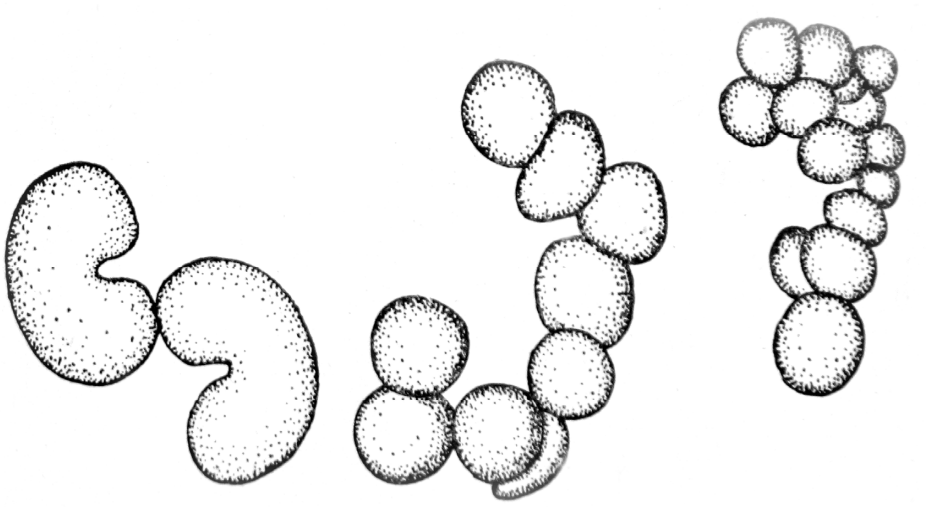


Рис. 43. Анархическое дробление медузы *Oceania* (по Белоусову, 1980)

Радиальное дробление характеризуется строгой ориентацией борозд дробления, расположенных параллельно или перпендикулярно относительно анимально-вегетативной оси яйца (см. рис. 40). Два первых деления дробления меридиональные и проходят перпендикулярно друг к другу. Третье деление дробления

экваториальное. Далее происходит чередование меридиональных и экваториальных борозд дробления, в результате которых формируется зародыш, состоящий из бластомеров, расположенных правильными горизонтальными (кольцевыми) и вертикальными рядами. Взаимное расположение бластомеров таково, что исходная полярная ось яйца является осью радиальной симметрии зародыша, поэтому дробление называется радиальным. Позже бластомеры сближаются, образуя между собой плотные контакты. Такая же ситуация происходит и на полюсах зародыша. В результате формируется шар – **бластула**, состоящая из одного слоя клеток и имеющая внутри полость дробления – **бластоцель** (или первичную полость тела). Если провести разрез через такую бластулу в плоскости любого меридиана, то образуются две зеркальные половины. Радиальное дробление распространено у иглокожих, причём могут формироваться бластомеры одинаковой величины, как у морского огурца *Synapta digita* (равномерное дробление), или разного размера, как у морского ежа (неравномерное дробление).

Спиральное дробление – это сложная форма дробления яйца, при которой происходит спиральное смещение бластомеров относительно друг друга и нарушение симметрии дробящегося яйца (рис. 44). Встречается у червей (кольчецов, турбеллярий, немертин) и всех моллюсков, кроме головоногих. Для описания спирального дробления разработана специальная система обозначений, которая подробно рассматривается в разд. 5.4.

Билатеральное дробление встречается редко и всегда имеет вторичный характер, возникая на основе спирального (круглые черви) или радиального (асцидии) дробления. Билатеральное дробление характеризуется тем, что плоскости первых делений дробления устанавливают единственную плоскость симметрии зародыша (рис. 45).

Первая борозда дробления в яйце аскариды проходит экваториально, в результате чего формируется двухклеточный зародыш. Затем каждый бластомер делится по-разному: бластомер на анимальном полюсе яйца дробится меридионально, тогда как нижний бластомер – экваториально.

Возможно, такие особенности дробления бластомеров в яйце аскариды связаны с явлением диминуции хроматина. Только самый нижний вегетативный бластомер сохраняет полный генетический материал, представляя собой стволовую клетку. После двух первых делений дробления формируется 4-клеточный зародыш, бластомеры которого образуют Т-образную фигуру. Путём поворота вегетативной пары бластомеров между делениями Т-образная структура преобразуется в ромбическую. При последующих делениях различия в размерах и форме бластомеров усиливаются, что подчёркивает билатеральную симметрию зародыша. На стадии 32–64-клеточного зародыша формируется небольшой бластоцель и начинается процесс гаструляции.

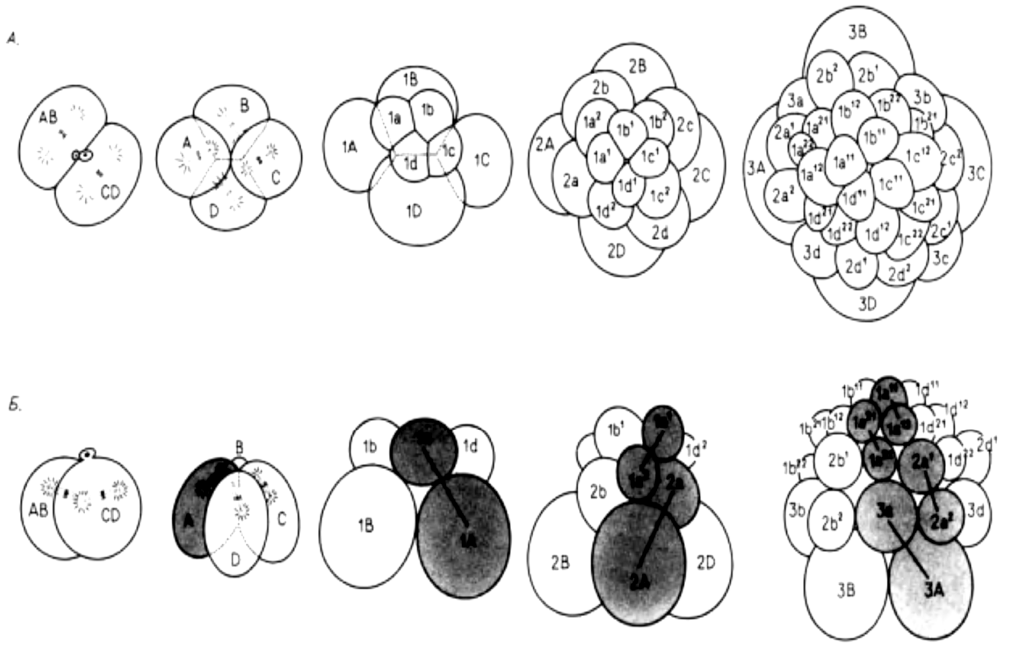


Рис. 44. Спиральное дробление у *Trochus* (по Гилберту, 1993):
А – вид с анимального полюса; *Б* – вид сбоку

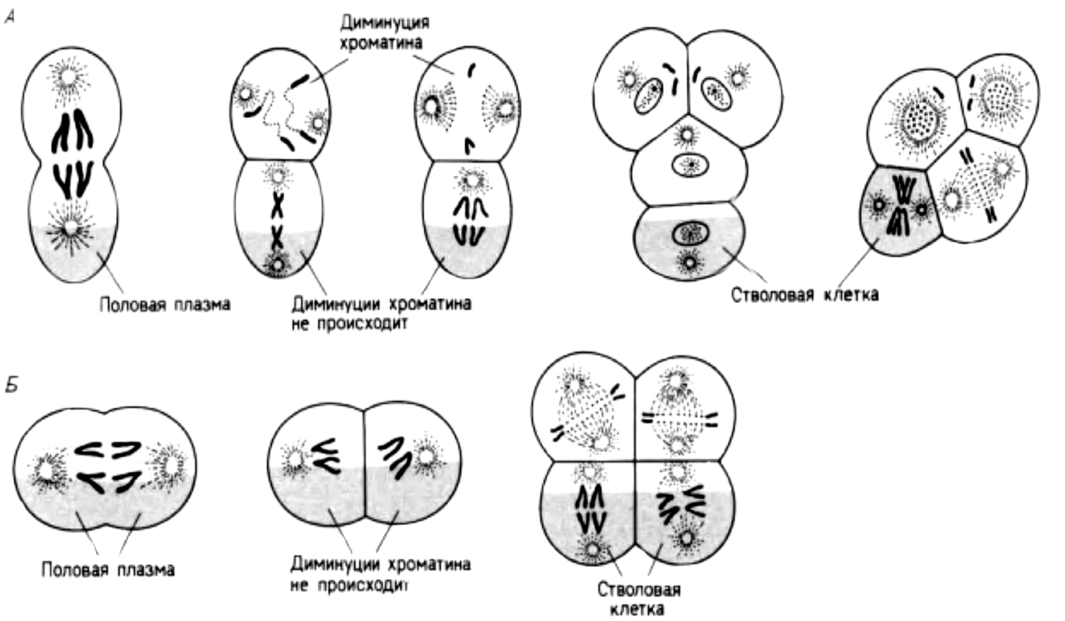


Рис. 45. Схема дробления яйца нематоды (по Гилберту, 1993): *А* – вид спереди; *Б* – вид сбоку

Гаструляция – процесс образования зародышевых листков (эктодермы, энтодермы и мезодермы), следующий за дроблением.

В более или менее однородной бластуле начинаются интенсивные движения отдельных клеток или целых клеточных пластов, и зародыш расчленяется на два или три клеточных слоя, которые называются зародышевыми листками. При гаструляции происходит перераспределение клеток бластулы, они занимают новое положение, устанавливается план строения многослойного тела животного. На поверхности остаются клетки, которые в последующем образуют кожные покровы, органы чувств и центральную нервную систему, а также переднюю и заднюю кишку, – внешний зародышевый листок, или **эктодерма**. Все остальные клетки перемещаются внутрь зародыша и формируют внутренние органы.

Самый внутренний зародышевый листок, или **энтодерма**, формирует среднюю кишку, пищеварительные железы, а также лёгкие у позвоночных животных. Промежуточный зародышевый листок, или **мезодерма**, расположенный между экто- и энтодермой, участвует в образовании всех остальных внутренних органов, включая сердце, клетки крови, сосуды, мышцы, скелет и другие формы соединительной ткани**.** Три зародышевых листка – наружная эктодерма, внутренняя энтодерма и расположенная между ними мезодерма – формируются именно в процессе гаструляции, а зародыш на этой стадии называется **гаструлой**.

У всех многоклеточных животных зародыши расчленяются на зародышевые листки. Кроме губок и кишечнополостных, все животные имеют три зародышевых листка. В формировании губок и кишечнополостных участвуют два зародышевых листка – экто- и энтодерма. Причём у губок особенно необычна судьба этих двух зародышевых листков, из-за чего их часто не обозначают как экто- и энтодерму. У кишечнополостных внутренний зародышевый листок представляет собой чистую энтодерму, из которой формируются пищеварительный тракт и его производные. У всех вышестоящих в систематическом отношении животных клеточный материал, распределённый в процессе гаструляции внутри зародыша, кроме энтодермы содержит и средний зародышевый листок – мезодерму.

Процесс гаструляции охватывает весь зародыш, причём миграция клеток в одной части зародыша чётко скоординирована с движением клеток в другой области. Движения гаструляции разнообразны в животном мире, однако можно выделить несколько основных способов. В развитии некоторых организмов одновременно имеют место разные типы гаструляции.

Способы гаструляции определяются строением бластулы, хотя эта связь неоднозначна. У разных организмов с одним и тем же строением бластулы встречаются различные способы гаструляции. Особенно разнообразные типы гаструляции описаны у низших беспозвоночных, например у кишечнополостных.

И н г р е с с и я (иммиграция, выселение) – это процесс миграции отдельных клеток из поверхностного слоя бластулы внутрь зародыша (рис. 46). Если процесс выселения клеток из стенки бластулы в бластоцель идёт по всей поверхности без особого порядка – это мультиполярная иммиграция (рис. 47, *А*). Если выселение клеток в основном происходит с одного полюса – это униполярная иммиграция (рис. 47, *Б*), если с двух противоположных полюсов – биполярная иммиграция.

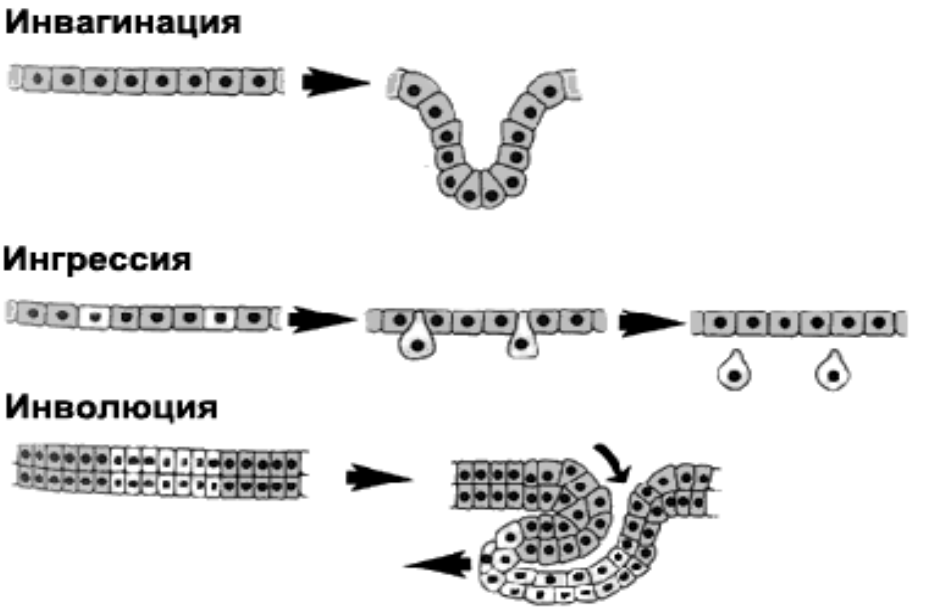


Рис. 46. Схема основных способов гаструляции

И н в а г и н а ц и я (впячивание) – это процесс вхождения в полость бластоцеля не отдельных клеток, а целого участка клеточной стенки, не утратившей эпителиальной структуры (см. рис. 46). Инвагинация напоминает процесс вдавливания рукой стенки мягкого резинового мяча (рис. 48). В результате впячивания образуется полость, называемая гастроцелем, или **архентероном** (первичным кишечником). Отверстие, ведущее в полость, называется **бластопором** (первичным ртом), а его края – губами бластопора (вентральной, дорзальной и боковыми). Этот способ гаструляции более распространён у высших кишечнополостных (сцифоидных медуз, коралловых полипов), иглокожих. У кишечнополостных инвагинация может быть заменена более примитивной мультиполярной или униполярной иммиграцией.

Д е л а м и н а ц и я (расслоение) – это разделение единого клеточного пласта на два более или менее параллельных слоя (см. рис 47, *В*). При деламинации клеточные перемещения практически отсутствуют. Внешние клетки стенки бластулы эпителизируются, а с внутренней стороны этого слоя формируется мембрана,

которая отделяет внешний слой эктодермальных клеток от внутренней массы клеток, которая дифференцируется в энтодерму. Деламинация обычно встречается у организмов, например у кишечнополостных, у которых в ходе дробления образуется морула – плотный клеточный шар, не имеющий внутри полости бластоцеля. Обычно деламинация сочетается с другими способами гаструляции, например иммиграцией.

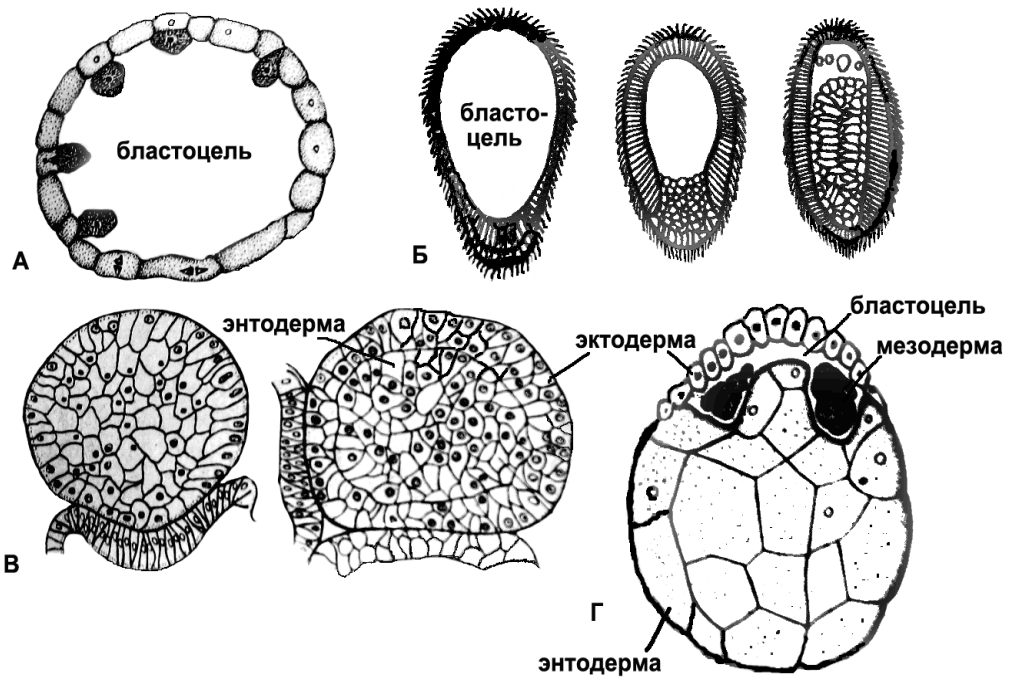


Рис. 47. Некоторые типы гаструляции у животных (по Белоусову, 1980):
А – мультиполярная иммиграция; *Б* – последовательные стадии униполярной иммиграции;
В – последовательные стадии деламинации у гидроидного полипа *Clava multicornis*;
Г – эпиболия у малощетинкового червя *Rhynchelmis*

Эпиболия (обрастание) – движение эпителиальных (обычно эктодермальных) клеточных слоёв как целого, которое распространяется и обрастает зародыш сверху. Обычно эпиболия сопровождается другими гаструляционными движениями. Однако у некоторых организмов из-за малых размеров бластоцеля или малоподвижных вегетативных бластомеров, богатых желтком, встречается чисто эпиболическая гаструляция. Например, у малощетинковых червей микромеры наползают и обрастают малоподвижные макромеры (см. рис. 47, *Г*).

Различают два основных способа закладки мезодермы (рис. 49): телобластический, характерный для первичноротых животных, и энтероцельный, описанный у вторичноротых животных.

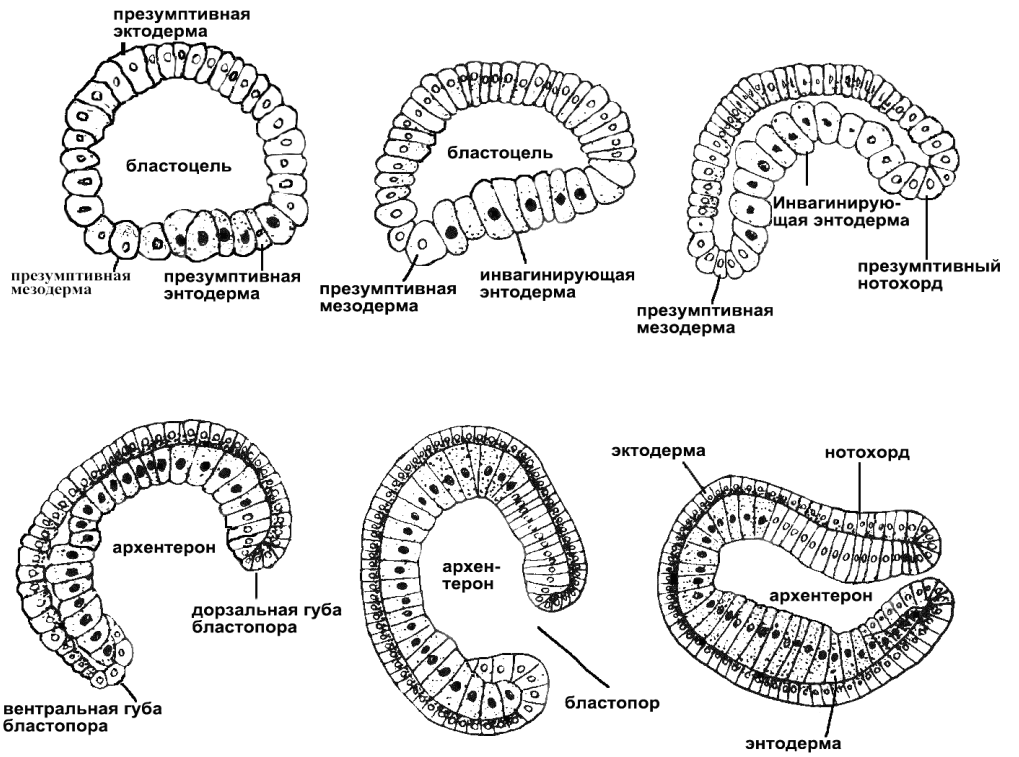


Рис. 48. Схема гаструляции по типу инвагинации (по Белоусову, 1980)

Первичноротые животные – это организмы, у которых отверстие бластопора непосредственно превращается в ротовое отверстие, тогда как у **вторичноротых** животных ротовое отверстие закладывается вторично на стороне тела, противоположной бластопору, а бластопор обычно превращается в анальное отверстие. В чистом виде оба способа закладки мезодермы встречаются у немногих организмов. Например, телобластический способ особенно характерен для спирально дробящихся форм, тогда как у членистоногих, относящихся к первичноротым и происходящих от предков кольчатых червей – типичных Spiralia, телобластичность утрачена.

Телобластический способ образования мезодермы встречается у большинства круглых червей, некоторых ракообразных и других первичноротых животных (см. рис. 49, *A*). У таких организмов по бокам бластопора симметрично располагаются две крупные клетки – потомки бластомера *4d*, имеющего полярную плазму. Эти клетки, называемые телобластами (мезобластами, мезотелобластами), дают начало всей мезодерме личинки. От этих двух крупных бластомеров отделяются более мелкие мезодермальные клетки путём серии последовательных делений, так что образуется пара мезодермальных полосок. Эти полоски позже

подразделяются на парные отдельности, или сомиты, клетки которых расходятся, и образуются полости (шизоцельный, или кавитационный, способ образования полости). Так формируется вторичная полость тела, или **целом**. Таким образом, при телобластическом способе закладки целомическая мезодерма образуется из двух предназначенных для этого определённых бластомеров и не связана с энтодермой, образующейся из других клеток.

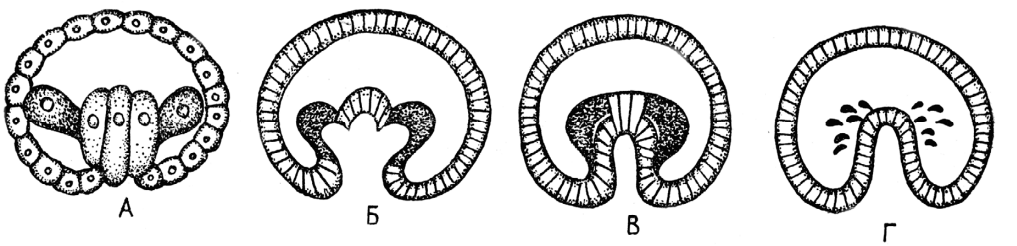


Рис. 49. Способы образования мезодермы (по Белоусову, 1980):
А – телобластический; *Б* – энтероцельный; *В* – деламинационный; *Г* – пролиферативный

Энтероцельный способ закладки мезодермы встречается у иглокожих и некоторых других беспозвоночных (см. рис. 49, *Б*). При этом способе материал будущей мезодермы вворачивается вместе с энтодермой в составе одного гастрального впячивания. В процессе инвагивации граница между энтодермой и мезодермой обычно неразличима. Материал, который впячивается в процессе гаструляции, т.е. архентерон, таким образом, включает в себя энтодерму и мезодерму. Мезодерма отделяется от архентерона путём выпячивания его стенок и последующего отделения выпячиваний. У некоторых организмов мезодерма может отделяться от архентерона путём деламинации его стенок или иммиграции его клеток (см. рис. 49, *В, Г*). Отделившийся мезодермальный материал содержит полости, или целом. После отделения мезодермы архентерон становится вторичной кишкой.

В результате гаструляции образуется зародыш, состоящий из внутреннего энтодермального, промежуточного мезодермального и наружного эктодермального листков.

Процесс гаструляции без существенного перерыва переходит в движения, связанные с **формированием основных закладок** из трёх зародышевых листков. В этот период развития реализуется план строения организма. У метамерно построенных животных, например сегментированных беспозвоночных, этот процесс имеет общие черты: из зародышевых листков образуется комплекс осевых структур, обособляются основные зачатки органов и тканей. Зародыш постепенно разбивается на относительно независимо развивающиеся системы, которые дифференцируются в органы или части тела, т.е. начинаются органогенезы.

Органогенез, или развитие органов, представляет собой процесс изменения формы, тканевого строения, возникновения и изменения биохимических, физиологических и других особенностей в изначально однородном клеточном материале. Органогенез тесно связан с гистогенезом – процессом образования тканей, из которых состоят формирующиеся органы. Ткани приобретают те структурные и физиологические свойства, которые необходимы для выполнения специфических функций этих органов. Таким образом, в основе гистогенеза лежит процесс дифференцировки клеток, приводящий к их специализации, которая выражается в появлении у клеток специфических признаков и выполнении клетками определённых частных функций.

Дифференцировка – это стойкое структурно-функциональное изменение ранее однородных клеток в специализированные. Дифференцировка клеток морфологически связана с образованием специальных органелл и включений, а биохимически – с синтезом специфических белков. При дифференцировке клеток происходит избирательная активация генов.

Таким образом, эмбриональный период – важный этап онтогенеза, так как именно в этот период из первоначально тотипотентной зиготы формируется сложный организм.

Существенным результатом эволюции онтогенеза является усиление эмбрионизации (пролонгированное развитие в яйце), что защитило и интенсифицировало процессы размножения, стабилизировало развитие и существенно повлияло на ход постэмбриогенеза. У беспозвоночных наблюдается разной степени эмбрионизация – от глубоко дезэмбрионизованного развития, когда из яйца выходит зародыш на стадии бластулы (губки), до полностью эмбрионизованного и прямого развития, когда из яйца выходит почти сформированная особь. В случае дезэмбрионизации на постэмбриогенез приходится значительная доля разнообразных морфогенетических преобразований, включая половое созревание, завершающее формирование особи, а при глубокой эмбрионизации и прямом развитии постэмбриогенез сопровождается в основном ростом и половым созреванием особи.

Постэмбриональный, или послезародышевый, период онтогенеза – это период развития особи (индивидуума) после выхода зародыша из яйца или тела материнской особи. В постэмбриональный период, с одной стороны, продолжается развёртывание и реализация наследственной информации, закодированной в ДНК зародышевых клеток, заканчивается формирование половозрелой особи и, в конце концов, завершается онтогенез. С другой стороны, постэмбриональный период можно считать началом онтогенеза, так как в сформировавшейся особи, а иногда и в ходе её формирования происходит развитие половых клеток, т.е. гаметогенез, представляющий собой проэмбриональный период онтогенеза. Таким образом, взаимосвязь, взаимообусловленность и закономерность онтогенетических процессов очевидны.

Постэмбриональное развитие свойственно всем организмам, но отличается большим разнообразием и спецификой у различных групп животных. Характер протекания процессов постэмбриогенеза определяется многими факторами: типом размножения, особенностями строения яйца и предыдущих периодов онтогенеза (про- и эмбрионального), а также экологическими факторами: средами обитания и их сменой, трофикой, отношениями между поколениями и разными факторами внешней среды. Общие черты онтогенеза, а именно: запрограммированность, направленность дифференцировок, последовательность смены программ развития под влиянием факторов среды (эпигенетические факторы) – отчётливо проявляются и в постэмбриональном развитии.

В постэмбриональный период завершается органогенез (закладка органов) – важный этап в общей цепи морфогенетических преобразований, проходящих в онтогенезе. У большинства животных начавшиеся в яйце сложные морфогенетические преобразования (дробление, гаструляция и др.) в постэмбриональном периоде завершаются формированием половозрелой особи.

У беспозвоночных животных морфогенетические процессы, кроме яйца, рассредоточены по разным резко различающимся фазам постэмбриогенеза, которых может быть несколько (трохофора, метатрохофора – у полихет и моллюсков; науплиус, метанауплиус, зоеа, мизидий – у ракообразных; личинка, куколка – у насекомых и т.д.). Особенно сложны эти преобразования у паразитических видов.

Таким образом, особенности онтогенеза Metazoa определяются характером эмбриогенеза и постэмбриогенеза, способами встречи полов (осеменение, оплодотворение), разнообразием сред обитания. Всё многообразие онтогенезов отражается в разнообразии таксономических групп беспозвоночных животных.

5.2. ЭМБРИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ METAZOA

По характеру онтогенеза Metazoa образуют несколько больших групп, которые, вероятно, соответствуют крупным филогенетическим ветвям (рис. 50). Основными критериями эмбриологической классификации являются зародышевые листки, тип симметрии, полость тела, судьба бластопора (первично- или вторичноротость).

Как предполагается, колониальные простейшие дали начало двум группам многоклеточных, которые проходят стадии эмбрионального развития. Одна из этих групп – губки (Spongia). Процесс развития губок очень сильно отличается от развития представителей всех других групп многоклеточных животных, несмотря на то, что губки проходят в своём развитии эмбриональные и личиночные стадии.

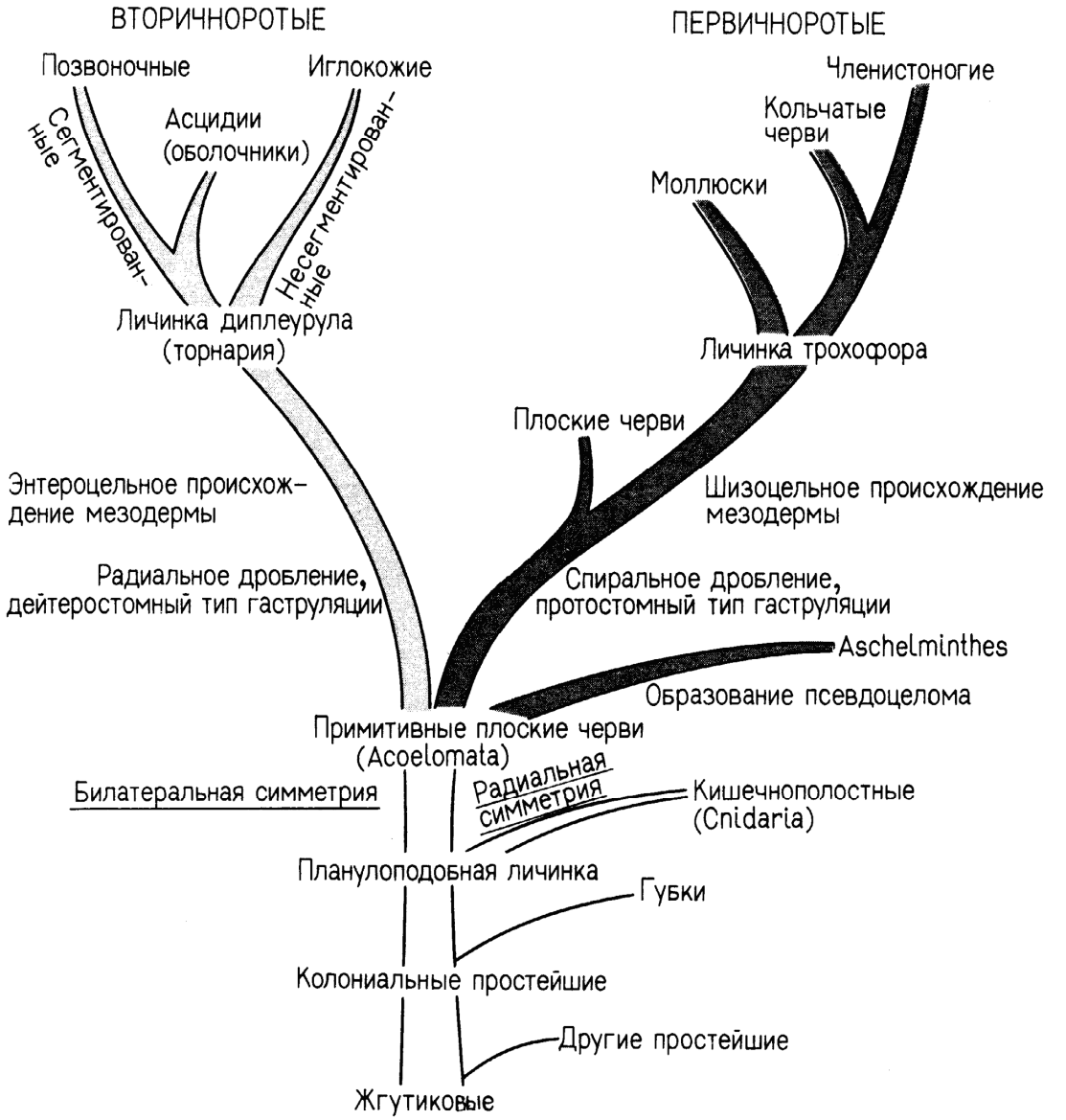


Рис. 50. Эмбриологическая классификация Metazoa (по Гилберту, 1993)

Во-первых, губки состоят из трёх типов соматических клеток, из которых только археоциты могут дифференцироваться в клетки остальных типов, а также обеспечивать удивительную реагрегацию изолированных клеток в новую губку. Во-вторых, губки состоят только из двух зародышевых листков (экто- и энтодер-

мы) и не имеют мезодермы, что объясняет отсутствие у них истинных систем органов (пищеварительной трубки, нервной и кровеносной систем и др.). Наконец, для губок характерен нетипичный процесс гаструляции, включающий два противоположно направленных перемещения клеточного материала внутрь зародыша.

Другая группа многоклеточных животных, произошедшая, по-видимому, от колониальных простейших, характеризуется наличием трёх зародышевых листков (эктодермы, энтодермы и мезодермы). Некоторые члены этой группы обладают радиальной симметрией и называются Radiata (кишечнополостные, гребневики). Мезодерма этих животных находится в зачаточном состоянии, представлена единичными клетками, разбросанными в студенистом матриксе. Основная же часть Metazoa представлена двусторонне-симметричными организмами, относится к Bilateralia и делится на первично- и вторичноротых животных (рис. 51).

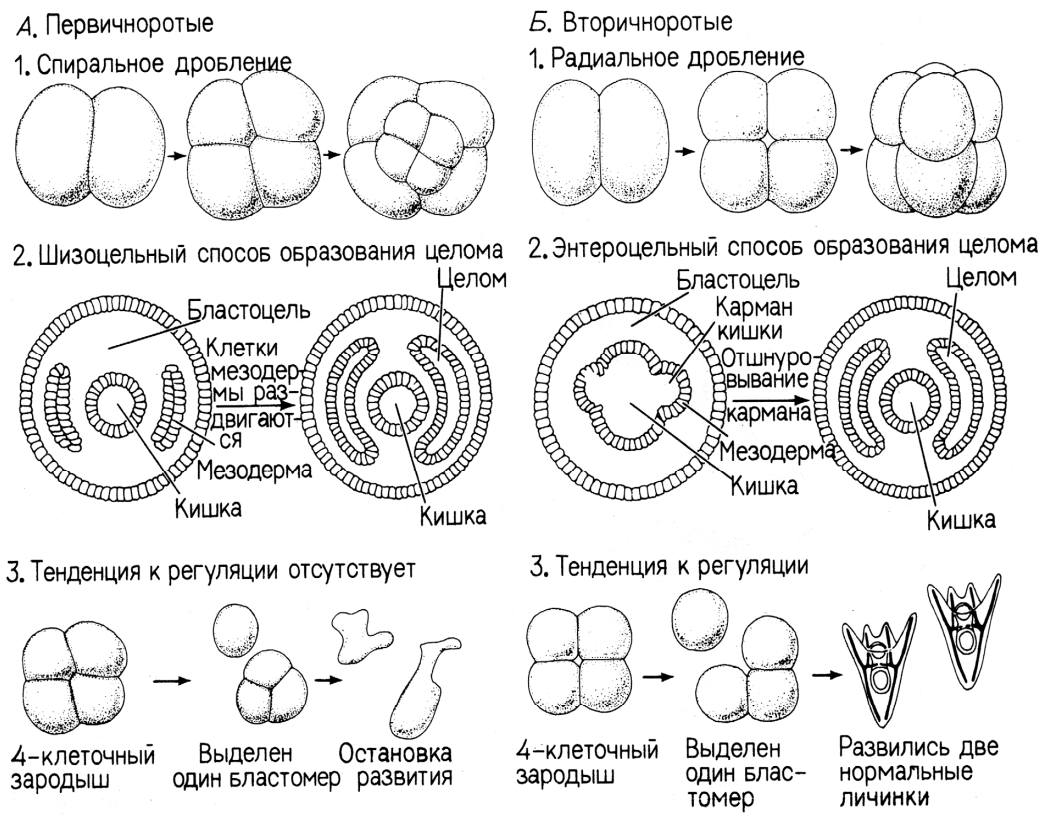


Рис. 51. Основные тенденции в развитии первичноротых и вторичноротых животных (по Гилберту, 1993)

Считается, что все двустороннее-симметричные животные произошли от примитивных плоских червей, у которых впервые появилась истинная мезодерма. Примитивные черви были похожи на личинки некоторых современных кишечнополостных, а мезодерма первоначально была плотной тканью, без полости (Acoelomata). Развитие мезодермального зачатка в процессе эволюции привело к возникновению вторичной полости тела, или целома (Coelomata).

Первичноротые животные (Protostomia) включают червей, моллюсков и членистоногих и определяются по расположению ротового отверстия на месте первичного рта (бластопора). Характеризуются спиральным дроблением, телобластическим типом образования мезодермы и шизоцельным способом формирования целома. Вторичноротые животные (Deuterostomia) включают иглокожих и хордовых животных и характеризуются формированием ротового отверстия независимо от бластопора, радиальным дроблением и энтероцельным способом образования мезодермы (см. рис. 51).

В этом разделе целесообразно рассмотреть развитие основных структур, на основе которых строится эмбриологическая классификация беспозвоночных животных, а именно: зародышевые листки, полость тела, судьба бластопора, зародышевые органы и внезародышевые оболочки, а также закономерности эволюции процессов дробления, гаструляции и сегментации.

5.3. ТЕОРИЯ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Теория зародышевых листков – одно из крупнейших обобщений сравнительной эмбриологии XIX в. Суть её в том, что в развитии всех Metazoa имеется стадия, когда зародыш построен из двух или трёх клеточных пластов, гомологичных у представителей самых далеких систематических групп.

Зародышевые листки впервые были описаны петербургским академиком Х. Пандером в 1817 г. Изучая развитие куриного зародыша, Пандер обнаружил, что на некоторой стадии зародыш состоит из трёх пластов, которые он назвал серозным (наружным), кровяным (промежуточным) и слизистым (самым глубоким).

К.М. Бэр (1828–1837) обнаружил зародышевые листки у рыб, амфибий (лягушки), черепахи. У зародыша курицы Бэр различал два первичных листка – анимальный и вегетативный, которые развиваются первыми. Потом каждый из них разделяется в свою очередь на два листка: анимальный даёт кожный и мускульный, вегетативный – сосудистый и слизистый. Впоследствии из кожного листка образуются кожные покровы и нервная система, из мускульного – мышцы и кости, из сосудистого – сосуды и мезентерий, а из слизистого – кишечник.

По современным представлениям, кожному листку, по Бэру, соответствует эктодерма, слизистому – энтодерма, а мускульному и сосудистому – париетальный и висцеральный листки мезодермы.

Первоначально считалось, что зародышевые листки – это свойство позвоночных животных. После работ А.О. Ковалевского и И.И. Мечникова, изучивших развитие почти всех классов беспозвоночных животных, стало очевидным, что в той или иной форме зародышевые листки представлены в развитии всех Metazoa. И это означало принципиальное сходство в развитии всех многоклеточных животных. Таким образом стало возможным сопоставление развития далёких в систематическом отношении групп животных.

Для организации Metazoa характерна не столько многоклеточность сама по себе, сколько разноклеточность, разнородность клеточного материала. А так как зародышевые листки являются первым всеобщим проявлением дифференциации клеточного материала в онтогенезе, то вопрос о происхождении зародышевых листков есть, в сущности, вопрос о происхождении многоклеточности.

Известно несколько теорий происхождения многоклеточности: теория целлюляризации, согласно которой предками многоклеточных были организованные протисты (например, инфузории); теория гастреи Э. Геккеля, который рассматривал первичным способом гаструляции инвагинацию; теория синзооспоры, по которой зооспоры колониальных протистов могли образовать колонию – синзооспору, соответствующую бластуле многоклеточных, и другие теории. Однако теория И.И. Мечникова, или теория фагоцителлы, в настоящее время является более обоснованной и имеет больше сторонников.

В основу своей теории, созданной в результате изучения кишечнополостных, И.И. Мечников положил факт первичности внутриклеточного пищеварения, которое первоначально осуществлялось клетками пищеварительной паренхимы, возникшей в результате миграции бластодермальных клеток внутрь бластоцеля. Пищеварительная паренхима с функцией внутриклеточного переваривания и усвоения пищи, или фагоцитобласт, – зачаток будущей энтодермы. Поверхностный слой клеток, или кинобласт, основной функцией которого является движение и захват пищи, – зачаток будущей эктодермы. Это разделение функций, согласно И.И. Мечникову, возникло у древнейших многоклеточных.

При разработке своей теории И.И. Мечников исходил из следующих положений:

1. Предками Metazoa могли быть только простейшие с анимальным типом питания, способные захватывать и внутриклеточно переваривать твёрдые органические соединения.

2. Многие жгутиконосцы могут при определённых физиологических условиях временно принимать амебоидную форму.

3. Внутриклеточное пищеварение возникло в процессе эволюции раньше полостного.

4. Первичными способами гаструляции являются смешанная деламинация и мультиполярная иммиграция.

Исходной стадией филогенетического развития многоклеточных И.И. Мечников рассматривал шаровидную колонию жгутиконосцев, все члены которой располагались у её поверхности одним слоем. Жгутики служили для плавания колонии и содействовали захвату пищи. Клетки, захватившие пищевую частицу, временно утрачивали жгутики, принимали амебоидную форму и уходили внутрь колонии. Покончив с пищеварением, они возвращались на поверхность и регенерировали жгутики. Перегруженные пищевыми частицами, более тяжелые клетки не оставались на периферии, а перемещались ближе к центру. Такой иммиграции способствовала невозможность безграничного увеличения поверхности колонии, поэтому клетка, не нашедшая места на поверхности, погружалась внутрь колонии. По мере нарастающей индивидуализации колонии поверхностные жгутиковые клетки дифференцировались в эктодерму, или кинобласт, а внутренние амебоидные клетки – в мезэнтодерму, или фагоцитобласт. Таким образом, первоначально однородные клетки (особи) разделились на две группы: поверхностные жгутиковые клетки, основная функция которых была локомоторной (кинобласт), и внутренняя масса амебоидных клеток, которая осуществляла функцию питания (фагоцитобласт). Этот гипотетический организм был назван фагоцителлой (паренхимеллой). Первичные органы фагоцителлы представлены в развитии современных многоклеточных животных зародышевыми листками следующим образом: кинобласт – эктодермой, фагоцитобласт – энтодермой кишечнополостных или энто- и мезодермой у вышестоящих многоклеточных животных.

Наружный клеточный слой (кинобласт) в процессе дальнейшей эволюции дифференцировался на кожные покровы, чувствительные и нервные элементы. После образования ротового и анального отверстий часть кожных покровов ушла внутрь и дала начало передней и задней кишкам. В эмбриональном развитии кинобласт представлен эктодермой. Фагоцитобласт превратился полностью в выстилку гастральной полости (энтодерму), а у более высокоорганизованных трёхслойных животных он разделился на центральную пищеварительную часть и периферическую, давшую начало тканям внутренней среды. Разная степень этого разделения фагоцитобласта прослеживается у различных представителей бескишечных турбеллярий (Acoela). В эмбриональном развитии эти две части фагоцитобласта представлены энтодермой и мезодермой.

Таким образом, возникновение многоклеточности в эволюции организмов привело в дальнейшем к разноклеточности и образованию зародышевых листков, дифференцирующихся на специфические производные.

Классическая теория зародышевых листков включает следующие основные положения:

1. В развитии всех многоклеточных животных образуется два или три клеточных пласта, за счёт которых формируются все органы животных.

2. Зародышевые листки характеризуются особым положением в теле зародыша и называются экто-, энто- и мезодермой.

3. Зародышевые листки обладают известной специфичностью, так как каждый из них даёт начало строго определённым зачаткам, одинаковым у разных животных.

4. Зародышевые листки рекапитулируют в онтогенезе первичные органы общего предка всех Metazoa и потому гомологичны.

5. Онтогенетическое развитие органа из того или иного зародышевого листка рекапитулирует филогенетическое происхождение этого органа.

Факты, открываемые в ходе развития науки, иногда, на первый взгляд, не согласуются с теорией зародышевых листков, что до сих пор служит поводом для дискуссий вокруг этой теории. А отрицание некоторыми учеными теории зародышевых листков основано на изменяемости зародышевых листков в ходе онтогенеза и не всегда отчётливом их проявлении у разных животных. Согласно В.Н. Беклемишеву (1964), кинобласт и фагоцитобласт – это основные пласты тела и непосредственные органы животного только у губок, личинок кишечнополостных и у наиболее просто устроенных гидроидов, например *Protohydra*. У всех остальных Enterozoa в силу концентрации функций и интеграции органов первичные пласты распадаются на ряд производных, которые сложным образом переплетаются между собой. В силу этого у вышестоящих Metazoa первичные пласты низводятся на уровень зародышевых пластов; у взрослого организма их больше нет как таковых, однако они сохраняются в виде первичных пластов зародыша и дают начало определённым клеточным системам, тканям и элементарным органам взрослого организма. Но эти зародышевые пласты гомологичны у всех Metazoa и сохраняют (кроме губок) одни и те же наборы характерных признаков взаимного положения и проспективного значения.

При бесполом размножении работают другие физиологические отношения между зачатками и тканями, поэтому теория зародышевых листков в этом случае приложима ограниченно.

5.4. ЭВОЛЮЦИЯ ПРОЦЕССОВ ДРОБЛЕНИЯ

В процессе эволюции первоначальное разнообразие форм дробления существенно ограничивается. Так, дробление яиц низших многоклеточных – губок и кишечнополостных – очень разнообразно. Встречаются различные формы полного дробления – от хаотичного до спирального, а также неполное поверхностное дробление. Причём разные способы дробления могут встречаться у особей одного и того же вида.

Для вышестоящих организмов, в противоположность низшим Metazoa, характерна определённость дробления. Например, моллюскам, кольчатым червям свойственно спиральное дробление, насекомым – поверхностное, а другие типы дробления для этих организмов не характерны. Процесс уменьшения разнообразия форм дробления происходил путём замены центробежных врезающихся борозд дробления на центростремительные кольцевые, снижения подвижности бластомеров и их более компактного расположения, а также формирования единых плоскостей делений, последовательно рассекающих яйцо в трёх измерениях.

Множество фактов позволяет считать, что первичным и исходным для многоклеточных животных был примитивный спиральный тип дробления. Спиральное дробление в типичном случае имеет детерминированный характер, т.е. направление веретён деления и расположение бластомеров, а также различия в их размерах и внешнем виде настолько постоянны, что удаётся проследить судьбу отдельных клеток вплоть до образования из них зачатков органов личинки. У большинства животных со спиральным дроблением, называемых Spiralia, из яйца выходит личинка, сходная с трохофорой кольчатых червей.

Спиральное дробление рассмотрим на примере дробления яйца кольчатых червей (см. рис. 44).

Первые два деления зиготы проходят приблизительно в меридиональном направлении, в результате чего образуются четыре бластомера (основной квартет), называемых *A*, *B*, *C* и *D* (см. рис. 44). Обычно бластомеры *A* и *C* соприкасаются на анимальном полюсе, образуя полярную спайку, а бластомеры *B* и *D* образуют спайку на вегетативном полюсе. Каждый из этих четырёх бластомеров (а позднее их потомки) представляет один квадрант (четверть) зародыша. Если все бластомеры основного квартета одинаковые, то дробление **гомоквадрантное**. Однако чаще один из бластомеров, обычно *D*, отличается более крупными размерами, и дробление называется **гетероквадрантным**. Более крупные размеры бластомера *D* и его потомков определяют плоскость билатеральной симметрии взрослого животного. Так, на стадии четырёх бластомеров уже предопределены главная ось и все стороны будущей личинки. Анимальный полюс яйца соответствует переднему концу личинки, вегетативный – заднему концу, бластомер *B* расположен на брюшной стороне, бластомер *D* – на спинной, бластомер *A* – слева, а бластомер *C* – справа.

При последующих делениях каждый макромер отделяет на своем анимальном полюсе маленький микромер. Начиная с третьего деления, проявляется наиболее характерная особенность спирального дробления: веретено деления располагается под углом 45° по отношению к анимально-вегетативной оси яйца (см. рис. 44). Отклонение верхнего конца веретена деления вправо определяет дексиотропное дробление, а влево – леотропное дробление. Обычно третье деление дробления бывает дексиотропным, четвёртое – леотропным и т.д. Третье де-

ление часто бывает неравномерным, поэтому на вегетативном полюсе образуются четыре крупных бластомера, или первый квартет макромеров, а на анимальном – четыре маленьких бластомера, или первый квартет микромеров. Микромеры расположены не непосредственно над макромерами, а смещены на 45° и лежат между ними. Макромеры первого квартета обозначаются *1A*, *1B*, *1C* и *1D*, а микромеры – соответственно *1a, 1b, 1c* и *1d* (рис. 52).

При четвёртом (леотропном) делении макромеры опять делятся неравномерно, образуют макромеры (*2A–2D*) и микромеры второго квартета (*2a–2d*). Одновременно с делением макромеров происходит деление каждого микромера первого квартета на две клетки. Так, микромер *1a* делится на $1a^1$ и $1a^2$, причём $1a^1$ лежит ближе к анимальному полюсу, чем $1a^2$. Микромер *1b* также делится на две клетки: $1b^1$ и $1b^2$; микромер *1c* – на $1c^1$ и $1c^2$, микромер *1d* – на $1d^1$ и $1d^2$.

При пятом (дексиотропном) делении бластомеры *2A–2D* делятся на макромеры *3A–3D* и микромеры третьего квартета *3a–3d*. Каждый микромер квартета *2a–2d* делится на две клетки: $(2a^1+2a^2) – (2d^1+2d^2)$. Также делятся на две клетки и микромеры $1a^1–1d^1$ и $1a^2–1d^2$. Так, микромер $1a^1$ делится на $1a^{11}$ и $1a^{12}$, микромер $1a^2$ – на $1a^{21}$ и $1a^{22}$ и т.д.

Таким образом, буква, которой отмечена каждая клетка, указывает на её принадлежность к определённому квадранту. Прописными буквами обозначаются макромеры, строчными – микромеры. Цифра, стоящая впереди, показывает, сколько микромеров отделилось от данного макромера или к которому по счёту квартету принадлежит данный микромер. Цифра, поставленная в виде показателя степени, указывает, с одной стороны, на количество делений, проделанных данным микромером после его отделения от макромера, причём после каждого деления прибавляется один знак, а с другой – на положение этой клетки в зародыше, где цифра *1* указывает на близость к анимальному полюсу.

В идеальном случае спиральное дробление является синхронным до конца деления (до стадии 64 клеток). Нарушается синхронность из-за более быстрого деления клеток квадранта *D*. В процессе гаструляции практически все потомки первых трёх квартетов микромеров остаются на поверхности и дают начало эктодерме. Некоторые потомки второго и третьего квартетов микромеров уходят внутрь зародыша, являются эктомезодермой и дают начало соединительнотканным и мышечным элементам и протонефридиям. Особенно важную роль в образовании покровов нижнего полушария трохофоры играет бластомер *2d*, называемый **первым соматобластом**. Макромеры и четвёртый квартет микромеров при гаструляции попадают внутрь зародыша и формируют энтодерму. В этом процессе значим бластомер *4d*, называемый **вторым соматобластом**, который, кроме энтодермы, даёт начало двум мезодермальным телобластам, или энтомезодерме. Из энтодермы формируется средняя кишка. Два телобласта являются источником образования большей части дефинитивной мезодермы.

Завершение описанных процессов приводит к формированию вполне дифференцированной личинки, ведущей свободное пелагическое существование, питающейся сначала остатками эмбрионального желтка, а затем – планктоном.

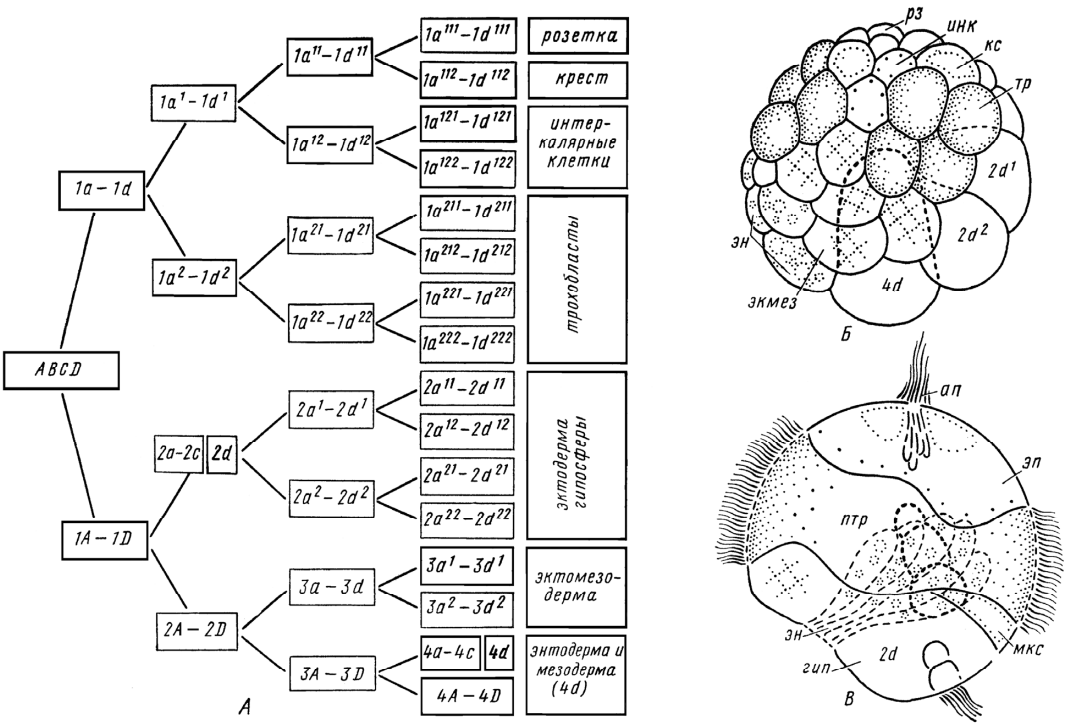


Рис. 52. Схема спирального дробления у кольчатых червей (по Захваткину, 1975):
А – схема деления бластомеров; *Б* – гаструляция; *В* – трохофора

Таким образом, эмбриогенез заканчивается формированием организма трохофоры, причём ведущая роль в этом процессе принадлежит дроблению. Дробление яйца полихет отличается удивительной правильностью и постоянством, в результате бластомеры распределяются в строгом соответствии с требованиями последующей дифференцировки. Каждый бластомер располагается именно в том месте, где впоследствии развивается соответствующий аппарат или орган трохофоры. Последующие перемещения бластомеров весьма ограничены и сводятся к вворачиванию глотки.

Спиральным типом дробления среди современных животных обладают свободноживущие плоские черви, немертины, кольчатые черви, моллюски, звёздчатые черви (сипункулиды). Типичное спиральное дробление свойственно кольчатым червям и моллюскам (приложение, табл. I–VIII). Однако у других Spiralia оно может сильно варьировать.

Спиральное дробление показывает хороший пример эволюционных изменений. Элементы спирального дробления встречаются у низших Metazoa (губки, Cnidaria) и даже у колониальных простейших, например *Volvox* (рис. 53). По своим геометрическим формам процесс формирования палинтомических колоний Volvocoidea очень сходен с гомоквадратным спиральным дроблением многоклеточных животных. Существенное различие заключается в том, что дексиотропные деления не вполне уравновешиваются леотропными. В результате этого возникает резкое дексиотропное спиральное искривление квадрантов.

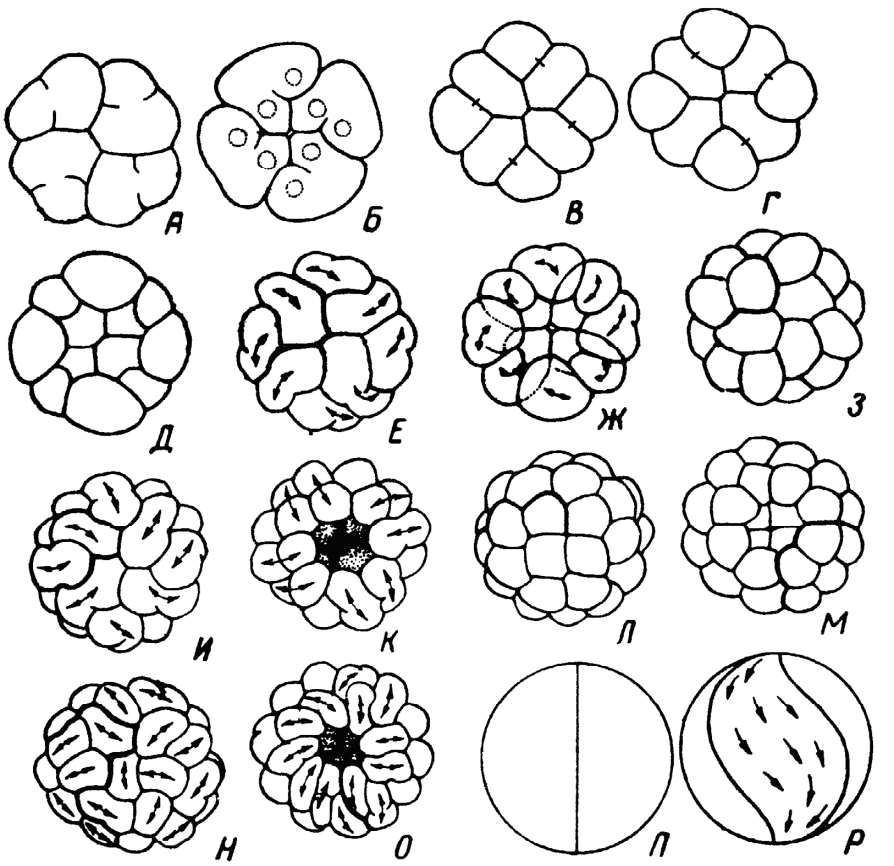


Рис. 53. Дробление у *Volvox globator* (по Шмидту, 1953): *А–Б* – начало третьего деления; *В* – 8 бластомеров, вид с анимального полюса; *Г–Д* – 8 бластомеров, вид с вегетативного полюса; *Е–З*– переход от 8- к 16-клеточной стадии, вид с анимального (*Е*) и вегетативного (*Ж*) полюсов; *И–К* – пятое деление, вид с анимального (*И*) и вегетативного (*К*) полюсов; *Л–М* – 32 бластомера, вид с анимального (*Л)* и вегетативного (*М*) полюсов; *Н–О* – шестое деление, вид с анимального (*Н*) и вегетативного (*О*) полюсов; *П–Р* – схема искривления квадрантов шара дробления *Volvox* (*П)* в сравнении с нормой при спиральном дроблении Metazoa (*Р*)

У Cnidaria спиральное дробление ещё не носит детерминированный характер и является одним из вариантов крайне изменчивого дробления. При этом «спиральное» расположение бластомеров достигается не в результате наклонного положения веретён деления, а путём их перемещения после каждого деления (рис. 54). Эти перемещения начинаются после первых же делений, так что на стадии четырёх бластомеров последние располагаются в форме тетраэдра (двумя парами крест-накрест).

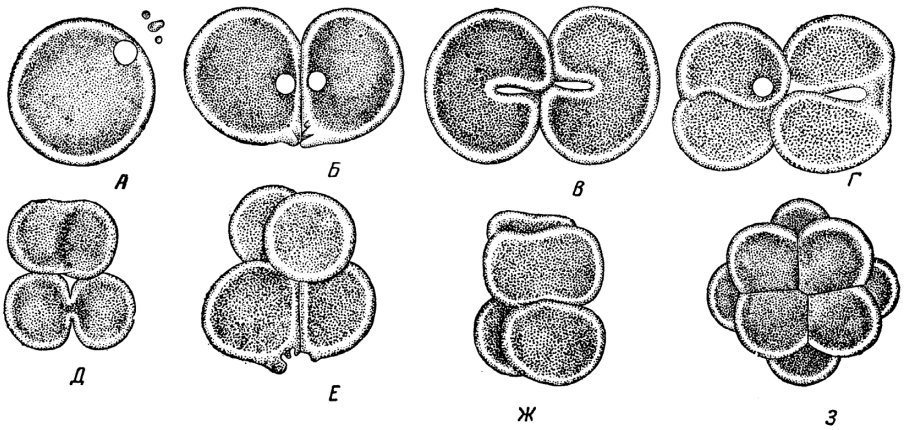


Рис. 54. Дробление у метагенетической гидромедузы *Rathkea fasciculata* (по Шмидту, 1953): *А–З* – последовательные стадии дробления

У плоских червей уже наблюдается характерное наклонное положение веретён деления. Обычно второе деление имеет отчётливо леотропный характер и тоже приводит к образованию двух перекрещивающихся пар бластомеров. Среди турбеллярий у Acoela одна пара бластомеров крупнее второй; крупные макромеры продолжают делиться неравномерно и отделяют от себя пары (дуэты) микромеров. В отряде Macrostomida наряду с дуэтной формой спирального дробления встречается и квартетная, а у Polyclada устанавливается типичное квартетное спиральное дробление (рис. 55).

Следами наиболее примитивного дуэтного дробления считается леотропный характер второго деления, более или менее отчётливо выраженный у очень многих Spiralia. Кроме того, на примитивность дробления указывает расположение бластомеров на четырёхклеточной стадии не в одной плоскости, так что бластомеры *A* и *C* лежат ближе к анимальному полюсу, а бластомеры *B* и *D* – ближе к вегетативному.

Вероятно, примитивное спиральное дробление было равномерным: макро- и микромеры не различались. А так как леотропный характер второго деления часто наблюдается и при квартетной форме спирального дробления, то основное различие между дуэтной и квартетной формами состоит в том, когда появляется нерав-

номерность дробления – на стадии четырёх бластомеров в первом случае или на стадии восьми бластомеров – во втором. В этом смысле дробление Acoela в такой же степени специализировано, как и квартетное спиральное дробление большинства групп Spiralia.

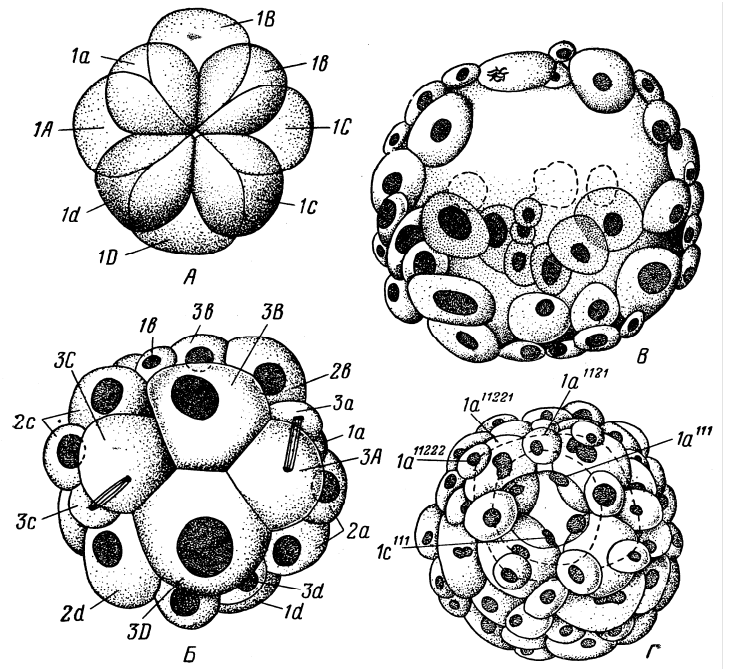


Рис. 55. Дробление у турбеллярии *Planocera (Holoplana) inquilina* (по Шмидту, 1953): *А* – стадия 8 бластомеров; *Б* – стадия 32 бластомеров, вид с вегетативного полюса; *В* – стадия 128 бластомеров, вид с вегетативного полюса; *Г* – стадия 128 бластомеров, вид с анимального полюса

Исчезло спиральное дробление у плоских червей с экзолецитальными яйцами (желток содержится не в яйце, а в особых вспомогательных желточных клетках). В этом случае нарушалась правильность расположения бластомеров, дробление стало беспорядочным, но различия в размерах макро- и микромеров во многих случаях сохранились. Обычно при этом различаются два макромера, что тоже можно расценивать как следы дуэтной формы спирального дробления.

Примитивный спиральный тип дал начало другим типам дробления: билатеральному (круглые черви, коловратки), дискоидальному (головоногие моллюски), радиальному (вариант полного и в типичном случае равномерного дробления), свойственному иглокожим и низшим позвоночным, и поверхностному (членистоногие). Причём внутри типа Членистоногих из спирального дробления возникли другие различные формы дробления, завершившиеся типичным поверхностным дроблением у высших представителей.

Переход от спирального дробления к билатеральному совершался у Nemathelminthes. В разных их классах этот переход происходил независимо и разными путями, поэтому дробление гастротрих, нематод, коловраток и скребней имеет очень мало общего (разд. 6.1).

В типе Моллюски спиральное дробление претерпело значительные изменения. Гомоквадрантное дробление большинства брюхоногих моллюсков, а также немертин более примитивно, чем гетероквадрантное дробление аннелид. Гетероквадрантность выражает большую дифференцированность бластомеров и, в частности, усиление морфогенетического значения квадранта *D*, к которому относятся оба соматобласта (*2d* и *4d*). В то же время гетероквадрантность означает переход от радиальной симметрии, свойственной более примитивным формам организмов, к билатеральной. Бластомеры, относящиеся к квадранту *D*, отличаются от остальных не только размерами, но часто опережают их по темпам деления и первыми отступают от правильного чередования леотропных и дексиотропных делений. Такое искажение спирального дробления особенно резко выражено у олигохет и пиявок.

У головоногих моллюсков в процессе эволюции сформировались крупные богатые желтком билатерально-симметричные яйца, поэтому их дробление стало, в отличие от остальных моллюсков, неполным (дискоидальным) с билатеральным расположением борозд.

Резкое изменение типов дробления произошло у членистоногих. Следы спирального дробления сохранились лишь у немногих примитивных членистоногих. Так, из спирального дробления возникло полное равномерное дробление низших ракообразных (рис. 56, *А*). Дальнейшая эволюция полного дробления, при котором сохраняются черты спирального дробления, приводит к возникновению поверхностного дробления (*Cyclops, Cypris, Leptodora*). Появление у членистоногих поверхностного типа дробления связано с переходом яиц телолецитального типа к центролецитальному, а также накоплением большого количества желтка в яйце.

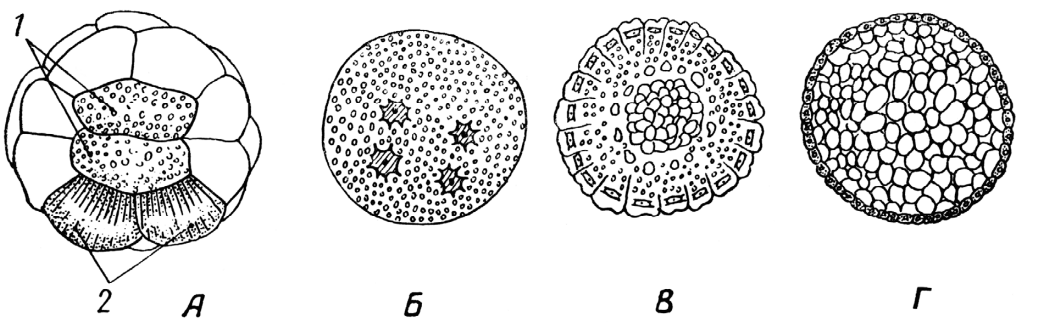


Рис. 56. Дробление у ракообразных (по Шмидту, 1953): *А* – детерминированное полное дробление у *Euphausia*; *Б–Г* – три стадии поверхностного дробления у краба *Dromia.*
1 – энтобласты; *2* – первичные мезобласты

Превращение полного дробления в неполное поверхностное может быть прослежено у низших ракообразных. Например, летние яйца дафний характеризуются полным дроблением, тогда как в зимних яйцах борозды дробления проходят только в поверхностном слое яйца. У высших раков полное дробление встречается у немногих видов. Например, у некоторых десятиногих раков (*Dromia, Eupagurus*) дробление начинается как полное, а затем переходит в поверхностное (рис. 56, *Б–Г*). У других форм (*Lepas, Balanus, Scalpellum, Mysis*), у которых желток скапливается на одном из полюсов, из спирального возникает дискоидальное дробление.

У морских пауков полное дробление яйца чаще равномерное, иногда неравномерное. У пауков и псевдоскорпионов дробление начинается как полное и затем переходит в поверхностное. У пауков на ранних стадиях дробления деления ядер сопровождаются делениями плазмы, содержащей большое количество желтка. Яйцо распадается на желточные пирамиды и бластомеры, окружающие бластоцель. Вскоре границы между бластомерами исчезают, бластоцель заполняется желтком и временно возникшая стадия целобластулы переходит в перибластулу.

Поверхностное дробление характерно для центролецитальных яиц членистоногих (рис. 57). Сначала многократно делится ядро, и возникает полиэнергидное состояние яйца. Ядра перемещаются в периферический слой цитоплазмы, которая разделяется на отдельные территории, – так образуются клетки, и происходит возврат к моноэнергидному состоянию. На поверхности яйца образуется слой клеток, или бластодерма, а в центре остаётся неразделившаяся масса желтка.

Таким образом, спиральное дробление претерпело значительную эволюцию у Protostomia. Свидетельством этому является отсутствие характерных черт спирального дробления у более примитивных форм. В то же время в ряде случаев наблюдается вторичное «вырождение» спирального дробления и замена его другими формами дробления.

Для Deuterostomia (иглокожие, а также хордовые животные) характерным является радиальное дробление, которое характеризуется расположением борозд дробления либо вдоль анимально-вегетативной оси яйца, либо перпендикулярно к ней. В результате формируется правильное расположение бластомеров горизонтальными (кольцевыми) и вертикальными рядами (см. рис. 40).

Радиальное дробление прошло менее значительную эволюцию по сравнению со спиральным дроблением. Тем не менее можно наблюдать превращение радиального дробления в билатеральное дробление у асцидий и постепенную утрату правильности расположения бластомеров и переход к дискоидальному дроблению у низших позвоночных животных в связи с накоплением в яйце желтка.

В результате дробления зародыш становится многоклеточным и образуется бластула, строение которой определяется типом дробления. В свою очередь тип бластулы определяет способ и характер гаструляции (рис. 58).

Различные типы гаструляции неравноценны с эволюционной точки зрения, одни из них более древние, другие имеют вторичное происхождение.

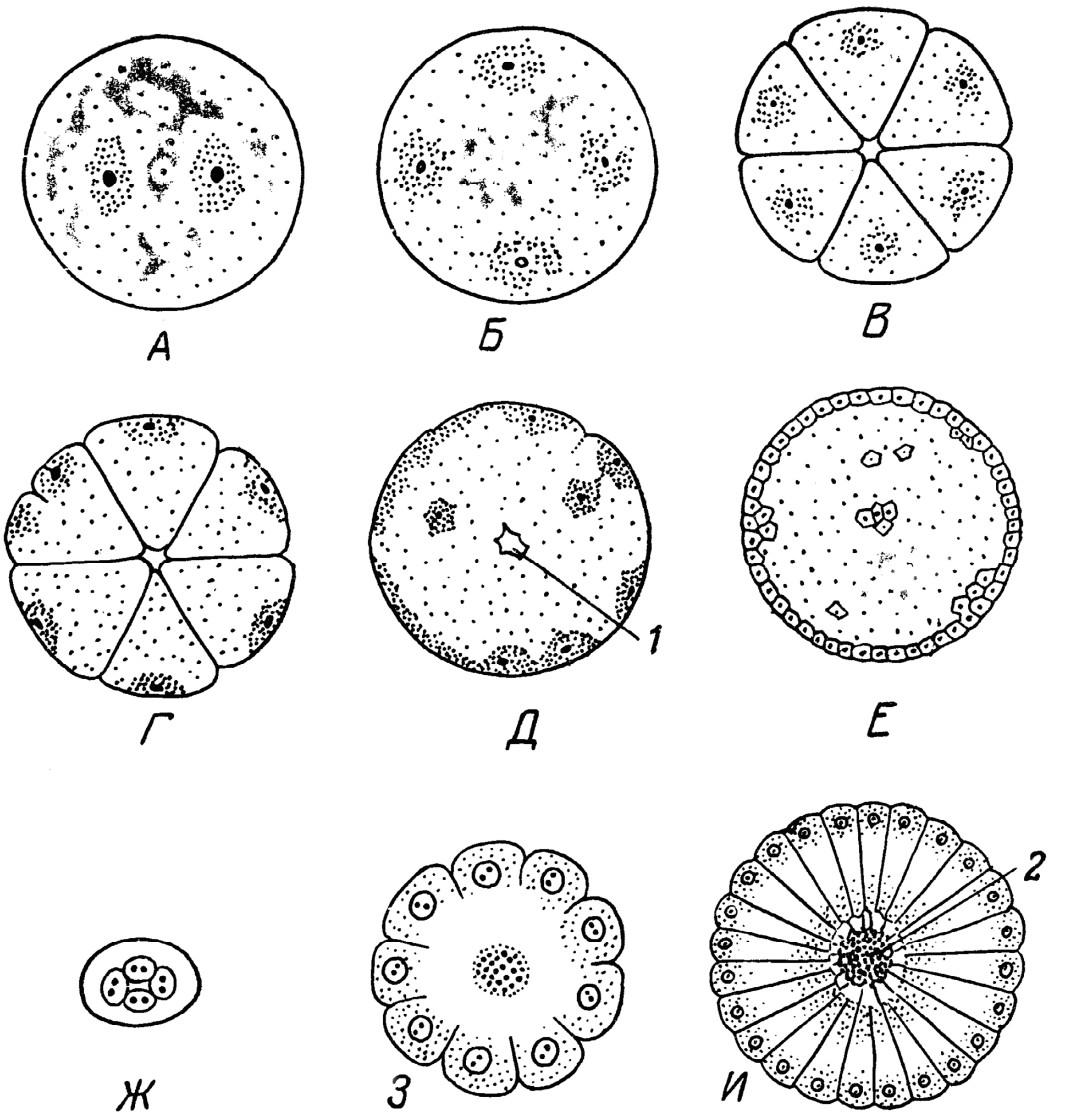


Рис. 57. Дробление у насекомых (по Шмидту, 1953):
А–Е – ногохвост *Tomocerus*; *Ж–И* – паразитическая оса *Synopeas rhanis* (Platygastrini).
1 – полость дробления; *2* – центральная масса желтка, не участвующая в дроблении

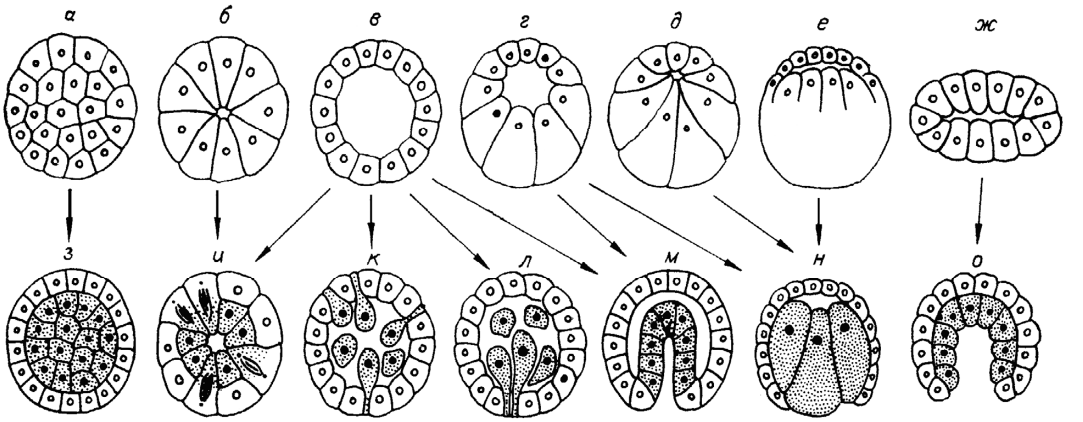


Рис. 58. Типы бластул и связанные с ними типы гаструляции (по Ивановой-Казас, 1975): *а* – равномерная морула; *б* – стерробластула; *в* – равномерная целобластула; *г* – неравномерная целобластула; *д* – неравномерная стерробластула; *е* – дискобластула; *ж* – плакула; *з* – морульная деламинация; *и* – клеточная деламинация; *к* – мультиполярная иммиграция; *л* – униполярная иммиграция; *м* – инвагинация; *н* – эпиболия; *о* – изгибание плакулы. Энтодерма отмечена пунктиром

5.5. ЭВОЛЮЦИЯ ТИПОВ ГАСТРУЛЯЦИИ

Существовало много теорий (Бючли, 1884; Геккель, 1887; Рэй Лэнкестер, 1877; Бальфур, 1887) о происхождении способов гаструляции. Но из всех теорий наилучшим образом обоснована теория «фагоцителлы» И.И. Мечникова. Теория гаструляции И.И. Мечникова (1886) получила своё развитие в его же теории зародышевых листков.

Согласно И.И. Мечникову, исходными способами гаструляции являются мультиполярная иммиграция (многополюсное вселение клеток в бластоцель) и смешанная деламинация – комбинация многополюсного вселения клеток в бластоцель (иммиграция) с отшнуровкой (деламинацией) клеток. Исходный способ гаструляции характеризовался отсутствием осевой ориентировки при образовании энтодермальных клеток; вселение и отшнуровка были в сущности бесполюсными – «аполярными».

Этот комбинированный способ гаструляции широко распространён у метагенетических гидромедуз, гидрополипов (гидроиды *Tubularia*, *Clava squamata*), гидромедуз (*Plumularia, Campanularia)*, Aeginetidae (*Polyxenia, Aegineta*). Он найден также у сифонофор. Многополюсное вселение (мультиполярную иммиграцию) клеток в бластоцель И.И. Мечников наблюдал у наркомедуз *Solmundella* (*Aeginopsis*).

Позднее в ходе эволюции появились такие способы гаструляции, при которых процесс отшнуровки или вселения клеток внутрь зародыша оказался локализованным, сосредоточенным на одном из «полюсов» зародыша, т.е. многополюсная иммиграция переходит в однополюсную (гипотропную). Гипотропная иммиграция имеет место у гидромедузы *Aequorea*, у метагенетической гидромедузы из группы Leptolida – *Clytia flavidula* (рис. 59).

Из гипотропной иммиграции мог возникнуть инвагинационный способ гаструляции, подтверждением чему является отсутствие инвагинационной гаструляции у примитивных кишечнополостных и наличие только у высших их представителей – сцифомедуз (Scyphozoa). Любопытно, что у сцифомедуз описано три различных способа гаструляции: инвагинация (*Aurelia aurita*), бластульная деламинация (*A. marginalis*), комбинированный, включающий инвагинацию и однополюсную иммиграцию (*A. flavidula*).

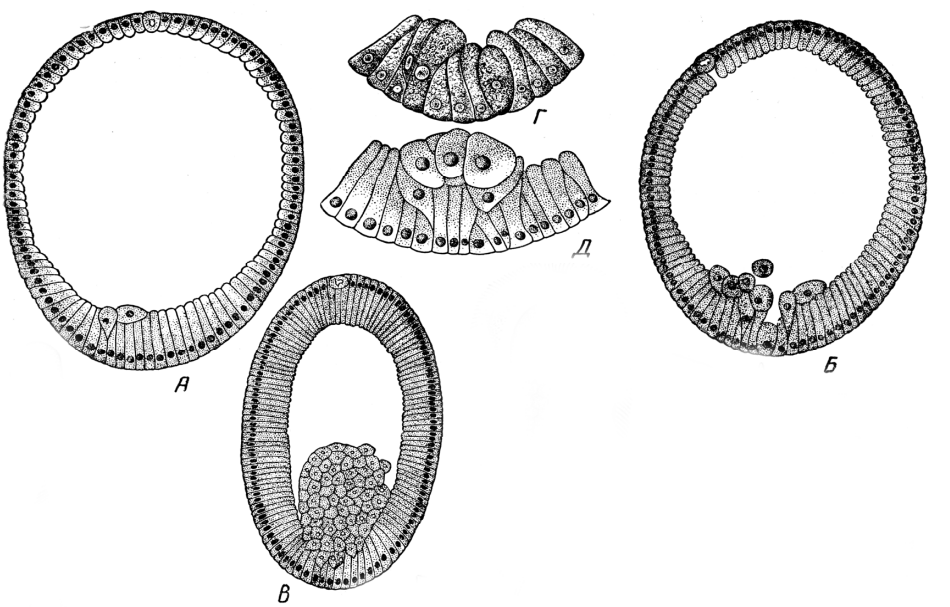


Рис. 59. Гаструляция у гидромедуз *Clytia flavidula* и *Clytia viridicans* (по Шмидту, 1953):
А–В – процесс гаструляции у *Clytia viridicans* (образование фагоцитобласта путём однополюсной иммиграции клеток из стенки бластулы); *Г–Д* – участок стенки бластулы *Clytia flavidula*

Все способы гаструляции можно разделить на две основные группы, характеризующиеся либо разновременной, либо одновременной закладкой двух зародышевых листков (экто- и энтодермы). Первичной считается неодновременная закладка. Одновременная закладка как редкое исключение встречается при первичной «клеточной» или бластульной деламинации у низших кишечнополостных (*Geryonia, Eudendrium*). Чаще одновременная закладка наблюдается при инваги-

национном способе гаструляции у высших кишечнополостных (сцифомедуз, некоторых актиний).

При разных способах гаструляции различен порядок возникновения первичных зародышевых листков. Так, первоначальное обособление эктодермы происходит при морульной (паренхимной) деламинации и эпиболии. Первоначальное обособление энтодермы имеет место при многополюсной и однополюсной (гипотропной) иммиграции, а также при полярном врастании (видоизменении гипотропной иммиграции). Одновременное возникновение двух зародышевых листков происходит при инвагинации, плакульном изгибании и при бластульной деламинации.

Широко распространённый инвагинационный способ гаструляции отличается по происхождению и образованию гаструлы у разных животных. Различают два вида инвагинации. Для первого вида характерно вворачивание одной половины бластулы в другую (немертины, асцидии); для второго типа – впячивание на сравнительно ограниченном участке, которое сопровождается усиленной пролиферацией клеток (иглокожие, некоторые позвоночные).

Инвагинационная гаструляция у первичноротых часто встречается в случаях позднего обособления зачатков и при условии, что бластула является целобластулой. Своеобразная инвагинационная гаструляция характерна для немертин, у которых резко выражена гомоквадрантность спирального дробления и многоклеточность бластулы. Настоящей инвагинации нет ни у плоских, ни у кольчатых червей. У моллюсков она свойственна организмам со специализированным типом развития, как, например, лужанка живородящая (переднежаберные – *Viviparus viviparus*). Не характерна инвагинация для членистоногих, у которых она чаще проявляется в комбинации с другими способами обособления энтодермы.

У некоторых животных нет чётко выраженных закладок зародышевых листков. Так, у плоских червей (Triclada, Rhabdocoela) в недифференцированной клеточной массе появляются отдельные органы в виде клеточных скоплений. Подобный способ описан для малощетинковых червей (Naididae). Нет ясно оформленных закладок первичных зародышевых зачатков у сосальщиков, ленточных червей, скребней. У мшанок первичная энтодерма уничтожается, и окончательная (вторичная энтодерма) развивается из эктодермы.

Таким образом, первичной формой гаструляции, по-видимому, была мультиполярная иммиграция, от которой произошли униполярная иммиграция и смешанная деламинация (рис. 60). В свою очередь униполярная иммиграция через полярное врастание эволюционировала к инвагинации и эпиболии.

В ходе гаструляции основные процессы, такие как вселение (иммиграция), отшнуровка, внедрение, отделение (деламинация групп клеток), вворачивание или впячивание (инвагинация), часто сопровождаются вспомогательными, например

расщеплением плотной массы клеток, обрастанием поверхностными клетками центральных (эпиболия).

Возникшие в процессе гаструляции два первичных зародышевых листка (эктодерма и энтодерма) составляют основу организации губок и кишечнополостных. У остальных многоклеточных животных имеется третий зародышевый листок – мезодерма.

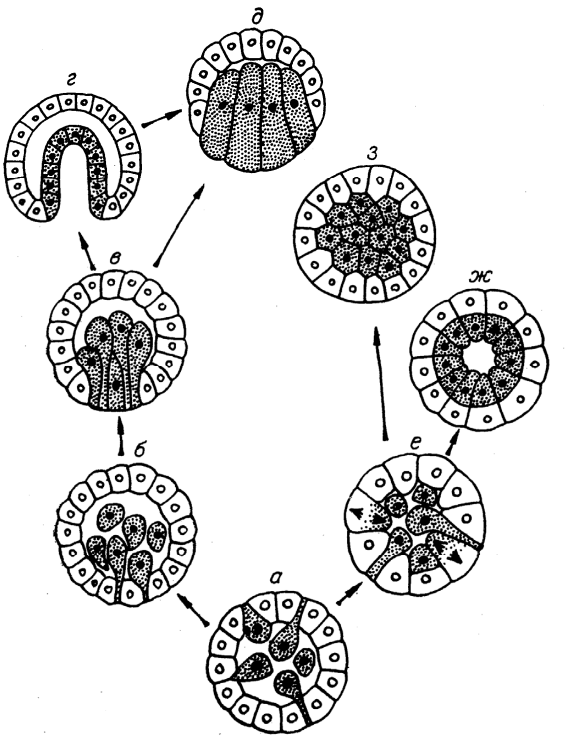


Рис. 60. Эволюция форм гаструляции (по Ивановой-Казас, 1975):
а – мультиполярная иммиграция; *б* – униполярная иммиграция; *в* – полярное врастание; *г* – инвагинация; *д* – эпиболия; *е* – смешанная деламинация; *ж* – клеточная деламинация; *з* – морульная деламинация. Энтодерма отмечена пунктиром

Телобластический способ образования мезодермы, характерный для первичноротых организмов, в наиболее типичной форме представлен у кольчатых червей. Так, в конце гаструляции по бокам от бластопора располагаются две большие клетки – мезодермальные телобласты, являющиеся потомками соматобласта *4d*. Размножаясь, телобласты отделяют от себя мелкие клетки, которые образуют две мезодермальные полоски по бокам кишечника (рис. 61). Клетки мезодермальных полосок позже расходятся, образуя полость – целом (шизоцельный способ образования полости).

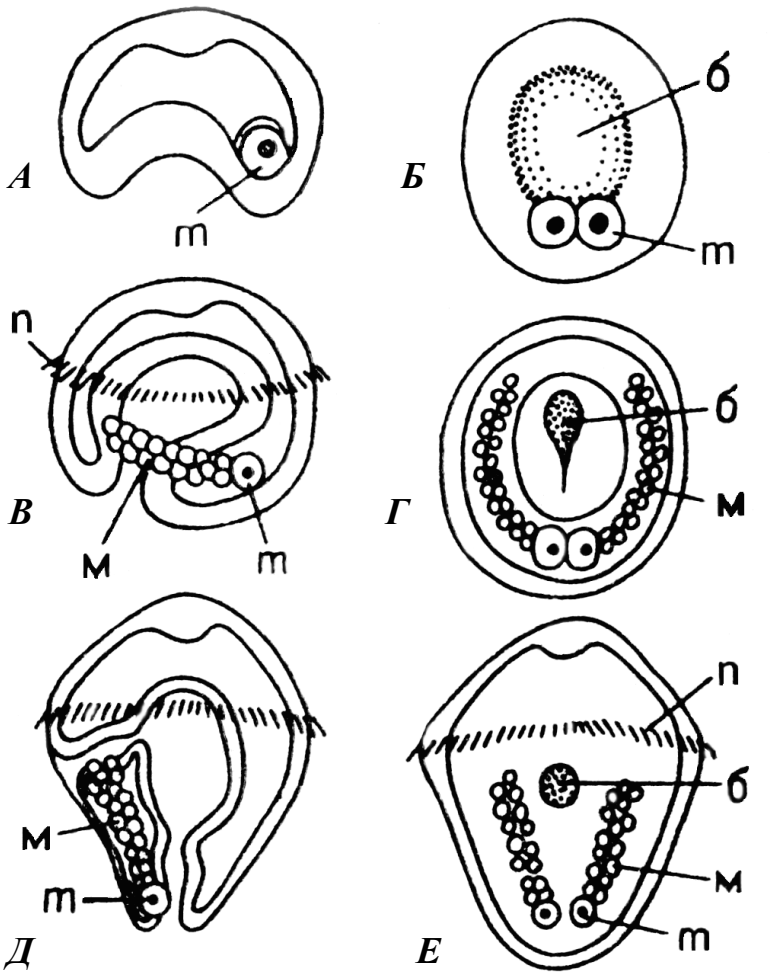


Рис. 61. Телобластический способ образования мезодермы (по Ивановой-Казас, 1975):
А, В, Д – вид сбоку; *Б, Г, Е* – вид со стороны бластопора. *б* – бластопор;
м – мезодермальные полоски; *п* – предротовой венчик ресничек; *т* – телобласт

Энтероцельный способ образования мезодермы, характерный для вторичноротых животных, состоит в том, что обособляется часть стенки кишечника (рис. 62). Например, у иглокожих первичный кишечник поперечной перетяжкой подразделяется на две части. Более глубокий отдел сразу же делится на правую и левую части, которые располагаются по бокам оставшейся энтодермальной кишки. В данном случае целомическая полость образуется одновременно с обособлением части кишки.

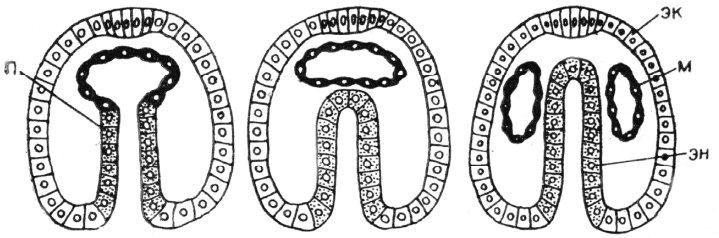


Рис. 62. Энтероцельный способ образования мезодермы у иглокожих (по Ивановой-Казас, 1975): *м* – мезодерма; *п* – первичный кишечник; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Существуют и другие способы образования мезодермы, возникшие путём эволюционного преобразования двух основных: телобластического и энтероцельного. Кроме того, к мезодерме присоединяется так называемая **мезенхима** – совокупность клеток, выселяющихся поодиночке из других зародышевых листков, главным образом из эктодермы.

5.6. ОРГАНОГЕНЕЗ

Органогенез, или формирование органов, может осуществляться поразному. Согласно В.Н. Беклемишеву, существует два способа органогенеза: эпителиальный и телобластический.

Эпителиальный способ – это построение органа из эпителия, т.е. из клеточных пластов; **телобластический** – формирование органа из клеточных масс, отчленяемых от полярных клеток и их групп.

Построение органов из клеточных пластов может происходить например, путём утолщения клеточного пласта, приподниманием краёв утолщённой пластинки и постепенным формированием трубки. В другом случае из эпителиального пласта развиваются полые выступы различной формы: шаровидной, конусовидной, цилиндрической. Наконец, эпителиальный слой может расщепляться на два, каждый из которых испытывает различные изменения в процессе образования складок, углублений и т.д.

Примером телобластического органогенеза является развитие центральной нервной системы у малощетинковых червей – олигохет и пиявок. Источник закладки центральной нервной системы у них – две крупные клетки, расположенные на заднем конце тела. Клетки делятся по направлению к переднему концу и образуют два клеточных тяжа (ряда). Затем происходит утолщение клеточных рядов и образование клеточных групп, дающих узлы брюшной нервной цепочки и связующие их участки коннектив. При этом могут происходить другие разнообразные процессы: выселение и вселение клеток, клеточные отшнуровки наряду с

процессами гистологической дифференцировки, значительно усложняющей процесс органогенеза. Гистогенез может происходить как после формирования органа, так и до завершения формообразования.

Значительная роль в процессах органогенеза принадлежит мезенхиме.

Мезенхима (гр. *mesos* – средний, *enchyma* – налитое) – зародышевая соединительная ткань большинства многоклеточных организмов, не имеющая пластообразного строения. Образуется за счёт клеток, выселившихся из разных зародышевых листков, и имеет соответствующие названия, а именно, мезенхима, развившаяся из энтодермы и мезодермы, – энтомезенхима, а из эктодермы – эктомезенхима. Мезенхима, иначе диффузная закладка, является источником формирования различных клеточных форм и образований.

Филогенетически древней и онтогенетически самой ранней является эктомезенхима, которая встречается уже у кишечнополостных. Эктодермальная мезенхима возникла с появлением двухлистковых форм (с двумя зародышевыми слоями). Из древнейшей закладки мезенхимы образуются фагоциты и мышечные элементы в виде эпителиально-мышечных клеток или обособленных мышц. Мезенхимные закладки у более высокоорганизованных кишечнополостных формируются из экто- и энтодермы (*Aurelia, Chrysaora, Pelagia* и др.). У коралловых полипов из чётко обособленной эктодермальной мезенхимы развивается мускулатура тела и щупалец. У гребневиков известны два источника мезенхимы – эктодермальная и энтодермальная.

У плоских червей, немертин, кольчатых червей и моллюсков самая ранняя мезенхимная закладка – эктодермальная, связанная с микромерами первых трёх квартетов. Так, например, у турбеллярий (Polyclada) некоторые элементы второго и третьего квартетов микромеров отшнуровываются внутрь тела зародыша и дают закладку эктодермальной мезенхимы, из которой развиваются глотка и некоторые паренхиматозные клеточные элементы. Основная масса мезенхимы, из которой развиваются мускулатура и паренхима тела, возникает из бластомера *4d*, т.е. представляет собой энтодермальную мезенхиму, которую часто не совсем точно называют «мезодермой» – термином, который относится к закладкам целомической мезодермы. Закладка энтодермальной мезенхимы у Polyclada не диффузная, а телобластическая и вместе с тем билатерально-симметричная. Данная мощная закладка энтодермальной мезенхимы у первичноротых организмов появилась раньше целомической мезодермы и обладала способностью к образованию эпителиальных тканей. Считается, что возникновение этой закладки у предков кольчатых червей явилось важнейшей предпосылкой для появления целомической мезодермы.

Вопрос об источниках возникновения целомической мезодермы обсуждался в течение многих десятилетий. Впервые проблема возникновения целома была рассмотрена братьями О. и Р. Гертвигами в 1881 г. в «теории целома», в которой

в качестве исходного способа её образования рассматривался энтероцельный способ. Согласно этой теории целомическая мезодерма представляет собой закладку, получившуюся путём отшнуровки слепых ветвей кишечника, возможно, у актиний. Отсюда следовало, что кольчатые черви произошли непосредственно от актиниеподобных предков.

Позже высказывались гипотезы Э. Мейером (1892), Э. Геккелем, Р. Лэнкестером (1900), А. Неффом (1929) о том, что возникновение целома связано с трофической, выделительной, половой и локомоторной функциями организма. Предполагалось, что отшнуровывание слепых концевых отделов кишечника и их превращение в целом связаны с процессом обособления половых продуктов в отдельной полости, защищённой от внешних воздействий.

Согласно гипотезе А.Н. Северцова, целомическая мезодерма и целом высших целомических первичноротых, например кольчатых червей, представляет собой мультифункциональную систему. Целомическая система осуществляет функцию выделения с помощью метанефридиев, через неё проходят кровеносные сосуды и важные части нервной системы, а также имеется связь с половой системой.

Однако вероятно, что и половая, и трофическая, и выделительная функции лишь вторично оказались свойственны целому. Первичной функцией целома, возможно, является движение и, в частности, функция опоры, т.е. целом с его выстилкой представляет собой пассивный орган движения.

П.П. Иванов поддерживал теорию мускульного происхождения целома, указывая на то, что мышцы являются основной тканью целомических мешков. Так, мышцы существуют и у кишечнополостных, которые в большинстве случаев лишены нефридиальных органов выделения.

Сравнительно-эмбриологические исследования первичноротых показали, что у различных представителей имеется тесное взаимоотношение между закладками первичной энтодермальной мезенхимы и целомической мезодермы. У вторичноротых, вероятно, существует два источника происхождения целомической мезодермы. Так, у иглокожих в результате радиального дробления возникает жгутиковая целобластула, которая переходит в гаструлу путём инвагинации. Инвагинации предшествует обособление первичной энтодермальной мезенхимы, что наблюдается и у представителей первичноротых организмов. Близкая ситуация наблюдается и у кишечнодышащих – промежуточного звена между иглокожими и хордовыми животными. Однако у хордовых появляются различия в образовании передних и задних целомических мешков. Так, у ланцетника сохранилась гомология передних трёх пар целомических мешков с целомическими мешками иглокожих и кишечнодышащих, тогда как туловищные целомы испытывают отличную от передних целомических мешков дифференцировку.

Проблема возникновения и филогенетического развития целомической мезодермы, несомненно, связана с проблемой возникновения метамерии.

5.7. МЕТАМЕРИЯ У ПЕРВИЧНОРОТЫХ И ВТОРИЧНОРОТЫХ ЖИВОТНЫХ. ТЕОРИЯ П.П. ИВАНОВА О ГЕТЕРОНОМНОСТИ МЕТАМЕРИИ

Метамерными животными называются такие организмы, у которых вдоль оси тела закономерно повторяются сходные или даже тождественные органы или части тела. Такими элементами могут быть части полового аппарата, выделительной или кровеносной системы, группы ганглиев брюшной нервной цепочки, перегородки, отделяющие один метамер от другого, и т.д. Эти повторяющиеся комплексы тождественных органов в своей совокупности характеризуют метамерию тела. Помимо метамерии (повторения внутренних органов по длинной оси тела), следует различать внешнюю сегментацию.

Метамерия представляет собой особый вид симметрии. Метамерия и сегментация тела являются приспособлениями к движению и другим жизненно необходимым функциям, например к функции обмена веществ (метамерное расположение кровеносных сосудов, органов дыхания и выделения) и размножения (метамерное расположение половых желёз).

При изучении вопроса метамерии и её происхождения основным объектом исследования были кольчатые черви. Одним из важных условий для возникновения метамерии и сегментации является уплотнение покровов, что дало возможность возникновения на поверхности тела параподий, а внутри тела – полости. Развитие целома обусловило формирование кровеносной системы. Движение приобрело упорядоченность, также как и мускулатура, расположенная кольцевыми и продольными рядами. У многих полихет наблюдается резкое преобладание продольной мускулатуры над кольцевой, так как в связи с уплотнением покровов её функционирование становится ограниченным. Отмечается важность метамерии в нарастании количества однородных участков тела в области зоны нарастания, расположенной на заднем конце тела.

Основными способами возникновения метамерии рассматриваются следующие: метамерное упорядочивание первоначально беспорядочно расположенных гомотипных частей; метамерная дифференцировка частей вдоль первоначально однородного целого; соединение первоначально независимых гомотипных частей в одно метамерное целое (Беклемишев, 1964).

В.Н. Беклемишев рассматривал функциональную гетерономность, прежде всего, не столько как приспособление к локомоции, сколько как приспособление к функции размножения, так как постларвальные сегменты первоначально представляют собой половой отдел тела полимерной аннелиды.

Изучение ранних стадий развития метамерии у кольчатых червей, способа и причин её возникновения, источника материала, приобретающего метамерное расположение, дало возможность П.П. Иванову высказать идею о первичной раз-

нокачественности метамерии и сформулировать теорию гетерономности мезодермальных сегментов, т.е. неодинакового строения метамер в передней и в остальной части тела кольчатых червей и членистоногих.

Согласно этой теории ларвальные (личиночные) и постларвальные (имагинальные) сегменты (сомиты) возникают обычно из различных источников мезодермы и закладываются разными способами (рис. 63). Так, было показано, что мезодерма у многощетинковых червей имеет разное происхождение. Из бластомера *4d* и его потомков формируется мезодерма ларвальных сегментов, тогда как мезодерма постларвальных сегментов образуется из эктодермального эпителия. Однако у некоторых многощетинковых (*Aricidae, Arenicolidae*), а также у малощетинковых червей и пиявок было показано единое происхождение целомической мезодермы.

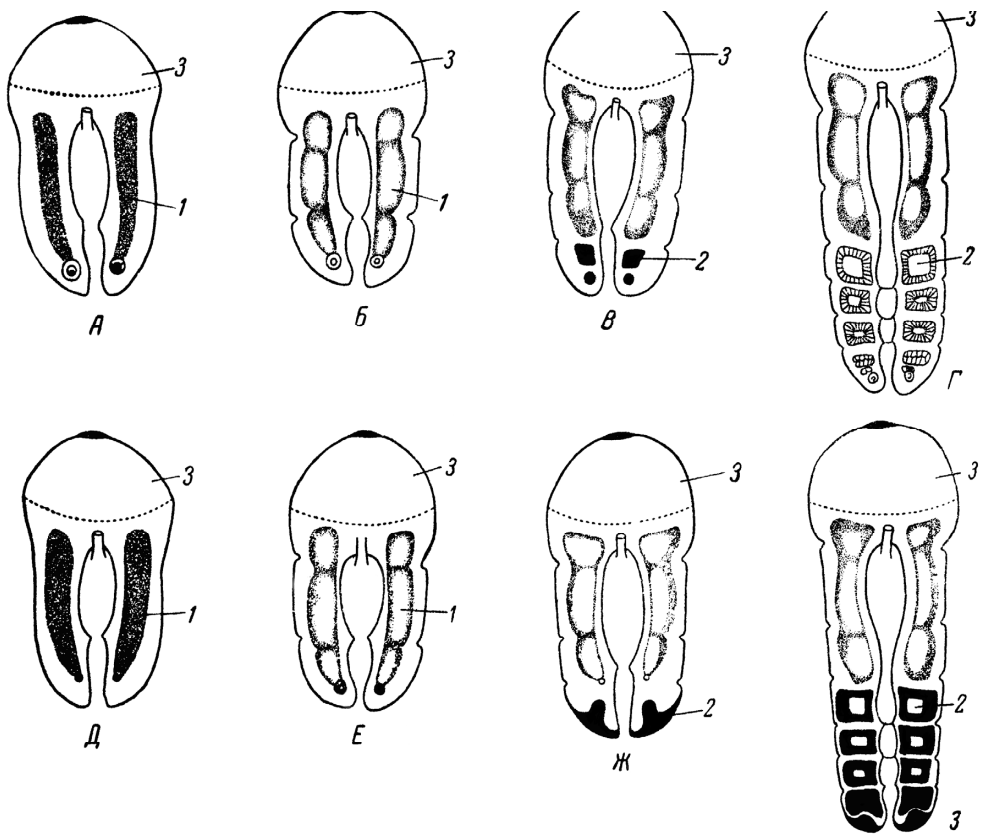


Рис. 63. Мезодерма ларвальных и постларвальных сегментов у многощетинковых червей (по Шмидту, 1953): *А–Г* – четыре стадии развития *Arenicola*; *Д–З* – четыре стадии развития *Hydroides uncinatus*; *А, Д* – стадии трохофоры; *Б, Е* – стадии метатрохофоры; *В, Ж* – ранняя закладка постларвальной мезодермы; *Г*, *З* – хорошо сформированы три метамера постларвальной мезодермы. *1* – ларвальная мезодерма; *2* – мезодерма постларвальных сегментов; *3* – верхнее полушарие личинки

Возможно, что эктодермальный источник образования целомической мезодермы имеет лишь вспомогательное значение и не замещает полностью источника, представленного телобластической мезодермальной закладкой, образовавшейся из микромера *4d*. Полное замещение микромера *4d* было бы связано с его редукцией, которой не наблюдается.

Первые три сегмента (ларвальные) у метатрохофоры многощетинковых червей формируются сразу, в то время как лежащие дальше кзади сегменты (постларвальные) образуются последовательно, а именно, передние раньше задних.

Сначала в нижнем полушарии трохофоры происходит закладка трёх пар параподий. Непосредственно над анальным отверстием начинается деление двух крупных клеток мезодермы – потомков 2-го соматобласта, или мезодермальных телобластов. В результате пролиферации этих клеток образуется группа более мелких мезодермальных клеток, располагающаяся в направлении к эписфере. Возможно, к этим клеткам присоединяются клетки личиночной мезодермы – эктомезенхимы, образованной из микромеров третьего квартета. Позже эти клетки образуют две мезодермальные полоски, простирающиеся от анального отверстия вверх к прототроху. Затем начинается усиленный рост гипосферы, и клетки мезодермальных полосок становятся всё более мелкими и группируются в три пары сгущений в соответствии с тремя парами эктодермальных зачатков параподий. Таким образом, происходит формирование трёх первых сегментов тела червя, причём сначала сегменты намечаются в эктодерме благодаря появлению зачатков параподий, и только потом сегментируется телобластическая мезодерма в зависимости от образования эктодермальных метамеров.

Процесс метаморфоза трохофоры продолжается, и постепенно формируется метатрохофора или нектохета («плавающая с помощью щетинок»). В верхнем полушарии клетки креста стягиваются к апикальному органу и образуют два сгущения клеток, представляющих собой зачаток надглоточного нервного ганглия. Эписфера преобразуется в предротовую лопасть, или простомиум. Часть мезенхимы, выделившаяся из элементов третьего квартета, преобразуется в мускульные клетки предротовой лопасти.

Метатрохофора состоит из трёх щетинконосных сегментов, простомиума и хвостовой лопасти, или пигидиума (см. рис. 63, *Б, Е*). Последующие преобразования метатрохофоры сводятся к формированию новых сегментов тела и дифференциации органов (рис. 64). Причём формирование новых сегментов происходит иначе, чем формирование первых трёх сегментов тела. Вблизи заднего конца удлиняющейся гипосферы внешних признаков метамерии не обнаруживается. Непосредственно перед анальным отверстием за счёт преобразования клеток эктодермы (производных соматобласта *2d*) формируется зона нарастания новых сегментов тела. Из этой эктодермальной зоны образуется как эктодермальный материал для формирования новых сегментов, так и мезодерма.

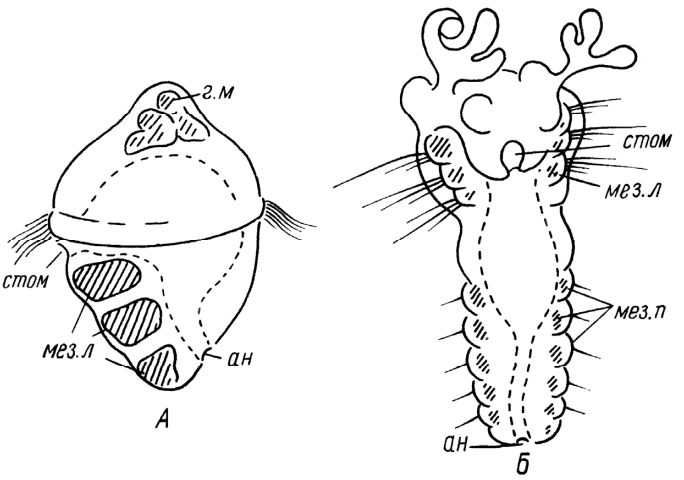


Рис. 64. Метаморфоз метатрохофоры *Eupomatus* (*А*) в червя (*Б*) (по Захваткину, 1975):
г.м – надглоточный ганглий; *стом* – стомодеум; *мез.л* – мезодерма ларвальных сегментов;
мез.п – мезодерма постларвальных сегментов; *ан* – анальное отверстие

Зона нарастания поставляет по направлению к переднему концу тела всё новые и новые группы клеток, которые образуют мезодермальные сомиты. А именно, впереди от зоны нарастания интенсивно размножающиеся клетки отщепляются в виде пластинки, которая одним концом прикреплена к кишечнику, а другим – к стенке тела. В связи с продолжающимся ростом тела червя зона роста отодвигается назад, и от неё отщепляется вторая пластинка. Клетки первой перегородки с одной стороны сползают на стенку тела, формируя париетальный листок мезодермы, а с другой стороны – на стенку кишечника, формируя висцеральный листок, т.е. первая перегородка как бы растягивается в поперечном направлении. Как только клетки достигают второй перегородки – формируется замкнутый мезодермальный сомит. Так в каждом сегменте образуется целомическая полость и происходит дифференцировка мезодермы на соматический и висцеральный листки.

На некотором расстоянии от зоны роста под влиянием образовавшихся сомитов начинает сегментироваться эктодерма, т.е. в данном случае мезодерма, формирующаяся в виде сомитов, побуждает эктодерму к сегментации, что отличается от процесса образования первых трёх сегментов тела.

Таким образом, у Polychaeta обнаруживаются две группы сегментов тела, отличающиеся друг от друга способом образования и принадлежностью их мезодермы к двум разным соматобластам. П.П. Иванов, открывший это явление, обозначил три первых сегмента как ларвальные (личиночные), а все остальные как постларвальные. Ларвальный отдел, достигнув в росте определённой длины, сразу разделяется на сегменты, причём сначала сегментируется эктодерма, а затем мезодерма. Путём расхождения клеток мезодермальной полоски образуется ряд це-

ломических полостей. В постларвальном отделе из зоны нарастания сегменты образуются последовательно один за другим, причём мезодерма побуждает к сегментации эктодерму.

Для каждого вида характерно определённое количество ларвальных сегментов, не обязательно равное трём, что может служить надёжным признаком при гомологизации и установлении генетического родства отдельных групп.

Возникновение мезодермы ларвальных и постларвальных сегментов не всегда происходит из двух разных источников – соматобластов *2d* и *4d*. У многих кольчатых червей вся мезодерма образуется из одного источника, а именно соматобласта *4d*. П.П. Иванов объяснял это особенностями процесса дробления, во время которого компоненты яйца, определяющие развитие постларвальной мезодермы, могут локализоваться в разных соматобластах. Так, в одних случаях они локализуются в соматобласте *2d*, и тогда зона нарастания является эктодермальной, а в других случаях эти компоненты попадают только в бластомер *4d*, который образует мезодерму и ларвальных, и постларвальных сегментов.

У малощетинковых червей ларвальная целомическая мезодерма также обособляется раньше постларвальной, но затем сильно задерживается в своём развитии и начинает сегментироваться уже после того, как возникает серия передних постларвальных сегментов. У малощетинковых червей ларвальные сегменты, формирующиеся из переднего отдела мезодермальных полос, сильно редуцированы по своим размерам.

Двойственность метамерии, проявляющаяся в способах образования мезодермальных сомитов, свойственна не только кольчатым червям, но и членистоногим разных групп, хотя её проявление бывает не столь очевидным. В развитии высших насекомых наблюдается запаздывание в возникновении передних челюстных сегментов, подобно процессу образования ларвальных сегментов у олигохет.

При развитии ларвальных конечностей первыми появляются их дистальные концы, лишь позднее от тела зародыша обособляется их базальная часть. При развитии конечностей постларвальных сегментов наблюдается обратная последовательность: первыми обособляются базальные части ног, а потом из них развиваются их дистальные концы.

Таким образом, для первичноротых организмов характерна как зависимая, так и независимая метамерия. Передние ларвальные сегменты мезодермы формируются в зависимости от других компонентов тела (от сегментации эктодермы), а постларвальные сегменты – независимо. Независимая метамерия, вероятно, возникла вторично. Филогенетически первичной была зависимая метамеризация, связанная с образованием эктодермальных органов движения.

Что касается вторичноротых животных, в таких группах, как щетинкочелюстные, плеченогие и иглокожие, имеется только передняя (головная) группа

метамеров, соответствующих «ларвальным» метамерам первичноротых. У хордовых к этим трём сегментам присоединяются вторичные (туловищные) метамеры, возникающие в зоне роста на заднем конце тела. Данный процесс аналогичен, а не гомологичен таковому первичноротых организмов в связи с коренными различиями между процессами метамеризации у первично- и вторичноротых животных. Вероятно, в этих больших группах животных эволюция целомической мезодермы протекала разными путями. Если метамерия ларвальных сегментов первичноротых рассматривается как зависимая по отношению к эктодерме и эктодермальным органам, а метамерия постларвальных сегментов – как имеющая «независимый» характер, то для вторичноротых организмов отношения прямо противоположные. У вторичноротых ларвальная целомическая мезодерма имеет независимую дифференцировку от других частей тела, а постларвальная метамерия мезодермы является зависимой от сегментации других органов.

5.8. ОБРАЗОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК И БЛАСТОКИНЕЗ

В процессе эмбрионального развития у зародышей некоторых беспозвоночных образуются провизорные внезародышевые органы и особые зародышевые оболочки. К таким органам относятся желточный мешок, амнион и сероза.

В связи с накоплением желтка в яйце (например, у головоногих моллюсков) образуется особый временный орган – желточный мешок, основная функция которого трофическая. Стенка желточного мешка состоит из желточного эпителия, играющего главную роль в резорбции желтка, и внезародышевой эктодермы. Затем между этими эпителиальными слоями проникают мезодермальные клетки, участвующие в формировании системы кровеносных лакун. Часть мезодермальных клеток превращается в мышечные элементы, с помощью которых стенка желточного мешка совершает ритмичные сокращения. У головоногих моллюсков желточный мешок состоит из двух частей: внутреннего, прикрытого бластодиском и соответственно лежащего внутри зародыша, и наружного, расположенного изначально за пределами бластодиска и, следовательно, вне зародыша. Благодаря деятельности мышц желточного мешка желток постепенно перекачивается из наружного мешка во внутренний, где осуществляется его интенсивная переработка (рис. 65). Постепенно происходит уменьшение размеров наружного желточного мешка и увеличение размеров внутреннего. К концу эмбрионального развития в связи с рассасыванием желтка уменьшается и внутренний желточный мешок. Пространство, освобождающееся по мере потребления желтка и уменьшения объёма внутреннего желточного мешка, занимает разрастающаяся печень.

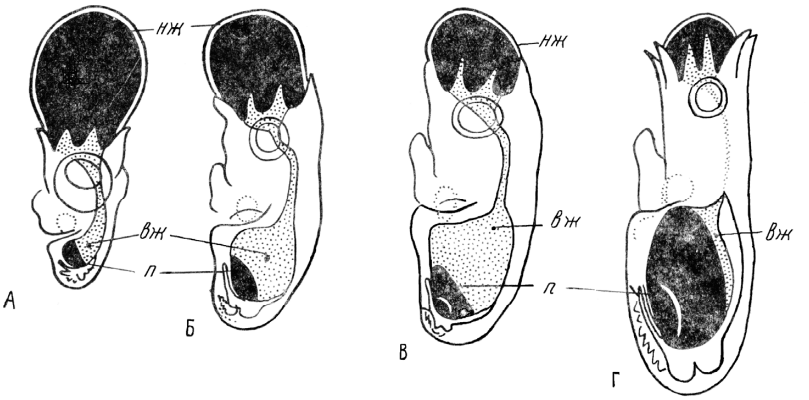


Рис. 65. Перемещение и усвоение желточных масс у зародыша моллюска *Octopus* (по Ивановой-Казас, 1977): *А–Г* – последовательные стадии процесса. *вж* – внутренний желточный мешок; *нж* – наружный желточный мешок; *п* – печень

С целью лучшего усвоения желтка у некоторых организмов, например пауков и насекомых, выработались особые приспособления. Одно из таких приспособлений – необычное явление бластокинеза. Так, в результате дробления яйца насекомых образуется перибластула, на поверхности которой вскоре появляется закладка зародыша в виде утолщения бластодермы, называемого зародышевой полоской. В ходе дальнейшего развития зародышевая полоска осуществляет движения по поверхности яйца, названные бластокинезом.

Бластокинез, или реверсия, – процесс перемещения зародышевой полоски по поверхности желточной массы или внутрь неё, в результате чего её дорзальный изгиб сменяется на вентральный. Известны два способа бластокинеза зародышевой полоски: путём разрастания по поверхности желтка и путём внедрения внутрь желтка.

Первый способ бластокинеза характерен для зародышей насекомых, яйца которых бедны желтком, а также зародышей пауков. Так, у зародышей мух, перепончатокрылых, сетчатокрылых зародышевая полоска занимает всю брюшную сторону и загибается своим задним концом на спинную сторону, опоясывая почти весь зародыш.

Второй способ бластокинеза встречается у зародышей насекомых, яйца которых богаты желтком, например у стрекоз и у многих полужёсткокрылых (рис. 66). Сначала зародышевая полоска лежит на поверхности желтка, на брюшной стороне зародыша. Но вскоре она, начиная с заднего конца, погружается в желток, захватывая соседнюю область бластодермы. При погружении зародышевой полоски в желток головной конец зародыша, который раньше находился на переднем, часто расширенном конце яйца, располагается на заднем, суженном. Брюшная сторона тела зародыша оказывается обращённой в сторону спинной по-

верхности яйца. Там, где зародышевая полоска погрузилась в желток, некоторое время остаётся углубление бластодермы. Затем края углубления зарастают, и зародыш полностью изолируется от поверхности яйца.

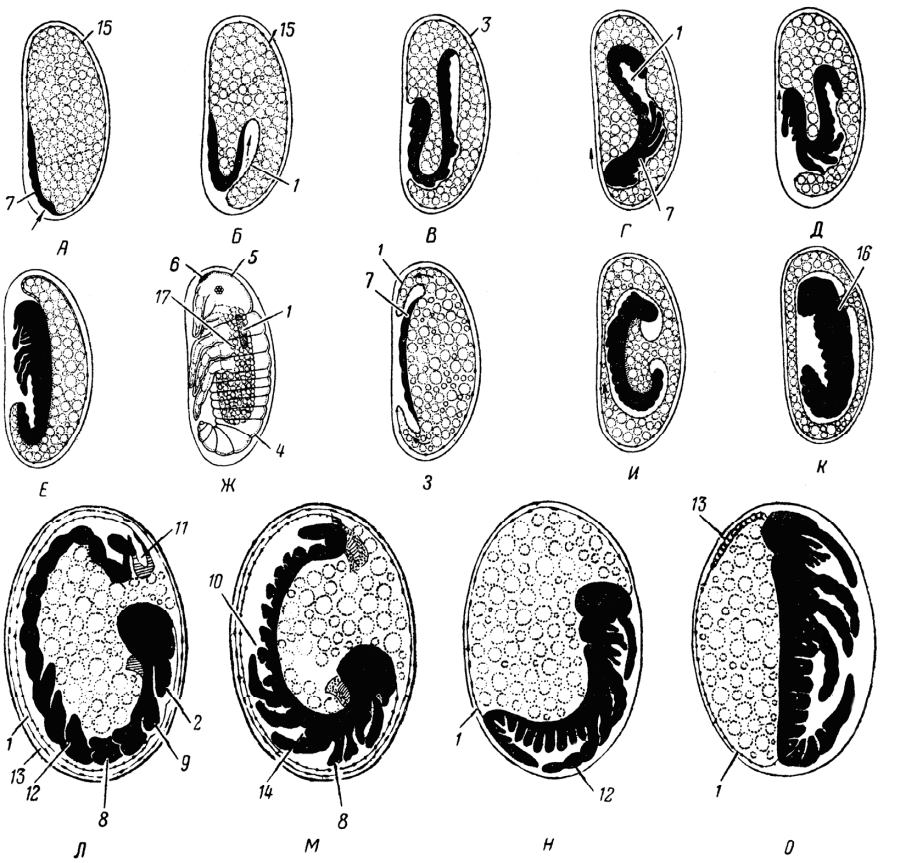


Рис. 66. Образование зародышевых оболочек и бластокинез у насекомых (по Шмидту, 1953):
А–Ж – при впяченной зародышевой полоске (стрекоза); *З–К* – при погруженной зародышевой полоске (бабочка); *Л–О* – при поверхностной зародышевой полоске (уховёртка).
1 – амнион и амниотическая полость; *2* – антенна; *3* – хорион; *4* – кутикула зародыша; *5* – кутикула личинки; *6* – зубец для прорывания хориона; *7* – зародыш; *8* – нижняя губа; *9* – мандибула; *10* – брюшные ноги; *11* – проктодеум; *12* – передние и задние грудные ноги; *13* – сероза; *14* – дыхальце; *15* – бластодерма; *16* – пупочный тяж; *17* – остатки желтка

Основным значением бластокинеза является максимальное использование питательного материала желтка в процессе развития, а также защита зародыша, развивающегося в яйце, которое откладывается во внешнюю среду.

Важными приспособлениями к защите зародыша насекомых от внешних воздействий являются, безусловно, и зародышевые оболочки: амнион и сероза

(см. рис. 66). Они предохраняют зародыш от травм и высыхания, причём формируются так, что не мешают зародышу получать питание. Если зародыш погружается внутрь желтка, например у бабочек, то чтобы не быть изолированным от желтка формирующимися зародышевыми оболочками, края амниона не срастаются, и зародыш может использовать для своего развития всю массу желтка. Тот участок, где края амниона не срастаются, и желток, находящийся в зародыше, сообщается с желточной массой, находящейся снаружи его, называют пупочным канатиком. **Пупочный канатик** имеет вид узкого канала, через который зародыш в течение всего развития снабжается питательными веществами.

Началом образования зародышевых оболочек считается появление вокруг зародышевой полоски круговой складки эктодермы, которая охватывает зародыш со всех сторон и полностью его накрывает. Края складки срастаются, и зародыш оказывается накрытым двумя оболочками: внутренней, или амнионом, и наружной, или серозой (рис. 67).

Амнион представляет собой непосредственное продолжение бластодермы, причём между амнионом и зародышем формируется амниотическая полость. В некоторых случаях, например у двукрылых и жёсткокрылых, образуется не одна круговая складка, а две – головная и хвостовая, которые в дальнейшем срастаются. Амнион сначала накрывает брюшную поверхность зародыша, затем разрастается на спинную сторону, следуя за зародышевой полоской. На спинной стороне тела края амниона срастаются, и зародыш лежит внутри чехла, состоящего из двух слоёв клеток – амниона и серозы (см. рис. 66, 67).

Сероза формируется как следствие образования амниона. Обычно амнион и серозная оболочка довольно тесно сближены между собой. Но в некоторых случаях пространство между этими оболочками оказывается заполненным желтком.

В случае когда зародышевая полоска погружается в желток вместе с прилегающим участком бластодермы, этот участок и превращается в амнион, а наружная бластодерма, накрывающая всё яйцо, становится серозной оболочкой.

У паразитических перепончатокрылых часто возникает только одна зародышевая оболочка, причём в тех случаях, когда зародыш полностью лишён желтка.

У бескрылых насекомых существует погружение зародыша внутрь желтка. В этом случае амнионом можно назвать погрузившуюся часть бластодермы, а серозой – накрывающую желток бластодерму. Интересно, что амниотическая полость у низших насекомых связана с внешней средой, а внутренняя часть бластодермы не обособляется от наружной.

Время возникновения зародышевых оболочек может быть различным. Чаще они начинают образовываться тогда, когда зародышевая полоска уже сформирована. Однако в ряде случаев, например у бабочек, зародышевые оболочки формируются очень рано, ещё до образования зародышевой полоски.

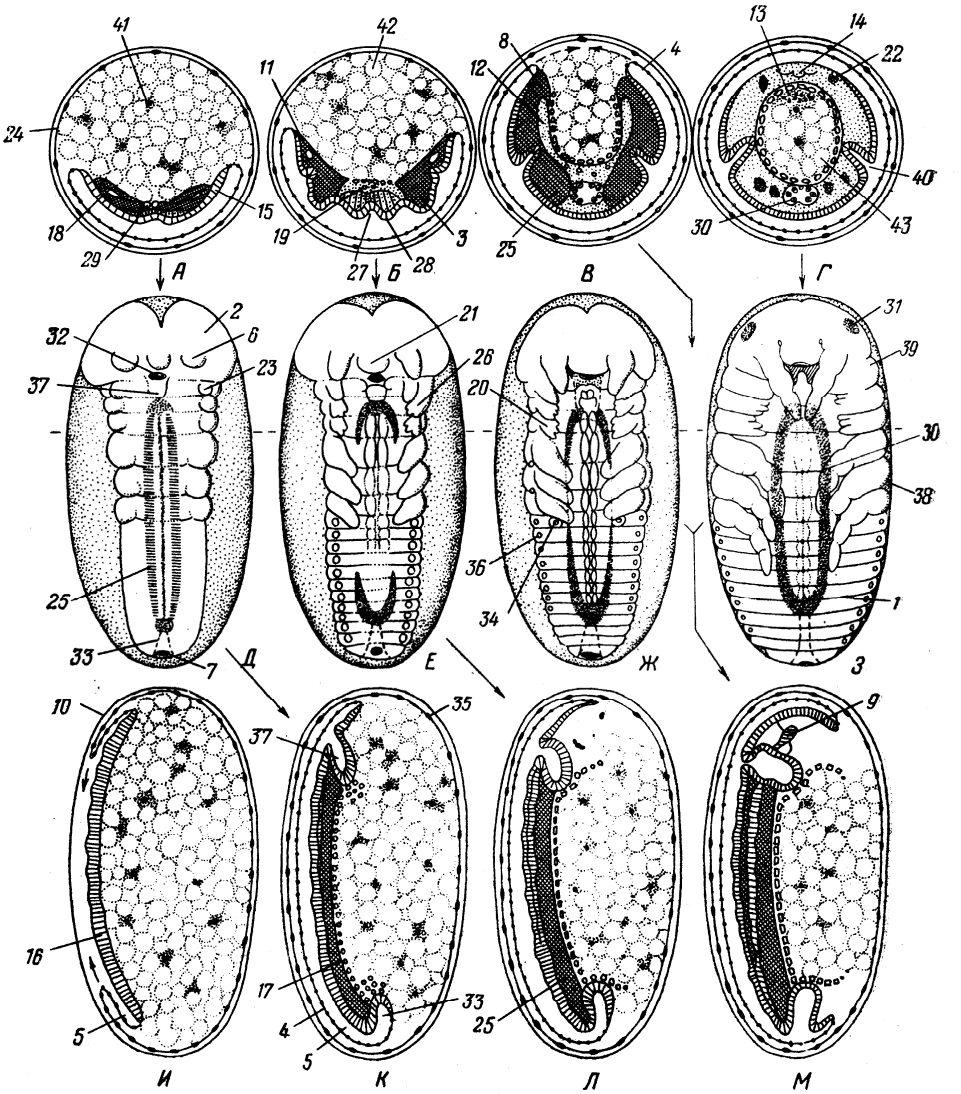


Рис. 67. Образование зародышевых оболочек при поверхностном положении зародышевой полоски, обособление энтомезодермы, брюшного мозга и энтодермы, образование конечностей у насекомых (по Шмидту, 1953): *А–Г* – поперечные разрезы; *Д–З* – зародышевая полоска с брюшной стороны; *И–М* – сагиттальные разрезы. *1* – брюшко; *2* – головная лопасть (акрон); *3* – жировое тело; *4* – амнион; *5* – амниотическая полость; *6* – антенна; *7* – задний проход; *8* – кардиобласты; *9* – головной мозг; *10* – хорион; *11* – целомические мешки; *12* – полость тела; *13* – дорзальный орган; *14* – сердце; *15* – эктодерма; *16* – зародышевая полоска; *17* – энтодерма; *18* – энтомезодерма; *19* – гемоциты; *20* – нижняя губа; *21* – верхняя губа; *22* – мышцы; *23* – мандибулы; *24* – желточная мембрана; *25* – мезодерма; *26* – максиллы; *27* – нервная бороздка; *28* – нервный валик; *29* – нейробласты; *30* – брюшной нервный ствол; *31* – глаз; *32* – рот; *33* – проктодеум; *34* – брюшные ноги; *35* – сероза; *36* – дыхальце; *37* – стомодеум; *38* – грудь; *39* – переднегрудь; *40* – трахеи; *41* – вителлофаги; *42* – желток; *43* – остатки желтка в кишечнике

У некоторых низших насекомых, например Collembola, зародышевые оболочки не формируются. Вместо них вокруг зародыша образуются гомогенные кутикулярные плёнки, напоминающие таковую ракообразных, паукообразных и многоножек.

Таким образом, основная функция эмбриональных оболочек (амниона и серозы) – защитная, и их возникновение в эволюции членистоногих связывают с переходом организмов к наземному образу жизни. Однако среди паукообразных, характеризующихся также наземным образом жизни, амнион и сероза формируются только у скорпионов. Но скорпионы – живородящи, их зародыши развиваются в теле матери, а значит, в меньшей степени, чем другие паукообразные, подвержены неблагоприятным влияниям условий наземной жизни. Согласно предположению П.П. Иванова (1937), эмбриональные оболочки скорпионов защищают зародыш от соприкосновения с жидкостями тела матери. Однако, по мнению О.М. Ивановой-Казас (1979), это маловероятно, так как эволюция скорпионов шла по линии усиления связи зародыша с организмом матери и редукции эмбриональных оболочек. Вероятно, оболочки возникли у предков скорпионов после их выхода на сушу, но до того, как они стали живородящими животными.

5.9. МЕТАМОРФОЗ У НАСЕКОМЫХ

Формирование органов у животных происходит в результате взаимодействия разных типов дифференцированных клеток как путём ближних взаимодействий клеток и тканей, так и на расстоянии с помощью особых диффундирующих регуляторов развития – гормонов.

Под контролем специфических гормонов, необходимых в очень малых дозах, осуществляется процесс метаморфоза у многих организмов, включая насекомых.

Под метаморфозом понимают реактивный процесс превращения личинки во взрослую форму, сопровождающийся сложными перестройками, захватывающими весь организм. В связи с этим возникает дифференциация постэмбрионального развития в основном на две фазы – личиночную (ларвальную) и взрослую (имагинальную). В некоторых случаях между этими двумя фазами существует промежуточная фаза – куколка.

Ювенильная личинка, например гусеница или червовидная личинка, по мере роста претерпевает ряд линек. Только что вылупившаяся личинка покрыта плотной кутикулой. Возможность роста обеспечивается сбрасыванием старой кутикулы и заменой её новой большего размера. Постэмбриональное развитие таких насекомых включает ряд последовательных линек, число которых является видовым признаком. Однако в ряде случаев факторы внешней среды могут увеличивать или сокращать число линек. Постэмбриональное развитие насекомых разде-

ляется линьками на ряд стадий, называемых возрастом. Личинка последнего возраста приступает к метаморфозной линьке и становится куколкой, которая не питается, а живет за счёт энергии пищи, потреблённой личинкой.

Личиночные формы значительно отличаются от взрослого организма, часто специализированы для выполнения определённых функций, например роста и/или расселения. Часто личиночная стадия является высокоспециализированной, характеризуется особыми условиями обитания и специфическими типами пищи. Личинки и взрослые животные обычно населяют разные места обитания. Разделение функций между личинками и взрослыми организмами часто оказывается исключительно чётким. Так, личинка морского ежа – плутеус – переносится на дальние расстояния морскими течениями, тогда как взрослый морской ёж ведёт практически неподвижный образ жизни. Специализированной функцией гусениц бабочек является питание, а взрослые формы приспособлены для полёта и размножения, причём часто лишены ротовых частей, необходимых для питания. Например, личинка подёнок развивается в течение нескольких месяцев, тогда как полностью сформированное крылатое насекомое живёт только в течение суток, спаривается и погибает.

У насекомых метаморфоз часто связан с разрушением личиночных тканей и замещением их совершенно иной популяцией клеток. Метаморфоз предполагает установление определённого соотношения между гормоном, необходимым для продолжения личиночного роста, и гормоном, стимулирующим новые процессы развития.

Существуют три основных типа развития насекомых (рис. 68). Для незначительного числа видов, например для ногохвосток, характерно прямое развитие без личиночной стадии. Другие насекомые претерпевают постепенный метаморфоз (**гемиметаболический**), или развитие **с неполным превращением** (саранча, клопы). В этом случае можно проследить преемственность между личиночными органами и органами взрослого насекомого. Зачатки крыльев, гениталий и других структур взрослого насекомого обнаруживаются при вылуплении насекомого и с каждой линькой становятся всё более зрелыми. Зачатки семенников и яичников обнаруживаются уже у личинок первого возраста. При последней линьке возникает крылатый половозрелый взрослый организм. Личиночная форма гемиметаболического насекомого называется **нимфой**. Таким образом, при неполном превращении внутренние изменения протекают постепенно и при переходе во взрослую фазу не сопровождаются коренной перестройкой всей личиночной организации, многие органы без существенных изменений сохраняются у имаго.

Голометаболические насекомые (мухи, жуки, бабочки), или насекомые **с полным превращением**, характеризуются наличием особой стадии – **куколки**. Между личиночной формой и взрослой стадией, отличающимися друг от друга строением тела и образом жизни, происходит внезапная и рез-

кая трансформация. Переход в состояние имаго требует коренной перестройки всей морфофизиологической и биологической организации насекомого. Эта перестройка происходит в фазе куколки и слагается из двух процессов – гистолиза и гистогенеза.

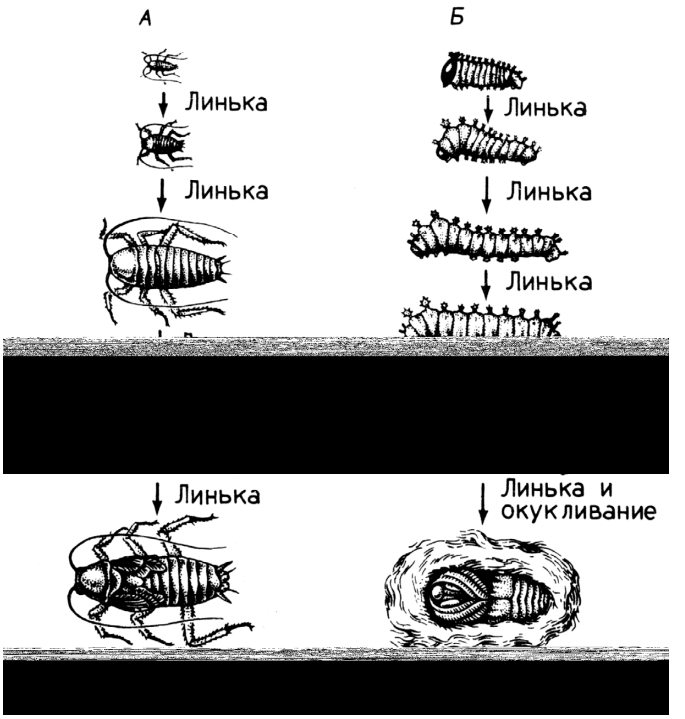


Рис. 68. Схема развития насекомых с метаморфозом (по Гилберту, 1995):
А – гемиметаболическое развитие; *Б* – голометаболическое развитие

Гистолиз – это уничтожение личиночных органов, распад внутренних органов. Процессы гистолиза включают фагоцитоз, лиоцитоз и автолиз. Фагоцитоз сопровождается проникновением и внедрением в ткани кровяных телец – гемоцитов, которые функционируют как фагоциты, разрушая и поглощая вещества тканей. Под воздействием ферментов гемоцитов происходят и химические изменения в тканях – внеклеточное переваривание тканей личинки, или лиоцитоз. В то же время протекает процесс автолиза, или самопереваривание тканей.

Гистолиз в основном протекает в фазе куколки, но начинается ещё в конце жизни личинки последнего возраста. Такая личинка прекращает питание, движение, сокращается в размерах и по существу является уже особой стадией – предкуколкой. После линьки предкуколка превращается в настоящую куколку. Вскрытие куколки показывает, что её внутренние органы превращены в жидкую коллоидальную массу, находятся в недифференцированном состоянии. Гистолиз захватывает мышечную систему, отчего предкуколка становится неподвижной, и пищеварительную систему, но не затрагивает нервной и половой системы, а также спинного сосуда. Их развитие и дифференцировка происходят непрерывно, без разрушения, что связано с их важными функциями в индивидуальной и видовой жизни насекомого.

Гистолиз сменяется процессом создания тканей и органов имагинальной стадии – **гистогенезом**. Источником образования новых тканей и органов являются продукты гидролиза, т.е. недифференцированный исходный материал. Старое тело личинки подвергается упорядоченной деструкции по мере того, как из скоплений недифференцированных клеток – **имагинальных дисков** (или гистиобластов) – развиваются органы взрослого животного.

Имагинальные диски представляют собой группы клеток, из которых возникают те или иные ткани и органы (рис. 69). Эти зачатки закладываются задолго до окукливания и находятся в малодеятельном состоянии.

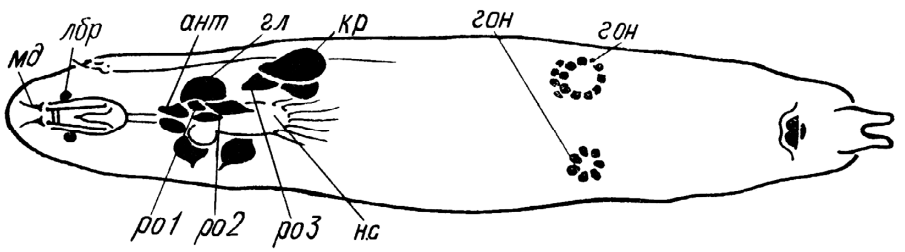


Рис. 69. Имагинальные диски у *Drosophila* (по Захваткину, 1975): *мд* – мандибулы; *н.с* – нервная система; *лбр, ант, ро 1 – ро 3, гл, кр, гон* – имагинальные диски лабрума, антенн, первых, вторых и третьих ног, глаз, крыльев, полового аппарата

После окончательного формирования взрослого насекомого (имаго) происходит последняя имагинальная линька, в ходе которой куколка сбрасывает покровы и появляется половозрелое насекомое.

Таким образом, при голометаболическом развитии в личинках существуют две популяции клеток: личиночные клетки, функционирующие на ювенильных стадиях, и имагинальные клетки, расположенные кластерами и начинающие дифференцировку только после определённого сигнала.

Процессы, происходящие в имагинальных дисках, хорошо изучены у дрозофилы. У *Drosophila* различают десять пар имагинальных дисков, из которых образуются покровы взрослого насекомого, за исключением брюшка, и генитальный диск, формирующий репродуктивные структуры. Эпидермис брюшка образуется из небольшой группы имагинальных клеток – гистиобластов, которые лежат в области личиночной кишки. Другие скопления гистиобластов, расположенные по всему телу личинки, дают начало внутренним органам взрослого насекомого. Имагинальные диски хорошо видны в виде локальных утолщений эпидермиса у только что вылупившейся личинки (рис. 69, 70).

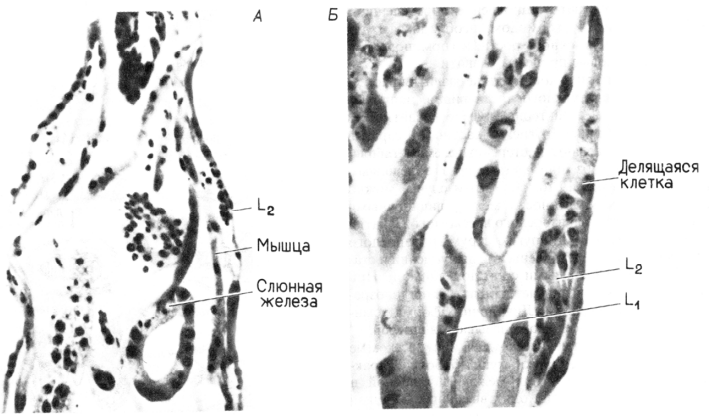


Рис. 70. Развитие имагинального диска второй грудной ноги у *Drosophila* (по Гилберту, 1995): *А* – поперечный срез 14-часовой личинки; *Б* – поперечный срез 30-часовой личинки после 3-часового воздействия колхицина для накапливания делящихся клеток. L_1 – диск проторакальной ноги; L_2 – эпидермальный зачаток диска мезоторакальной ноги

Имагинальный диск глаза-антенны содержит 70 клеток, имагинальный диск крыла – 38 клеток, диск жужжальца – 20, ноги – от 36 до 45 клеток, диск гениталий состоит из 64 клеток. Клетки имагинальных дисков способны к быстрому делению в соответствующее время, тогда как большая часть клеток личинки характеризуется низкими митотическими возможностями. По мере пролиферации клеток имагинального диска формируется трубкообразный эпителий, который закручивается в компактную спираль. При этом наиболее крупный диск крыла состоит уже приблизительно из 60 тысяч клеток, а количество клеток в диске ноги или жужжальца составляет около 10 тысяч. При метаморфозе эти клетки дифференцируются и выворачиваются (рис. 71). Клетки центральной части диска дают начало наиболее дистальным участкам ноги, таким как коготок и лапка, тогда как периферические клетки диска формируют проксимальные структуры, например тазик и прилежащий эпидермис. Дифференцированные клетки придатков и эпидермиса секретируют кутикулу, соответствующую данной области.

Изначально имагинальные диски состоят из эпидермальных клеток. Однако в начале развития небольшое число так называемых адэпителиальных клеток мигрирует в диск. Эти клетки в процессе метаморфоза личинки участвуют в образовании мышечных и нервных элементов.

Процессу выворачивания имагинальных дисков предшествует синтез РНК и белков. Путём взаимодействия клеточных поверхностей формируется система актиновых микрофиламентов и клеточной коммуникации. В культуре процесс выворачивания имагинальных дисков может быть инициирован путём добавления в среду гормона линьки – экдистерона.

В процессе метаморфоза насекомых происходит значительная реконструкция нервной системы. Часть нейронов гибнет, другая часть начинает выполнять новые функции, или дифференцируется новый набор нейронов с новыми функциями. То есть нейроны, которые связаны с разрушающимися тканями, либо гибнут, либо меняют свою специализацию. Например, у гусеницы бражника *Manduca* нерв, иннервирующий мышцу ложной ножки, обладает независимой чувствительностью к экдистерону и гибнет одновременно со своей личиночной тканью-мишенью. Для моторного нейрона, иннервирующего вторую косую мышцу личинки, характерна другая ситуация. Ткань-мишень нейрона гибнет, а нерв начинает иннервировать новообразованную взрослую четвёртую дорзальную наружную мышцу, дифференцирующуюся в ходе метаморфоза.

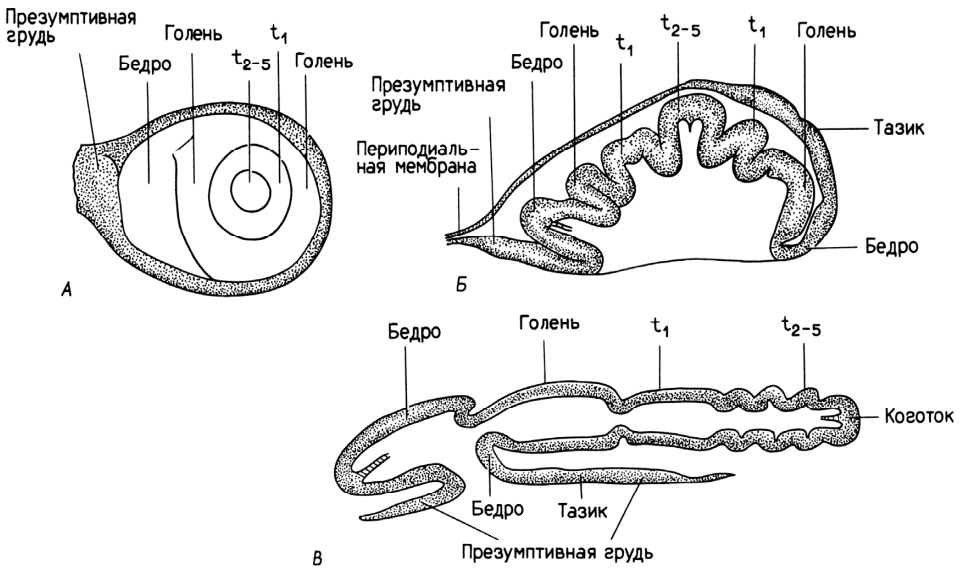


Рис. 71. Схема процесса выворачивания диска ноги у дрозофилы (по Гилберту, 1995): *А* – вид поверхности диска до выворачивания; *Б, В* – продольные срезы через выворачивающийся и вывернутый диск ноги соответственно. t_1 – основание лапки; $t_{2–5}$ – тарзальные сегменты 2–5

В некоторых случаях личиночные функции начинают осуществляться другими областями взрослого организма. Например, у личинки светляка парный орган свечения располагается на последнем, восьмом брюшном сегменте, нейроны которого контролируют люминесценцию. В процессе метаморфоза на шестом и седьмом сегментах также развиваются фотогенные клетки и нервы, контролирующие свечение. К концу окукливания только эти сегменты несут органы свечения. Если у личинки удалить эти органы, у взрослого насекомого они всё равно образуются. То есть функцию ганглиев восьмого сегмента начинают выполнять ганглии шестого и седьмого сегментов.

Метаморфоз у насекомых регулируется двумя главными эффекторными гормонами – экдистероном и ювенильным гормоном (ЮГ), которые находятся под контролем нейросекреторных гормонов мозга (рис. 72).

Процесс линьки инициируется в мозге, нейросекреторные клетки которого в ответ на нервный, гормональный или средовой сигналы выделяют проторакотропный гормон (ПТТГ). ПТТГ – пептидный гормон с молекулярной массой 40 000 дальтон, который стимулирует образование экдизона клетками проторакальной железы.

Экдизон – это прогормон, который должен перейти в активную форму – экдистерон. Этот переход осуществляется благодаря гемсодержащей оксидазе в митохондриях периферических тканей, например в жировом теле. Каждая линька происходит в результате двух импульсов секреции экдистерона. Первый импульс вызывает небольшое повышение концентрации экдизона в гемолимфе личинки и необходим только при метаморфозной линьке. Второй импульс вызывает значительное повышение концентрации гормона и инициирует события, связанные с линькой, но не зависящие от гормонального статуса личинки во время первого гормонального пика: эпидермальные клетки синтезируют ферменты, переваривающие и реутилизирующие компоненты кутикулы.

В некоторых случаях, например у бабочки *Cecropia*, линька находится под контролем факторов окружающей среды. Так, у бабочки гормон ПТТГ перестаёт выделяться после формирования куколки, которая остаётся в состоянии покоя (диапаузы) в течение зимы. Если после двухнедельного воздействия холодом перенести куколку в более тёплое место, у бабочки начнется процесс линьки.

Второй главный гормон – ювенильный – образуется в *corpora allata,* или прилежащих телах. Секреторные клетки *corpora allata* активны в течение личиночных линек, но прекращают функционировать при метаморфозной линьке. ЮГ препятствует наступлению метаморфоза. В присутствии ювенильного гормона стимулированная экдизоном линька завершается переходом личинки в новый возраст. У личинки последнего возраста синтез ювенильного гормона постепенно снижается до критического порогового значения.

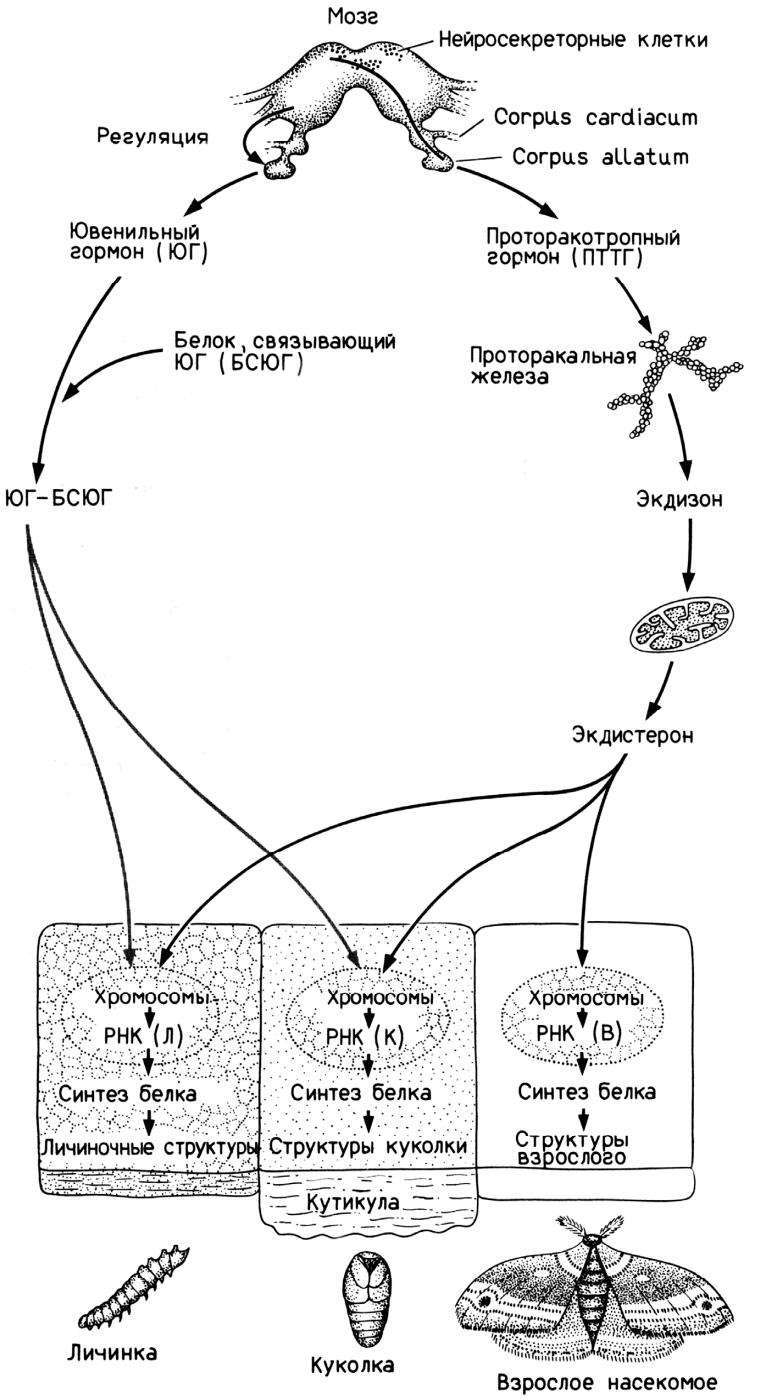


Рис. 72. Схема контроля линьки и метаморфоза у табачного бражника (по Гилберту, 1995)

Это событие индуцирует выделение мозгом ПТТГ, который в свою очередь стимулирует проторакальную железу к синтезу и секреции большого количества экдизона. Образовавшийся экдистерон на фоне относительно небольшого содержания ювенильного гормона переводит клетки на путь формирования куколки. Последующая линька, протекающая при пониженном количестве ювенильного гормона, продвигает развитие организма от личинки к куколке. В процессе окукливания *corpora allata* не секретирует ювенильный гормон, и стимулированная экдизоном куколка переходит к метаморфозу во взрослое насекомое. Удаление *corpora allata* у личинки вызывает её преждевременный метаморфоз в недоразвитый взрослый организм. Воздействие же экзогенным ювенильным гормоном на личинку последнего возраста может отсрочить линьку куколки (рис. 73).

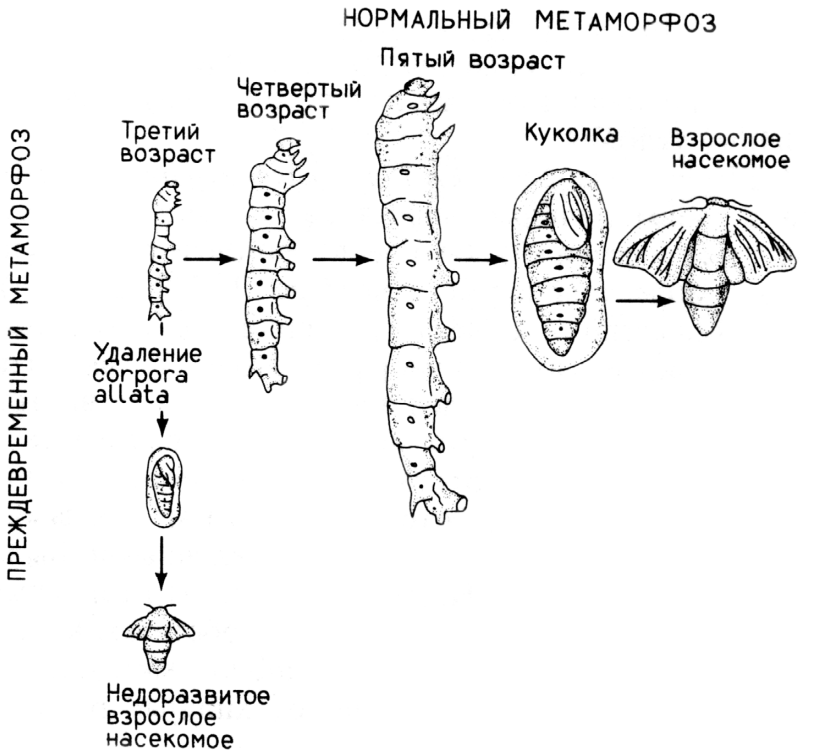


Рис. 73. Схема нормального и преждевременного метаморфоза тутового шелкопряда, индуцированного удалением *corpora allata* у личинки третьего возраста (по Гилберту, 1995)

Таким образом, метаморфоз происходит в том случае, если экдистерон воздействует на имагинальные диски в отсутствие ювенильного гормона. Вероятно, экдистерон индуцирует синтез белков, активируя образование поздних пуфов. Если ювенильный гормон присутствует во время первого импульса экдистерона, то ранние пуфы образуются как обычно, но образование поздних пуфов подавлено.

ГЛАВА 6. ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Эмбриональное развитие беспозвоночных животных подробно описано в работах О.М. Ивановой-Казас (1975, 1977, 1979) и Ю.А. Захваткина (1975). Поэтому в данной главе ограничимся только рассмотрением особенностей развития представителей основных групп беспозвоночных животных в порядке их возрастающей эволюционной продвинутости с акцентом на соотношении процессов эмбриогенеза и постэмбриогенеза, а также особенностей их жизненных циклов.

6.1. РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОСНОВНЫХ ГРУПП БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

6.1.1. Тип Губки – Spongia (=Porifera)

Губки – наиболее примитивные многоклеточные, преимущественно морские сидячие животные. Классификация губок основана на строении и химическом составе скелета. Различают известковых губок – класс Calcarea, скелет которых представлен известковыми спикулами, и неизвестковых губок, представленных двумя классами. Класс Hexactinellida включает стеклянных губок, имеющих скелет из кремнезёма и шестилучевые (трёхосные) спикулы. Класс Demospongia включает неизвестковых губок с четырёхлучевыми иглами или без них (отряд Tetraxonida) и кремнероговых губок (отряд Cornacuspongia), скелет которых состоит из кремневых игол и спонгиновых тяжей.

Среди губок встречаются как раздельнополые формы, так и гермафродиты. В случае гермафродитизма половые клетки созревают неодновременно, что устраняет самооплодотворение. Специальных половых желёз у губок нет. По поводу происхождения половых клеток губок существует две точки зрения. Согласно первой половые клетки развиваются из амебоидных элементов мезоглеи – археоцитов, согласно второй – из дифференцированных хоаноцитов. Размеры яиц у губок варьируют от 40–50 мк у *Sycon* до 400–500 мк у *Aclocia*.

Начальные стадии развития яйца протекают внутри материнского организма. Яйцекладущие формы встречаются редко (отр. Tetraxonida – *Tethya, Cliona* и др.). Яйца лишены яйцевых оболочек, но у живородящих форм за счёт клеток матери часто образуется оболочка (плацентарная), играющая роль в питании зародыша. Сперматозоиды выбрасываются в воду и с током воды попадают в тело

другой губки, где происходит оплодотворение. У роговой губки *Hippospongia communis* оплодотворение происходит с помощью клетки-носительницы и с образованием сперматоцисты.

У большинства известковых губок дробление полное, радиальное, чаще равномерное (рис. 74). В результате дробления образуется бластула, все клетки которой несут жгутики. В таком виде зародыш выходит из тела материнской особи и превращается в свободноплавающую бластулоподобную личинку, в которой начинается процесс гаструляции, обычно протекающей по типу множественной или униполярной иммиграции (рис. 75).

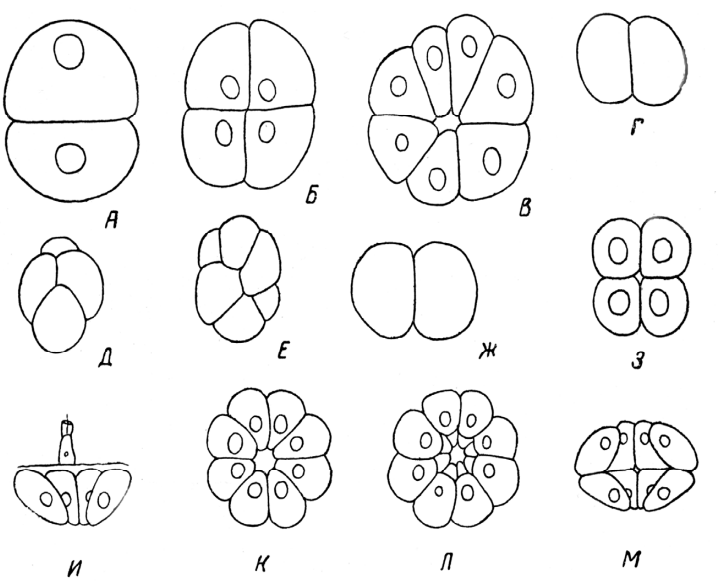


Рис. 74. Дробление у известковых губок (по Шмидту, 1953):
А–В – Clathrina; *Г–Е – Sycandra*; *Ж–М – Sycon raphanus*

Например, у известковой губки *Clathrina* (отр. Homocoela) образуется целобластула с полостью внутри и стенками из более или менее одинаковых жгутиковых клеток (см. рис. 75, *А, Б*). В результате иммиграции (первичная гаструляция) часть жгутиковых клеток погружается в полость бластулы, жгутики утрачиваются, и клетки приобретают амебоидную форму. Возникает двуслойная личинка с покровными жгутиковыми и внутренними крупными амебоидными клетками, называемая **паренхимулой**, с которой начинается постэмбриональный период. Поплавав некоторое время, паренхимула прикрепляется передним концом к субстрату и переходит в стадию куколки (рис. 76). Во время метаморфоза куколки происходят радикальные изменения во взаимном расположении клеток (вторичная гаструляция). При этом наружные мелкие жгутиковые клетки теряют жгути-

ки, погружаются внутрь и дают начало воротничковому эпителию, а внутренние амебоидные клетки выходят на поверхность и образуют покровный клеточный слой пинакоцитов и мезоглеи губок.

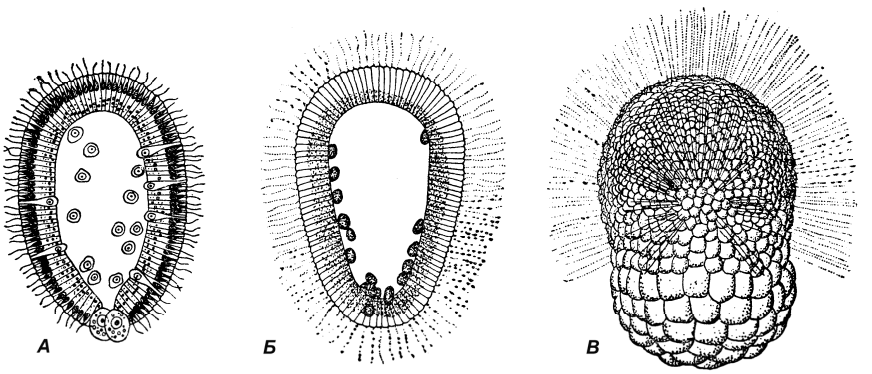


Рис. 75. Личинки известковых губок (по Шмидту, 1953).
Гаструляция путём множественной иммиграции у *Clathrina blanca* (*А*)
и *Clathrina reticulum* (*Б*); амфибластула *Leucosolenia* (*В*)

Превращение бластулоподобной личинки в паренхимулу очень напоминает процесс гаструляции. Наружный жгутиковый слой паренхимулы может рассматриваться как эктодерма, а внутренняя масса клеток – как энтодерма. Однако в процессе метаморфоза куколки элементы личинки, соответствующие по всем признакам эктодерме, оказываются внутри и дают выстилку парагастральной полости (кишечник), а внутренние клетки, напоминающие энтодерму, перемещаются на поверхность зародыша и формируют покровы.

Однако у губки *Leucosolenia,* относящейся к этому же отряду Homocoela, развитие более сходно с развитием представителей другого отряда известковых губок – отряда Heterocoela (см. рис. 75, *В*; 77).

Наиболее изученным представителем отряда Heterocoela является губка *Sycon* (рис. 78). Яйцо дробится полностью, неравномерно, сначала синхронно. Характерны кольцевые борозды, причём первые три плоскости дробления оказываются меридиональными и пересекаются на главной оси яйца. В результате образуется 8 бластомеров, лежащих венчиком в одной плоскости, – формируется однослойный зародыш, называемый стомобластулой с отверстием – фиалопором. Четвёртое деление проходит в экваториальной плоскости, поэтому 16-клеточный зародыш состоит из двух слоёв клеток. Верхний слой представлен более крупными клетками, имеющими зернистую цитоплазму. Нижние клетки содержат пигмент. Начиная с пятого деления, дробление становится асинхронным. Нижние клетки начинают делиться более быстро, становятся мелкими и многочисленными.

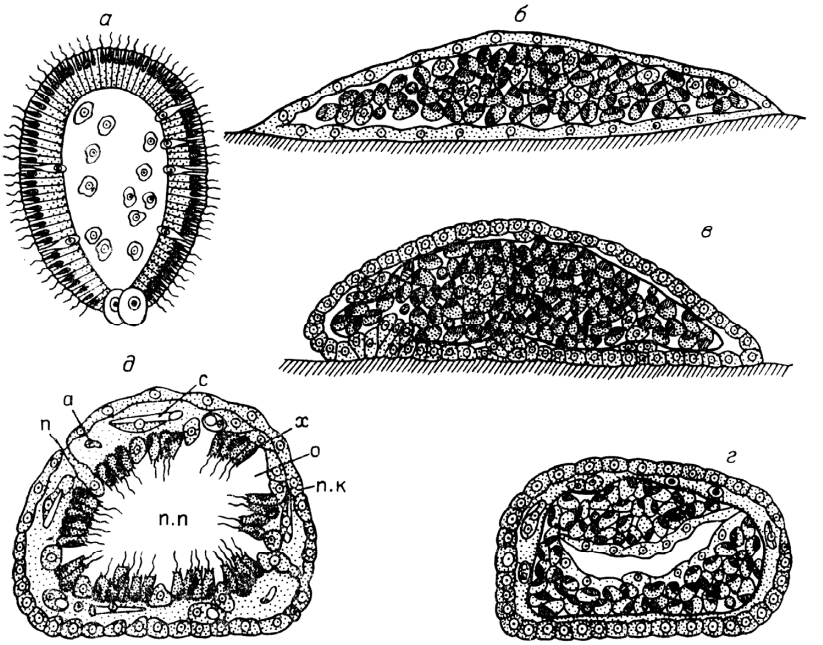


Рис. 76. Развитие *Clathrina blanca* (по Ивановой-Казас, 1975):
а – свободноплавающая личинка; *б–д* – куколка в 1, 2, 3, 4-й день метаморфоза соответственно.
а – амёбоцит; *о* – будущий оскулум; *п* – будущая пора; *п.к* – слой пинакоцитов;
п.п – парагастральная полость; *с* – спикула; *х* – хоаноцит

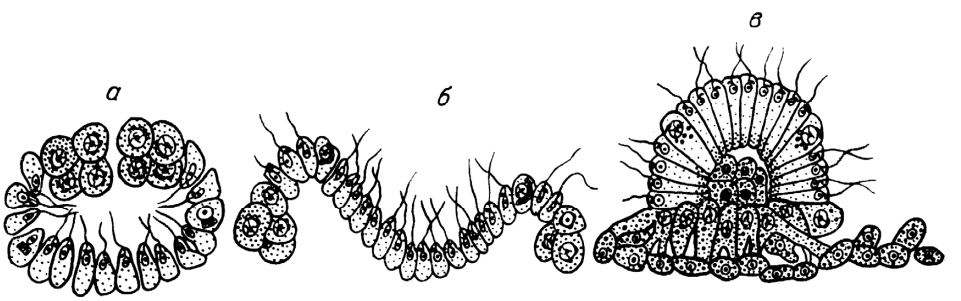


Рис. 77. Эмбриональные стадии развития *Leucosolenia botryoides*
(по Ивановой-Казас, 1975): *а* – стомобластула; *б* – экскурвация; *в* – амфибластула

К концу дробления формируется уплощённая стомобластула, состоящая из 32 макромеров и около 250 микромеров. На верхнем полюсе между макромерами остается отверстие – фиалопор. Микромеры на концах, обращённых внутрь бластоцеля, формируют жгутики. Затем происходит выворачивание стомобластулы через растянувшийся фиалопор. Этот процесс напоминает экскурвацию при фор-

мировании колонии *Volvox*. В результате выворачивания стомобластулы макромеры, лежавшие у верхнего полюса зародыша, оказываются на нижнем полюсе, а жгутиковые клетки, наоборот, оказываются наверху. После замыкания фиалопора образуется характерная личинка – амфибластула, которая состоит из двух различных половин. Передняя половина состоит из мелких высоких жгутиковых клеток со светлой плазмой, а задняя – из крупных округлых с зернистой цитоплазмой клеток.

Затем в зародыше начинается процесс, напоминающий гаструляцию (первичная гаструляция): крупные клетки, находящиеся на заднем полюсе личинки, погружаются внутрь бластулы и заполняют бластоцель. Поскольку такое состояние продолжается недолго, а впятившаяся крупноклеточная часть вновь выворачивается наружу, данная стадия была названа псевдогаструлой.

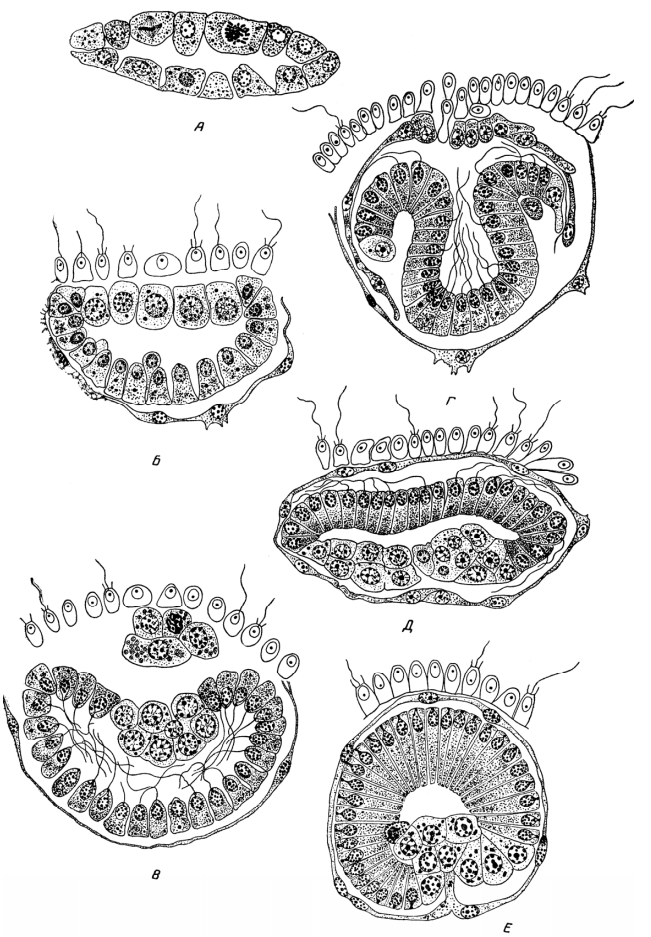


Рис. 78. Развитие губки *Sycon raphanus* (по Шмидту, 1953): *А–Б* – стомобластула; *В* – дифференцировка клеток стомобластулы в жгутиковые; *Г–Д* – выворачивание стомобластулы (экскурвация); *Е* – молодая амфибластула

Амфибластула выходит через оскулум из материнского организма и представляет собой свободноплавающую личинку. Затем жгутиковая половина впячивается (вторичная гаструляция), и личинка прикрепляется к субстрату впяченной стороной, удерживаясь с помощью псевдоподий нижних клеток (рис. 79). Из внутреннего (жгутикового) слоя формируются жгутиковые воротничковые клетки, выстилающие внутреннюю полость сидячей молодой губки. Наружный слой преобразуется в кожный покров, который отделяет клетки, образующие скелетные иглы. Интересно, что на одном из полюсов бластулы иногда очень рано появляются клетки, резко отличающиеся от остальных, из которых впоследствии произойдут половые клетки.

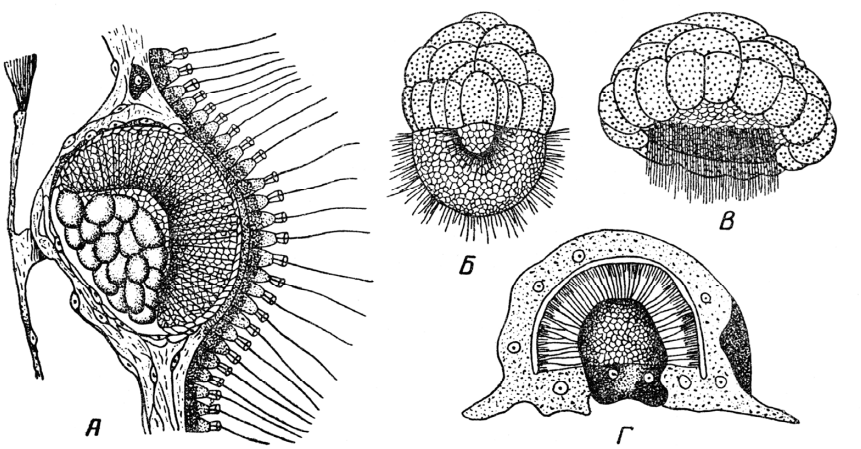


Рис. 79. Амфибластула *Sycon raphanus* и её прикрепление к субстрату (по Шмидту, 1953):
А – амфибластула в теле материнского организма; *Б* – свободноплавающая амфибластула;
В – амфибластула перед прикреплением к субстрату уплощённым полюсом;
Г – начало метаморфоза

У неизвестковых и некоторых других губок развитие имеет ряд особенностей (рис. 80). Например, у губок *Axinella, Myxilla* и др. дробление яйца полное. Первое и второе деления дробления протекают в меридиональном направлении, третье – в экваториальном. Стадия восьмиклеточной розетки не образуется, а клетки смещаются относительно друг друга и располагаются, как при спиральном дроблении. У кремнероговых губок, например *Chalinula, Haliclona, Spongilla, Ephydatia* и др., дробление чаще неправильное и завершается образованием неравномерной морулы. Гаструляция обычно протекает путём эпиболии. При этом мелкие бластомеры (микромеры) окружают более крупные макромеры, и происходит дифференциация клеточных элементов: на поверхности формируется жгутиковый эпителий, внутри – амёбоциты, колленциты, склеробласты, и начинается образование спикул.

Таким образом, постэмбриональное развитие губок начинается со стадии бластулы (у других животных это эмбриональная стадия) – амфибластулы или целобластулы, в которых начинается процесс гаструляции (см. рис. 75).

Почти у всех губок в той или иной форме происходят процессы, напоминающие гаструляцию, например: мульти- или униполярная иммиграция (*Clathrina, Halisarca*), погружение плотной клеточной массы (*Sycon*), эпиболия (*Ephydatia*), вторичная деламинация (*Myxilla, Haliclona*). В результате образуется личинка с мелкими жгутиковыми клетками на поверхности, по всем признакам напоминающими эктодерму, и с более крупными амебоидными клетками внутри, соответствующими энтодерме. Однако во время метаморфоза экто- и энтодерма меняются местами. Дермальный слой губки образуется за счёт энтодермы, а эктодерма у большинства губок образует выстилку пищеварительных полостей, т.е. происходит инверсия зародышевых листков – явление, характерное только для губок. Извращение зародышевых пластов имеет палингенетическое значение, более выражено у низкоорганизованных форм в связи с тем, что морфогенетическое значение эктодермы в процессе эволюции всё больше ограничивается.

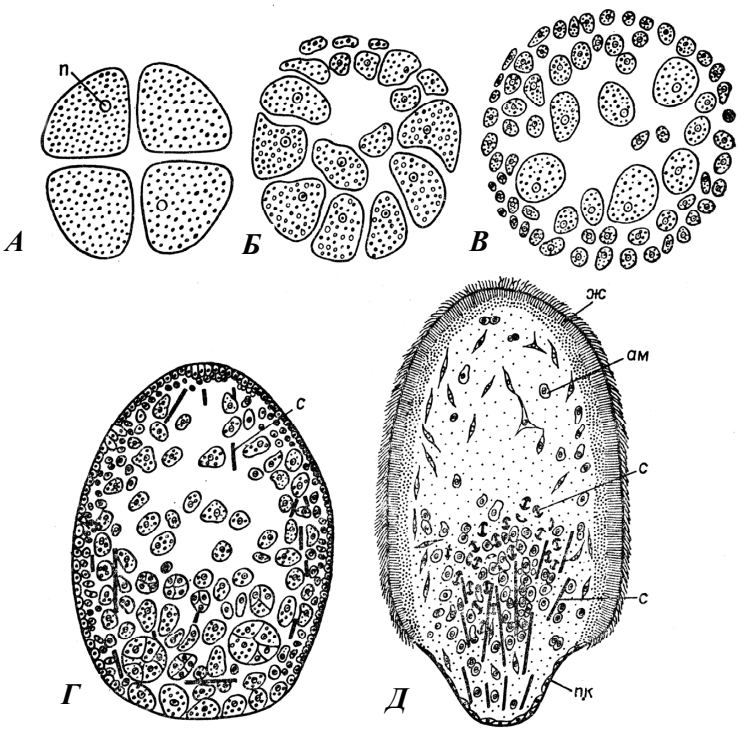


Рис. 80. Развитие *Myxilla rosacea* (по Ивановой-Казас, 1975):
А–Б – стадии дробления; *В* – эпиболия; *Г* – поздний зародыш; *Д* – паренхимула.
ам – амёбоциты; *жс* – жгутиковый эпителий; *п.к* – слой пинакоцитов; *с* – спикулы

Существуют разные точки зрения на проблему зародышевых листков у губок. Если рассматривать происхождение губок от воротничковых жгутиконосцев независимо от других многоклеточных, то вопрос о зародышевых листках вообще отпадает. Однако большинство учёных признают процесс образования зародышевых листков у губок, но рассматривают истинную гаструляцию по-разному. Согласно первому мнению, истинная гаструляция и образование зародышевых листков происходит во время формирования личинки у губок, а во время метаморфоза происходит извращение зародышевых листков. По другому мнению, истинная гаструляция протекает, наоборот, именно в процессе метаморфоза.

Таким образом, развитие губок глубоко дезэмбрионизовано. Зародыш выходит фактически будучи эмбрионом – на стадии бластулы, и процессы, характерные для эмбрионального периода (гаструляция, органогенез), идут уже во внешней среде. После того как сложились основные черты организации губок, их онтогенез, отражавший на первых порах их филогенетическую историю, в свою очередь подвергся эволюционным преобразованиям. Выделяют три типа развития губок (Иванова-Казас, 1975).

Первый тип развития – наиболее примитивный (например, у *Clathrina, Halisarca*) и характеризуется наличием бластулоподобной личинки. Личинка состоит из эквипотенциальных жгутиковых клеток, дифференциация которых начинается достаточно поздно. Гаструляция протекает путём иммиграции (один из первичных способов гаструляции), в результате чего бластула превращается в паренхимулу. Паренхимула рекапитулирует организацию фагоцителлы, где наружная жгутиковая эктодерма соответствует кинобласту, а внутренние амебоидные клетки, хотя и не способные к самостоятельному питанию, – фагоцитобласту. При переходе к сидячему образу жизни происходит извращение зародышевых листков – онтогенетическое повторение филогенетического процесса.

Второй тип развития характерен для более высокоорганизованных известковых губок отряда Heterocoela (например, *Sycon*). Ранняя дифференциация бластомеров на два основных типа приводит к образованию амфибластулы. При этом жгутиковые клетки (эктодерма, или кинобласт) более специализированы и не способны превращаться в другие клеточные формы. Зернистые клетки (энтодерма, или фагоцитобласт) сохраняют широкие потенции. Так называемая «псевдогаструляция» у *Sycon* является истинной гаструляцией, но очень непродолжительной, так как происходящие при этом перемещения зародышевых листков при дальнейшем метаморфозе подвергаются переделке. Такое ослабление и устранение из развития процессов, утративших своё морфогенетическое значение, – одна из основных тенденций эволюции онтогенеза вообще. Впячивание жгутиковой половины амфибластулы, происходящее до прикрепления личинки, – это процесс, похожий на истинную гаструляцию и обеспечивающий в результате окончательное распределение клеточного материала (суть процесса гаструляции Metazoa), но

тем не менее являющийся только вторично возникшей имитацией гаструляции. Амфибластула является высокоспециализированной личиночной формой, обладающей особыми органами чувств, поэтому первичные черты развития в данном случае почти вытеснены вторичными изменениями.

Третий тип развития – это другое направление эволюции онтогенеза, специфичное для неизвестковых губок (например, представителей класса Demospongia). Для большинства губок характерно значительное содержание желтка в яйце. Дробление становится неправильным и неравномерным, в результате образуется морула. Гаструляция протекает путём эпиболии или вторичной деламинации. В связи с ранней дифференциацией клеток в различных направлениях паренхимула имеет в своём составе все основные клеточные формы взрослой губки, при этом метаморфоз сводится только к пространственному их перераспределению и перемещения клеток незначительны. Жгутиковый эпителий личинки (эктодерма, кинобласт) превращается в чисто личиночную структуру и в процессе метаморфоза дегенерирует, т.е. его значение как зародышевого листка замаскировано. Всё остальное тело губки строится за счёт внутренней клеточной массы (энтодермы, или фагоцитобласта). Отсутствие извращения зародышевых листков и сравнительная простота развития являются вторичными явлениями.

Таким образом, в развитии губок наряду с такими примитивными чертами, как амебоидная подвижность растущих ооцитов и их способность к фагоцитозу, небольшое количество желтка в яйце, отсутствие яйцевых оболочек, наличие бластулоподобной личинки и первичных способов гаструляции, имеются и вторично приобретённые черты. Эти вторичные признаки могут быть связаны как с эволюцией взрослых губок, так и с усовершенствованием самого процесса развития. Также в эволюции онтогенеза губок наблюдается тенденция к ранней дифференциации клеток. Образование у паренхимулы скелетных игол и жгутиковых камер (*Ephydatia, Spongilla*) является примером гетерохронии.

6.1.2. Тип Стрекающие – Cnidaria (=Coelenterata)

Стрекающие являются примитивными радиально-симметричными животными и состоят из двух слоёв клеток: покровного эпителия (эктодермы) и выстилки пищеварительной полости (энтодермы). Эктодерма может выделять на своей поверхности органическую оболочку, называемую текой, или перидермой (например, у Hydrozoa), или плотный известковый скелет (например, у Hexacorallia). Между экто- и энтодермой формируется слой мезоглеи.

Стрекающие – это преимущественно морские одиночные или чаще колониальные животные. Некоторые пресноводные виды, например гидра, характеризуются огромным распространением.

У стрекающих встречается два типа организации: медуза и полип. **Полипы** ведут прикреплённый образ жизни, имеют цилиндроподобное тело и размножаются бесполым путём. **Медузы** – это свободноживущие организмы, имеющие колоколообразную форму тела и размножающиеся половым путём. Обычно в жизненном цикле Стрекающих происходит правильное чередование медузоидного (полового) и полипоидного (бесполого) поколений, или метагенез. Такой сложный жизненный цикл и откладка половых продуктов в воду характерны для морских организмов, так называемых метагенетических форм. У пресноводных кишечнополостных, так называемых гипогенетических форм, встречаются различные изменения жизненного цикла, когда утрачивается метагенез, т.е. одно из поколений частично или полностью редуцируется.

Тип Cnidaria делится на три класса: Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa.

Класс Hydrozoa – Гидрозои

Гидрозои являются наиболее низкоорганизованными кишечнополостными и подразделяются на два подкласса: Hydroidea (Гидроидные) и Siphonophora (Сифонофоры). Среди Гидроидных встречаются представители, жизненный цикл которых характеризуется более или менее хорошо выраженным метагенезом (отряд Leptolida), или отсутствием медузодного поколения (отряд Hydrida), или отсутствием полипоидной стадии (отряд Trachylida). Сифонофоры – это полиморфные колонии, члены которой представляют собой видоизменённые полипы и медузы и выполняют разнообразные функции.

Половые клетки у Hydrozoa могут образовываться из интерстициальных или из обычных эпителиальных клеток. Например, у кишечнополостного *Clava multicornis* яйца развиваются из энтодермы, а сперматозоиды – из эктодермы. Оогонии и ооциты в начале периода роста подвижны и способны к фагоцитозу. У некоторых *Tubularia* питание ооцитов осуществляется двумя способами: путём захвата и внутриклеточного переваривания ооцитом других ооцитов или путём слияния крупных ооцитов друг с другом. Только одно ядро остаётся жизнеспособным, а остальные подвергаются пикнотической дегенерации и медленно рассасываются. При обоих способах питания в ооцитах *Tubularia* накапливается большое количество полупереваренных остатков ядер, так называемых псевдоклеток.

У некоторых свободноплавающих гидромедуз развитие зародышей идёт без оплодотворения на хоботке матери, например у *Margelopsis haeckeli*, у которых самцы не найдены. Образуются яйца двух сортов: мелкие, бедные желтком летние яйца (d = 125 мк), и крупные, богатые желтком зимние яйца (d = 187 мк). Отделившись от хоботка матери, крупные яйца прикрепляются ко дну, одеваются оболочкой (перидермой) и в таком виде перезимовывают.

Зрелые яйца гидрозоев лишены яйцевых оболочек, обычно содержат немного желтка, который располагается в центральной части яйца (в эндоплазме), а на поверхности различается прозрачный ободок свободной от желтка эктоплазмы. Полярность яйца у гидроидов выражена слабо и проявляется только в положении ядра. Редукционные тельца, маркирующие положение анимального полюса, рано отпадают. У некоторых кишечнополостных (*Amphisbaenia*) один из полюсов яйца отличается присутствием пигмента.

При подавлении медузоидного поколения количество продуцируемых яиц резко снижается, а содержание в них желтка возрастает, что оказывает влияние на последующее развитие.

У сифонофор половые клетки образуются в гонофорах на хоботке. Количество формирующихся довольно крупных (180–270 мк) яиц невелико – от одного у представителей подотряда Physophorae до 20–40 у видов подотряда Calycophorae.

Оплодотворение и развитие кишечнополостных с хорошо выраженным метагенезом протекают в воде, у гипогенетических полипов – в прикреплённых недоразвитых медузах (медузоидах, или гонофорах).

В случае отсутствия медузоидного поколения (отряд Гидры) полипы размножаются бесполым (почкование) и половым путём. Так, у гидры гонады появляются к осени. На месте формирующегося яичника возникает очаг усиленно размножающихся интерстициальных клеток (*i*-клеток), часть из которых превращается в оогонии и ооциты. Ооциты принимают амёбоидную форму, сливаются по несколько штук, и все ядра, кроме одного, дегенерируют. Кроме того, ооциты активно фагоцитируют другие оогонии и ооциты. Остатки дегенерирующих и фагоцитируемых ядер долго сохраняются в цитоплазме яйца в виде «псевдоклеток». Затем ооцит принимает более правильную округлую форму; покрывающая его эктодерма матери разрывается, но ооцит остается прикреплённым к материнской гидре слоем клейкой слизи. Деления созревания происходят на дистальной поверхности ооцита. Вполне сформированное яйцо имеет отчётливую анимально-вегетативную полярность, совпадающую с дистально-проксимальной осью. На анимальном полюсе, на котором образуются направительные тельца, располагается наиболее толстый слой кортикальной плазмы, свободной от вакуолей и псевдоклеток; по направлению к вегетативному полюсу кортикальный слой утончается и исчезает. Эндоплазма содержит больше включений у вегетативного полюса.

У форм с хорошо развитыми медузами дробление полное и равномерное (рис. 81). Первое деление яйца происходит в меридиональном направлении. Начиная с анимального полюса, борозда дробления разделяет яйцо на две половины. Образовавшиеся первые два бластомера некоторое время остаются связанными между собой эндоплазматическим мостиком на вегетативном полюсе. Второе деление яйца происходит с помощью врезающихся борозд также в меридиональном направлении. У *Rathkea* оба бластомера несколько смещаются относительно друг друга, в результа-

те образующиеся веретёна делений располагаются не параллельно друг другу, а перекрещиваются (см. рис. 81, *Г*). После третьего деления дробления, проходящего в экваториальной плоскости, образуется 8-клеточный зародыш, у которого четыре анимальных бластомера сначала располагаются точно над вегетативными, как при радиальном дроблении, а потом смещаются так, что получается группировка бластомеров, характерная для спирального дробления (см. рис. 81, *З*).

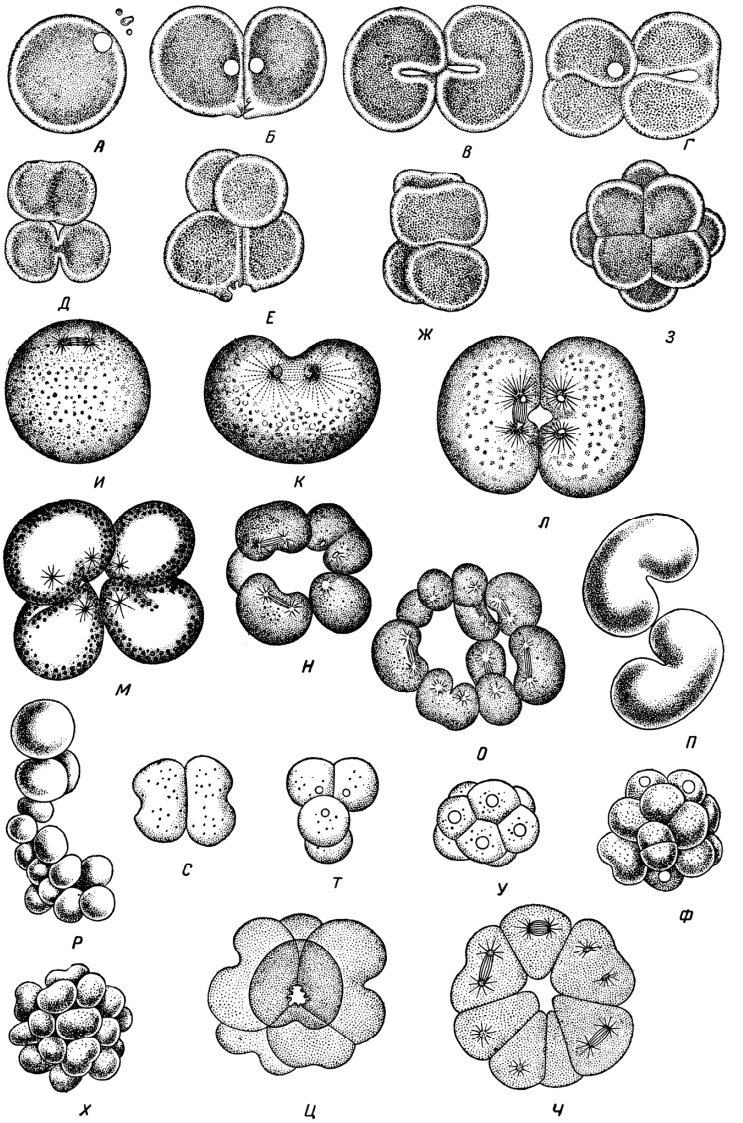


Рис. 81. Дробление у метагенетических гидромедуз (по Шмидту, 1953):
А–З – Rathkea fasciculata; *И–Л – Clytia flavidula*; *М–Р – Oceania armata*; *С–У – Tiara pileata*; *Ф–Х – Rathkea fasciculate; Ц–Ч – Mitrocoma annae*

Дробление у гидроидов отличается большой изменчивостью и рано утрачивает правильность (иногда со стадии 4–8 бластомеров). У *Oceania armata* связь между бластомерами настолько слаба, что они располагаются беспорядочно. Зародыш приобретает неправильную форму и часто распадается на фрагменты. При значительном содержании желтка дробление может быть неравномерным, но различия в размерах бластомеров не имеют закономерного характера и вскоре исчезают.

Дробление у метагенетических гидромедуз может быть различного типа. В исходном случае встречается табличное деление, когда из оплодотворённого яйца развивается два слоя клеток. Из этого типа дробления возникает примитивное спиральное дробление. Радиальный и билатеральный типы дробления отсутствуют. В результате дробления образуется целобластула (рис. 82, *А*), реже морула (*Turritopsis)*. Постепенно бластула удлиняется, её поверхностные клетки образуют жгутики, и формируется бластулоподобная личинка **п а р е н х и м у л а**, способная к движению (рис. 82, *К*).

При дроблении гипогенетических форм могут происходить тангенциальные деления, в результате которых формируется морула. У некоторых кишечнополостных, например у *Turritopsis, Aglaophenia helleri, Aglaophenia pluma, Thecocarpus myriophyllum,* в конце дробления клеточные границы исчезают, и зародыш приобретает синцитиальное строение. В некоторых случаях наблюдается переход к неполному дроблению. Так, у *Ectopleura dumortieri* образуется бесформенный зародыш с нечёткими клеточными границами. У *Eudendrium racemosus* дробление яйца похоже на поверхностное, деление ядер не сопровождается делением цитоплазмы.

Образование зародышевых листков обычно происходит путём иммиграции во время активного плавания личинки (см. рис. 82, *А–И*). Постепенно весь бластоцель заполняется клетками. У паренхимулы можно различить наружный эктодермальный слой жгутикового эпителия и внутренний энтодермальный аморфный слой. Постепенно клетки внутри энтодермального слоя дегенерируют и резорбируются, что приводит к формированию гастроцеля. Иногда наблюдается другой способ гаструляции – клеточная деламинация, например у *Gonionemus murbachi, Polyorchis karafutoensis, Gonionemus vertens.* Так, у *G. vertens* сначала формируется стерробластула, которая позже превращается в морулу (рис. 83). Обособление экто- и энтодермы происходит путём вторичной деламинации только после прикрепления личинки.

Для гипогенетических форм характерна деламинация: смешанная (*Coryne*), морульная (*Hydractinia echinata, Tubularia ceratogyne, Dynamena pumila*) или синцитиальная (*Turritopsis nutricula, Eudendrium racemosus, Ag. helleri, Ag. pluma, Th. myriophyllum)*. Эктодерма часто формируется раньше энтодермы. Клетки энтодермы длительное время представляют собой неорганизованную массу и располагаются в центре зародыша, который напоминает паренхимулу. После того как используются богатые желтком центральные клетки энтодермы, появляется первичная кишечная полость.

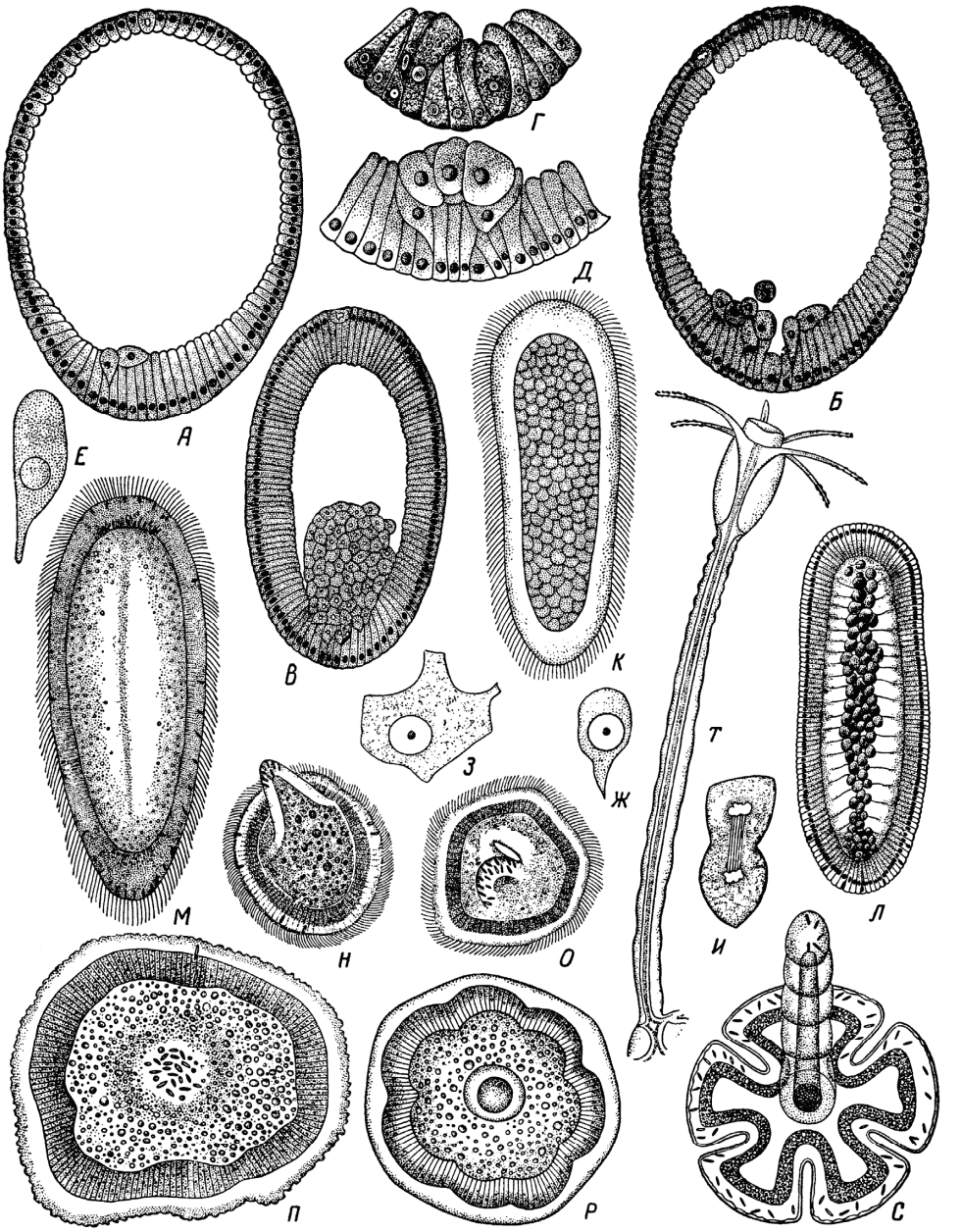


Рис. 82. Развитие гидромедуз р. *Clytia* (по Шмидту, 1953): *А–В* – последовательные стадии гаструляции у *C. viridicans*; *Г–Д* – участок стенки бластулы *C. flavidula*; *Е* – клетка стенки бластулы в момент миграции; *Ж–З* – две энтодермальные клетки планулы *C. viridicans*; *И* – энтодермальная клетка *C. viridicans* в момент деления; *К* – паренхимула *C. flavidula; Л–М* – планула *C. flavidula*; *Н–П* – прикреплённая планула *C. flavidula* к субстрату; *Р–Т* – образование полипа колонии *C. flavidula*

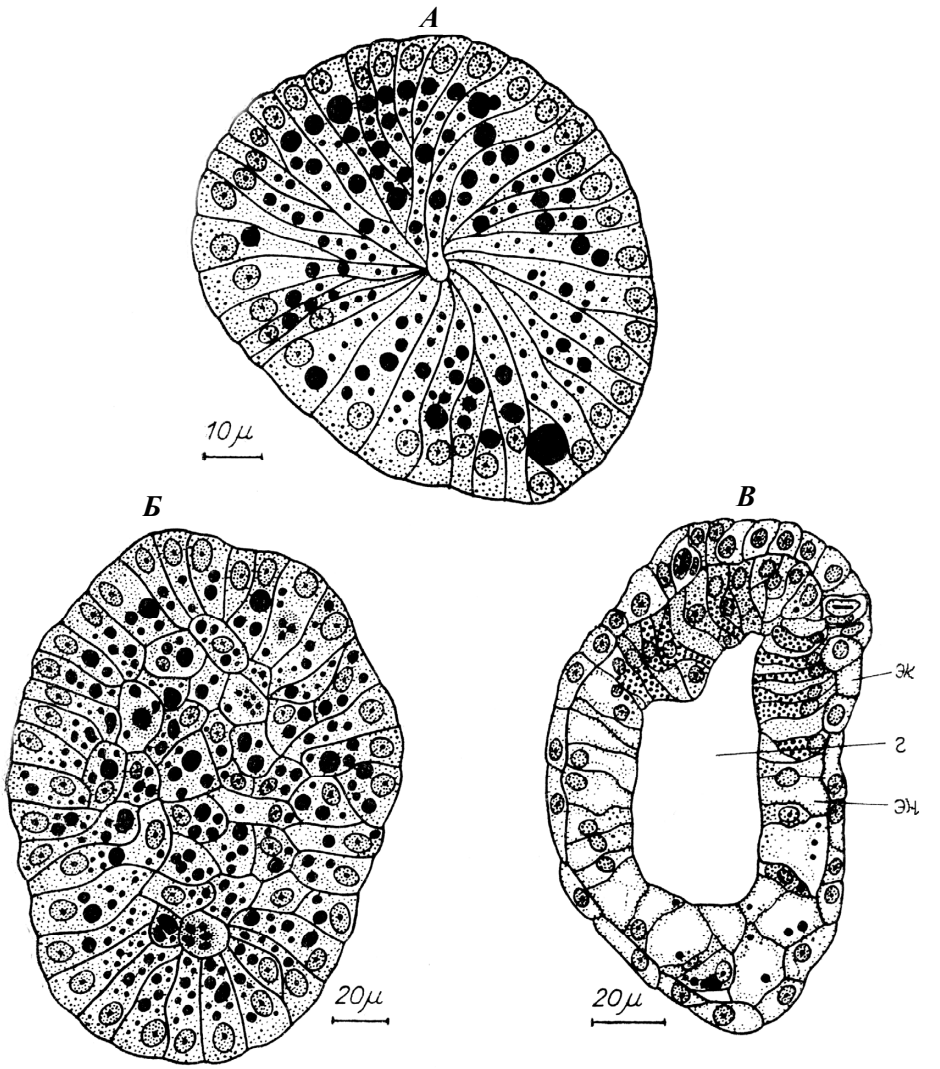


Рис. 83. Гаструляция у *Gonionemus vertens* (по Ивановой-Казас, 1975):
А – стерробластула; *Б* – молодая паренхимула; *В* – начало формирования полипа.
г – гастроцель; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Сформировавшаяся в результате дробления шаровидная или овальная жгутиконосная личинка (паренхимула) ведёт свободный образ жизни и представляет собой расселительную форму. Постепенно в обоих эпителиальных пластах личинки происходит дифференциация клеток в различных направлениях и образуются чувствительные, нервные, железистые, стрекательные и другие клетки – паренхимула превращается в личинку **п л а н у л у** (рис. 82, *Л–Т*; 84, *а*).

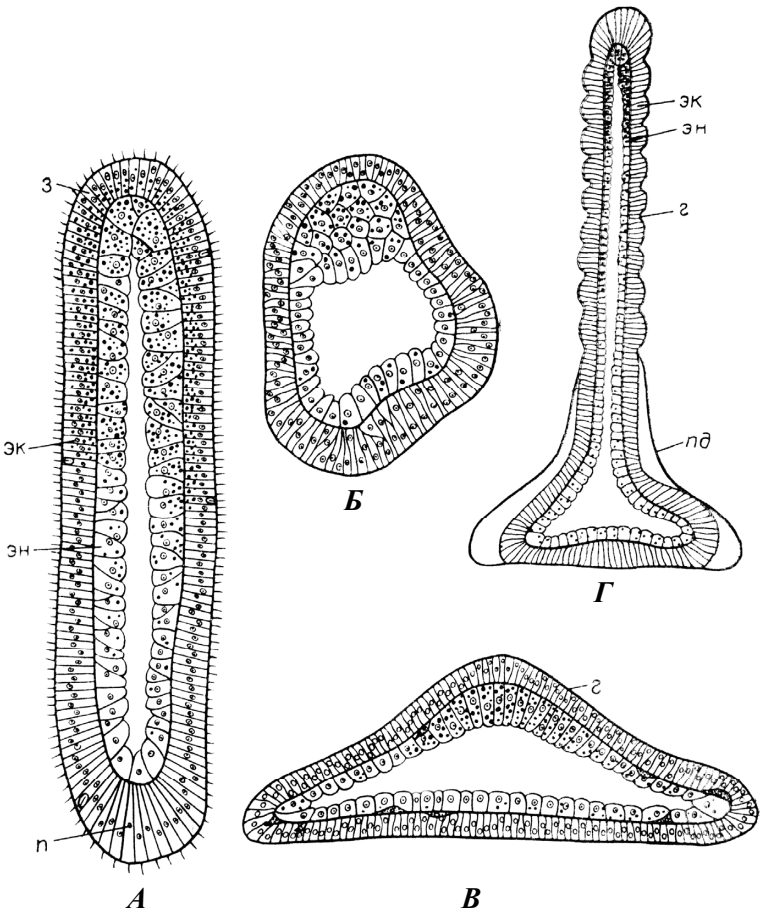


Рис. 84. Начальные стадии развития полипа из планулы у *Gonothyrea loveni* (по Ивановой-Казас, 1975): *А* – планула; *Б–Г* – последовательные стадии формирования полипа. *г* – гидрокаулюс; *з* – задний конец; *п* – передний конец; *пд* – перидерма; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Период свободноплавающей личинки продолжается от нескольких часов до 1–2 дней. Затем планула прикрепляется передним концом или боком к какому-нибудь подводному субстрату и утрачивает реснички (см. рис. 84). Передний конец планулы расплющивается в форме диска, а задний вытягивается в стебелёк, или гидрокаулюс. На вершине стебелька образуется вздутие – зачаток первого полипа, называемого гидрантом. Верхняя стенка вздутия уплощается и образует концевую пластинку, по краю которой эктодермальные клетки делятся и дают начало щупальцам. В центральной части концевой пластинки образуется выпячивание хоботка, на вершине которого прорывается рот. Развивающийся из планулы полип начинает питаться, расти и путём почкования даёт начало колонии. Когда

планула прикрепляется к субстрату боком, например у *Turritopsis, Oceania* и др., она превращается в орган прикрепления колонии – гидроризу, на которой формируется несколько гидрантов.

Для представителей отряда Hydrida, у которых полностью отсутствует медузоидное поколение, характерно полное более или менее правильное дробление, в результате которого образуется целобластула. Гаструляция у гидры – сложный процесс, включающий элементы клеточной деламинации, иммиграции и эпиболии. Эктодерма выделяет плотную двуслойную хитиноидную оболочку (эмбриотеку). В таком виде зародыш зимует, а весной из эмбриотеки выходит вполне сформированная гидра. Стадии свободноплавающей личинки у гидры нет.

У представителей отряда Trachylida, для которых характерна редукция полипоидного поколения (например, у *Liriope mucronata, Geryonia proboscidalis*), дробление полное и равномерное. На стадии 16 бластомеров происходит гаструляция путём клеточной деламинации. Зародыш представляет собой бластулу из двух эпителиальных пузырьков, вложенных один в другой. Между этими двумя слоями (экто- и энтодермы) формируется слой студенистой мезоглеи. Слои сохраняют контакт только в области бластопора. Здесь эктодерма утолщается в форме диска, по краю которого закладываются щупальца, а в центре прорывается рот. Из складки эктодермы формируется парус, и зародыш превращается в медузу. У *Solmundella* гаструляция протекает по типу мультиполярной иммиграции, образуется паренхимула, которая вытягивается в поперечном направлении. Средняя часть личинки утолщается (здесь образуется гастральная полость и прорывается рот), а концы превращаются в зачатки щупалец. Личинка постепенно дифференцируется в медузу, имеющую и во взрослом состоянии два щупальца.

Для представителей подкласса Siphonophora (отряд Siphonanthae) ранние стадии развития проходят сходно с другими Hydrozoa: полное равномерное дробление; гаструляция по типу морульной деламинации; формирование паренхимулы. Однако дальнейшее развитие личинки имеет свои особенности. Так, у представителей подотряда Physophorae паренхимула превращается в личинку **сифонулу** (рис. 85).

Личинка состоит из пневматофора, наполненного газом и выполняющего роль поплавка, гастрозоида, обеспечивающего функцию питания, и арканчика. Сифонула начинает самостоятельно питаться и расти. Между пневматофором и основанием арканчика образуется столон, на брюшной стороне которого появляются почки. Выделяют две зоны почкования. В первой зоне, расположенной ближе к пневматофору, образуются плавательные колокола в форме медуз без хоботка и гонад. Во второй зоне почкования формируются кормидии (группы разных особей, кроме пневматофора и плавательного колокола). Таким образом, паренхимула превращается в сифонулу путём раннего почкования. В сущности сифонула представляет собой маленькую колонию, состоящую из медузоидной особи

(пневматофора) и полипоидной особи (гастрозоида). Особенности развития сифонулы – следствие высокой интеграции колоний, в которой все особи взаимно дополняют друг друга и представляют собой органы индивида высшего порядка – колонии в целом.

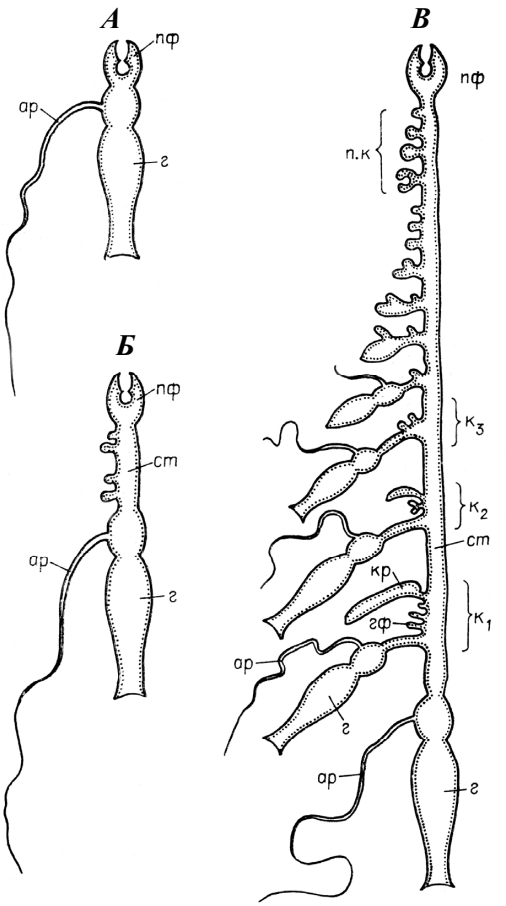


Рис. 85. Схема развития колонии Physophorae (по Ивановой-Казас, 1975):
А – сифонула; *Б* – начало почкования; *В* – более поздняя стадия развития колонии.
ар – арканчик; *г* – гастрозоид; *гф* – почка гонофора; *к* – кормидий; *кр* – кроющая пластинка; *п.к* – почки плавательных колоколов; *пф* – пневматофор; *ст* – столон

У представителей подотряда Cystonectae (например, у *Physalia*) большая часть паренхимулы превращается в объёмистый пневматофор, а на заднем конце личинки образуются первичный гастрозоид и арканчик. Зона почкования, на которой развиваются все последующие члены колонии, имеет вид узкой полосы, расположенной на брюшной стороне пневматофора. Представители подотряда Calycophorae не имеют пневматофор. У личинки, называемой **каликонулой**, формируются только плавательный колокол, затем гастрозоид и арканчик.

Развитие представителей отряда Disconanthae менее изучено по сравнению с другими сифонофорами. Известно, что колония имеет одну главную особь (гастрозоид), вокруг которой группируются все остальные. Столон не формируется. У *Velella* образуется **конария** – личинка, имеющая форму гастрозоида с двумя зачатками щупалец на аборальной стороне. Постепенно конария превращается в радиально-симметричную личинку **ратарию**.

Класс Scyphozoa – Сцифозои

Сцифоидные медузы рассматриваются как более высокоорганизованные животные по сравнению с гидроидными. В большинстве случаев сцифозои раздельнополы и имеют уже настоящие половые железы. В период полового созревания в области гастральных нитей начинается выселение энтодермальных клеток в мезоглею, которые в последующем упорядочиваются и преобразуются в ресничный эпителий, ограничивающий полость, – половой синус (рис. 86). Половой синус несколькими отверстиями сообщается с гастральной полостью медузы. Эпителиальная стенка полового синуса, обращённая к энтодерме, утолщается и играет роль зачаткового эпителия. В нём возникают ооциты, которые выпячиваются в мезоглею, но сохраняют связь с эпителием. Ооциты сцифомедуз не фагоцитируют, а их питание происходит с помощью модифицированных клеток того же зачаткового эпителия. Питающие клетки образуют около ооцита небольшие воронковидные ямки, в которых скапливаются сперматозоиды.

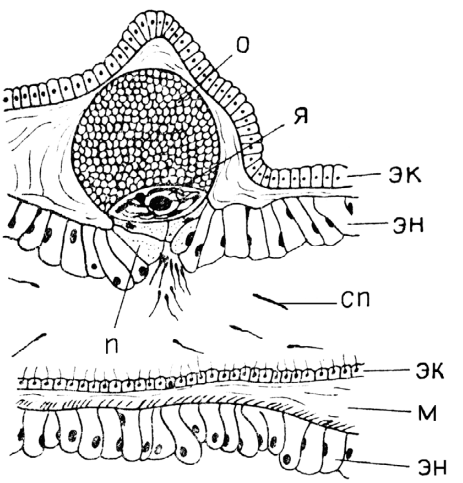


Рис. 86. Формирование ооцита у *Cyanea capillata* (по Ивановой-Казас, 1975).
м – мезоглея; *о* – ооцит; *п* – питающие клетки; *сп* – сперматозоиды в половом синусе;
эн – энтодерма – стенка полового синуса; *эк* – эктодерма;
я – ядро ооцита; над ооцитом стенка желудка

Яйца сцифомедуз обычно одеты тонкой и прозрачной оболочкой, которая сбрасывается во время гаструляции или формирования планулы. Размеры яиц незначительны: от 30 мк у *Haliclystus* до 240 мк у *Linerges*. Развитие оплодотворённого яйца до планулы обычно идёт в теле материнской особи. Так, у *Cyanea capillata* ооциты проделывают деления созревания и оплодотворяются, находясь ещё в теле матери – мезоглее, потом они попадают в половой синус, где протекает развитие зародыша до стадии бластулы или даже гаструлы. Только после этого зародыш выводится через гастральную полость и ротовое отверстие наружу. Но у некоторых представителей (*Haliclystus octoradiatus, Linerges mercurius*) оплодотворённое яйцо развивается во внешней среде, в результате чего также формируется планула (рис. 87). Дробление сцифоидных медуз обычно полное (см. рис. 87, *а–з*). Часто наблюдаются вариации в размерах, расположении и скорости деления бластомеров. Обычно дробление завершается образованием целобластулы с хорошо выраженным бластоцелем. Гаструляция протекает по типу инвагинации, хотя встречаются и другие способы, например мультиполярная иммиграция у *Charybdaea.*

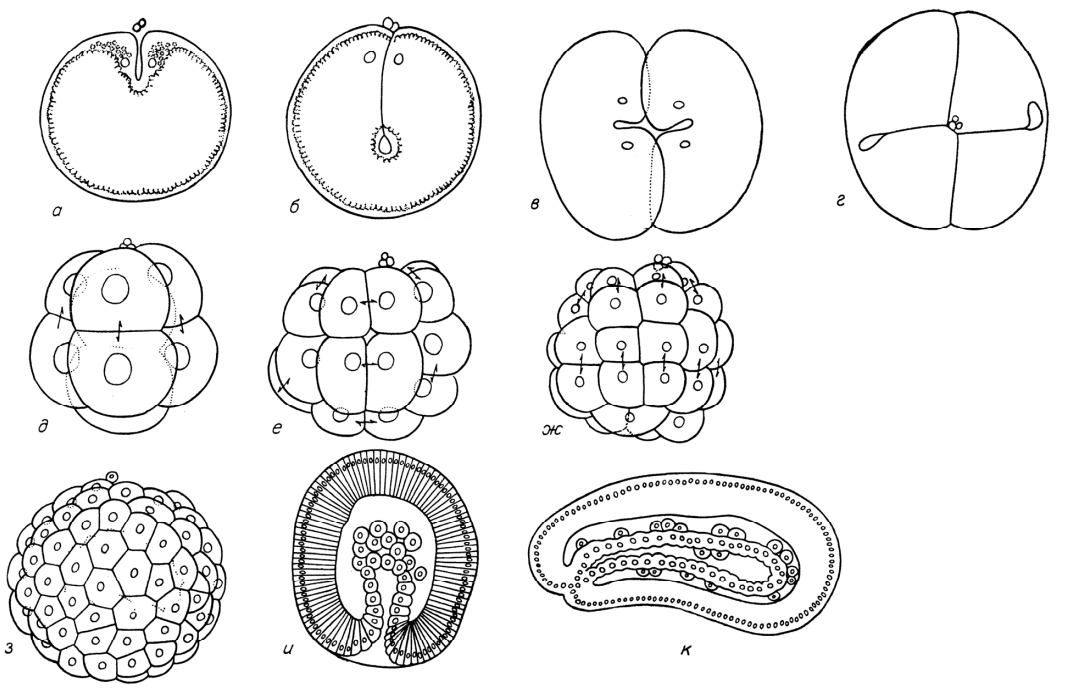


Рис. 87. Развитие *Linerges mercurius* (по Ивановой-Казас, 1975):
а, б – первое деление яйца; *в, г* – второе деление; *д* – стадия 8 бластомеров; *е* – стадия 16 бластомеров; *ж* – стадия 32 бластомеров; *з* – бластула; *и* – гаструляция; *к* – планула

У сцифомедуз гаструляция протекает путём инвагинации (например, у *Linerges*), бластопор замыкается, и зародыш превращается непосредственно в планулу, минуя стадию паренхимулы (см. рис. 87). Организмы, для которых характерна иммиграция или деламинация, в своём развитии проходят паренхимулоподобную стадию, как и гидрозои. Считается, что инвагинация – вторичная, более совершенная форма гаструляции, самым коротким путём приводящая к плануле.

На поверхности эктодермальных клеток планулы появляются жгутики, и личинка переходит к активному образу жизни. Через некоторое время планула прикрепляется передним концом (реже задним) к субстрату и превращается в одиночного полипа, или сцифистому. Нижняя часть личинки вытягивается в стебелёк, верхняя – расширяется в чашечку, в центральной части которой образуется рот. Вокруг рта формируются щупальца в количестве от 16 у *Aurelia* и *Cyanea* до 32 у *Cassiopeia*. Сцифистома начинает питаться, растёт и приступает к бесполому размножению. Наиболее характерной формой бесполого размножения сцифоидных полипов является стробиляция. Сцифистома превращается в стробилу: тело полипа вытягивается и подразделяется на ряд дисковидных участков, из которых формируются личинки медуз – эфиры, последовательно отделяющиеся от дистального конца стробилы.

Различают поли- и монодискные стробилы. Из полидискной стробилы обычно развивается большое количество эфир: до 22 эфир у *Aurelia limbata*, несколько сотен – у *Stephanoscyphus*. Монодискная стробила характерна для корнеротых медуз. Так, у *Cassiopeia xamachana* сцифистома разделяется только на две части, из которых дистальная превращается в эфиру, а базальная восстанавливает утраченные органы переднего конца сцифистомы. При образовании первой эфиры редуцируются щупальца сцифистомы, закладываются органы чувств, образуются две маленькие лопасти. Типичная эфира имеет форму восьмилучевой звезды. При её формировании верхняя и нижняя стенки периферической части гастральной полости спадаются и срастаются, образуя двуслойную энтодермальную пластинку. Между слоями этой пластинки образуются щелевидные пространства, имеющие форму радиальных каналов. Постепенно гастроваскулярная система усложняется благодаря ветвлению каналов и образованию кольцевого канала. Таким образом, стробиляция сопровождается редукцией некоторых органов сцифистомы и развитием органов будущей медузы, что напоминает процесс метаморфоза.

Класс Anthozoa – Коралловые полипы

Кораллы характеризуются полипоидной организацией, отсутствием стадии медузы и чередования поколений. Бесполое и половое размножение осуществляется полипами. Большинство кораллов образуют колонии и имеют хорошо развитый скелет.

Среди коралловых полипов встречаются как раздельнополые, так и гермафродитные виды. Половые клетки развиваются из энтодермы септ. Сперматозоид проникает в зрелое яйцо, проделавшее два деления созревания. Размеры яиц у коралловых полипов зависят от количества желтка и варьируют от 80 мк у *Protanthea simplex* и *Sagartia troglodytes* до 1 мм и более у *Epiactis prolifera* и *Bolocera tuediae*.

Оплодотворение происходит внутри септ, в гастральной полости или вне тела матери, во внешней среде. Развитие обычно протекает в морской воде, но встречается живорождение (например, у *Actinia equina*, *Sagartia troglodytes*, *Cereus pedunculata*). У *Epiactis prolifera* зародыши прикрепляются к поверхности тела матери с помощью слизи и в таком состоянии развиваются до стадии с 24 щупальцами.

У коралловых полипов встречается полное дробление, например у *Cerianthus membranaceus* и *Pachycerianthus multiplicatus*. Однако отчётливо проявляется тенденция к неполному дроблению: отмечено запаздывание деления цитоплазмы. Так, у *Adamsia palliata*, *Sagartia troglodytes, Protanthea simplex* разделение цитоплазмы происходит только после двух делений ядра, на стадии четырёх ядер дробления; у *Funiculina* – на стадии 8 ядер; у *Urticina* – на стадии 16 ядер; у *Bolocera tuediae* – на стадии не менее 24 ядер. Затем дробление протекает как полное и почти равномерное. У *Cerianthus lloydi, Halcampa duodecimcirrata* описано настоящее поверхностное дробление.

Другая особенность дробления яиц коралловых полипов заключается во взаимном расположении бластомеров. Описаны различные вариации дробления яиц, причём трудно найти два яйца, развивающихся сходным образом (например, у *Renilla*). Дробление может начинаться как радиальное, но затем бластомеры анимального полюса смещаются относительно вегетативных бластомеров на 45º, как при спиральном дроблении. Однако это связано не с наклонным расположением веретена деления, а с перемещениями бластомеров. Такое дробление называется псевдоспиральным и встречается у *Edwardsia*, *Funiculina, Sagartia troglodytes, Protanthea simplex* и других коралловых полипов.

У восьмилучевых кораллов (*Sympodium coralloides*, *Funiculina quadrangularis* и др.) в результате дробления образуется морула, внутренние клетки которой содержат больше желтка, чем поверхностные. В процессе гаструляции (морульной деламинации) из поверхностных клеток образуется эктодерма, из внутренних – энтодерма. Бластопор не выражен, а рот и глотка образуются путём впячивания обоих слоёв гаструлы с последующим разрывом.

У шестилучевых кораллов с неполным дроблением образуется перибластула. В случае полного дробления формируется бластула с бластоцелем, постепенно заполняющимся желтком, который выталкивается из клеток, и бластула преобразуется в перибластулу. У *Bunodactis stella* дробление яйца начинается как неполное, но образуется целобластула с эпителизированной стенкой, поскольку желток не выталкивается в бластоцель, а сохраняет внутриклеточное положение. Харак-

терной особенностью развития некоторых кораллов, например *Bolocera*, является строение бластулы, которая имеет неправильную угловатую форму и стенки которой образуют складки и выпячивания (рис. 88).

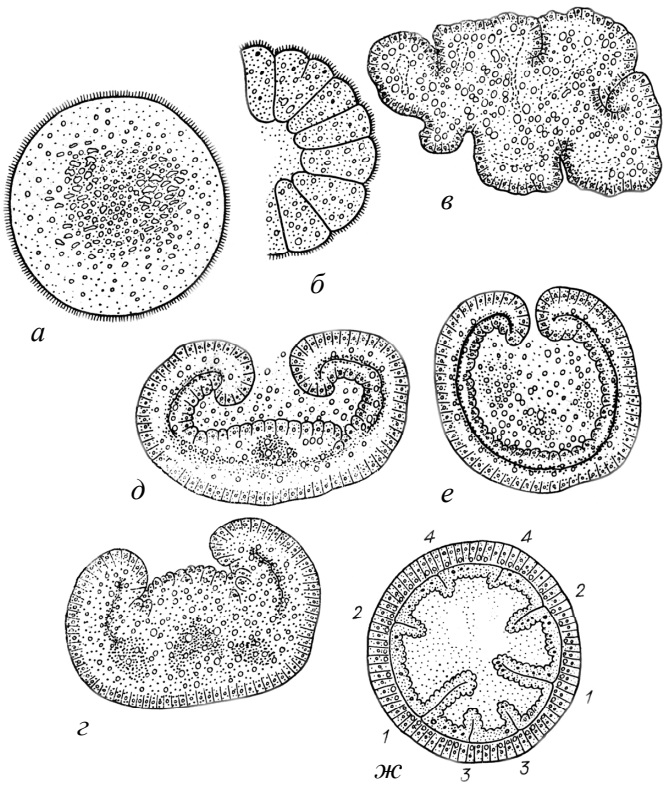


Рис. 88. Развитие *Bolocera* (по Ивановой-Казас, 1975): *а* – яйцо с шипиками; *б* – ранняя бластула; *в* – поздняя бластула; *г–е* – последовательные стадии гаструляции; *ж* – личинка. Цифрами (*1–4*) обозначена последовательность образования септ

Основной способ гаструляции у шестилучевых кораллов – инвагинация. Однако в связи с наличием желтка инвагинация происходит своеобразно: на поверхности бластулы образуется широкое впячивание, по краям которого идёт быстрый процесс погружения клеток, тогда как центральная часть с желтком в виде желточной пробки остаётся выпуклой (рис. 89). Постепенно желток из бластоцеля перетекает в гастроцель, после чего происходит окончательное погружение энтодермы внутрь зародыша. По окончании инвагинации бластопор обычно не замыкается, а превращается в ротовое отверстие личинки.

Между экто- и энтодермой образуется слой мезоглеи, из клеток которой дифференцируются мышечные элементы, склеробласты (у восьмилучевых кораллов). Из вертикальных складок энтодермы, связанных с глоткой, в определённой после-

довательности образуются гастральные септы. Обычно формируется 8 септ, разделяющих гастральную полость на восемь камер, соответственно которым вокруг рта закладывается восемь щупалец. У восьмилучевых кораллов восьмилучевое строение сохраняется и во взрослом состоянии, тогда как у шестилучевых кораллов формируется значительно большее количество септ. По мере увеличения числа камер гастральной полости увеличивается и количество околоротовых щупалец.

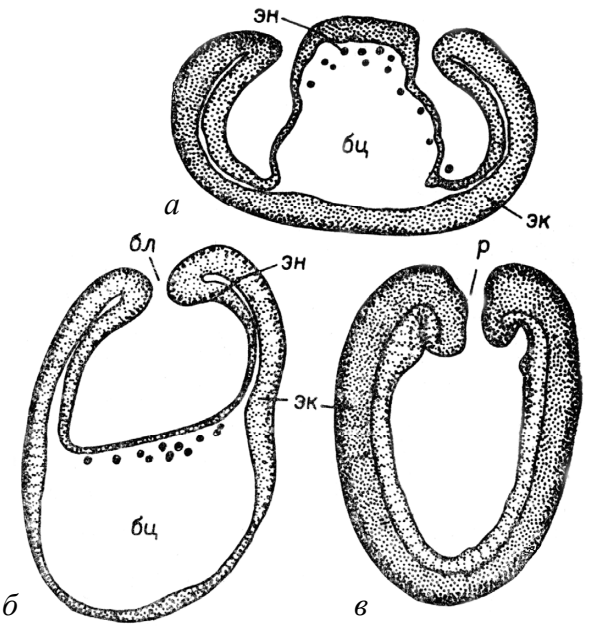


Рис. 89. Гаструляция у *Pachycerianthus* (по Ивановой-Казас, 1975):
а, б – гаструла; *в* – однодневная личинка с формирующейся глоткой.
бл – бластопор; *бц* – бластоцель; *р* – рот; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

У многих кораллов реснички появляются на стадии бластулы (*Metridium dianthus*, *Adamsia palliata*) или гаструлы (*Sympodium coralloides*), и зародыш превращается в активно плавающую личинку, соответствующую плануле гидроидных (рис. 90). Период свободного плавания личинки продолжается от нескольких дней (*Sagartia troglodytes*) до нескольких недель (*Bolocera tuediae*). Питание личинки осуществляется за счёт накопленного желтка, хотя возможно заглатывание пищи из окружающей среды. После оседания на дно личинка прикрепляется аборальным полюсом или зарывается в грунт. У некоторых кораллов пелагическая стадия отсутствует. У живородящих актиний из тела матери выходят сформированные маленькие актинии.

Особенности развития Cnidaria

Cnidaria – низшие многоклеточные двуслойные животные, для которых характерны примитивное радиально-симметричное строение, огромное разнообразие способов размножения и развития.

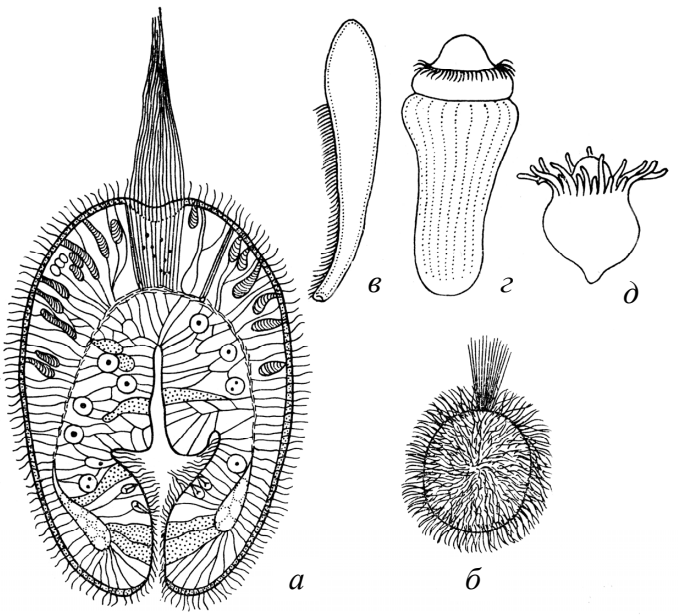


Рис. 90. Личинки коралловых полипов (по Ивановой-Казас, 1975):
а – Aiptasia; б – Protanthea; в – Zoanthella; г – Zoanthina; д – Campanula

Наиболее примитивной группой Стрекающих являются Hydrozoa, для которых характерны следующие особенности: амебоидная подвижность ооцитов и способность их к фагоцитозу; отсутствие яйцевых оболочек и небольшое количество желтка; широкое распространение более примитивных форм гаструляции (иммиграция и деламинация) и отсутствие инвагинации; хорошо выраженный метагенез.

У сцифоидных медуз амебоидная подвижность и способность к активному питанию у ооцитов утрачивается, яйца имеют тонкую первичную оболочку и основным способом гаструляции становится инвагинация.

У коралловых полипов яйцевых оболочек нет. Проявляется тенденция к неполному дроблению, что связано с накоплением значительного количества желтка в яйце, – явление, имеющее вторичный характер. Отсутствие метагенеза также носит вторичный характер.

Для всех Стрекающих характерно изменчивое, неустановившееся дробление, которое может носить характер беспорядочного, радиального, спирального,

псевдоспирального, причём бластомеры легко перемещаются относительно друг друга. Такой неустойчивый характер дробления свидетельствует о примитивности организации кишечнополостных.

Постэмбриональное развитие, как правило, прямое у одиночных полипов (отряд Hydrida, многие виды актиний – отряд Actiniaria) и с метаморфозом у колониальных форм. При прямом развитии оплодотворённые осенью в теле матери (которая погибает) яйца покоятся до весны, затем из них развиваются новые гидры. У актиний развитие яйца происходит в гастральной полости, откуда через ротовое отверстие выходят сформировавшиеся особи. Некоторые актинии считаются живородящими, т.е. развитие эмбрионизовано.

Характерно, что у одиночных полипов одна особь может размножаться как половым, так и бесполым путём, т.е. не наблюдается чередование поколений, что считается примитивным признаком. Хотя отсутствие такового у гидр рассматривается как явление вторичное, связанное с приспособлением к пресноводному образу жизни.

Подобное наблюдается у коралловых полипов (Anthozoa), у большинства которых развитие оплодотворённого яйца идёт в гастральной полости до образования планулы, которая, выйдя из тела материнской особи, оседает на дно и превращается в полип. У других колониальных книдарий (морских гидроидов) и одиночных сцифомедуз (Scyphozoa) половое поколение (особи-медузы) образуется бесполым путём. У разных их представителей метагенез выражен в разной степени. Медузы раздельнополы, и всё развитие от яйца до планулы происходит во внешней среде.

Таким образом, планула книдарий претерпевает метаморфоз, в результате которого могут формироваться: полип, образующий бесполым путём колонии с выпочковывающимися медузами; полип, образующий колонии с редуцированными, неотделяющимися медузами; полип, размножающийся как бесполым, так и половым путём; медуза, размножающаяся половым путём в случае подавления полипоидного поколения.

6.1.3. Тип Гребневики – Ctenophora (=Ctenophoraria)

Гребневики являются радиально-симметричными двуслойными животными с зачаточной мезодермой. Основными отличиями гребневиков от стрекающих являются отсутствие стрекательных клеток, прикреплённой стадии развития, бесполого размножения (исключение – лацерация у *Coeloplana, Planoctena, Vallicula*) и метагенеза.

План строения гребневиков характеризуется наличием восьми- и двулучевой симметрии. Гребневики имеют удлинённое тело, на одном конце которого

находятся щелевидный рот и два мускулистых щупальца, на другом – сложный аборальный орган чувств. По меридианам тела гребневика располагается восемь рядов гребных пластинок.

Гребневики – морские животные, гермафродиты, имеют оформленные половые железы. Зрелые половые продукты попадают в гастральную полость и через рот выводятся наружу. Оплодотворение и начальные стадии развития могут протекать в гастральной полости родительской особи или в периферических разветвлениях пищеварительной системы вплоть до стадии цидиппоидной личинки (*Tjalfiella tristoma*). Описано живорождение у гребневика *Coeloplana*. Эмбриональное развитие всех изученных гребневиков протекает единообразно.

Яйца гребневиков имеют просторную тонкую оболочку. Обширное перивителлиновое пространство заполнено студенистым веществом. Размеры варьируют от 130 мк у *Lampetia* до 1,2 мм у *Beroë ovata*. Резко выражено деление цитоплазмы в яйце на гомогенную эктоплазму и губчатую эндоплазму. В эктоплазме много митохондрий. По окончании делений созревания ядро яйца сохраняет эксцентрическое положение и лежит в эктоплазме, т.е. отчётливо выражена полярность яйца.

Дробление у гребневиков двусимметричного типа, т.е. на первых стадиях выявляются две плоскости симметрии животного (рис. 91).

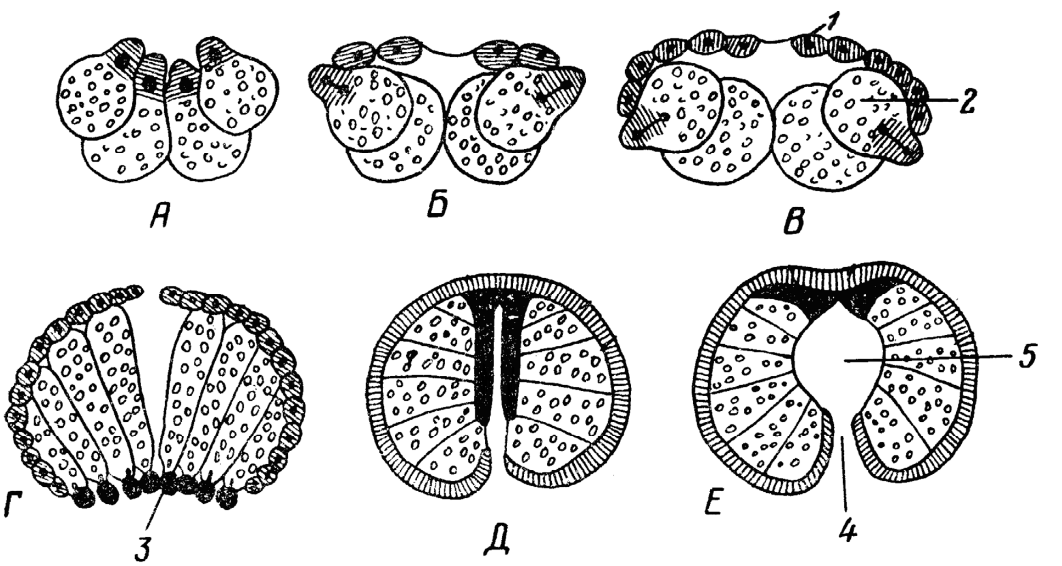


Рис. 91. Развитие гребневика *Callianira bialata* (по Шмидту, 1953):
А–В – увеличение колпачка эктодермальных (*1*) и поворот энтодермальных макромеров (*2*);
Г – обособление энтодермальной мезенхимы (*3*) на вегетативном полюсе зародыша;
Д – дальнейшее перемещение макромеров и внедрение мезенхимы внутрь зародыша;
Е – перемещение мезенхимы на анимальный полюс зародыша, образование глотки (*4*) и кишечной полости (*5*)

Дробление полное, неравномерное, детерминированное, плоскости симметрии выявляются рано. Первая плоскость дробления соответствует желудочной плоскости симметрии. Вторая плоскость дробления, перпендикулярная первой, определяет плоскость, в которой будут расположены щупальца. У 4-клеточного зародыша каждый бластомер соответствует квадранту тела будущего гребневика.

Третье деление своеобразно, проходит как диагональное. От каждого из четырёх бластомеров отсекаются наружные части. Образованные новые наружные клетки располагаются не над первыми четырьмя бластомерами, а сдвинуты в сторону. На стадии восьми бластомеров возникает пластинка, изогнутая в щупальцевой плоскости и обращённая вогнутой стороной к анимальному полюсу. Начиная с этой стадии, зародыш обладает характерной для гребневиков симметрией: восьми- и двулучевой одновременно.

Во время дробления наблюдаются закономерные перемещения эктоплазмы. До начала дробления она располагается равномерно, но перед первым делением группируется у орального полюса. По мере углубления врезающейся борозды дробления вместе с ней к аборальному полюсу перемещается и скопление эктоплазмы. После первого деления эктоплазма концентрируется у аборальных концов бластомеров, затем распределяется по их поверхности равномерно. К началу нового деления эктоплазма вновь распределяется у оральных концов бластомеров. Процесс повторяется в течение двух следующих делений. После третьего деления, на стадии 8 бластомеров, эктоплазма остаётся на аборальной стороне бластомеров. При следующем, четвёртом, делении от каждого из 8 бластомеров в сторону анимального полюса отделяется по маленькой клетке – микромеру. В микромеры переходит почти вся эктоплазма. На стадии 16 клеток каждый квадрант состоит из двух макромеров и двух микромеров, которые вновь делятся. Причём при пятом делении от макромеров вновь отделяются 8 микромеров, в которые попадает остаток эктоплазмы. В итоге на стадии 32 клеток над каждым из восьми макромеров лежат три микромера. Макромеры продолжают обособлять к анимальному полюсу микромеры и при этом начинают поворачиваться вокруг поперечной оси, постепенно перемещаясь на 180°. В результате на анимальном полюсе возникает кольцевидный слой микромеров. Макромеры ещё раз делятся, и на стадии 16 макромеров отделившиеся микромеры представляют собой энтодермальную мезенхиму. В результате вворачивания макромеров мезенхима оказывается внутри зародыша, перемещается к анимальному полюсу (эпиболическая гаструляция). На этой стадии зародыш обладает закладкой энтодермальных макромеров, ограничивающих полость первичной кишки, и крестообразной закладкой энтодермальной мезенхимы (см. рис. 91).

После формирования зародышевых листков микромеры продолжают делиться, часть эктодермальных клеток уходит через бластопор внутрь и образует глотку, покрытую ресничками. Четыре складки разделяют гастральную полость

на четыре кармана, каждый из которых позже делится ещё на две части. На поверхности зародыша появляются четыре меридиональные полоски эктодермальных клеток, из которых образуется восемь рядов клеток, несущих гребные пластинки. Гребные пластинки образуются путём склеивания длинных мерцательных волосков. Из утолщения эктодермы на вегетативном полюсе формируется аборальный орган чувств. По бокам от аборального органа появляется два выпячивания эктодермы, в которые врастают плотные скопления мезодермальных клеток. Так образуются зачатки щупалец.

Из яйцевой оболочки выходит **цидиппоидная личинка**, напоминающая по строению примитивных гребневиков. Постэмбриональное развитие может проходить с незначительными изменениями (удлинение меридиональных каналов, увеличение числа гребных пластинок и др.) или с настоящим метаморфозом. Так, у некоторых гребневиков (*Cestus veneris, Coeloplana*, *Tjalfiella*), строение которых подверглось вторичным эволюционным изменениям, щупальца могут смещаться в оральном направлении или редуцироваться, кожные покровы образовывать лопасти и выросты, форма тела изменяться, гребные пластинки редуцироваться и т.д.

У некоторых гребневиков (*Bolina, Eucharis*) описано своеобразное явление **диссогонии** – существование в жизни индивида двух периодов половой активности. Первый период начинается после выхода личинки из яйца. Личинка начинает продуцировать яйца, по размеру вдвое меньше обычных. Мелкие яйца развиваются нормально, и из них выходят новые личинки, которые быстро достигают половой зрелости. После завершения откладки яиц личинкой её половые железы редуцируются. Личинка проделывает метаморфоз и приобретает окончательное строение. Снова формируются гонады, которые начинают функционировать, и наступает второй период половой активности. Например, у *Pleurobrachia pileus* личинки становятся половозрелыми на стадии, когда имеют четыре ряда гребных пластинок. Развивается четыре гермафродитные гонады. После перерыва в половой активности число гонад удваивается.

Особенности развития Ctenophora

В отличие от стрекающих у гребневиков появились некоторые прогрессивные черты в развитии. У гребневиков имеется специальный зачаток мышц и клеток мезоглеи – мезодерма.

Особенностью развития гребневиков также является строго детерминированное дробление по типу двулучевого, не встречающееся больше в животном мире.

Развитие гребневиков эмбрионизовано. Личинка, подобная плануле Cnidaria, отсутствует. У гребневиков из яйца выходит личинка, по уровню организации мало отличающаяся от взрослого организма.

6.1.4. Тип Плоские черви – Plathelminthes

Плоские черви характеризуются листовидной уплощённой формой тела и являются паренхиматозными животными. Паренхима заполняет все промежутки между органами. Пищеварительная система открывается наружу только одним ротовым отверстием. Плоские черви – гермафродиты, мужские и женские половые железы снабжены рядом вспомогательных органов.

Тип плоских червей включает классы Turbellaria, Monogenea, Cestodes, Trematoda, из которых ресничные черви (Turbellaria) – наиболее примитивные и ведут свободный образ жизни. Представители остальных классов плоских червей являются паразитами: эктопаразиты (Monogenoidea) и эндопаразиты (Cestodes, Trematoda).

Класс Ресничные черви – Turbellaria

Для ресничных червей характерно большое разнообразие эмбрионального развития. Различают несколько типов развития, поэтому дать единое описание особенностей размножения и развития турбеллярий невозможно. На основании особенностей строения половой системы выделяют два подкласса: Archoophora и Neoophora. У представителей подкласса Archoophora (отр. Acoela, Polyclada, Macrostomida) яичники устроены просто, яйца эндолецитальные, т.е. содержат в цитоплазме желточные включения. У представителей подкласса Neoophora (отр. Lecithoepitheliata, Neorhabdocoela, Prolecithophora, Seriata, Temnocephalida) яичники в процессе эволюции разделились на два органа: гермарий (собственно яичник) и вителлярий (желточник). В гермарии образуются бедные желтком яйцеклетки, а в вителлярии ооциты превращаются в так называемые желточные клетки, служащие для питания зародыша. Так как питательный материал располагается вне яйца, такие яйца называются экзолецитальными. Развитие экзолецитальных яиц подвергалось значительным вторичным изменениям.

Подкласс Archoophora. Среди представителей подкласса Archoophora наиболее примитивными являются бескишечные турбеллярии (отр. Acoela), у которых отсутствуют кишечник и оформленные гонады. Половые клетки образуются из клеток паренхимы, зрелые яйцеклетки выводятся через рот или разрыв стенки тела. Созревание яйцеклеток и оплодотворение происходит в теле матери. Сперматозоиды вводятся в специальный семяприёмник или путём подкожной импрегнации, т.е. впрыскиваются в паренхиму. Большинство бескишечных турбеллярий яйцекладущие, встречаются живородящие формы (например, *Diopisthoporus*). Небольшие по размеру яйца покрыты тонкой первичной оболочкой, содержат мало желтка и откладываются по несколько штук (от 2 у *Convoluta roscoffensis* до 25–45 у *C. convoluta*) в студенистых прозрачных коконах.

Макростомиды (отр. Macrostomida) отличаются более высокой организацией по сравнению с бескишечными турбелляриями. Они имеют хорошо обособленный кишечник с эпителиальной стенкой. Оплодотворение происходит в женских половых путях. Яйца имеют тонкую первичную оболочку и откладываются поодиночке.

Поликлады (отр. Polyclada) – наиболее высокоорганизованные представители подкласса Archoophora. Оплодотворение у поликлад внутреннее, яйца откладываются в виде студенистых пластинок или изогнутых шнуров с 1–2 рядами яйцевых капсул, каждая из которых содержит по 1–12 яиц. Размеры яиц варьируют от 85 мкм у *Stylochus uniporus* до 330 мкм у *Planocera (Holoplana) reticulata* и могут содержать значительное количество желтка (например, у *Holoplana inquilina*).

Дробление яиц примитивных форм (например, *Polychoerus*) значительно отличается от типичного спирального, образуются только два приблизительно одинаковых бластомера, от которых парами отделяются микромеры, т.е. характерно дуэтное дробление. Другой особенностью дробления являются движения бластомеров относительно друг друга – явление, встречающееся у гидроидов. У *Convoluta roscoffensis* и *Oligochoerus limnophilus* первый дуэт микромеров отделяется путём леотропного деления, а второй – путём дексиотропного деления. Весь ход дробления и проспективное значение бластомеров похожи на таковые при типичном (квартетном) спиральном дроблении, но на каждой стадии зародыш состоит из вдвое меньшего количества клеток.

У более высокоорганизованных форм (например, поликлад) дробление чаще спирального типа с элементами гетероквадрантности (рис. 92). У *Holoplana* первое деление дробления протекает меридионально и не вполне равномерно (см. рис. 92, *а*). Второе деление также неравномерное, в результате чего образуются две крупные клетки (*B* и *D*) на вегетативном полюсе и клетки меньшего размера (*A* и *C*) на анимальном полюсе (см. рис. 92, *б–в*). Бластомер *D* крупнее других и делится быстрее. Позже все четыре бластомера располагаются приблизительно в одной плоскости и образуют основной квартет макромеров, от которого потом отделяется четыре квартета микромеров с правильным чередованием дексиотропных и леотропных делений (см. рис. 92, *г–е*).

Размеры макромеров и микромеров различаются незначительно. Микромеры четвёртого квартета получают большую часть желтка и являются самыми крупными клетками, а макромеры – самые маленькие клетки зародыша.

После четвёртого деления дробления бластомеры *4A–4D* и *4a–4c* больше не делятся, используются как питательный материал, впоследствии дегенерируют и в построении органов зародыша участия не принимают. Бластомер *4d* участвует в образовании большей части мезодермы (энтомезодермы) и всей энтодермы (рис. 93). Судьба бластомеров четвёртого квартета в развитии поликлад значительно отличается от таковой других форм со спиральным дроблением.

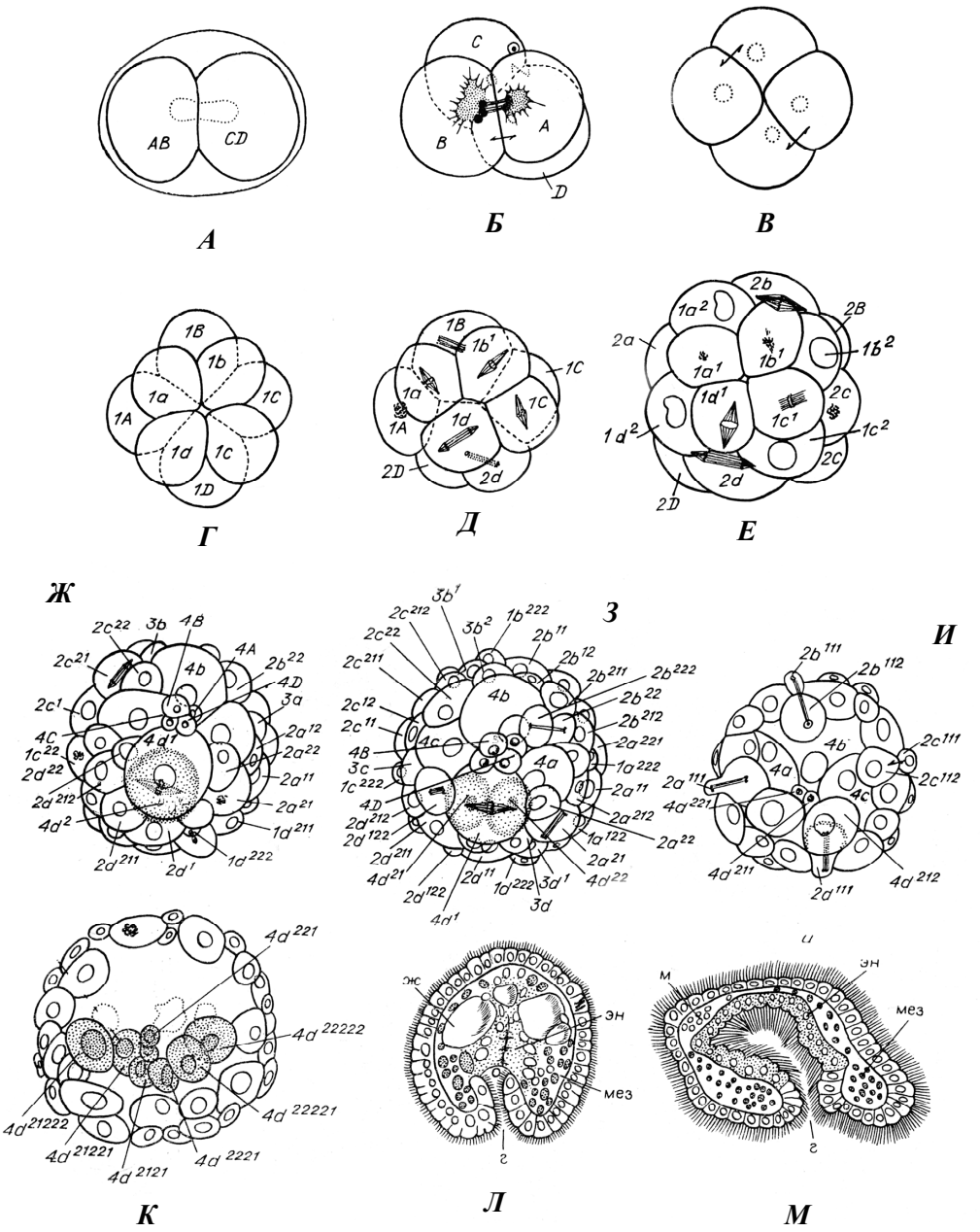


Рис. 92. Развитие *Planocera (Holoplana) inquilina* (по Ивановой-Казас, 1975): *А* – стадия двух бластомеров*; Б* – второе деление дробления; *В* – стадия 4 бластомеров; *Г* – стадия 8 бластомеров; *Д* – четвёртое деление; *Е* – переход к стадии 16 бластомеров; *Ж* – стадия 64 бластомеров; *З* – деление бластомера *4d*; *И* – зародыш в момент обособления эктомезодермы; *К* – вид зародыша с вегетативного полюса*; Л* – поздний зародыш, вид сбоку; *М* – начало формирования мюллеровской личинки; *г* – глотка; *ж* – желток; *м* – зачаток головного мозга; *мез* – мезодерма; *эн* – энтодерма

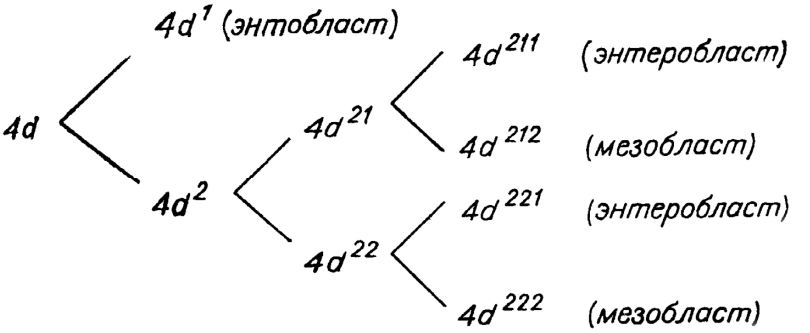


Рис. 93. Схема деления бластомера *4d* у *Planocera (Holoplana)* (по Ивановой-Казас, 1975)

Гаструляция у примитивных форм (например, у Acoela) обычно осуществляется путём погружения внутрь зародыша двух макромеров, которые, делясь, дают начало паренхиме организма.

У поликлад сохраняются только элементы мультиполярной иммиграции. Так, например, у *Holoplana* гаструляция протекает путём эпиболии: производные первых трёх квартетов микромеров составляют эктодерму, которая постепенно разрастается к вегетативному полюсу и образует выстилку глотки. За счёт микромеров первого квартета образуются кожные покровы передней половины тела личинки и нервный ганглий, от которого берут начало и нервные стволы. Второй квартет микромеров также даёт кожные покровы и участвует в образовании мышц и соединительной ткани глотки (эктомезодермы).

Микромер *4d* делится на две клетки, одна из которых, или энтобласт, остаётся на поверхности ($4d^1$), а другая ($4d^2$) погружается внутрь зародыша (см. рис. 93). Бластомер $4d^2$ делится дважды, образуя четыре клетки, две из которых составляют мезодерму. Все остальные потомки бластомера *4d* формируют энтодерму. Две мезодермальные клетки продолжают делиться и дают начало двум латеральным группам клеток, из которых развивается паренхима и мускулатура личинки. Энтодермальные клетки размножаются и образуют внутри зародыша плотную массу, в которой путём расхождения клеток создаётся гастральная полость, связанная с глоткой.

К концу эмбрионального развития на кожных покровах зародыша появляются реснички, и он выходит из оболочек. У ресничных червей имеет место прямое развитие – без метаморфоза, когда из яйца во внешнюю среду выходит личинка – паренхимула, которая подрастает и становится половозрелой, и с метаморфозом.

Развитие с метаморфозом характерно для морских форм. Из яйца выходит **мюллеровская личинка**, приспособленная к планктонному образу жизни и значительно отличающаяся от взрослой особи (рис. 94).

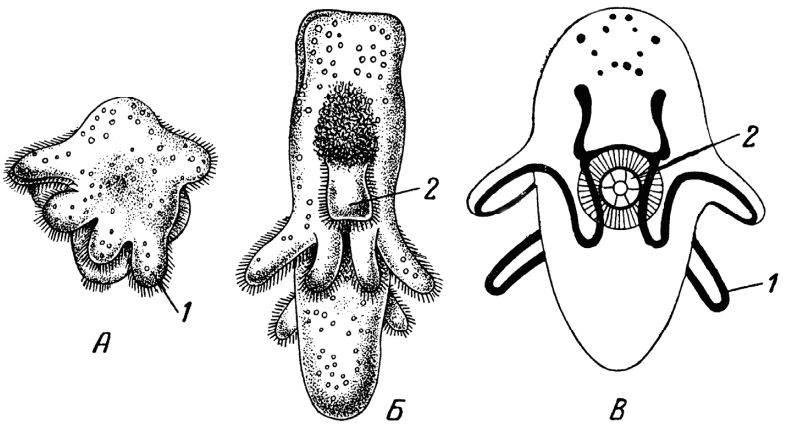


Рис. 94. Мюллеровская личинка поликлад (по Шмидту, 1953): *А* – вид сбоку; *Б* – вид с брюшной стороны во время метаморфоза; *В* – вид с брюшной стороны на ранней стадии развития. *1* – лопасти, покрытые ресничками; *2* – глотка

Мюллеровская личинка снабжена восемью лопастевидными выростами тела, окаймлёнными длинными ресничками, так называемым ресничным шнуром. Одна из лопастей располагается на брюшной стороне впереди рта, другая – на спинной стороне, а три пары – по бокам. Личинка отличается от взрослого червя только по внешней форме. Её метаморфоз протекает постепенно и не сопровождается существенными изменениями организации. Личинка неравномерно растёт, тело уплощается, уменьшаются и затем полностью исчезают лопасти. Деградируют также ресничный шнур и чувствительные султанчики. Личинка постепенно превращается во взрослую турбеллярию и опускается на дно.

Подкласс Neoophora. У представителей подкласса Neoophora яйца откладываются в особых яйцевых капсулах, содержащих, кроме яйца, большое количество желточных клеток, необходимых для питания зародыша. Яйцевые клетки обычно мелкие, безжелтковые. Количество желточных клеток у разных организмов варьирует. Так, у *Prorhynchus stagnalis* (отр. Lecithoepitheliata) в яйцевых капсулах на каждое яйцо может приходиться 50–100 желточных клеток; у *Paravortex cardii* (отр. Neorhabdocoela) коконы содержат 2–4 яйца и 90–187 желточных клеток; у *Monocelis fusca* (подотр. Proseriata) в яйцевой капсуле содержится только одно яйцо и 600–700 желточных клеток. Максимальное количество желточных клеток обнаружено у представителей подотряда Tricladida (отр. Seriata). Например, коко-

ны планарий содержат 4–14 яиц и 10 000–12 000 желточных клеток, а коконы *Dendrocoelum lacteum* – 20–40 яиц и более 80 000 желточных клеток.

Выделяют три способа питания зародышей. В первом случае, например у *Paravortex* (отр. Neorhabdocoela), зародыш лежит внутри массы желтка. Все клетки зародыша или его специализированные элементы всасывают продукты распада желточных клеток или фагоцитируют их. Во втором случае, например у *Mesostoma* и *Bothromesostoma* (отр. Neorhabdocoela) и *Plagiostomum* (отр. Prolecithophora), зародыш занимает в желточной массе периферическое положение и начинает обрастать эту массу, захватывая желток внутрь себя. Этот способ питания более эффективный по сравнению с первым типом, при котором используется не вся масса желтка. Наконец, третий, наиболее совершенный способ питания зародыша выработался у Tricladida, в развитии которых формируется так называемая «несвободная» личинка, имеющая провизорные органы и способная загладывать желток. Развитие такой скрытой личинки протекает под покровом яйцевых оболочек.

Проникновение сперматозоида в яйцо и оплодотворение происходят во время формирования яйцевой капсулы или раньше. У Tricladida распространено необычное явление **псевдогамии**, или ложного оплодотворения, когда сперматозоид проникает в ооцит, находящийся на стадии метафазы. Сперматозоид активирует дальнейшее развитие яйца, но слияния пронуклеусов не происходит. Спермий выводится из яйца и резорбируется. Настоящее оплодотворение у планарий происходит достаточно редко.

Дробление начинается как спиральное или радиальное и становится неправильным. В результате дробления образуется морула, например у *Prorhynchus stagnalis* (отр. Lecithoepitheliata). У представителей отряда Neorhabdocoela (например, у *Paravortex*) расположение бластомеров также неправильное, различают два макромера и несколько микромеров. В результате дробления формируется морула, состоящая из трёх видов клеток. Группа мелких клеток, или мезэктодерма, располагается на одной стороне зародыша. Потомки крупного бластомера, формирующие первичную (желточную) энтодерму, располагаются на противоположной стороне зародыша. В центральной части зародыша находятся потомки второго макромера, дающие начало вторичной (кишечной) энтодерме. Гаструляция протекает по типу эпиболии: поверхностные клетки мезэктодермы, расположенные на брюшной стороне зародыша, образуют эктодермальный слой, который распространяется по всему телу зародыша.

У представителей отряда Seriata, например у *Monocelis* (подотряд Proseriata), дробление имеет характер спирального и протекает неравномерно (рис. 95, 96). В результате второго леотропного деления образуется два крупных бластомера на вегетативном полюсе и два более мелких бластомера, соприкасающихся на анимальном полюсе (см. рис. 95, *а*). Подобный процесс описан у бескишечных турбеллярий. Далее эти четыре бластомера располагаются в одной плоскости, обра-

зуя основной квартет макромеров, от которого дексиотропно обособляется квартет микромеров (см. рис. 95, *б*). Постепенно дробление утрачивает правильность, и в результате образуются мелкие абортивные клетки, которые выталкиваются из зародыша (см. рис. 95, *в*). Часть абортивных клеток дегенерирует, часть – проникает в желточные клетки. В результате дробления образуется целобластула с хорошо выраженным бластоцелем (см. рис. 96, *а*). Вскоре целобластула уплощается в анимально-вегетативном направлении и приобретает форму двуслойной пластинки. Один из слоев является эктодермой, другой – энтодермой. Клетки, расположенные между двумя слоями, являются эктомезодермой.

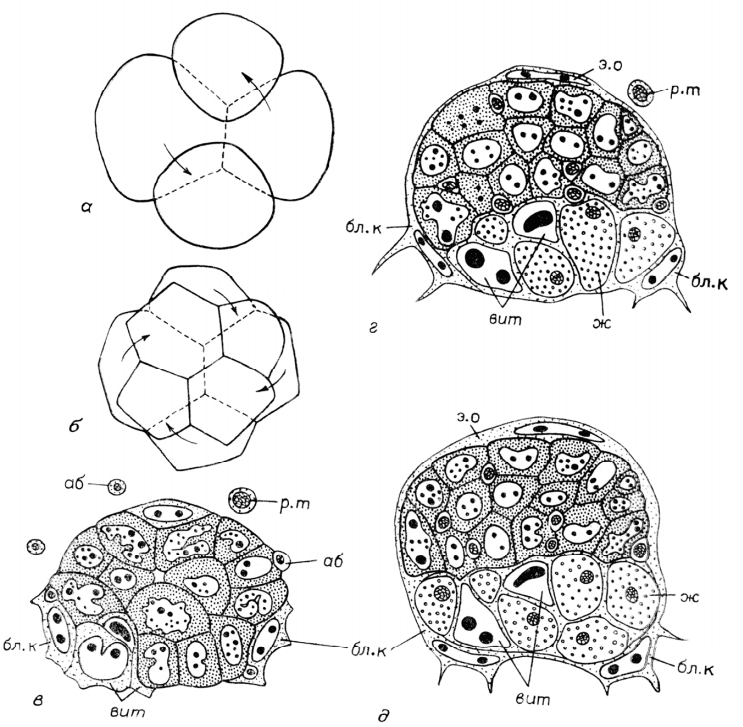


Рис. 95. Развитие *Monocelis fusca* (по Ивановой-Казас, 1975): *а* – стадия 4 бластомеров; *б* – стадия 8 бластомеров; *в* – стадия обособления 8 периферических бластомеров (медианный срез); *г* – начало захвата желточных клеток вителлофагами; *д* – завершение обрастания зародыша четырьмя «бластопоральными» клетками.
аб – абортивная клетка; *вит* – вителлофаг; *бл.к* – «бластопоральная» клетка; *ж* – желточная клетка; *р.т* – редукционное тельце; *э.о* – эмбриональная оболочка

Затем от зародыша отделяется восемь клеток, распространяющихся по поверхности в виде оболочки (см. рис. 96, *б–в*). Клетки эмбриональной оболочки выполняют разные функции: две клетки на анимальном полюсе зародыша формируют провизорные кожные покровы; две клетки на вегетативном полюсе, называ-

емые вителлофагами, активно захватывают и фагоцитируют желточные клетки; оставшиеся четыре клетки, или «бластопоральные» клетки, закрывают вителлофаги с боков. Затем «бластопоральные» клетки начинают захватывать желточные и передавать их внутрь к вителлофагам.

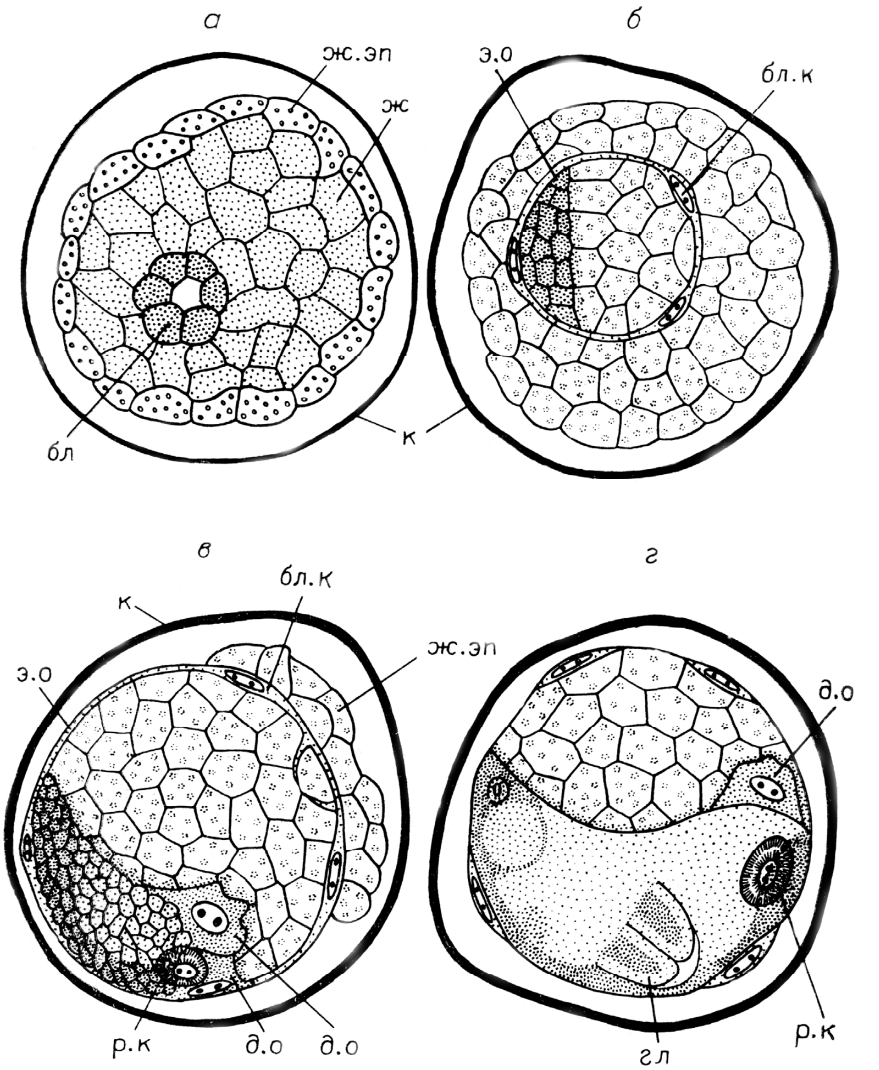


Рис. 96. Поглощение массы желточных клеток зародышем *Monocelis fusca* (по Ивановой-Казас, 1975): *а–г* – последовательные стадии развития. *бл* – бластула; *бл.к* – «бластопоральная» клетка; *гл* – глотка; *д.о* – дополнительная клетка оболочки; *ж* – желточная клетка; *ж.эп* – желточный эпителий; *к* – капсула; *р.к* – ресничная клетка; *э.о* – эмбриональная оболочка

В результате работы «бластопоральных» клеток количество свободных желточных клеток постепенно уменьшается. Поглощённые желточные клетки скапливаются под эмбриональной оболочкой. Вместе с желточными клетками под эмбриональную оболочку вновь попадают абортивные клетки, которые набухают и становятся похожими на другие клетки зародыша. Недифференцированные эмбриональные клетки скапливаются на будущей брюшной стороне зародыша и принимают форму колпачка, называемого зародышевым диском (см. рис. 96, *в*). Клетки зародышевого диска, а также абортивные клетки участвуют в формировании органов зародыша.

Затем от заднего края зародышевого диска отделяются пять клеток, которые входят в состав эмбриональной оболочки. Одна клетка располагается в центре, а остальные четыре – парами симметрично по сторонам. Одна пара этих дополнительных клеток оболочки образует на своей поверхности реснички, благодаря которым зародыш начинает вращаться внутри капсулы (см. рис. 96). Таким образом, в состав эмбриональной оболочки входят восемь клеток, обособившихся первоначально, две из которых становятся вителлофагами, а также пять дополнительных клеток – это провизорное образование, играющее вспомогательную роль в развитии и не участвующее в формировании тела взрослого червя.

Зародышевый диск постепенно разрастается между эмбриональной оболочкой и захваченными желточными клетками. Боковые края диска смыкаются друг с другом и образуют спинную сторону червя. К концу обрастания зародыш имеет грушевидную форму, причём узкий конец соответствует головному отделу животного. Сужение постепенно распространяется от головы кзади, в результате чего тело удлиняется и становится червеобразным. Зародышевый диск подразделяется на отделы, в которых дифференцируются органы животного: в переднем – головные лопасти, из клеток которых формируются головной мозг и пара глазков, в заднем – глотка.

В развитии *Monocelis* встречаются как примитивные черты развития, такие как спиральное дробление, отсутствие желточного синцития, особенности образования и функционирования желточных клеток, так и высокоспециализированные приспособления для переработки желточного материала, например эмбриональная оболочка, состоящая из строго постоянного числа клеток, выполняющих определённые функции.

У Tricladida, например у *Dendrocoelum lacteum*, желточные клетки сливаются в синцитий. Дробление полное и равномерное, чаще анархическое (рис. 97, *а*).

Бластомеры утрачивают связь друг с другом, иногда образуют цепочки, но никогда не формируют компактные группы. Однако затем бластомеры располагаются на границе внутреннего и наружного синцития и образуют бластулоподобный полый шар. Желточный синцитий и заключённые в нём бластомеры представляют собой целостную единую систему. Постепенно бластомеры начинают

различаться между собой по размерам, структуре ядра, поведению. Часть бластомеров скапливается в центре желточного синцития, другая часть располагается на границе внутреннего и наружного синцития, третья – остаётся пассивной. Внутренние клетки дают начало провизорной кишке и провизорной глотке, более поверхностные бластомеры образуют сетевидный, а позже эпителиальный слой провизорной эктодермы.

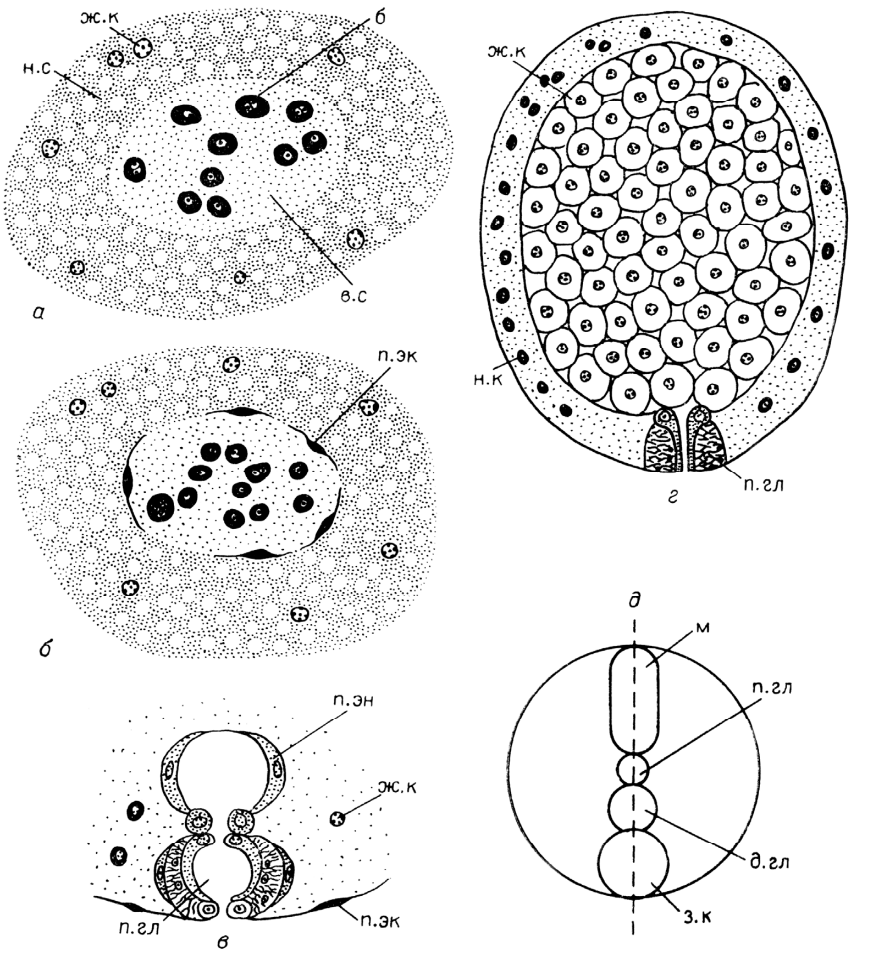


Рис. 97. Развитие *Dendrocoelum lacteum* (по Ивановой-Казас, 1975): *а* – стадия дробления; *б* – образование провизорной эктодермы; *в* – разрез через провизорную глотку; *г* – «желточная» личинка; *д* – план строения позднего зародыша. *б* – бластомеры; *в.с* – внутренний желточный синцитий; *д.гл* – дефинитивная глотка; *ж.к* – желточная клетка или её ядро; *з.к* – бластема заднего конца; *м* – бластема мозга; *н.к* – недифференцированные клетки зародыша; *н.с* – наружный желточный синцитий; *п.гл* – провизорная глотка; *п.эк* – провизорная эктодерма; *п.эн* – провизорная энтодерма

На данной стадии развития зародыш имеет радиально-симметричное строение. Главная ось зародыша проходит через провизорную глотку и соответствует дорзовентральной оси взрослого организма. С помощью глотки зародыш заглатывает все желточные клетки, при этом растягивается кишка и увеличивается объём зародыша. Затем индифферентные (пассивные) бластомеры, не участвующие в образовании провизорных органов, начинают усиленно делиться, образуя на брюшной стороне «зародышевую полоску» (см. рис. 97). С этой стадии устанавливается билатеральная симметрия животного. Зародышевая полоска состоит из трёх скоплений клеток: «бластемы мозга», «бластемы дефинитивной глотки» и «бластемы задней половины тела животного». Из «бластем» формируются все дефинитивные органы животного: кожные покровы, кишечник, паренхима, мускулатура, нервная, выделительная и половая системы. Провизорные органы отмирают. Переваривание заглоченных желточных клеток происходит дефинитивным кишечником, образующимся вокруг провизорного. Из коконов Tricladida выходят вполне сформированные черви, т.е. развитие прямое. Однако с морфофизиологической точки зрения подвижные и активно питающиеся зародыши Tricladida значительно отличаются от взрослых животных; они проделывают метаморфоз и называются «несвободными» личинками. Процесс замены провизорных органов дефинитивными представляет собой настоящий некробиотический метаморфоз.

Особенности развития Turbellaria

У ресничных червей с эндолецитальными яйцами наблюдается спиральное дробление в разных вариантах: примитивное дуэтное у бескишечных турбеллярий, неустойчивое (дуэтное или квартетное) у макростомид и типичное квартетное у поликлад. Чёткое разграничение на энто- и мезодерму описано только у поликлад. У большинства представителей Archoophora развитие прямое, у некоторых – с метаморфозом. У поликлад формируется мюллеровская личинка, являющаяся эволюционным предшественником трохофоры кольчатых червей, т.е. развитие поликлад дезэмбрионизовано.

В развитии Neoophora возникли особые приспособления для усвоения желточных клеток. Считается, что представители подотряда Proseriata занимают среди Neoophora центральное положение и обладают исходным для этой группы типом развития. Особое место занимает подотряд Tricladida, развитие представителей которого достигло наибольшей сложности. Развитие Tricladida – яркий пример ценогенетического изменения онтогенеза в связи с приспособлениями к определённым условиям среды. Развитие Tricladida представляется более специализированным, чем развитие Proseriata, но это не означает выведение первого из второго. Вероятнее, что оба типа развития возникли в результате дивергентной эволюции от какого-то общего предка.

Класс Моногенеи – Monogenoidea

Моногенетические сосальщики – эктопаразиты водных позвоночных животных, главным образом рыб. Большинство моногеней откладывают яйца в воду или прикрепляют их к телу хозяина. Встречается живорождение, например у *Gyrodactylus*.

Форма яйцевых капсул у моногеней разнообразная, часто с нитевидными придатками, стебельками и крышечкой, которая открывается при вылуплении личинки. В капсуле обычно содержится одно яйцо и около 40 желточных клеток. У живородящих моногеней в матке развивается только одно яйцо без оболочки и желточных клеток.

Эмбриональное развитие моногеней изучено у единичных представителей, например у лягушачьей многоустки (*Polystoma integerrimum)* и *Gyrodactylus*.

Лягушачья многоустка паразитирует в мочевом пузыре лягушки. Яйцевые капсулы паразита выводятся из тела хозяина вместе с мочой. Развитие *Polystoma* протекает в воде. Дробление яйца полное и неравномерное, выглядит как анархическое, однако вариации в расположении бластомеров незначительны (рис. 98). Стадия четырёх и восьми бластомеров представляет собой изогнутую цепочку клеток (см. рис. 98, *а–в*). Далее клетки образуют более компактную группу треугольной формы, в центре которой располагаются три крупных бластомера (см. рис. 98, *г*). Крупные клетки делятся неравномерно, отделяя на одну сторону зародыша более мелкие клетки, которые постепенно окружают его со всех сторон – происходит эпиболическая гаструляция (см. рис. 98, *д*). В результате зародыш представляет собой плотное скопление клеток с нечёткими границами (см. рис. 98, *е–з*). Далее начинается обособление зачатков органов: сначала выделяется слой уплощённых клеток на поверхности – формирование кожных покровов; внутри зародыша появляются зачатки глотки и кишки. Остальные внутренние клетки образуют паренхиму, мускулатуру, выделительную систему. В передней части зародыша формируются мозг и глаза. На заднем конце тела образуется прикрепительный диск с хитиноидными крючками.

У моногенетических сосальщиков из яйца обычно выходит ресничная личинка, или **онкомирацидий**, который некоторое время ведёт свободный образ жизни и затем оседает на теле головастика (см. рис. 98, *и*). Попадая в своего хозяина, личинка проделывает метаморфоз и становится половозрелой (рис. 99). Реснички на теле личинки располагаются тремя поперечными зонами, причём в одних случаях они образуют сплошной покров, а в других – редуцируются до нескольких рядов немногочисленных клеток. Например, у *Polystoma* ресничные пояса состоят из 55 клеток.

На заднем конце онкомирацидия располагается прикрепительный аппарат, включающий диск с крючками. В центре прикрепительного диска находятся 2–6 грубых крючков, а по краям – 10–16 нежных крючков.

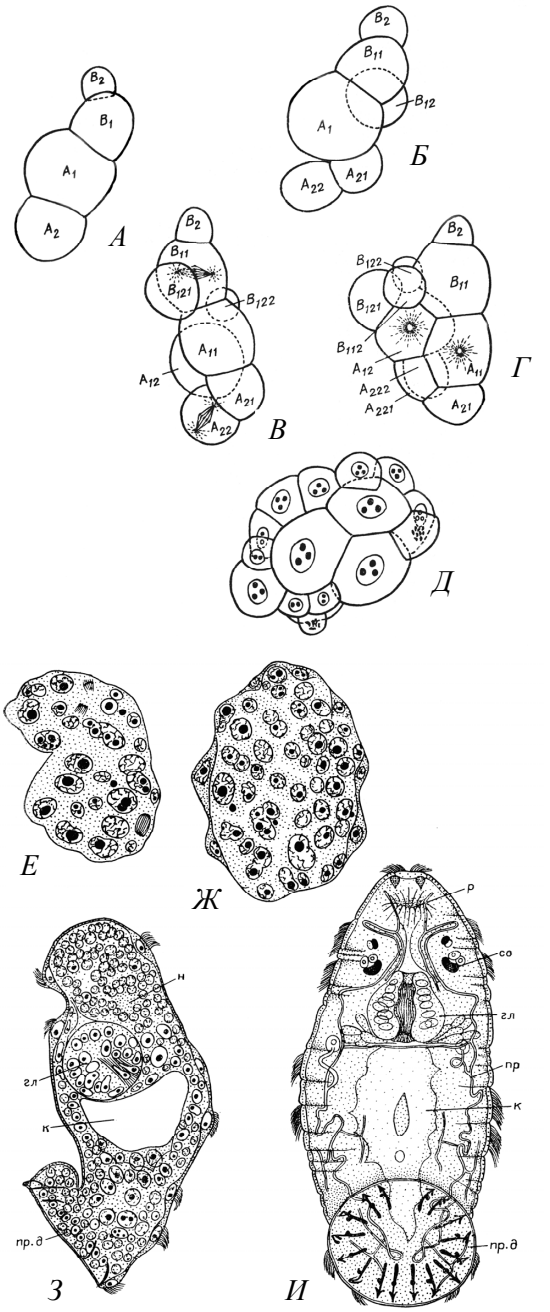


Рис. 98. Развитие *Polystoma integerrimum* (по Ивановой-Казас, 1975): *А–Д* – стадии 4, 6, 8, 10 и 52 бластомеров соответственно; *Е–З* – 5- и 13-дневные зародыши соответственно; *Ж* – обособление эктодермы; *И* – онкомирацидий. *гл* – глотка; *к* – кишка; *н* – нервный ганглий; *пр* – протонефридий; *пр.д* – прикрепительный диск; *р* – ротовое отверстие; *св* – светочувствительные органы

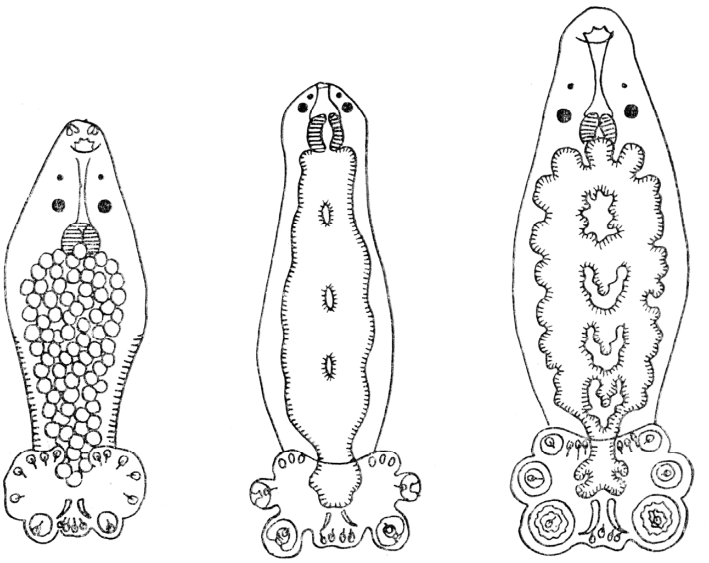


Рис. 99. Последовательные стадии метаморфоза *Polystoma integerrimum* (по Ивановой-Казас, 1975)

Внутренние органы личинки развиты довольно сильно. В передней части тела располагаются мозг и 2–4 глаза. Кишечник состоит из глотки и средней кишки мешкообразной формы. В паренхиме расположены два разветвлённых протонефридия.

У *Gyrodactylus* дробление напоминает дуэтное: в результате первого деления образуются два приблизительно одинаковых бластомера, которые отделяют от себя микромеры (рис. 100). На стадии 10 клеток один из макромеров делится равномерно, и его потомки не отличаются от микромеров (см. рис. 100, *в*). Мелкие клетки участвуют в формировании зародыша. Второй макромер перестаёт делиться, некоторое время находится в покоящемся состоянии, и только на 60-клеточной стадии начинает делиться заново, причём так же, как в начале развития, отделяя от себя микромеры. Один из «вторичных» макромеров вновь остаётся в покоящемся состоянии. В результате внутри одного зародыша начинает формироваться другой, а за счёт «вторичного» макромера начинается развитие третьего зародыша внутри второго.

В итоге у *Gyrodactylus* из яйца может развиться до четырёх вложенных друг в друга зародышей. При выходе первого зародыша из тела матери он сначала должен «родить» вложенного в него второго зародыша и только потом достигает половозрелости. Вероятно, данное явление представляет собой своеобразную полиэмбрионию, хотя некоторыми авторами рассматривается как педогенез, т.е. размножение на незрелых стадиях развития.

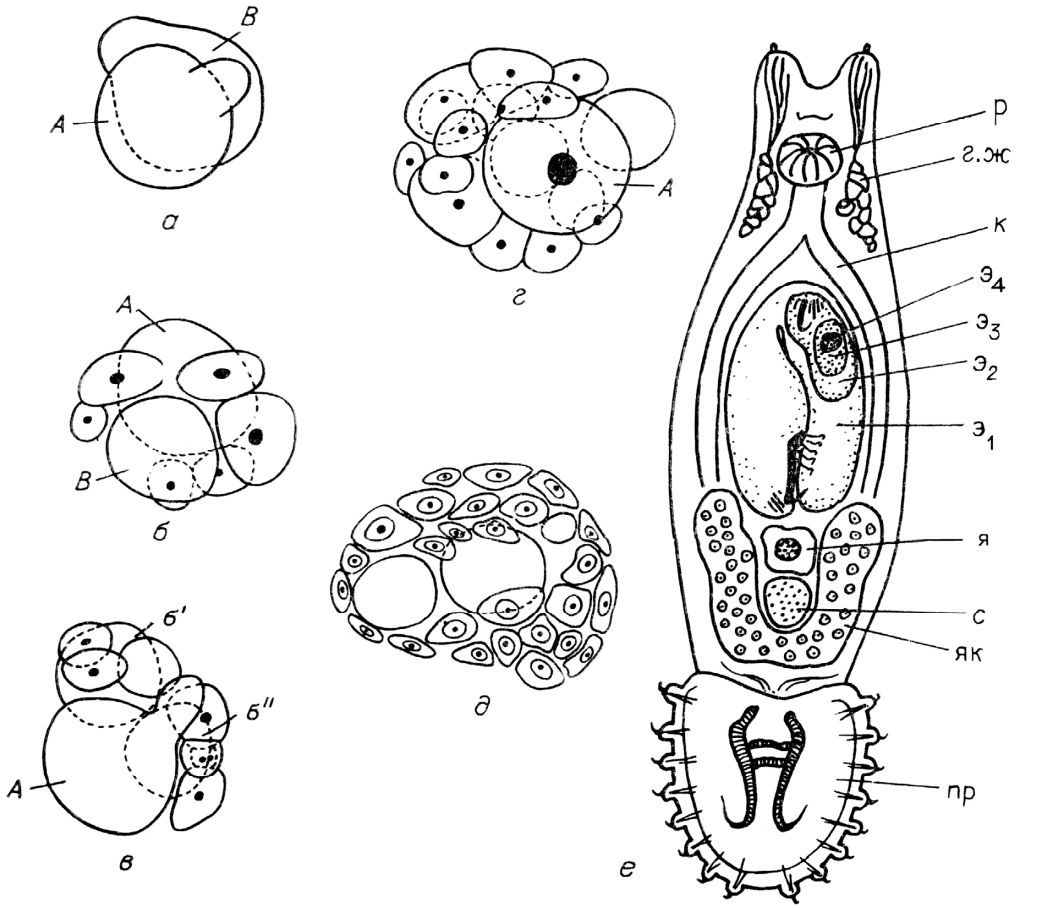


Рис. 100. Развитие *Gyrodactylus elegans* (по Ивановой-Казас, 1975): *а* – второе деление яйца; *б* – стадия 8 клеток; *в* – стадия 10 бластомеров; *г* – стадия 17 бластомеров (эпиболия); *д* – стадия 60 бластомеров; *е* – взрослый *Gyrodactylus* с зародышами. *A, B* – макромеры; *б', б''* – потомки бластомера *B*; *г.ж* – головные железы; *к* – кишка; *пр* – прикрепительный диск; *р* – рот; *с* – семенник; *э* – зародыши последовательных поколений (*1–4*); *я* – яйцо; *як* – яичник

Таким образом, у моногеней постэмбриональное развитие начинается с мерцательной личинки, которая выходит из яйца в воде. Метаморфоз личинки идёт на теле и внутри органов хозяина, причём имеет место отчётливая сопряжённость жизненных циклов паразита и хозяина. У моногеней в жизненном цикле отсутствует смена хозяев. Онкомирацидий не имеет ничего общего с трохофорой. Ресничный покров личинки, вероятно, представляет собой рекапитуляцию кожных покровов турбеллярий – свободноживущих предков паразитических плоских червей.

Класс Дигенетические сосальщики – Trematoda

Трематоды – полностью паразитический класс, представленный в основном эндопаразитами. Взрослые черви, или **м а р и т ы**, обычно паразитируют в кишечнике и других внутренних органах позвоночных животных. Дигенетические сосальщики характеризуются очень сложным жизненным циклом со сменой хозяев и чередованием поколений (**г е т е р о г о н и е й**), отличающихся морфологическими признаками и способами размножения.

Сосальщики – гермафродиты, половая система устроена сложно и у разных представителей сильно варьирует. Характерно самооплодотворение, но встречаются исключения. Так, у паразитического спайника парадоксального (*Diplozoon paradoxum*), живущего на жабрах пресноводных карповых рыб, в постэмбриональном периоде вырабатывается адаптация, исключающая самооплодотворение, и состоит в том, что молодые особи живут одиночно, а по мере полового созревания объединяются попарно, что обеспечивает перекрёстное оплодотворение.

Осеменение осуществляется введением совокупительного органа в матку, через которую сперматозоиды проникают в семяприёмник, а оттуда в оотип. Сформированные яйца из яичника также попадают в оотип, где и происходит оплодотворение. Из желточников в оотип поступают желточные клетки, которые окружают каждое оплодотворённое яйцо. Например, у *Fasciola hepatica* отложенное яйцо снабжено 30 желточными клетками. Сформированный комплекс одевается плотной скорлупой (капсулой), образующейся за счёт особых гранул желточных клеток. Оплодотворённые яйца проникают в матку и постепенно выводятся из тела хозяина вместе с экскрементами. Для дальнейшего развития яйцо должно попасть в воду, где из него разовьется личинка **м и р а ц и д и й**.

Дробление яйца асинхронное, расположение бластомеров не отличается правильностью (рис. 101, 102). После начала дробления желточные клетки разрушаются и образуют питательный материал для зародыша (см. рис. 101, *а, б*).

В результате первого деления дробления образуются один крупный бластомер (эктодермальная, соматическая клетка) и бластомер меньшего размера (пропагаторная клетка), потомки которого становятся зародышевыми клетками личинки. Некоторое время делится только эктодермальный бластомер, в результате чего образуется разнородная масса клеток с нечёткими границами. Несколько клеток отделяются от общей массы и формируют эмбриональную оболочку (см. рис. 101, *в–д*). Остальные клетки массы образуют кожные покровы, нервную систему, протонефридии и паренхиму мирацидия. Далее начинает деление пропагаторная клетка, сначала неравномерно, образуя клетки мышц и желёз личинки, затем равномерно, давая начало нескольким зародышевым клеткам (см. рис. 102). Таким образом, в общей клеточной массе постепенно дифференцируются все органы мирацидия. Зародышевые листки при этом не выражены.

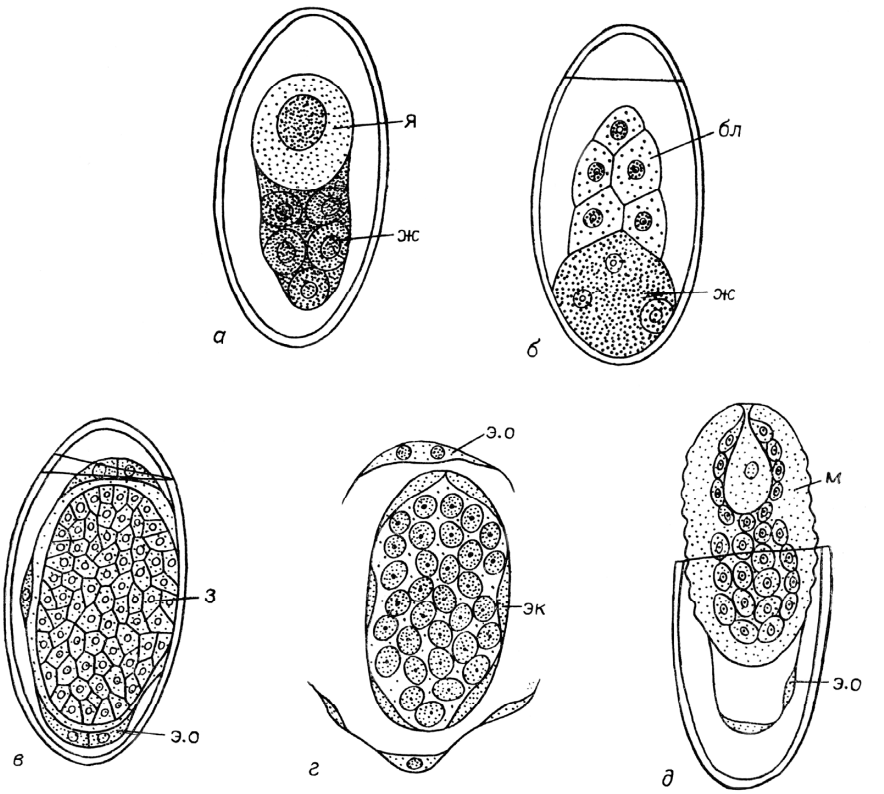


Рис. 101. Начальные стадии развития *Distomum* (по Ивановой-Казас, 1975):
а – яйцо; *б* – стадия дробления; *в* – отслаивание эмбриональной оболочки;
г – обособление эктодермы; *д* – выход мирацидия из яйца. *бл* – бластомеры; *ж* – желток;
з – зародыш; *м* – мирацидий; *эк* – эктодерма; *э.о* – эмбриональная оболочка; *я* – яйцо

Мирацидий имеет довольно сложную организацию, особенностью которой является отсутствие кишечника и развитой половой системы, представленной зародышевыми клетками (см. рис. 102, *н, о*).

Тело мирацидия покрыто ресничными клетками, под эпителием находятся слой кольцевых мышц и паренхима. Имеется нервный ганглий с двумя боковыми нервами, пара глазков, протонефридии. В задней части тела располагается несколько крупных зародышевых клеток (рис. 103).

Мирацидий – свободноживущая стадия, развивающаяся половым путём, но содержащая в себе партеногенетические яйца. Проникнув в тело первого промежуточного хозяина – моллюска, в его печени или гонаде мирацидий проделывает регрессивный метаморфоз (утрачиваются реснички, глаза, мозг, железы) и превращается в спороцисту.

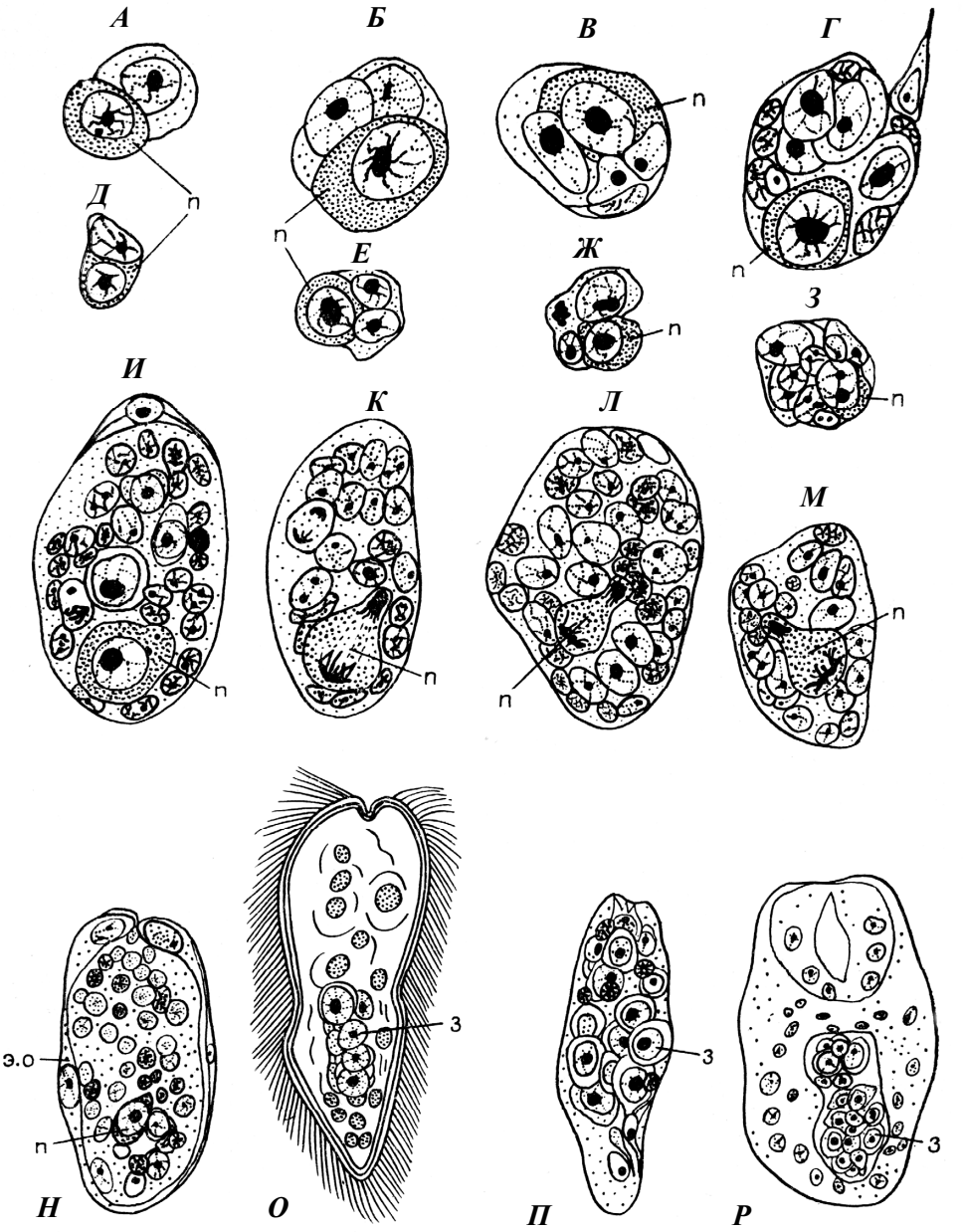


Рис. 102. Развитие *Paragonimus kellikotti* (по Ивановой-Казас, 1975):
А–Г – последовательные стадии дробления яйца при развитии мирацидия; *Д–З* – последовательные стадии дробления при развитии редии 1-го поколения; *И, К* – поздние стадии развития редии 1-го поколения; *Л* – зародыш редии 2-го поколения; *М* – зародыш церкарии; *Н* – поздний зародыш мирацидия; *О* – мирацидий после выхода из яйцевой оболочки; *П* – молодая спороциста; *Р* – молодая редия. *з* – зародышевые клетки; *n* – пропагаторная клетка; *э.о* – эмбриональная оболочка

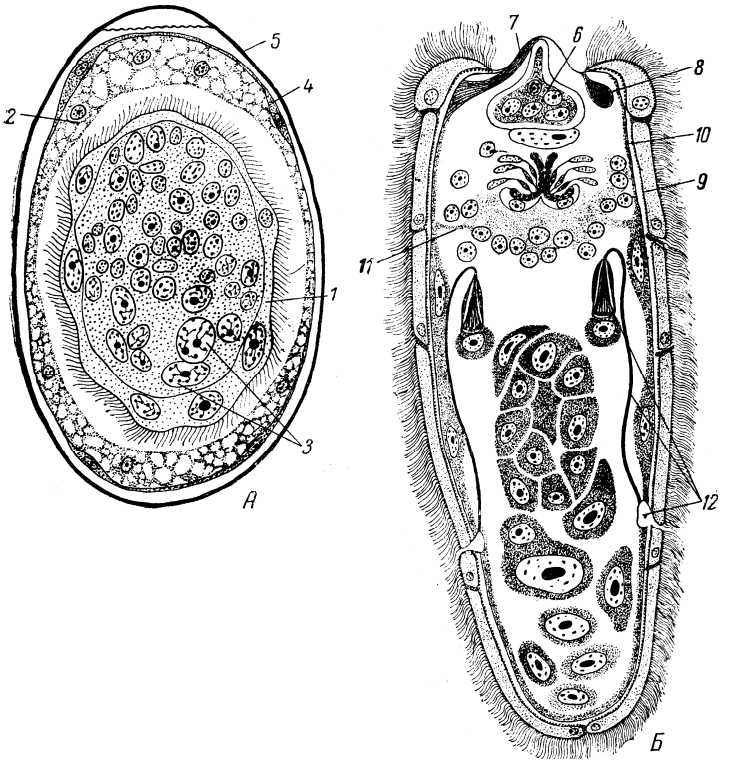


Рис. 103. Развитие мирацидия печёночного сосальщика *Fasciola hepatica* (по Шмидту, 1951):
А – зародыш, покрытый ресничным эпителием и окружённый распадающимися желточными клетками и наружной клеточной оболочкой; *Б* – сформированный мирацидий.
1 – мерцательный покров зародыша; *2* – желточные клетки; *3* – ядра первичных половых клеток; *4* – наружная клеточная оболочка зародыша; *5* – яйцевая скорлупа; *6* – закладка кишечника; *7* – мускул, втягивающий передний конец тела; *8* – головная железа; *9* – кольцевая мускулатура; *10* – продольная мускулатура; *11* – боковой нерв; *12* – концевой пузырь, канал, концевая клетка и воронка личиночного выделительного органа

Спороциста – первое партеногенетическое поколение, развивающееся из мирацидия в теле моллюска, представляет собой мешок, набитый яйцами (см. рис. 102, *II*). Форма спороцисты может быть округлой или удлинённой. Стенки её тела состоят из кутикулы, небольшого слоя мышечных волокон и протоплазматического внутреннего слоя, выстилающего полость спороцисты. Из внутренних органов мирацидия у спороцисты сохраняются лишь протонефридии и половые клетки.

В полости спороцисты лежат половые (зародышевые) клетки на разных стадиях развития. Часть этих клеток получена от мирацидия, другая формируется в так называемых яичниках, представляющих собой набухание внутреннего протоплазматического слоя спороцисты с многочисленными ядрами.

За счёт зародышевых клеток развивается новое поколение – редии, которые выходят из спороцисты, но остаются в этом же промежуточном хозяине. Зародышевые клетки спороцисты ведут себя как яйца, но не оплодотворяются и часто не проделывают деления созреваний. Они дробятся, причём деления протекают сходно с таковым при развитии мирацидия: образуются пропагаторная и соматическая клетки. В результате дробления возникают многоклеточные комплексы, называемые **зародышевыми шарами**. Затем границы клеток исчезают и зародыш превращается в синцитиальную плазматическую массу, содержащую ядра. Особенно велики ядра энтодермы. Из такого зародыша, питающегося осмотически, развивается редия, причём в одной спороцисте может быть несколько редий.

Редия – второе партеногенетическое поколение (см. рис. 102, *р*). Редия имеет очень упрощённую организацию. Форма тела мешковидная. Имеется ротовое отверстие, ведущее в мускулистую глотку, открывающуюся в объёмную слепую среднюю кишку. По сторонам глотки имеется нервное кольцо, состоящее из нервных узлов, соединённых комиссурами. Редия обладает несложными органами осязания в виде чувствительных волосков, имеются протонефридии. В полости тела редии находятся зародышевые клетки, которые дают начало третьему поколению – церкариям. В теплое время года внутри редии развиваются церкарии, в холодное – вновь поколение редий.

Церкарии выходят из редий через особое «родильное» отверстие и покидают тело первого промежуточного хозяина, некоторое время плавают и проникают в тело второго промежуточного хозяина, которым могут быть самые разнообразные животные.

Церкария – третье партеногенетическое поколение, но свободноживущее. Церкария обладает многими признаками молодого червя-сосальщика и рассматривается иногда как преювенильная его форма (рис. 104).

Церкария имеет две присоски – ротовую и брюшную, двуветвистый кишечник, протонефридии и зачаток половой системы. На заднем конце тела имеется хвост – наиболее характерный личиночный орган, выполняющий двигательную функцию. Церкария – это личиночная стадия мариты (гермафродитной особи). В организме второго промежуточного хозяина церкария сбрасывает свой хвост, утрачивает другие органы и инцистируется. Попадание личинки в тело окончательного хозяина происходит при заглатывании им второго промежуточного хозяина. При инцистировании (во внешней среде или в организме хозяина) из церкарии развивается молодая форма, которая при попадании в тело окончательного хозяина утрачивает оболочку цисты и мигрирует в печень, где достигает полового созревания. Таким образом, церкария в результате морфогенетических преобразований трансформируется в обоеполую (гермафродитную) половозрелую форму, ведущую паразитический образ жизни.

Обе свободноживущие стадии – мирацидий и церкария – расселительные, обеспечивающие проникновение паразита в тело промежуточного хозяина (мирацидий) и окончательного (церкария). Следовательно, постэмбриональное развитие у паразитических представителей усложняется из-за глубокой дезэмбрионизации, сложных морфогенетических преобразований, смены сред обитания, наличия и смены (гетерогонии) двух половых поколений – гермафродитного и партеногенетического.

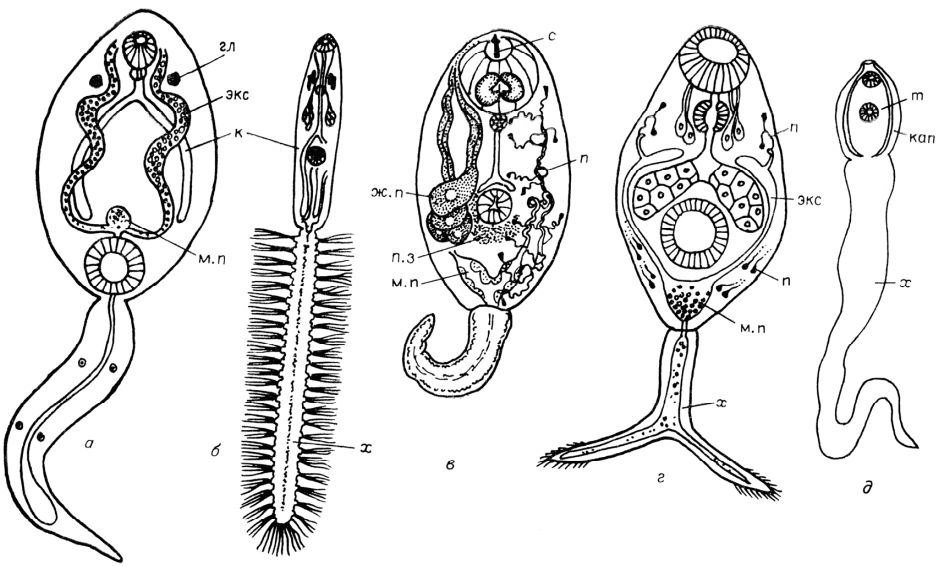


Рис. 104. Типы церкарий (по Ивановой-Казас, 1975): *а* – церкария *Diplodiscus subclavata*; *б* – трихоцеркария из сем. Lepocreadidae; *в* – ксифидиоцеркария *Cercaria astrachanica*; *г* – фуркоцеркария из сем. Gymnophallidae; *д* – церкария *Gorgodera pagenstecheri*. *гл* – глазки; *эк.п* – железы проникновения; *к* – кишечник; *кап* – капсула; *м.п* – мочевой пузырь; *п* – протонефридии; *п.з* – половой зачаток; *с* – стилет; *т* – туловищный отдел; *х* – хвост; *экс* – выделительные каналы

Возможна и другая трактовка, согласно которой все постэмбриональные стадии (мирацидий, спороциста, редия, церкария) – это личинки, проходящие определённое развитие, а партеногенез их отдельных стадий – это педогенез. Но она требует дополнительных исследований.

Таким образом, у паразитических представителей, имеющих несколько личиночных стадий, развивающихся в разных средах (внешняя среда, организмы хозяев), развитие дезэмбрионизовано. При этом постэмбриональные морфогенетические преобразования личиночные стадии претерпевают, пребывая в организмах хозяев (промежуточных и окончательных), а свободноживущие стадии кратковременны.

Класс Ленточные черви – Cestodes

Ленточные черви во взрослом состоянии – паразиты кишечника позвоночных. В процессе эволюции в связи с эндопаразитическим образом жизни у лентецов возникли некоторые адаптации, в частности, полная редукция пищеварительной системы.

Тело червей лентовидное, сплюснутое в дорзовентральном направлении и обычно состоит из отдельных члеников (проглоттид). Передний конец тела червя несёт модифицированный членик – головку (сколекс) с присосками и особыми крючьями для прикрепления к хозяину.

Ленточные черви – гермафродиты, и их половая система повторяется в каждом членике. У нерасчленённых цестод (Caryophyllaeidea) половой аппарат одиночен. У некоторых цестод, например у *Ligula*, имеется продольный ряд половых аппаратов.

Оплодотворение у ленточных червей происходит перекрёстно или путём самооплодотворения. В последнем случае совокупительный орган одного членика вводится во влагалище другого или даже, изгибаясь, во влагалище того же самого членика.

В классе ленточных червей эмбриональное развитие изучено у немногих представителей отрядов Pseudophyllidea и Cyclophyllidea.

Яйца Pseudophyllidea окружены несколькими желточными клетками. Под влиянием желёз матки некоторые включения желточных клеток выделяются наружу и образуют оболочку – особую капсулу с крышечкой. У *Bothryocephalus rugosus* два самых крупных бластомера, расположенных у полюсов удлинённой яйцевой капсулы, образуют эмбриональную оболочку (рис. 105).

Эмбриональная оболочка окружает остальные бластомеры и желточную массу. Остатки желточных клеток постепенно рассасываются, а количество эмбриональных клеток увеличивается в результате их деления. Часть поверхностных клеток отслаивается и образует синцитиальный слой, или **эмбриофор** (эктодермальную мантию). Во внутренней клеточной массе зародыша дифференцируются особые клетки, называемые **онкобластами**. Онкобласты образуют три пары хитиноидных крючков с мышечными волокнами, два протонефридия и несколько недифференцированных крупных клеток.

Яйца Cyclophyllidea содержат некоторое количество питательных веществ и снабжены только одной небольшой желточной клеткой, которая содержит мало питательного материала и рано дегенерирует. Основное значение желточных клеток циклофиллид – построение яйцевой капсулы. Ооциты завершают деления созревания только после проникновения в них спермия. Дробление полное, деление ядер асинхронное, и постепенно зародыш приобретает синцитиальное строение.

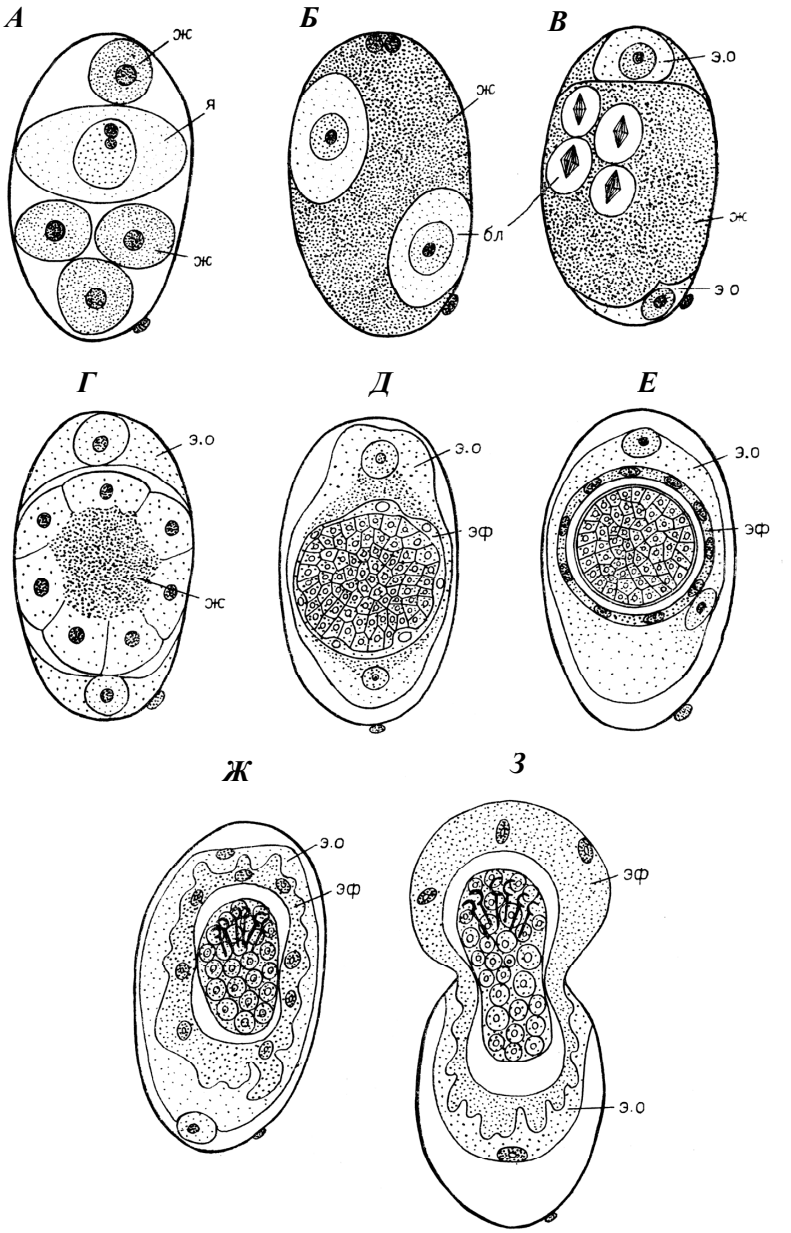


Рис. 105. Стадии развития (*А–З*) *Bothryocephalus rugosus* (по Ивановой-Казас, 1975).
бл – бластомер; *ж* – желточная клетка; *э.о* – эмбриональная оболочка; *эф* – эмбриофор; *я* – ядро

У циклофиллид различают два основных типа дробления. При первом типе дробления со следами спирального дуэтного (*Taenia serrata*) яйцо делится на два макромера, в каждом из которых желток образует компактное тело (рис. 106).

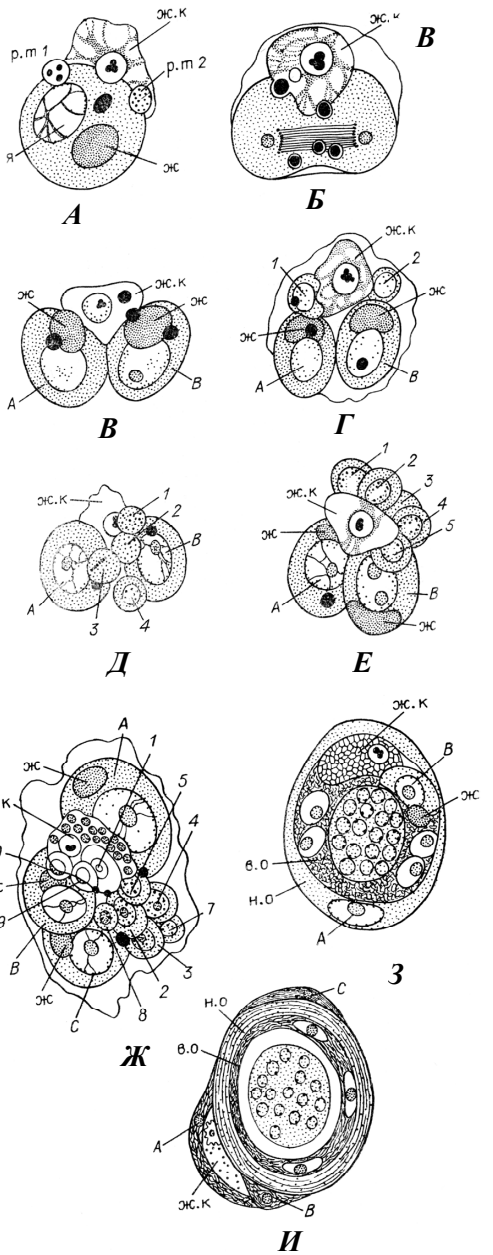


Рис. 106. Развитие *Taenia serrata* (по Ивановой-Казас, 1975): *А* – яйцо до начала дробления; *Б* – первое деление яйца; *В–Ж* – стадия 2, 4, 6, 7 и 13 бластомеров соответственно; *З* – зародыш с двумя оболочками; *И* – начало хитинизации внутренней оболочки. *А, В, С* – макромеры, участвующие в образовании эмбриональной оболочки; *в.о* – внутренняя оболочка; *ж* – желточный комок; *ж.к* – желточная клетка; *н.о* – наружная оболочка; *р.т* – редукционные тельца; *я* – ядро. Цифрами обозначены микромеры, потомки макромеров

Далее от макромеров отделяются более мелкие микро- и мезомеры. В результате второго деления образуется два макромера с желтком и два микромера без желтка. От одного макромера отделяется два микромера, а от другого – только один. Наконец, один из макромеров разделяется пополам, в результате чего образуются три крупные клетки, формирующие на поверхности зародыша эмбриональную оболочку. Все питательные вещества и единственная желточная клетка оказываются включёнными в эту оболочку. Микромеры также проделывают неравномерные деления, в результате которых образуется 3–5 мезомеров. Мезомеры формируют вторую эмбриональную оболочку, называемую **эмбриофором**. Эта оболочка превращается в твердую скорлупу, защищающую зародыш от высыхания при развитии в наземных условиях. Из оставшихся эмбриональных клеток формируется личинка – онкосфера.

При втором типе дробления, например у *Moniezia* и *Paricterotaenia porosa*, деление яйца неравномерное с самого начала (рис. 107). Выделяется только один макромер, от которого отделяются микро- и мезомеры. Макромеры образуют наружную эмбриональную оболочку, мезомеры – эмбриофор, микромеры – онкосферу.

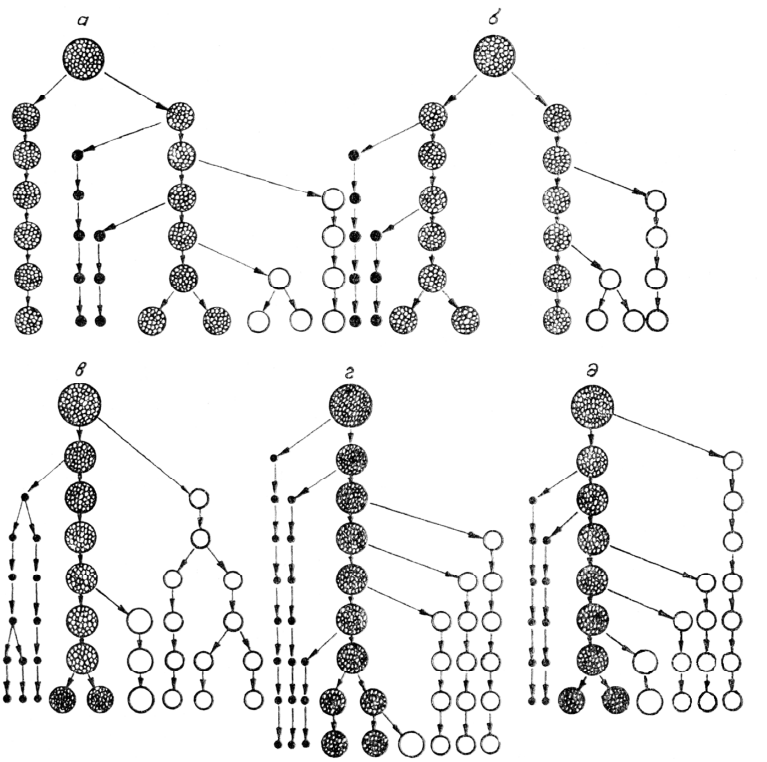


Рис. 107. Генеалогия бластомеров у разных видов Cyclophyllidea (схема по Ивановой-Казас, 1975): *а, б* – варианты дробления у *Baerietta diana*; *в* – *Paricterotaenia porosa*; *г* – *Moniezia expansa*; *д* – *Diorchis diana*. Крупные темные кружки – макромеры; светлые – мезомеры; мелкие черные – микромеры

Из яйца псевдофиллид в воде выходит личинка **корацидий**. У *Bothryocephalus rugosus* сильно разбухает эмбриофор, уменьшается удельный вес личинки, что способствует её плаванию.

У широкого лентеца *Diphyllobothrium latum* развитие протекает со сменой хозяев. Млекопитающие являются окончательным хозяином, в кишечнике которого живет взрослый червь (рис. 108).

Корацидий, вышедший из яйца в воде, некоторое время активно плавает. Затем личинка должна попасть в тело первого промежуточного хозяина – веслоногого рачка, в котором корацидий сбрасывает ресничную мантию и превращается в **онкосферу** с шестью крючьями.

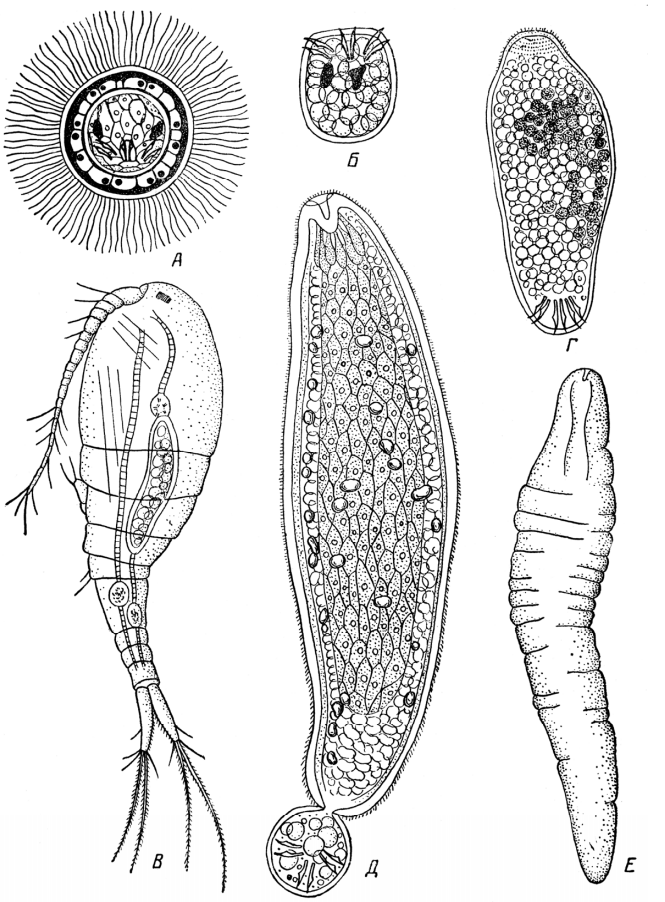


Рис. 108. Развитие корацидия широкого лентеца (по Шмидту, 1951):
А – корацидий; *Б* – онкосфера из кишечника циклопа; *В* – циклоп с двумя онкосферами и процеркоидами в полости тела; *Г, Д* – процеркоид на ранней и поздней стадиях развития соответственно; *Е* – плероцеркоид из мышц щуки

Онкосфера окружена тонкой кутикулой, имеет протонефридии. Зародыш растёт и становится **процеркоидом**, имеющим удлинённую форму. Задний конец личинки, отделённый от тела перетяжкой, несет эмбриональные крючья и называется **церкомером**. При проглатывании циклопа рыбой процеркоиды током крови разносятся по всему телу. При попадании в мышцы процеркоид превращается в **плероцеркоид** – четвёртую, преювенильную, личиночную форму. У плероцеркоида сбрасывается церкомер, на переднем конце личинки формируется сколекс с присасывательными ямками. Развиваются нервная и выделительная системы. Жизненный цикл лентеца завершается в организме окончательного хозяина (млекопитающем), который поедает заражённую рыбу. Так, в кишечнике человека плероцеркоид путём **стробиляции** (формирование проглоттид) развивается в половозрелого ленточного червя.

Жизненный цикл циклофиллид протекает со сменой двух хозяев. Первым (промежуточным) хозяином обычно является беспозвоночное животное. Яйца циклофиллид заглатываются промежуточным хозяином, онкосфера выходит из яйцевых и эмбриональных оболочек и проникает через стенку кишечника в ткани, где переходит в следующую стадию – **финны**.

Финны встречаются нескольких типов: цистицеркоид, цистицерк, ценур и эхинококк (рис. 109).

Цистицеркоид (рис. 109*, а, б*). Онкосфера растёт, удлиняется, принимает пузыревидную форму. В паренхиме переднего конца возникает полость. Передний конец расширяется, и в нём образуется впячивание, на дне которого формируется сколекс с четырьмя присосками и венчиком крючьев. Позади сколекса закладывается выделительная система. Задний конец превращается в хвостоподобный придаток. Личинка этого типа встречается в развитии *Dipylidium caninum, Hymenolepis nana* и др.

Цистицерк имеет пузыревидную форму, хвостовой придаток отсутствует (рис. 109, *в*). На переднем конце образуется впячивание с зачатком сколекса, который формируется в положении, вывернутом наизнанку. Цистицерки описаны у свиного и бычьего солитёров.

Ценур также имеет пузыревидную форму с полостью внутри (рис. 109, *г*). Стенка пузыря образована зачатковым клеточным слоем с многочисленными мелкими впячиваниями, представляющими собой вывернутые наизнанку сколексы. Снаружи пузырь покрыт «кутикулой». При попадании ценура в тело окончательного хозяина каждый сколекс развивается во взрослого червя.

Эхинококк представляет собой пузырь, который очень медленно растёт и постепенно достигает значительных размеров (рис. 109, *д*). Годами эхинококк находится на стадии ацефалоцисты, не образующей сколексов. Затем в зачатковом слое появляются утолщения, превращающиеся в пролиферирующие пузыри, внутри которых за счёт стенок формируется по 10–30 сколексов.

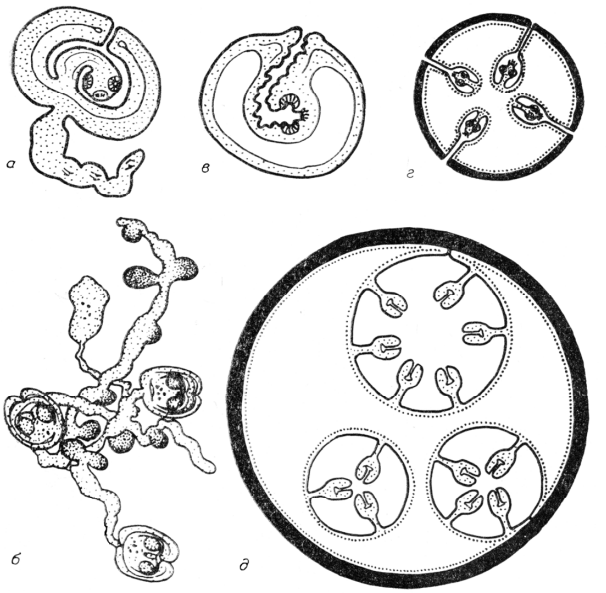


Рис. 109. Типы финн у Cyclophyllidea (по Ивановой-Казас, 1975): *а* – цистицеркоид; *б* – почкующийся цистицеркоид *Hymenolepis cantaniata*; *в* – цистицерк; *г* – ценур; *д* – эхинококк

Личиночные стадии ленточных червей способны к бесполому размножению.

Метаморфоз циклофиллид завершается в кишечнике окончательного хозяина. Под воздействием желчи хозяина сколекс выворачивается и прикрепляется к стенке кишки. Хвост цистицеркоида и стенка пузыря у пузырчатых форм личинок разрушаются и отбрасываются. Сзади сколекса образуется зона роста, или шейка, за счёт которой тело червя удлиняется. Формируются границы отдельных члеников. Дифференцируются мышцы, нервная и половая системы.

Эволюция онтогенеза у плоских червей

В пределах типа Plathelminthes описано несколько различных типов развития.

Дуэтное спиральное дробление бескишечных турбеллярий ещё значительно отличается от типичного спирального. В отряде макростомид дробление носит неустойчивый характер, но обнаруживается тенденция к квартетному. У поликлад наблюдается уже типичное гетероквадратное спиральное дробление, причём особое значение приобретает бластомер *D*. Усиление роли бластомера *D* на более ранних стадиях развития, очевидно, связано с распространением билатеральной симметрии, характерной для взрослых червей. Однако у форм с экзолецитальными яйцами дробление утрачивает правильность, следы спирального дробления сохраняются только у некоторых представителей Neoophora, моногеней и цестод.

Зародышевые листки слабо выражены у бескишечных турбеллярий, несколько более чётко у поликлад, сложно формируются у Tricladida. Гаструляция протекает по типу эпиболии в связи со значительными размерами богатых желтком вегетативных бластомеров. Иммиграция характерна только для бластомеров, формирующих эктомезодерму.

У паразитических представителей плоских червей (моногенеи, трематоды, цестоды) происхождение дефинитивных покровов остаётся неясным. Сложность в том, что ресничные личинки паразитов в процессе метаморфоза теряют ресничный эпителий (эктодермальный зачаток), остаются только некоторые производные эктодермы – нервная система, протонефридии. Не решен вопрос с зародышевыми листками у цестод, у которых энтодерма не представлена ни на одной стадии развития организма в связи с полной редукцией кишечника.

Постэмбриональное развитие плоских червей претерпело значительную эволюцию. Для турбеллярий характерно прямое развитие, исключение составляют некоторые высокоразвитые поликлады, имеющие свободноплавающую личинку протрохофорного типа. У паразитических представителей встречается одна или несколько личиночных форм, не имеющих ничего общего ни с мюллеровской личинкой поликлад, ни с трохофорой кольчатых червей.

Онкомирацидий моногеней обладает организацией неполовозрелого плоского червя, имеет все системы органов (кроме половой), а также ресничный эпителий, рекапитулирующий кожные покровы турбеллярий. В связи с переходом к паразитизму в процессе метаморфоза исчезает ресничный покров и развивается прикрепительный аппарат.

У ленточных червей регрессивные изменения при метаморфозе минимальны, поскольку значительно упрощены личиночные стадии. Так, корацидии псевдофиллид имеют простое строение; онкосферы циклофиллид не имеют протонефридиев, ресничного покрова, а окружаются эмбриональной оболочкой.

Мирацидии трематод обнаруживают не такие сильные признаки упрощения (отсутствует только кишечник), а в процессе превращения претерпевают более значительный регресс.

Вместе с тем у плоских червей в развитии появляются личинки нового типа, такие как церкарии, плероцеркоиды и др., и происходит усложнение жизненного цикла, связанного, прежде всего, с появлением бесполого размножения на некоторых стадиях (Cestodes) и партеногенетических поколений (Monogenoidea, Trematoda).

Таким образом, только у поликлад наблюдается типичное спиральное дробление, образование эктомезодермы за счёт двух мезобластов (телобластический способ образования мезодермы) и мюллеровская личинка. У более примитивных форм (бескишечных турбеллярий) мезобласты и личинка не образуются. Развитие макростомид также прямое. У представителей Neoophora и паразитических классов развитие сильно изменено вторично.

6.1.5. Тип Круглые черви (=Первичнополостные) – Nemathelminthes

Круглые черви представлены как свободноживущими, так и паразитическими видами. Обычно нематоды раздельнополы, но имеются и гермафродиты протерандрического типа, т.е. сначала образуются спермии, а затем яйцеклетки. Для круглых червей характерны партеногенез, или развитие зародыша из неоплодотворённого яйца, и псевдогамия, когда спермий активирует яйцо, но слияния пронуклеусов не происходит. При псевдогамии ооциты проделывают только одно деление созревания и остаются диплоидными. У некоторых видов нематод встречается гетерогония – чередование обоеполого и партеногенетического поколений.

Половые железы имеют трубчатую форму и состоят из трёх отделов – яичника, яйцевода и матки. В яичнике есть зона размножения оогониев и роста ооцитов. По оси яичника проходит плазматический тяж (рахис), вокруг которого одним слоем располагаются растущие ооциты. Они имеют форму конусов, вершины которых сходятся к рахису. Цитоплазма ооцитов непосредственно переходит в рахис, который, вероятно, имеет трофическое значение. В матке яйца одеваются оболочками, которые у сапрофитных и растительных нематод обычно тонкие и прозрачные, но плотные. У паразитических видов яйцевые оболочки имеют несколько слоёв и достигают значительной толщины. Например, у лошадиной аскариды яйцо покрыто следующими оболочками: первичными волокнистой и трёхслойной глянцевитой, а также третичной белковой.

Размеры яиц у круглых червей не превышают 100 мк. Самые крупные яйца найдены у *Rhabdias bufonis* и *Longidorus elongatus*, а самые мелкие – у *Rhabditis filiformis* и *Rh. brevispina*.

Осеменение у нематод внутреннее, происходит в яйцеводе. Спермий проникает в ооцит до делений созревания. Далее яйца попадают в матку, где покрываются яйцевыми оболочками. У живородящих форм эмбриональное развитие протекает в матке.

В эмбриологическом отношении наиболее изученным видом является лошадиная аскарида (*Parascaris equorum*). Яйца аскариды мелкие и содержат мало желтка. Дробление аскариды полное, почти равномерное, билатерально-симметричное без признаков спиральности (рис. 110). Расположение бластомеров строго постоянно, что позволяет проследить их судьбу. Бластомеры принято обозначать согласно системе, предложенной Т. Бовери.

Первое деление дробления экваториальное. В результате образуется два бластомера, расположенных один над другим (см. рис. 110, *а*). Анимальный бластомер принято обозначать S_1 (=AB), вегетативный – P_1. Вегетативный бластомер меньшего размера, но содержит большее количество желтка, чем анимальный. Бластомер *AB* представляет собой зачаток большей части первичной эктодермы, бластомер P_1 содержит материал разнородных зачатков, включая половой.

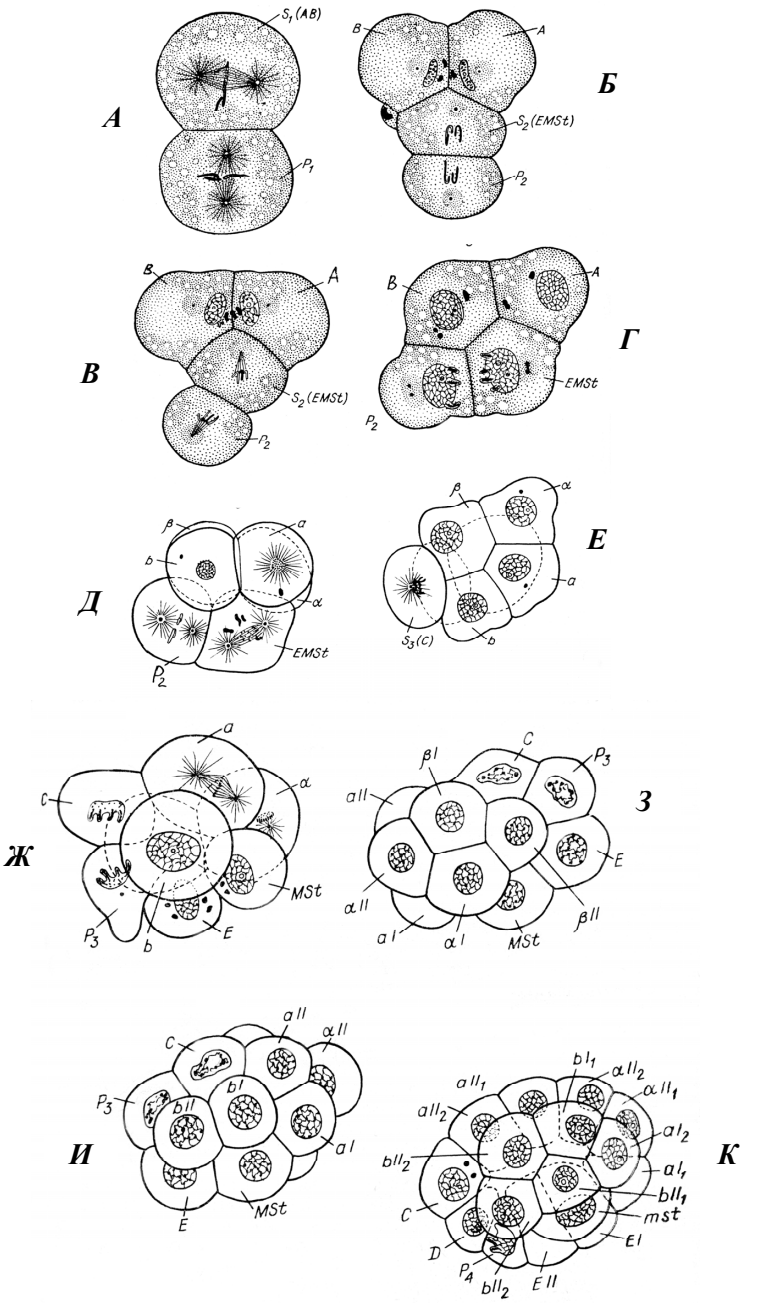


Рис. 110. Дробление *Parascaris equorum* (по Ивановой-Казас, 1975):
А – стадия 2 бластомеров; *Б–Г* – стадия 4 бластомеров; *Д* – стадия 6 бластомеров (вид слева);
Е – стадия 7 бластомеров (вид со спины); *Ж* – стадия 8 бластомеров (вид справа);
З, И – стадия 12 бластомеров (вид слева и справа); *К* – стадия 24 бластомеров (вид справа)

Далее дробление протекает асинхронно: анимальный бластомер делится несколько быстрее, чем вегетативный. В ходе второго деления дробления анимальный бластомер *AB* делится меридионально с образованием клеток *A* и *B*, тогда как вегетативный бластомер P_1 – снова экваториально, образуя клетки P_2 и S_2 (см. рис. 110, *б*). Бластомер S_2 располагается в экваториальной зоне зародыша и впоследствии развивается в энтодерму, мезодерму и переднюю кишку (энтомезостомодеум), поэтому часто обозначается как *EMSt.*

Бластомеры на 4-клеточной стадии развития располагаются в форме буквы *T*, но вскоре бластомер P_2 смещается, в результате чего зародыш приобретает форму ромба (см. рис. 110, *в, г*). Если дорзовентральная ось зародыша, соответствующая анимально-вегетативной оси яйца, определена с самого начала развития, то переднезадняя ось устанавливается только на ромбовидной стадии. Бластомеры *A* и S_2 определяют будущий передний конец зародыша, бластомеры *B* и P_2 – задний.

При следующем делении бластомеры *A* и *B* делятся быстрее остальных, в результате образуется 6-клеточный зародыш (см. рис. 110, *д*). Так, в ходе третьего деления дробления с правой стороны образуются бластомеры *a* и *b*, а с левой – α и β. Далее бластомер *EMSt* делится на две клетки – переднюю *MSt* и заднюю *E* (чисто энтодермальную), а бластомер P_2 – на вентральную P_3 и дорзальную S_3 (=*C*), определяющую вторичную эктодерму (см. рис. 110, *е, ж*).

Далее бластомер *a* делится на две клетки *aI* и *aII,* бластомер *b* – на *bI* и *bII*, образуя квартет клеток в форме буквы *T* на правой стороне зародыша. Бластомеры α и β также делятся и образуют ромбовидную структуру на левой стороне зародыша (см. рис. 110, *з*, *и*). У 12-клеточного зародыша проявляется некоторая асимметрия в расположении бластомеров.

Начиная со стадии 16 бластомеров, дробление утрачивает синхронность. Приблизительно на 32-клеточной стадии происходит полное разделение зачатков (см. рис. 110, *к*). Кроме эктодермы, энтодермы, полового зачатка обособляется мезодерма и стомодеум. Клетки энтодермы, расположенные внутри зародыша, продолжают делиться и образуют плотную клеточную массу. По бокам от неё располагаются две группы мезодермальных клеток. Когда зародыш начинает удлиняться, из них образуются энтодермальный тяж, представляющий собой зачаток средней кишки, и две мезодермальные полоски.

Таким образом, гаструляция у аскариды протекает путём погружения внутрь плотных клеточных комплексов, на которые нарастает эктодерма (рис. 111).

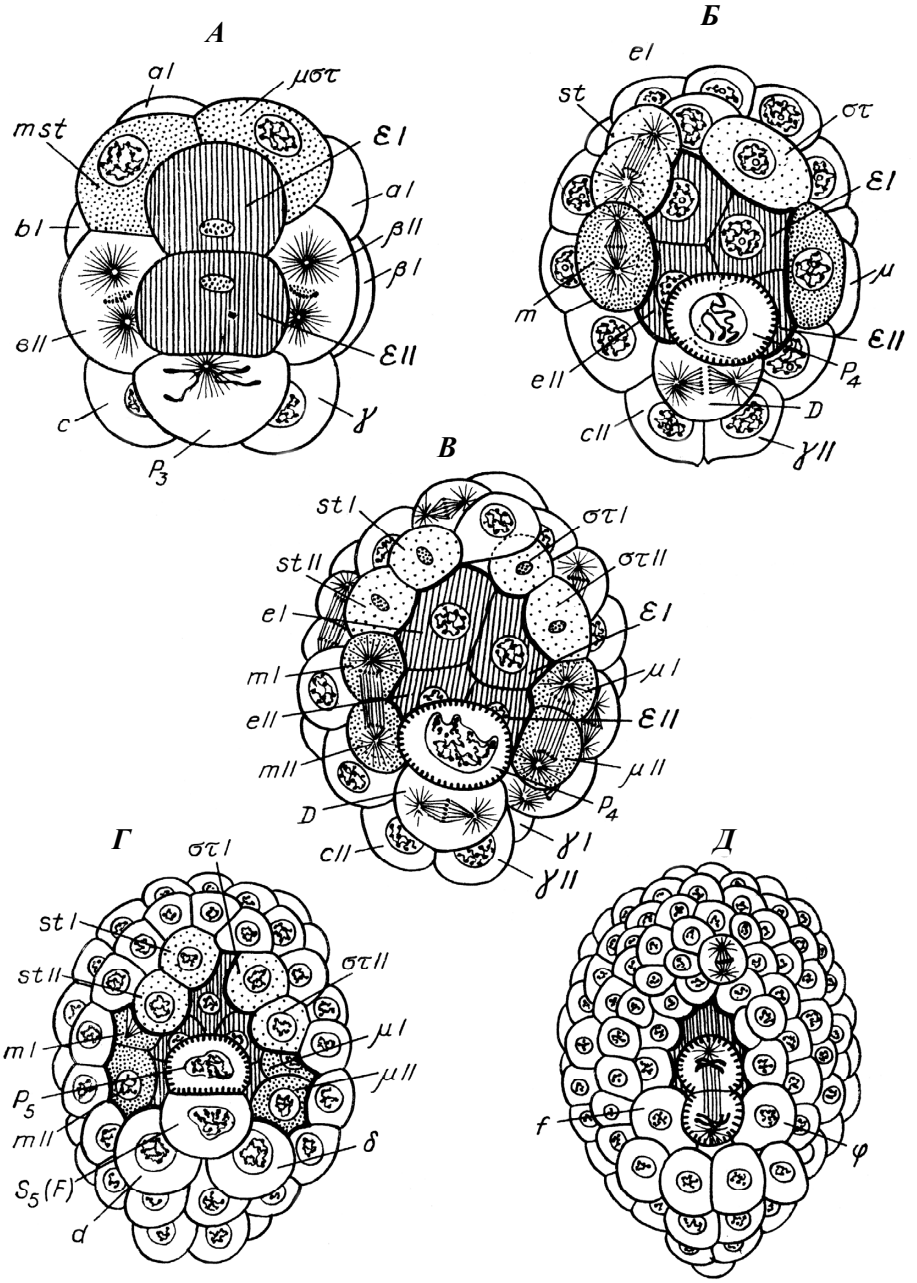


Рис. 111. Гаструляция *Parascaris equorum* (по Ивановой-Казас, 1975):
А – стадия 15 бластомеров; *Б* – разделение зачатков мезодермы и стомодеума и начало погружения энтодермы (около 32 бластомеров); *В* – стадия 64 бластомеров; *Г* – погружение мезодермы; *Д* – конец гаструляции, на поверхности только половой зачаток. Вид с брюшной стороны

Дробление, описанное у лошадиной аскариды и характеризующееся *Т*-образным расположением бластомеров на 4-клеточной стадии, вероятно, не встречается за пределами отряда Ascaridida и обозначается как аскаридный тип. У нематод описано четыре основных типа дробления, причём начальные стадии деления очень сильно варьируют (рис. 112). Промежуточный и параллельный типы дробления встречаются у представителей отряда Rhabditida, линейный тип характерен для видов отряда Tylenchida. Встречаются и другие типы дробления, которые нельзя отнести к основным, например у представителей отряда Enoplida (*Prionchulus*). Также отмечены значительные индивидуальные вариации в ходе дробления, например у *Ascaridia galli*, *Sphaerularia bombi.* Интересен тот факт, что дробление, начинающееся у разных видов нематод по-разному, приходит практически всегда к ромбовидной стадии, после чего значительных вариаций в процессе дробления не наблюдается.

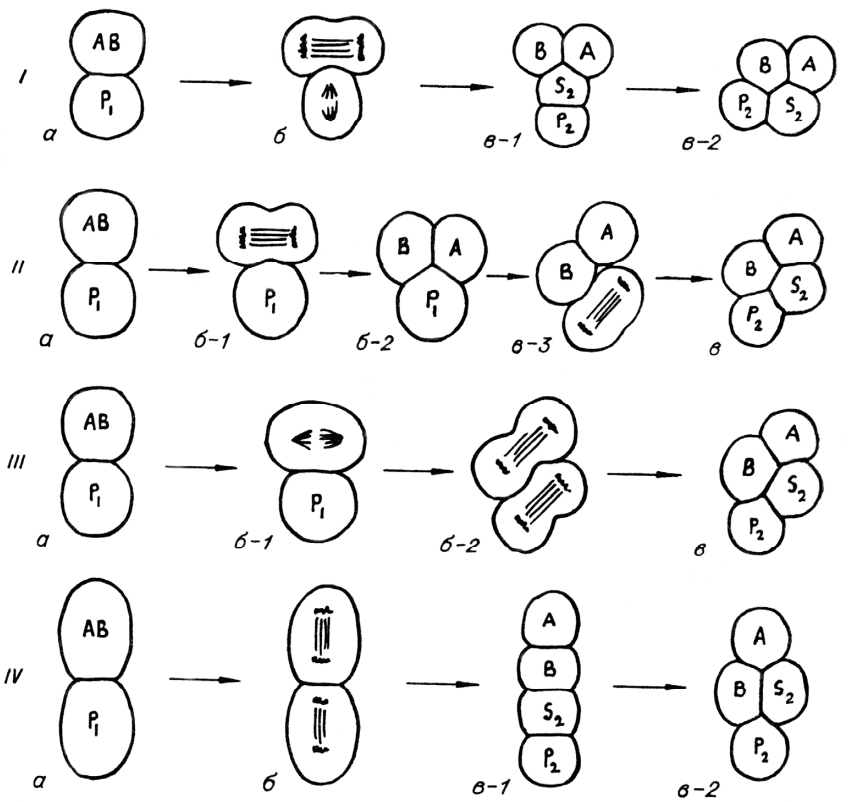


Рис. 112. Схема четырех основных типов дробления яиц нематод (по Ивановой-Казас, 1975):
I – аскаридный; *II* – промежуточный; *III* – параллельный; *IV* – линейный.
а – стадия 2 бластомеров; *б* – переход к стадии 4 бластомеров; *в* – стадия 4 бластомеров

Обычно у нематод из яйца выходит **рабдитисовая личинка**, отличающаяся от взрослого животного главным образом неполным развитием некоторых органов. Постэмбриональное развитие свободноживущих нематгельминтов заключается в том, что рост и развитие их после выхода личинок из яйца сопровождаются неоднократными линьками, в результате которых старая кутикула сбрасывается и заменяется новой.

Постэмбриональное развитие паразитических видов может проходить частично во внешней среде (вода, почва, воздушно-наземная среда), частично или полностью в организме хозяина, или со сменой хозяев. Характерной особенностью личинок паразитических нематод является способность их к миграции в теле хозяина, в процессе которой они достигают половозрелого состояния. Так, вполне сформированная личинка аскариды может долго оставаться живой внутри яйцевых оболочек. Вылупление происходит только в том случае, если яйцо окажется в кишечнике лошади. Личинки проникают через стенку кишечника в кровеносные сосуды и мигрируют по ним, попадая в печень и сердце, а затем в легкие. По воздухоносным путям личинки добираются до ротовой полости и вновь проникают в кишечник, где достигают половозрелости.

Особенности развития Nematodes

Дробление яиц нематод во всех вариантах отличается от типичного спирального, начиная с первого экваториального деления. На ромбовидной стадии дробления, специфичной для круглых червей, четыре бластомера располагаются не в горизонтальной плоскости, как при спиральном дроблении, а в сагиттальной. Бластомеры A, B, P_2 и S_2 нематод не гомологичны бластомерам A, B, C и D при спиральном дроблении и отличаются от них не только по положению относительно анимально-вегетативной оси, но и по проспективному значению.

Для нематод характерно явление диминуции хроматина, когда на стадии анафазы хромосомы отбрасывают свои утолщённые концы, которые не попадают в дочерние ядра, а остаются в цитоплазме и постепенно дегенерируют. В результате диминуции хроматина клетки, дающие начало зачаткам соматических органов, содержат меньше хроматина, чем клетки «зародышевого пути», т.е. клетки полового зачатка, в которых хромосомы остаются целыми.

Особенностью постэмбрионального развития нематод является тот факт, что во многих органах оно не сопровождается размножением клеток. Органы характеризуются постоянством числа составляющих их клеток (**эутелия**). Например, пищевод обычно состоит из 74–80 клеток, нервная система – из 200. С эутелией, вероятно, связаны полное отсутствие у нематод бесполого размножения и очень слабая регенерационная способность.

6.1.6. Тип Коловратки – Rotifera

Коловратки – водные свободноживущие раздельнополые животные. Женские половые железы дифференцированы на яичник и желточник, который не вырабатывает желточных клеток, а служит для обеспечения питанием растущих ооцитов. Большинство коловраток яйцекладущие, встречается живорождение (*Asplanchna, Rotifera*). Широко распространены партеногенез и редукция самцов.

Самки могут откладывать яйца трёх сортов: **амиктические** (субитанные), **миктические** и **латентные**. Амиктические яйца откладываются амиктическими самками без оплодотворения. Отложенные диплоидные яйца (одно деление созревания) сразу развиваются в амиктических самок, в потомстве которых появляются миктические самки, производящие миктические гаплоидные яйца (два деления созревания). Миктические яйца могут развиваться как с оплодотворением, так и без него. При оплодотворении спермий проникает в незрелое яйцо, которое начинает расти, накапливает желток и покрывается плотными оболочками, защищающими от неблагоприятных внешних условий. В результате образуются латентные яйца, развитие которых происходит только после периода покоя. Неоплодотворённые миктические яйца мелкие, из них развиваются самцы.

Среди коловраток встречаются моноциклические формы, для которых характерно появление миктических самок и самцов один раз в год; дициклические формы, когда миктические особи появляются два раза в год (весной и осенью). Известны также полициклические и ациклические формы.

Яйца коловраток обычно вытянутой формы. Дробление полное, неравномерное и детерминированное (рис. 113). Направление первых борозд дробления относительно продольной оси яйца сильно варьирует у разных видов. Положение зародыша внутри яйцевых оболочек в процессе развития несколько раз меняется.

Для описания дробления коловраток используется система Г.С. Дженнингса, согласно которой буквы обозначают принадлежность бластомера к определённому квадранту, первая цифра – клеточное поколение, вторая цифра – номер бластомера в пределах квадранта. Первым поколением считается яйцо до начала дробления, счёт бластомеров проводится от вегетативного полюса к анимальному.

Первая борозда дробления разделяет яйцо по меридиану на меньшую (*AB*) и большую (*CD*) клетки (см. рис. 113, *а*). Второе деление также меридиональное, перпендикулярное первому. Веретёна делений в первых двух бластомерах не параллельны друг другу, их концы приподняты, как при леотропном спиральном дроблении. В результате образуется четыре клетки *A, B, C* и *D*, из которых бластомер *D* – значительно крупнее остальных (см. рис. 113, *б*). Такая гетероквадрантность указывает на сходство дробления коловраток со спиральным дроблением. Начиная со стадии четырёх бластомеров, зародыш имеет четкую билатеральную симметрию.

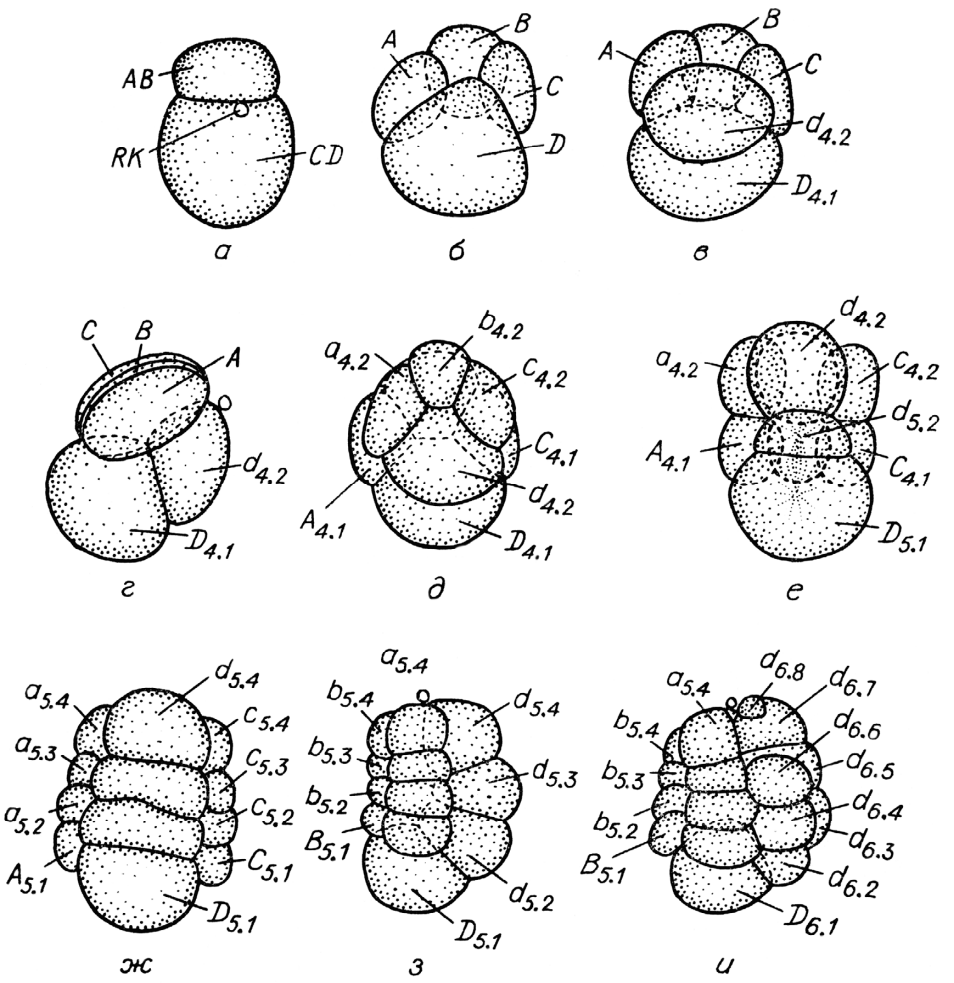


Рис. 113. Дробление *Asplanchna sieboldi* (по Ивановой-Казас, 1975):
а–б – стадия 2 и 4 бластомеров соответственно; *в, г* – стадия 5 бластомеров (со стороны квадранта *D* и сбоку); *д* – стадия 8 бластомеров (с анимального полюса); *е* – стадия 9 бластомеров (со стороны квадранта *D*); *ж, з* – стадия 16 бластомеров (со стороны квадранта *D* и сбоку); *и* – более поздняя стадия (сбоку). *RK* – редукционное тельце

Третье деление экваториальное, асинхронное. Бластомер *D* разделяется на большую вегетативную клетку $D_{4.1}$ и меньшую анимальную клетку $d_{4.2}$, в результате чего образуется 5-клеточный зародыш (см. рис. 113, *в, г*). Затем так же, но равномерно, делятся бластомеры *A, B* и *C* (см. рис. 113, *д*). У некоторых коловраток в процессе дробления яйца в цитоплазме появляются особые тельца – эктосомы, которые маркируют клетки «зародышевого пути» (определяют развитие полового зачатка).

Четвёртое деление происходит в широтном направлении, в результате образуется 16-клеточный зародыш, у которого каждый квадрант представлен четырьмя бластомерами, расположенными в один ряд. Особенно выделяется по размерам бластомер $D_{5.1}$ (см. рис. 113, *ж, з*). Зародыш поворачивается внутри яйцевых оболочек так, что ось яйца и продольная ось зародыша совпадают.

При пятом делении анимальные клетки каждого квадранта делятся в поперечном направлении, а остальные бластомеры – в продольном. Особенно неравномерное деление характерно для бластомера $D_{5.1}$, от которого отделяется совсем маленькая клетка $d_{6.2}$ (см. рис. 113, *и*). С этой стадии наблюдается процесс обрастания крупного вегетативного бластомера окружающими мелкими клетками (подобие эпиболической гаструляции). Проспективное значение квадрантов яйца близко к таковому при спиральном дроблении.

Бластомер *D* представляет собой зачаток всей энтодермы. Оказавшись внутри зародыша, бластомер *D* отделяет от себя две очень маленькие абортивные клетки, которые вскоре дегенерируют. Затем бластомер *D* ещё раз разделяется на две клетки, одна из которых с эктосомами становится зачатком яичника, а вторая – зачатком желточника. Все остальные зачатки образуются за счёт клеток поверхностного слоя бластодермы. На вегетативном полюсе зародыша путём впячивания формируется глотка. Из утолщения брюшной стенки этого зачатка развиваются жевательный желудок и подглоточный ганглий. В заднеспинной части зародыша бластодерма остаётся двуслойной, позже между этими слоями появляется щелевидный просвет – зачаток средней кишки. На дорзальной стороне из клеток бластодермы также образуется задняя часть глотки, слюнные железы, пищевод, железы желудка и чувствительные клетки щупалец. Все эти зачатки состоят из небольшого количества клеток и располагаются строго симметрично. В переднеспинной части зародыша из разрастающейся бластодермы образуется головной мозг; на заднем конце – педальный диск; на заднебоковых участках обособляются протонефридии. Из бластодермы также формируются мышечные элементы. Остальная часть бластодермы образует кожные покровы. Размножение клеток у коловраток прекращается очень рано. В конце эмбриогенеза происходят только процессы перемещения клеток, изменения их формы и создания в них различных структур, например ресничек, миофибрилл и др.

Развитие большинства коловраток прямое, без метаморфоза. У ряда сидячих форм встречается планктонная личинка примитивной организации. После прикрепления она проделывает метаморфоз и приобретает окончательное строение.

В жизненном цикле коловраток происходит смена полового и партеногенетических поколений, т.е. имеет место несколько онтогенезов. Ряд онтогенезов – это развитие нескольких поколений партеногенетических самок, а в определённый момент – самцов. Возникающее из оплодотворённых яиц половое поколение самок вновь даёт партеногенетические поколения самок.

6.1.7. Тип Скребни – Acanthocephala

Скребни – эндопаразитические раздельнополые черви, лишённые кишечника. Оплодотворение внутреннее, ранние стадии развития протекают в теле матери. Эмбриональное развитие наиболее полно изучено у трёх видов: *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (=*Giganthorhynchus gigas*), паразитирующего в свиньях; *Neoechinorhynchus rutili*, окончательным хозяином которого служат различные рыбы; *Polymorphus minutus,* встречающегося в домашних утках.

У всех этих видов яичники распадаются на особые овариальные шары, которые свободно плавают в полости лигамента или в первичной полости тела. В центре овариальных шаров располагаются оогонии, по периферии – растущие ооциты. Сперматозоиды проникают в ооциты, которые выделяют оболочку оплодотворения и заканчивают мейоз, а затем отделяются от овариального шара и начинают развиваться в полости тела.

Дробление яиц скребней сохраняет некоторые следы спиральности, но довольно быстро исчезают клеточные границы, и зародыш становится синцитиальным (рис. 114). Для скребней используется система обозначений дробления, разработанная для коловраток. Так, у *M. hirudinaceus* первое веретено деления лежит косо, затем изменяет положение и располагается по длине яйца (см. рис. 114, *а, б*). Первая борозда дробления делит яйцо поперёк приблизительно на два равных бластомера (*AB* и *CD*), которые вскоре сдвигаются относительно друг друга (см. рис. 114, *в*). При втором делении бластомер *CD* обычно делится раньше, чем *AB* (см. рис. 114, *г*, *д*). Третье деление также асинхронно и неравномерно, в результате образуется четыре макромера *A*, *B*, *C*, *D* и четыре микромера *a*, *b*, *c*, *d*, расположенных позади макромеров. Затем происходит отделение второго квартета микромеров. Из микромеров первого квартета делится только микромер *d*, в результате чего зародыш состоит из 13 клеток. Пятое деление неравномерное, более мелкие клетки группируются у вегетативного полюса. На 17-клеточной стадии клетки каждого квадранта лежат параллельными рядами. Далее деление бластомеров синхронное, и на 34-клеточной стадии зародыш представляет собой стерробластулу.

Далее дробление становится вновь неправильным, исчезают границы клеток, и стерробластула переходит в синцитиальное состояние. В синцитии дифференцируется поверхностный слой гиподермы и центральная часть, содержащая уплотнённые внешне недифференцированные ядра, из которых впоследствии образуются все остальные органы. Поверхностный слой синцития выделяет кутикулу с мелкими шипиками, на переднем конце – личиночные крючки. Так, внутри яйцевых оболочек формируется личинка **а к а н т о р**.

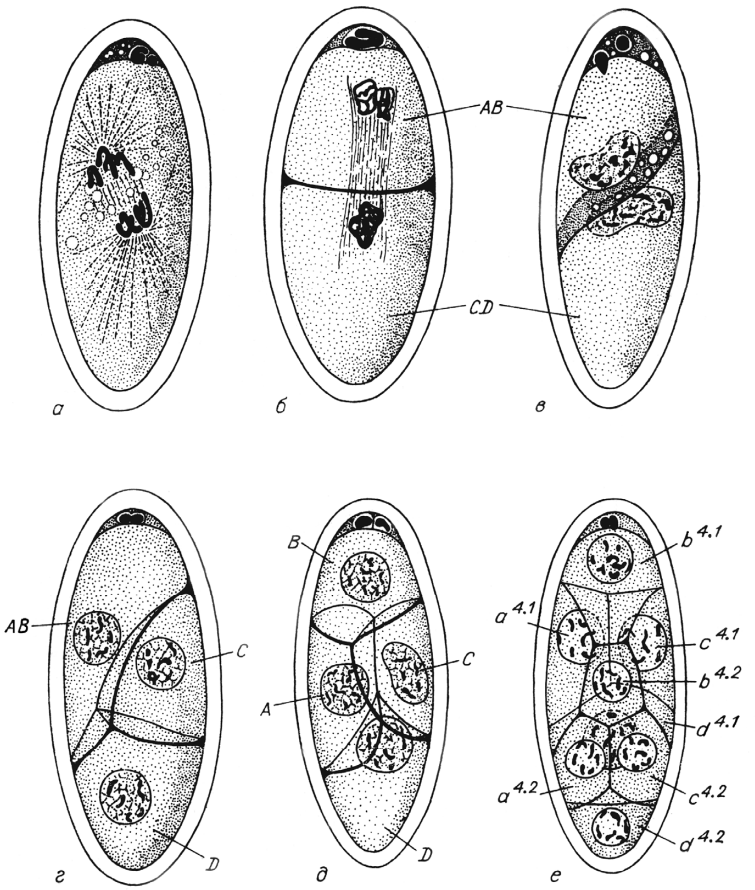


Рис. 114. Дробление яйца *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (по Ивановой-Казас, 1975):
а – первое деление яйца; *б, в* – стадия 2 бластомеров до и после их перемещения;
г–е – стадии 3, 4 и 8 бластомеров соответственно. Вид с брюшной стороны

Личинка скребней построена по типу радиальной симметрии, поэтому стороны не различаются. Установить преемственность между сторонами зародыша и взрослого червя не удаётся.

Яйца, содержащие вполне сформированные личинки, через половые пути самки выходят наружу и заглатываются промежуточным хозяином, в кишечнике которого личинки выходят из яйца. Паразит вбуравливается в стенку кишки хозяина и оседает в соединительной ткани или в жировом теле, где проделывает метаморфоз. Личиночные структуры (шипики, крючки, мышцы) постепенно исчезают. Личинка начинает питаться за счёт хозяина, растёт, принимает шаровидную форму и превращается в **акантеллу** (рис. 115, *а*). В центральной ядерной массе личинки появляются клеточные границы и начинается обособление зачатков ор-

ганов взрослого скребня: хоботка, влагалища хоботка, нервного ганглия, лигамента, половых протоков, протонефридиев, мускулатуры (рис. 115). В результате расхождения зачатков возникает первичная полость тела. Форма личинки снова становится удлинённой.

Почти сформированный скребень может достаточно долго находиться в пассивном состоянии в организме промежуточного хозяина, пока не будет проглочен окончательным хозяином, в кишечнике которого паразит завершает своё развитие и достигает половозрелости.

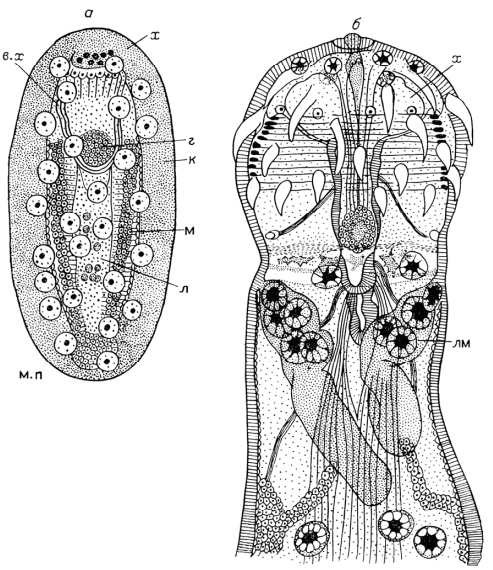


Рис. 115. Акантелла *(а)* и начало формирования органов переднего конца (*б*) у *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (по Ивановой-Казас, 1975).
в.х – влагалище хоботка; *г* – зачаток ганглия; *к* – кожные покровы; *л* – зачаток лигамента; *лм* – лемниски (выросты гиподермы); *м* – зачаток мускулатуры стенки тела; *мп* – зачаток мочеполовой системы; *х* – зачаток хоботка

Таким образом, постэмбриональное развитие скребней обычно начинается в промежуточном хозяине (членистоногие), где из проглоченного им яйца выходит личинка акантелла. Через стенку кишечника она попадает в полость тела членистоногого, где проделывает метаморфоз и инкапсулируется. При проглатывании промежуточного хозяина окончательным (позвоночным) тело членистоногого переваривается, а акантелла выходит из капсулы, при этом выворачивается хоботок, внедряется в стенку кишечника позвоночного и превращается в половозрелую особь. То есть развитие скребней протекает со сменой хозяев, метаморфозом, результатом которого является инкапсуляция личинки – стадия, передающаяся окончательному хозяину.

6.1.8. Тип Немертины – Nemertini

Немертины – морские свободноживущие, редко паразитические животные. Немертины раздельнополы, хотя встречаются и гермафродитные формы. Осеменение может быть внешним (палео-, гетеро-, голонемертины) или внутренним, когда сперматозоиды проникают в полость карманов гонад через половые поры (*Tetrastemma lacustris, Cephalothrix rufifrons, Lineus ruber, L. desori*). Обычно оплодотворение и развитие протекают вне организма матери, иногда встречается живорождение. При живорождении зародыш развивается не в особых выводковых камерах, а в этих же карманах гонад.

Яйца содержат небольшое количество желтка и снабжены тонкой яйцевой оболочкой, выделяемой самим яйцом после оплодотворения. Яйца могут быть погружены в студенистую массу плотной консистенции, т.е. формируется кладка, защищающая зародыш от высыхания. Встречается жидкое студенистое вещество, которое размывается, и яйца рассеиваются в воде.

Дробление яиц немертин относится к гомоквадрантному спиральному типу (рис. 116). В результате дробления образуется уплощённая целобластула (плакула). Гаструляция обычно происходит путём инвагинации или врастания внутрь плотного комплекса клеток. Происхождение мезодермы у немертин до конца не выяснено. Предполагается наличие у немертин энтомезодермы, представленной парным зачатком, и эктомезодермы, образующейся диффузно или из четырёхлучевого зачатка. На более поздних стадиях развития вся мезодерма приобретает характер мезенхимы, и различить в ней элементы разного происхождения становится невозможно.

Процессы органогенеза и постэмбриональное развитие у различных представителей протекают по-разному. Наиболее характерным для немертин является личиночное развитие, когда формируется свободноплавающая личинка **пилидий**. Также описано инкапсулированное личиночное развитие (*Lineus ruber*) и прямое развитие (*L. desori*).

Органогенез лучше изучен у гетеронемертин, обладающих пилидийным свободным личиночным развитием (рис. 117). Тело формирующейся немертины, за исключением энтодермального кишечника, развивается из особых погружений эктодермы, называемых зародышевыми дисками. Также в формировании тела немертины участвует закладка первичной эктодермальной и первичной и вторичной энтодермальной мезенхимы. Закладывается восемь зародышевых дисков: непарный диск хоботка, из которого развивается хоботок и влагалище хоботка; непарный спинной диск, образующийся на противоположном конце от диска хоботка и дающий часть кожно-мускульного мешка спинного отдела туловища немертины; шесть парных дисков, включающих два головных, два туловищных и два диска, формирующих церебральные органы (см. рис. 117).

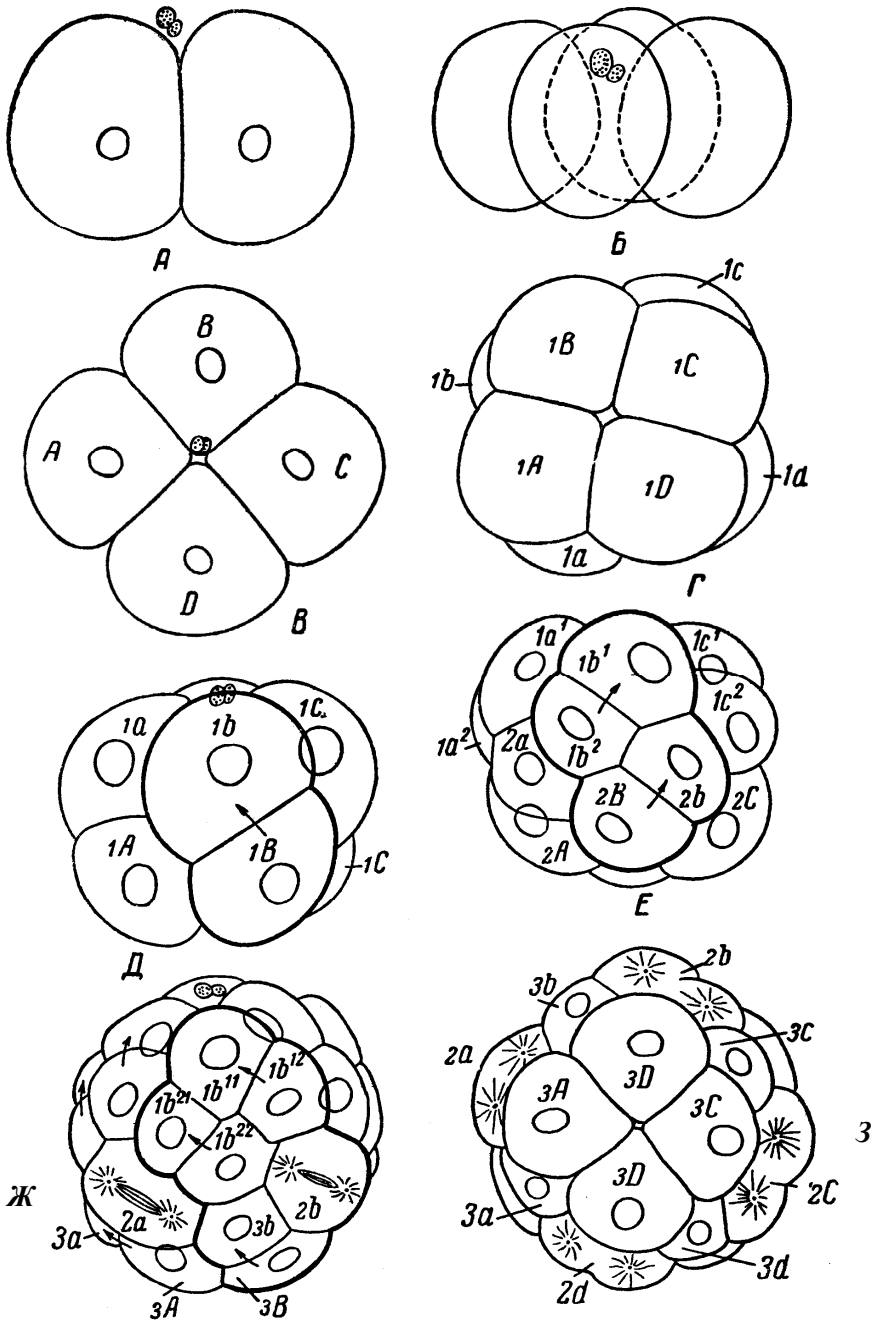


Рис. 116. Дробление яйца *Cerebratulus marginatus* (по Шмидту, 1953): *А* – стадия 2 клеток; *Б–В* – стадия 4 клеток; *Г–Д* – стадия 8 клеток, вид с вегетативного полюса и сбоку; *Е* – стадия 16 клеток, вид сбоку; *Ж–З* – стадия 28 клеток, вид с вегетативного полюса и сбоку

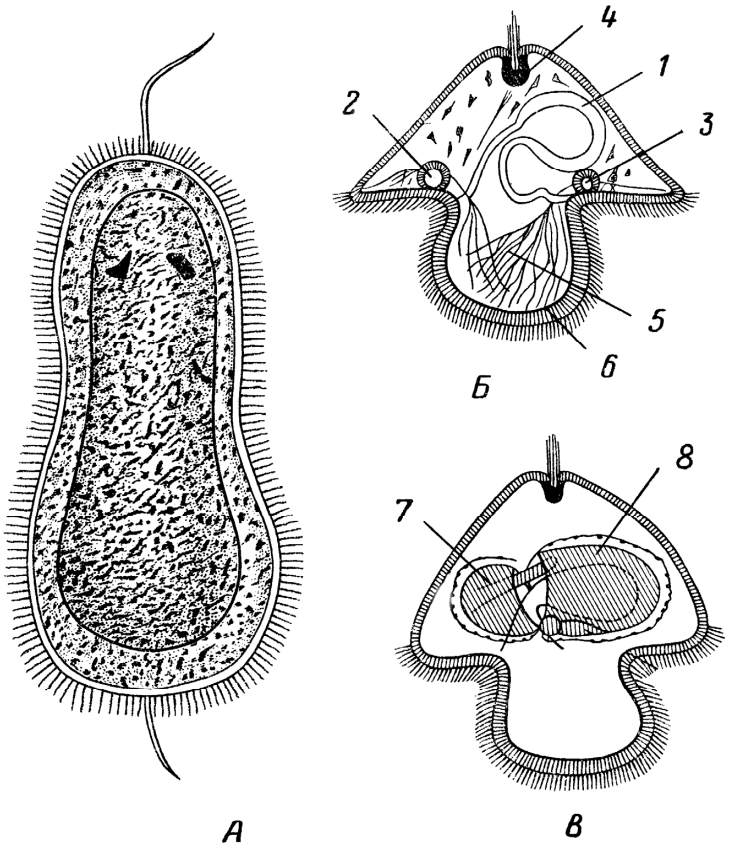


Рис. 117. Развитие немертин (по Шмидту, 1953): *А* – личинка *Cephalothrix*; *Б* – пилидий; *В* – схема образования немертины в пилидии. *1* – кишечник пилидия; *2* – головной зародышевый диск; *3* – туловищный зародышевый диск; *4* – теменной орган; *5* – мускулатура; *6* – ресничный шнур; *7, 8* – формирующиеся головной и туловищный отделы молодой немертины соответственно

Из головных дисков развиваются кожный покров головного отдела тела, головной мозг и значительная часть периферической нервной системы, а также кожно-мускульный мешок головы; из крупных туловищных дисков – большая часть кожно-мускульного мешка туловища. Из церебральных дисков образуются особые органы чувств – церебральные органы. Мускулатура тела немертин возникает из мезенхимы экто- и энтодермального происхождения. Выделительные органы формируются из эктодермальной закладки, кровеносная система – из скоплений мезенхимных клеток. Половые железы развиваются поздно в паренхиме тела и имеют довольно простое строение.

У примитивных немертин (палеонемертин) встречается личиночное развитие со слабо выраженным метаморфозом (рис. 118). В результате полного спи-

рального дробления возникает целобластула с достаточно большим бластоцелем. Гаструляция протекает по типу инвагинации. Органогенез связан с возникновением закладок, незначительно напоминающих зародышевые диски гетеронемертин.

Характерная особенность развития немертин заключается в том, что эпителий пилидия, под которым происходят сложные морфогенетические преобразования и формируется взрослый червь, сбрасывается, т.е. является временным образованием. Дезэмбионизованное развитие немертин как бы компенсируется доразвитием пилидия, защищённым эпителием.

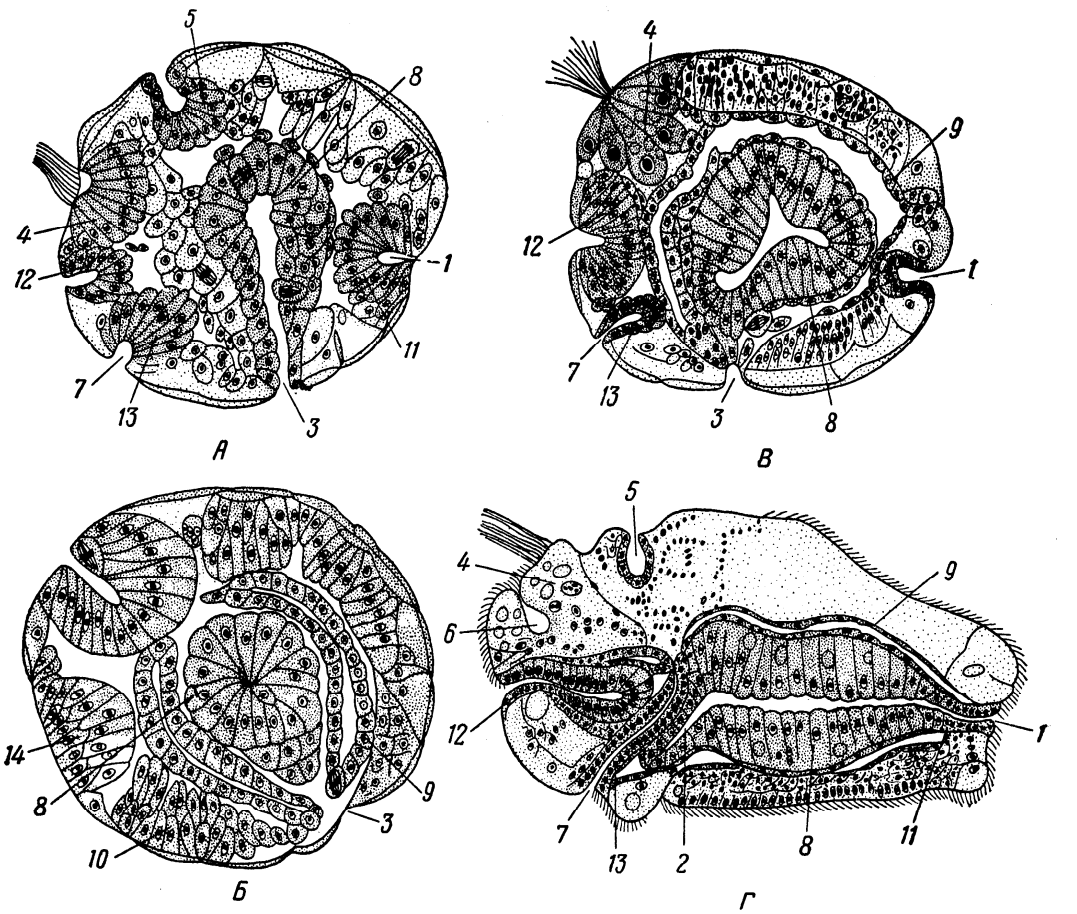


Рис. 118. Сагиттальные разрезы через молодую и более позднюю личинку *Drepanophorus spectabilis* на последовательных (*А–Г*) этапах развития (по Шмидту, 1953):
1 – заднепроходное отверстие; *2* – слепая кишка; *3* – бластопор; *4* – спинной ганглий; *5* – головная железа; *6* – головная ямка; *7* – рот; *8* – средняя кишка; *9* – мезодерма; *10* – продольный нервный ствол; *11* – проктодеум; *12* – хоботок; *13* – стомодеум; *14* – брюшной ганглий

Пилидийный тип развития представляет собой свободное личиночное развитие, в процессе которого из первичной бластулоподобной личинки через промежуточную форму колоколообразной личинки развивается характерная четырёхлопастная личинка пилидий (рис. 119). Пилидий имеет форму шлема или шляпы. Передний и задний концы тела пилидия представлены передними и задними лопастями, боковые стороны – боковыми лопастями.

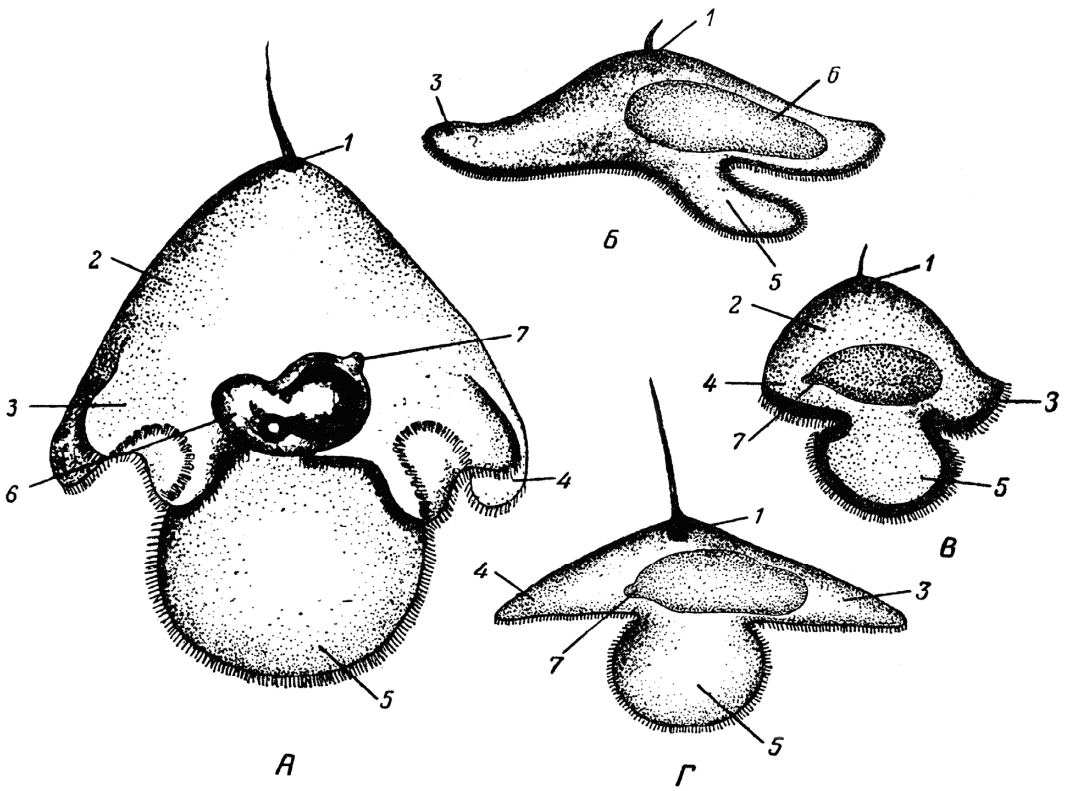


Рис. 119. Четыре типа пилидиев (по Шмидту, 1953):
А – пилидий «большой» (магнум); *Б* – пилидий ушастый; *В* – пилидий конусовидный;
Г – пилидий типа «гиранс». *1* – теменной орган; *2* – шлем; *3* – передняя лопасть; *4* – задняя лопасть;
5 – боковая лопасть; *6* – немертина, находящаяся внутри пилидия; *7* – хвостик

Пилидийное развитие характеризуется резко выраженным некробиотическим метаморфозом. Тело немертины строится из находящихся в пилидии зародышевых дисков и энтодермального отдела кишечника пилидия. Почти весь шлем, теменной орган и значительная часть личиночной мезенхимы гибнут, не участвуя в образовании молодой формы.

6.1.9. Тип Кольчатые черви – Annelida

Аннелиды – наиболее высокоорганизованные черви, характеризующиеся наличием вторичной полости тела, или целома, ограниченного собственной эпителиальной стенкой, и сегментацией. Кольчатые черви имеют зачаточные конечности (параподии), замкнутую кровеносную систему. Парные органы выделения (нефридии или целомодукты) располагаются посегментно. Нервная система включает надглоточный ганглий и брюшную нервную цепочку с парными ганглиями во всех сегментах. Половая система устроена просто. Развитие происходит с метаморфозом или без него.

Тип Annelida делится на два подтипа: Беспоясковые – Aclitellata и Поясковые – Clitellata. В подтип Беспоясковых входит класс Polychaeta – многощетинковые черви, характеризующиеся примитивными чертами организации и развития и являющиеся преимущественно морскими животными. Подтип Clitellata делится на классы Oligochaeta и Hirudinea, представители которых являются пресноводными или обитающими в почве организмами. Смена среды обитания отразилась на их строении и развитии. Так, произошла редукция параподий, усложнение половой системы, появление нового органа – пояска, играющего роль при копуляции и выделяющего яйцевой кокон. Развитие становится прямым.

Многощетинковые черви – Polychaeta

Многощетинковые черви размножаются бесполым и половым путём. Бесполое размножение осуществляется путём поперечного деления и почкования.

При почковании (Syllidae) почки образуются на боковых частях тела червя или в задней части на брюшной стороне, причём сразу может возникнуть до 50 молодых червей. Постэмбриогенез в этом случае заключается в росте и половом созревании.

Поперечное деление может проходить путём архитомии и паратомии. При архитомии тело червя делится на переднюю и заднюю половины, каждая из которых превращается в самостоятельного червя. При паратомии задний участок тела раньше, чем отделится от переднего, развивает головные органы (головной мозг, щупальца, глазки и др.). Разделение тела червя на две части имеет место и при половом созревании, когда задняя часть резко отличается от передней и вымётывает половые продукты.

Многощетинковые черви преимущественно раздельнополы. Дифференцированных гонад чаще нет. Половые клетки развиваются за счёт целомического эпителия, встречается раннее обособление полового зачатка. Иногда имеются специальные структуры, обеспечивающие питание яйцеклеток. Зрелые половые продукты (активные сперматозоиды и ооциты на стадии первого деления созревания)

попадают в целом и выводятся из тела через специальные половые воронки, через нефридии или разрыв стенки тела. Яйца откладываются в воду в основном поодиночке или массой в слизистой кладке (*Arenicola cristata*). Некоторые полихеты носят яйца на поверхности тела (*Polynoe*) или приклеенными к параподиям. У форм, имеющих известковые раковины в виде трубок, яйца откладываются на внутренней поверхности трубки (*Amphicora*, *Spirorbis*=*Pileolaria*).

Некоторые полихеты (*Dinophilus*) откладывают яйца двух сортов: крупные, из которых развиваются самки, и мелкие, из которых развиваются самцы. Яйца полихет имеют отчётливую полярность. Количество желтка в яйцеклетках различно. Если его много, то он располагается в вегетативной половине яйца (телолецитальные яйца). От количества и расположения желтка в яйцеклетке зависит дальнейшее развитие зародыша (дробление, гаструляция, формирование трохофоры, метаморфоз и т.д.).

Количество яиц, откладываемых самкой, измеряется тысячами (до 37 тысяч у *Platynereis dumerilii*, до миллиона у *Arenicola marina*). Обычно яйцеклетки полихет одеты желточной оболочкой, которая образуется во время роста ооцита и тесно прилегает к его поверхности, а после оплодотворения отслаивается. Поверх желточной оболочки находится студенистое вещество кладки.

Форма яиц у полихет сферическая, иногда вытянутая, реже сплющенная в дорзовентральном направлении. Яйца многощетинковых червей обычно мелкие, реже – крупные. Размеры яиц от 40–50 мк у представителей рода *Protodrilus* до 310 мк у *Eunice cobiensis***.**

Осеменение обычно наружное, но у живородящих форм встречается внутреннее. Сперматозоид проникает в яйцеклетку, находящуюся на стадии профазы или метафазы первого деления созревания. После проникновения сперматозоида в яйцеклетку начинаются процессы ооплазматической сегрегации. У *Chaetopterus* и у некоторых других видов в процессе оплодотворения организация яйца значительно усложняется и образуется особая вегетативная полярная плазма, играющая важную роль в дальнейшем развитии.

Дробление полихет спиральное (см. рис. 52). У многощетинковых червей (например, у *Polygordius, Protodrilus, Dinophilus*), имеющих незначительное количество желтка в яйцах, дробление гомоквадрантное, отличается большой геометрической правильностью и синхронностью. У большинства полихет в связи с накоплением желтка в яйце, развитие подвергалось большим или меньшим изменениям.

Обогащение яиц желтком, заполняющим вегетативную часть яйца, приводит к тому, что дробление становится всё более и более неравномерным. Различия в размерах макромеров и микромеров становятся всё более резкими, и при значительном накоплении желтка макромеры утрачивают способность к делению и образованию эпителия кишечника. Макромеры становятся только вместилищем

желтка, а кишечный эпителий формируется за счёт других бластомеров, например соматобласта *4d*. В некоторых случаях накопление желтка в яйце осложняет деление клеток настолько, что бластомеры основного квартета неспособны образовать необходимого количества квартетов микромеров. Общим правилом спирального дробления полихет является выделение четырёх квартетов. Иногда выделяется только три квартета, например у *Neanthes*, а четвёртый квартет представлен одним-единственным бластомером *4d* (рис. 120).

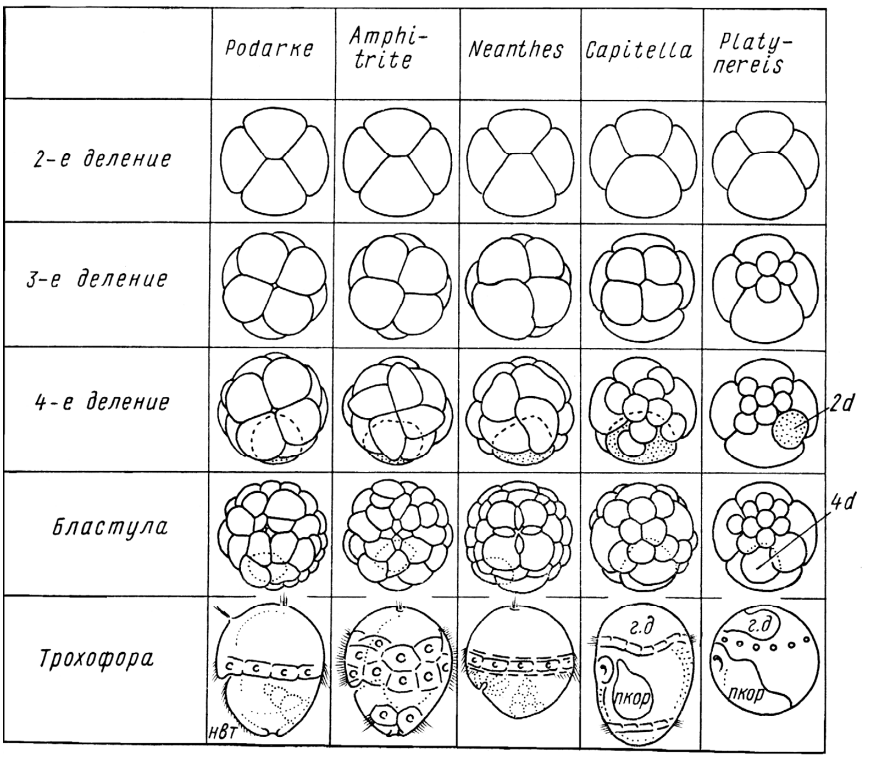


Рис. 120. Разнообразие форм спирального дробления Polychaeta, становление гетероквадрантности и депрессия трохофоры (по Захваткину, 1975). *г.д* и *пкор* – головной и туловищный зачатки эмбрионизованной личинки; *2d* и *4d* – I и II соматобласты

С накоплением желтка в яйце дробление становится гетероквадрантным, увеличивается размер и усиливается морфогенетическая роль квадранта *D*. Очевидно, обе эволюционные тенденции – накопление желтка в яйцах и усиление роли квадранта *D* – развиваются параллельно. Именно в бластомер *D* при втором делении дробления попадает активная плазма. Позже она распределяется между двумя бластомерами – микромерами *2d* и *4d* – первым и вторым соматобластами. Второй соматобласт является родоначальником всей целомической мезодермы.

Первый соматобласт дает начало соматической пластинке, из которой образуется большая часть эктодермы нижнего полушария трохофоры, включая зачаток брюшной нервной цепочки и зону роста.

Несмотря на преобразование форм дробления в ответ на обогащение яйца желтком и разнообразие отдельных вариантов, основные четыре типа спирального дробления сохраняются в полной мере (см. рис. 120). Меняются размеры отдельных клеток и их значение в дальнейшем развитии, но взаимное расположение бластомеров остается неизменным. Также неизменно образование соматобластов и микромеров первого квартета, что объясняется их значением в формировании тела взрослого червя: соматобласты образуют вентральную пластинку – зачаток туловища аннелиды, а микромеры первого квартета – эписферу трохофоры, которая преобразуется в головной мозг и простомиум. При сильном обогащении яйца желтком и глубокой эмбрионизации развития эписфера редуцируется до «цефалических долей» – зачатков головного мозга и простомиума.

В результате дробления яиц с небольшим количеством желтка (например, у *Podarke*, *Eupomatus*) образуется равномерная целобластула. При большом количестве желтка образуется неравномерная целобластула (*Arenicola*, *Scoloplos*) или неравномерная стерробластула (*Platynereis*).

В яйцах с небольшим количеством желтка гаструляция протекает путём впячивания (рис. 121, 122). Бластопор располагается на вегетативном полюсе, немного сдвинут на брюшную сторону. Замыкание бластопора происходит с образованием двух отверстий, на месте которых образуются рот и анус.

При большом количестве желтка энтодерма представлена небольшим количеством крупных клеток. При наличии бластоцеля энтодермальные клетки уходят внутрь в виде плотного зачатка. Если бластоцель не выражен, гаструляция протекает по типу эпиболии. Во время гаструляции внутрь зародыша погружаются не только энтодерма и мезодерма, но и значительным перемещениям подвергаются эктодермальные области. Эксцентрическое замыкание бластопора и смещение ротового отверстия на брюшную сторону связаны, прежде всего, с разрастанием соматической пластинки на боковые стороны и вегетативный полюс. Постепенно боковые края соматической пластинки сходятся на брюшной стороне зародыша и впоследствии дают начало зачатку брюшной нервной цепочки. Увеличение роли соматобласта *2d*, дающего начало соматической пластинке, напрямую связано с развитием гетероквадрантности. При гомоквадрантном дроблении, например у *Podarke, Lepidonotus*, послеротовая часть тела образуется при участии третьего квартета микромеров.

В результате гаструляции внутри зародыша оказываются макромеры и микромеры четвёртого и, возможно, пятого квартетов. Первые три квартета микромеров остаются на поверхности и образуют эктодерму и эктомезодерму. Первый квартет образует структуры верхнего полушария трохофоры (розетку, крест, пер-

вичные трохобласты и вставочные клетки). Производные второго и третьего квартетов – кожные покровы нижнего полушария трохофоры (в основном за счёт первого соматобласта *2d*), передняя кишка, протонефридии и личиночная мезенхима. Клетки, погрузившиеся внутрь зародыша, образуют энтодерму и энтомезодерму, представленную вторым соматобластом *4d*. Соматобласт *4d* разделяется на две симметричные клетки, которые становятся мезодермальными телобластами (*Amphitrite, Arenicola*) или сначала отделяют несколько энтеробластов, присоединяющихся к энтодерме, подобно процессу у Polyclada.

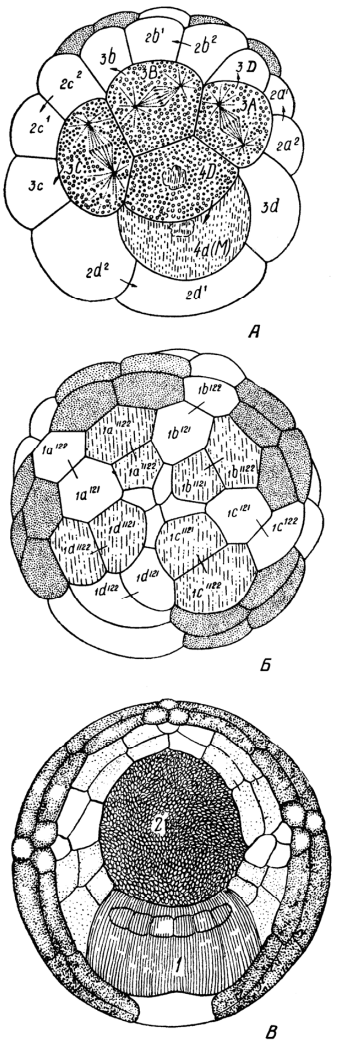


Рис. 121. Дробление и гаструляция у полихеты *Arenicola cristata* (по Шмидту, 1953): *А* – переход от 32- к 64-клеточной стадии; *Б* – стадия 68 бластомеров; *В* – гаструла с соматической пластинкой (*1*) из продуктов *2d* и энтодермой (*2*)

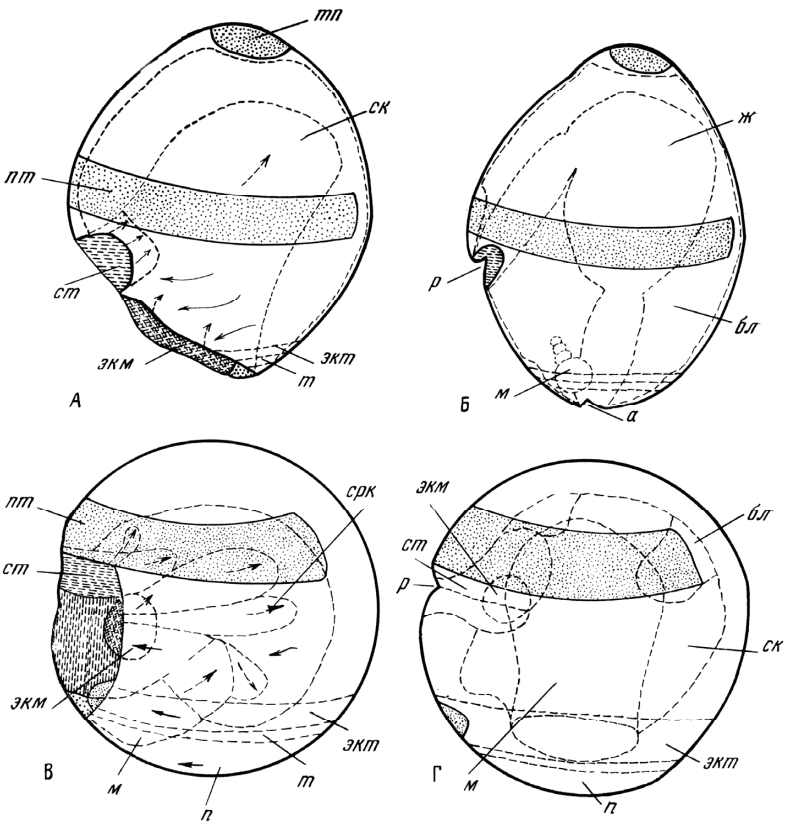


Рис. 122. Гаструляция у полихет (по Ивановой-Казас, 1977):
А, Б – Podarke; *В, Г – Scoloplos*. *а* – анус; *бл* – бластоцель; *ж* – жедудок; *м* – мезодерма; *п* – пигидиальная область; *пт* – прототрох; *р* – рот; *ск* – средняя кишка; *ст* – стомодеум; *т* – телотрох; *тп* – теменная пластинка; *экм* – эктомезодерма

Эмбриональное развитие многощетинковых червей завершается образованием личинки **трохофоры**, похожей на личинок низших червей (рис. 123, *А*; 124, *А*). От пилидия трохофора отличается наличием анального отверстия и специального зачатка целомической мезодермы в форме двух телобластов.

У различных представителей многощетинковых трохофора сильно отличается по своему строению и форме. Она может быть шаровидной или яйцевидно вытянутой. Плавательный аппарат может состоять из одного или нескольких ресничных колец – трохов, выполняющих локомоторную функцию. Самым постоянным является ресничное кольцо (прототрох), находящееся перед ротовым отверстием и разделяющее трохофору на верхнее (эписферу) и нижнее (гипосферу) полушария. Иногда формируется преданальное ресничное кольцо, или паратрох. Между прототрохом и паратрохом могут развиваться дополнительные ресничные кольца.

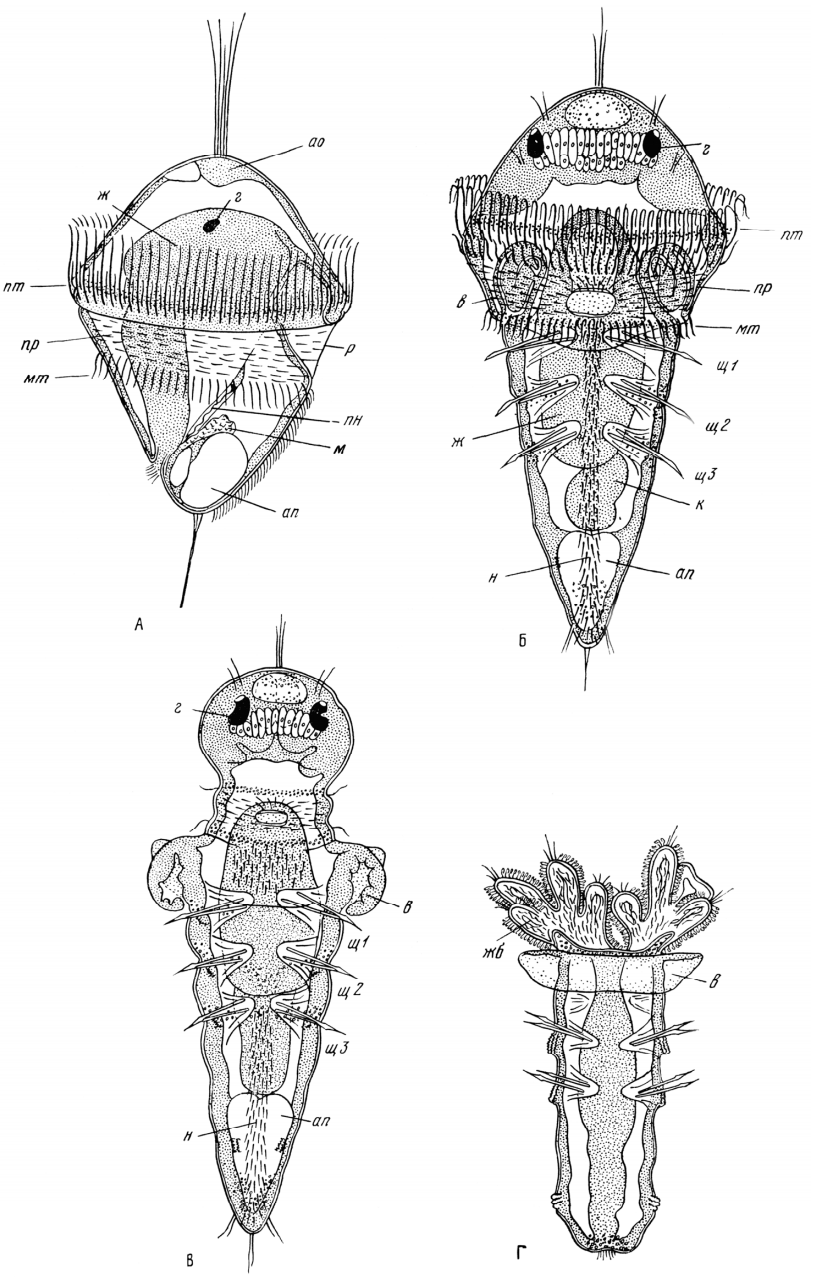


Рис. 123. Метаморфоз *Pomatoceros* (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – трохофора; *Б* – метатрохофора; *В* – превращение личинки в червя, на границе головного и туловищного отдела появляется воротничок; *Г* – поздняя метатрохофора, извлечённая из трубки. *ао* – апикальный орган; *ап* – анальный пузырь; *в* – воротничок; *г* – глаз; *ж* – жедудок; *жб* – зачаток жабер; *к* – кишка; *м* – мезодерма; *мт* – метатрох; *н* – нейротрохоид; *пн* – протонефридий; *пр* – питающие реснички; *пт* – прототрох; *р* – рот; *щ* – щетинки

Для трохофоры характерна теменная пластинка с нервным узлом и султаном ресничек. Кроме теменного нервного узла, трохофора обладает экваториальным нервным кольцом, находящимся под прототрохом. У некоторых видов полихет на поверхности теменной пластинки или других участках эктодермы могут формироваться глазки в виде пятен или с особыми светопреломляющими тельцами. Кишечный канал трохофоры начинается ротовым отверстием, лежащим на брюшной стороне под прототрохом. Первый отдел кишечника представляет собой эктодермальный пищевод, который переходит в объёмистый энтодермальный желудок. Узкая и короткая задняя кишка ведёт к центру нижнего полушария трохофоры, где открывается наружу. Кишечный канал изогнут в виде дуги. В нижнем полушарии трохофоры, на брюшной стороне тела личинки, между её кожным покровом и кишечником расположены две мезодермальные полоски. Трохофора обладает двумя выделительными органами, устроенными по типу протонефридиев плоских червей и состоящими из малого количества клеток. Трохофора имеет личиночную мускулатуру в виде отдельных клеток. Специальные кольцевые мышцы развиты в области прототроха.

Таким образом, у полихет уже во время дробления обособляются группы бластомеров, представляющие собой зачатки определённых органов трохофоры. В стенке бластулы полихет различают следующие презумптивные области:

1) область прототроха, расположенная приблизительно по экватору и имеющая форму кольца, часто не замкнутого на спинной стороне;

2) передняя область личиночной эктодермы, расположенная в анимальной части выше области прототроха;

3) задняя область личиночной эктодермы, расположенная ниже области прототроха по бокам и со спины и включающая дробные части, соответствующие кожным покровам, зоне роста, телотроху и пигидию червя;

4) область стомодеума, расположенная с брюшной стороны и снизу к области прототроха;

5) две области эктомезодермы, расположенные ниже области стомодеума;

6) область энтомезодермы, расположенная дорзально вблизи вегетативного полюса;

7) область энтодермы, сдвинутая на брюшную сторону, на вегетативном полюсе.

План расположения зачатков в бластуле сходен у всех полихет, однако размеры и формы этих областей и количество составляющих их клеток у разных видов сильно варьирует. То есть границы презумптивных областей могут не совпадать с границами определённых клеточных групп, а бластомеры с одинаковым индексом могут входить в разные зачатки.

Строение и поведение трохофоры в большой степени зависят от содержания в яйцах желтка. Из мелких бедных желтком яиц, например у *Polygordius, Pomatoceros*, обычно выходят маленькие трохофоры с хорошо развитым и функциони-

рующим ресничным аппаратом, кишечником, органами чувств, протонефридиями и др. (см. рис. 123, 124). В течение продолжительного периода пелагической жизни личинки питаются планктоном и растут.

Из богатых желтком яиц, например у *Clumenella torquata, Harmothoë imbricata* и *Tomopteris helgolandica*, выходят массивные малоподвижные личинки, которые характеризуются недоразвитым кишечником, не сообщающимся с кишкой стомодеумом, отсутствием анального отверстия. В клетках энтодермы содержится достаточно большое количество желточных включений, которые используются во время метаморфоза. Слабо дифференцированы кожный покров и нервная система. Апикальный орган и протонефридии отсутствуют. Период пелагической жизни у таких личинок непродолжителен. В случае значительного количества желтка в яйце, например у *Platynereis* и *Scoloplos armiger*, пелагическая стадия вообще отсутствует. Из яйца выходит более развитая личинка, имеющая сегментированное строение.

После некоторого периода свободной жизни трохофора переходит к метаморфозу. Метаморфоз у полихет носит эволютивный характер и сопровождается сложными морфогенетическими перестройками (см. рис. 123). В ходе развития полихет, помимо типичной трохофоры, различают ещё несколько «возрастных» форм.

Протрохофора – несегментированная личинка, у которой прототрох представлен широкой лентой коротких ресничек. Эта личинка предшествует стадии трохофоры и встречается у *Lumbriconereis* и *Nothria*, у которых прототрох покрывает почти всё тело, имеется апикальный орган и пара глаз, а рот и анус ещё отсутствуют.

В случае выхода из яйца трохофоры первоначально несегментированная первичнополостная личинка превращается в сегментированную (сегменты закладываются одновременно) с метамерным целомом метатрохофору.

Метатрохофора – сегментированная личинка без параподий или с параподиями, ещё не функционирующими как органы передвижения. В дальнейшем происходит метаморфоз метатрохофоры, в процессе которого за счёт эктодермальной зоны роста (недифференцированная ткань между пигидием и туловищными сегментами) последовательно образуется окончательное число сегментов. У некоторых кольчецов за метатрохофорой следует стадия нектохеты, являющаяся ювенильной стадией червя.

Нектохета – личинка, у которой передвижение осуществляется с помощью параподий. Нередко нектохетой называют метатрохофору, уже имеющую параподиальные щетинки. Нектохета отличается от метатрохофоры наличием нервной системы (головной мозг, брюшная нервная цепочка). За нектохетой может следовать также стадия нектосомы.

Нектосома – личинка, состоящая из многих сегментов и плавающая путём изгибания тела.

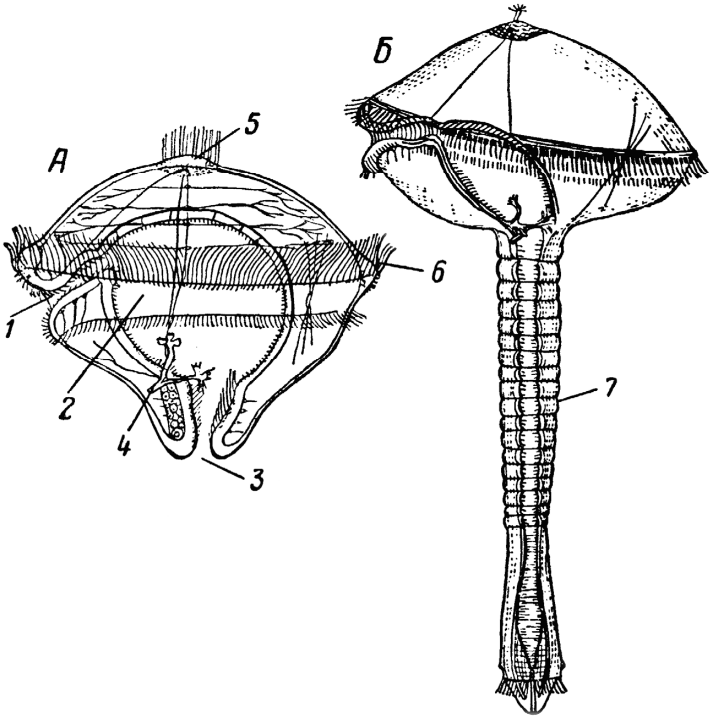


Рис. 124. Метаморфоз *Polygordius* (по Шмидту, 1953): *А* – трохофора;
Б – метаморфоз трохофоры в червя. *1* – рот; *2* – кишечник; *3* – анальное отверстие;
4 – личиночные выделительные органы; *5* – теменная пластинка и султан длинных ресничек;
6 – прототрох; *7* – сегментированное тело формирующегося червя

Достаточно редко полихеты проходят через все стадии личиночного развития. Так, у *Polygordius* типичный прототрох формируется ещё на стадии бластулы, которая преобразуется в трохофору, т.е. стадия протрохофоры отсутствует. В других случаях, например у *Lumbriconereis* и *Clumenella*, протрохофора сразу переходит в стадию метатрохофоры, минуя типичную трохофорную стадию. Чаще из яйца выходит сразу трохофора или метатрохофора. В ряде случаев стадия трохофоры проходит внутри кладки, в яйцевых оболочках, и из кладки вылупляется сформированный молодой червь, например у *Capitella, Amphicora* и др. У некоторых живородящих форм, например у *Ctenodrilus branchiatus,* из тела матери путём разрыва стенок также выходят молодые черви, состоящие из большого числа сегментов, количество которых достигает 32, т.е. развитие протекает без метаморфоза.

Наличие такого сложного постэмбрионального развития свидетельствует о его глубокой дезэмбрионизации и, вероятно, благоприятных условиях морской среды, способствующих завершению развития.

Превращение трохофоры в червя происходит путём удлинения и сегментации её нижнего полушария, редукции личиночных и развития дефинитивных органов и сопровождается переходом от плавающего образа жизни к донному.

Сегменты тела червя формируются в определённой последовательности. У большинства полихет сначала образуется небольшая группа сегментов, и трохофора превращается в метатрохофору. Затем после некоторой паузы в развитии количество сегментов начинает увеличиваться, достигая окончательного и часто значительного числа.

У полихет имеются две группы сегментов, различающиеся по способу их формирования. Ларвальные сегменты возникают первыми путём единовременного расчленения посттрохального отдела трохофоры. Метамерия ларвальных сегментов сначала проявляется в развитии эктодермальных структур (параподий, нервных ганглиев) и лишь позже распространяется на мезодерму, которая в некоторых случаях может оставаться нерасчленённой. Постларвальные сегменты возникают не одновременно, а последовательно, один за другим, за счёт зоны роста. Мезодерма постларвальных сегментов метамерна по самой своей природе, так как закладывается в форме независимых друг от друга парных сомитов. В ларвальных сегментах обычно не бывает органов выделения метанефридиального типа и половых желёз. Ларвальные и постларвальные сегменты ведут себя по-разному и при регенерации. Так, при удалении переднего конца червя, независимо от количества сегментов, восстанавливается только три передних ларвальных сегмента, которые формируются все одновременно. При удалении заднего конца червя восстанавливается зона роста, которая затем последовательно продуцирует новые сегменты подобно тому, как это происходит при нормальном развитии.

Количество ларвальных сегментов у разных полихет различно. В некоторых семействах, например у Nereidae и Serpulidae, у которых ларвальных сегментов три, – это постоянный признак. В других семействах, таких как Spionidae, количество ларвальных сегментов подвержено значительным вариациям. В ряде случаев разделение сегментов на ларвальные и постларвальные не выражено.

С филогенетической точки зрения вероятно, что примитивные полихеты производили большое количество яиц, из которых развивались свободноплавающие личинки с равномерным ресничным покровом. Затем в процессе эволюции произошла дивергенция. Одна линия эволюции, связанная с длительным периодом активного плавания, привела к усилению и дифференциации ресничных структур, в результате возникли прототрох и другие ресничные кольца. Второе направление эволюции привело к увеличению размеров яиц и содержания в них желтка. Так как личинки стали лецитотрофными, значение пелагической стадии уменьшилось, её продолжительность стала сокращаться, ресничный покров остался слабо дифференцированным. Возможно, некоторые хорошо развитые личинки стали лецитотрофными и вторично упростились.

Малощетинковые черви – Oligochaeta

Олигохеты обитают преимущественно в пресных водах (Limicola) и в почве (Terricola). Из-за роющего образа жизни у червей изменились внешнее строение (редуцировались придатки головы и параподии) и развитие, которое существенно отличается от исходного типа развития полихет и протекает без метаморфоза.

Малощетинковые черви могут размножаться бесполым (поперечное деление и почкование) и половым путём. Так, у некоторых червей, например Naididae, особи, размножающиеся в течение лета бесполым путём, приступают к половому размножению лишь осенью, т.е. имеет место метагенез.

Бесполое размножение поперечным делением существует в двух формах – архитомии и паратомии, тогда как почкование встречается значительно реже.

Все малощетинковые черви – гермафродиты. Семенники и яичники располагаются в немногих сегментах в передней части тела. При спаривании обе особи взаимно оплодотворяют друг друга. Иногда сперма переносится в форме сперматофоров – особых хитиноидных мешочков, которые формируются в семенниках. Сперматофоры вводятся в семяприёмники партнёра или прикрепляются к его кожным покровам. В области половых отверстий располагается поясок (*clitellum*) – особая зона железистых кожных покровов. Поясок выделяет плотную кожистую оболочку яйцевого кокона в форме муфты. «Муфточка» постепенно сдвигается вперёд и, проходя мимо отверстий яйцеводов и семяприёмников, принимает в себя яйцеклетки и сперматозоиды. Затем «муфта» сбрасывается с переднего конца тела червя, и оба её отверстия закрываются. Оплодотворение, деления созревания ооцитов и всё последующее развитие протекают внутри кокона. Количество яиц в коконе значительно варьирует: от 1 у Naididae, 1–2 у *Bimastus constrictus*, 5–10 у *Eisenia foetida* до 35 у Enchytraeidae.

Различают две группы коконов, которые определяют и различия в постэмбриогенезе. Первая группа – это коконы с тонкой оболочкой, наполненные крупными богатыми желтком яйцами. Такие коконы обычно встречаются у водных олигохет, например у *Tubifex,* у которых размер яиц достигает 300–500 мк. Для данной группы характерно неличиночное развитие: весь эмбриогенез протекает за счёт яйцевого желтка, и из кокона вылупляется вполне сформированный червь. Постэмбриогенез сводится к росту и половому созреванию, например у динофилид и примитивных хоботных пиявок.

Вторая группа – коконы с прочной стенкой, наполненные белковой жидкостью, в которой находится несколько мелких яиц. Встречаются такие коконы у наземных (обитающих в почве) олигохет, для которых характерны маложелтковые мелкие яйца (100–130 мк). Недостаток питательного материала в яйцеклетке компенсируется белковой жидкостью, заполняющей кокон и используемой зародышем как дополнительное питание. Этой группе свойствен другой тип разви-

тия – личиночное инкапсулированное. Он заключается в том, что на ранних стадиях развивается достаточно сложно устроенная личинка, способная питаться белковой жидкостью. За счёт проглоченного белка происходят все дальнейшие процессы эмбрионального развития, и из кокона также вылупляется вполне сформированный червь. То есть при инкапсулированном развитии постэмбриогенез протекает в коконе и заканчивается, как и при неличиночном развитии, формированием молодого червя. По инкапсулированному личиночному типу развиваются дождевые черви, некоторые пиявки (рыбья, челюстные, глоточные).

Развитие Limicola. Среди водных олигохет наиболее хорошо изучено развитие *Tubifex* (рис. 125–127). В коконе содержится около 17 яиц, но большая часть их погибает. В яйцах рано выделяется половая плазма. Дробление протекает по гетероквадрантному спиральному типу, часто отличается асинхронностью (см. рис. 125). Первые два деления неравномерны и проходят в меридиональном направлении. Половая плазма сначала попадает в бластомер *CD*, затем – в бластомер *D*. В результате третьего дексиотропного деления образуется первый квартет микромеров (см. рис. 125, *А–В*). Бластомеры *С* и *D* делятся раньше, чем *А* и *В*. Это различие в скорости деления бластомеров сохраняется в процессе дальнейшего дробления (см. рис. 125, *Г–З*). Половая плазма постепенно перемещается во второй соматобласт *4d*, который дает начало мезодерме. Макромеры (*3А*, *3В*, *4С*, *4D*) и микромер *4c* представляют собой энтодерму, первый соматобласт *2d* и остальные микромеры образуют эктодерму.

Затем бластомер *4d* делится на две симметричные клетки (*Md* и *Ms*), дающие начало клеткам мезодермальных полосок (см. рис. 125, *И*). Соматобласт *2d* отделяет от себя несколько мелких клеток, которые присоединяются к микромерам, и разделяется на правый и левый первичные эктотелобласты (*Xd* и *Xs*). Каждый эктотелобласт делится дважды, в результате чего с каждой стороны зародыша оказывается по четыре клетки – Xd^1, Xd^2, Xd^3 и Xd^4, которые в свою очередь также делятся и формируют эктодермальные полоски (см. рис. 125, *К*, *Л*).

Мезодермальные полоски располагаются под эктодермальными и вместе образуют зародышевые полоски. Совокупность мезодермальных и эктодермальных телобластов олигохет соответствует зоне роста многощетинковых червей.

Передние концы эктодермальных полосок внедряются между микромерами боковых квадрантов *А* и *С*. Микромеры, расположенные по сторонам эктодермальных полосок, образуют края бластопора и эпиболически обрастают энтодерму (см. рис. 126).

В результате удлинения зародышевых полосок сам зародыш принимает вытянутую форму, а его передний конец загибается на спинную сторону (см. рис. 126, *В*). Щелевидный бластопор замыкается, его передние края образуют стомодеум. Анальное отверстие возникает позже на заднем конце зародыша.

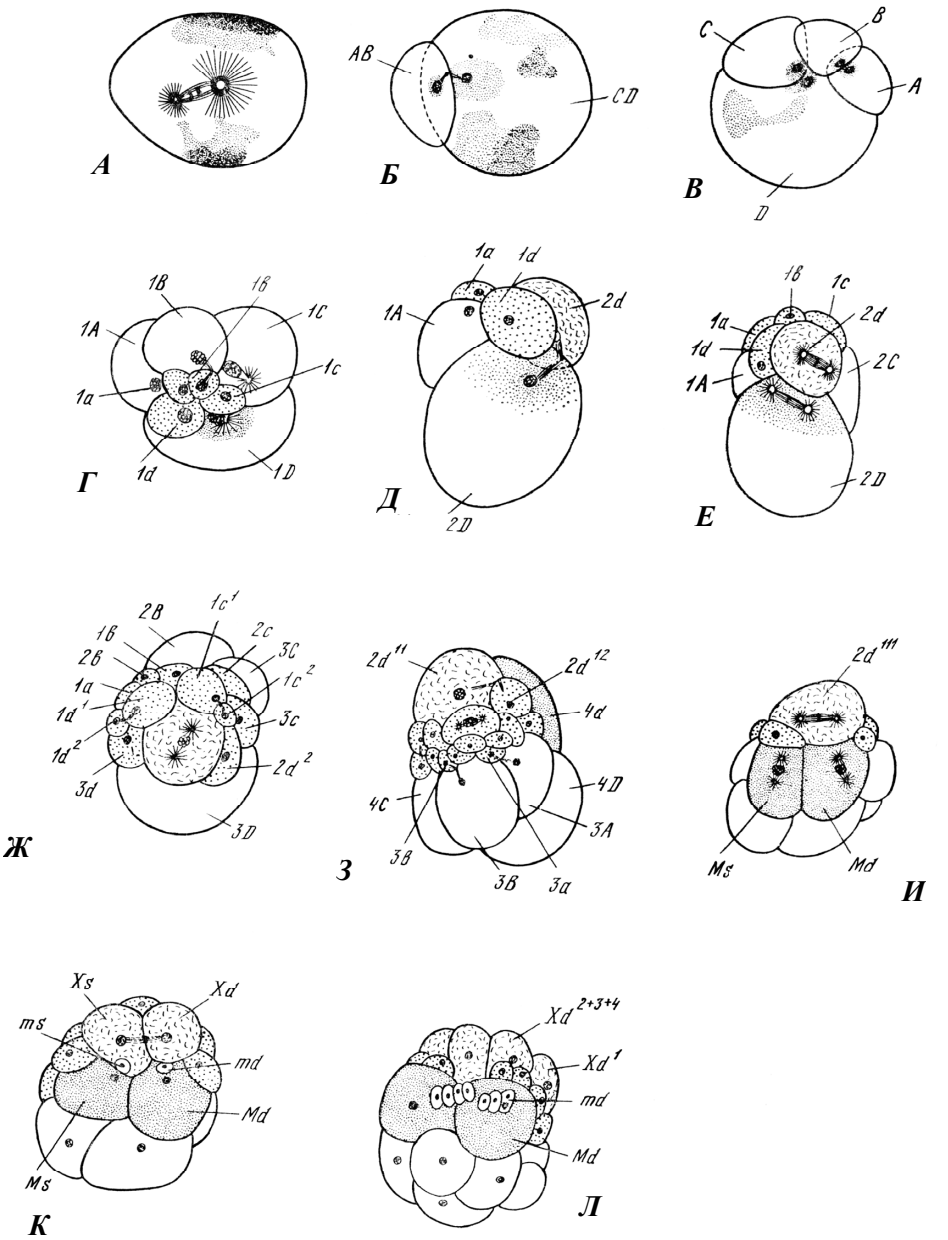


Рис. 125. Дробление яйца *Tubifex rivulorum* (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – первое деление яйца, видны обе полярные плазмы; *Б–Г* – стадия 2, 4 и 8 бластомеров соответственно; *Д* – стадия 9 бластомеров и обособление 1-го соматобласта; *Е–З* – стадия 10, 17, 22 бластомеров соответственно; *И* – зародыш со спинной стороны; *К* – билатеральное деление 1-го соматобласта на клетки *Xd* и *Xs*; *Л* – 4 эктодермальных протелобласта, начало образования мезодермальных полосок. Обозначения бластомеров указаны в тексте

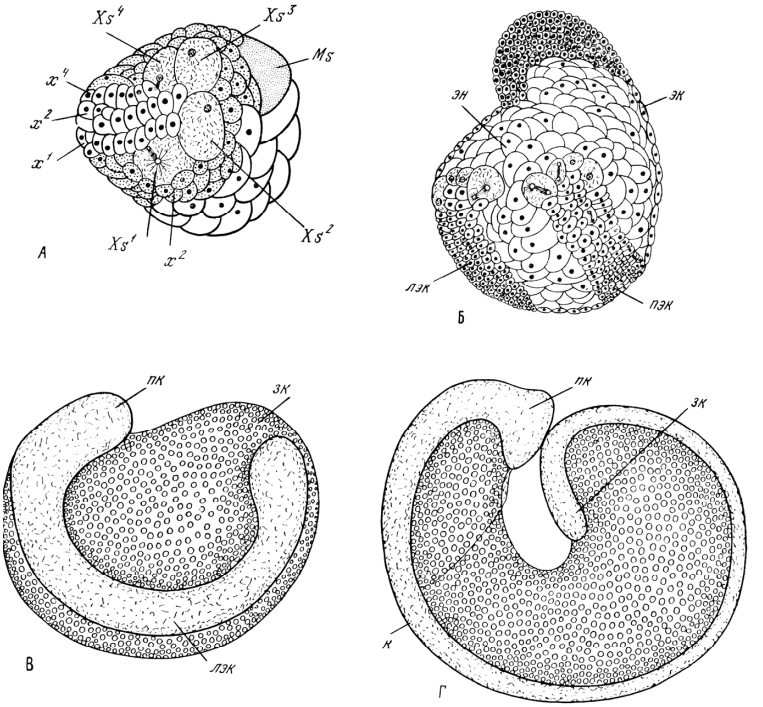


Рис. 126. Развитие *Tubifex* (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – начало образования эктодермальных полосок (вид слева); *Б* – более поздний зародыш справа и сзади (энтодермальные клетки просвечивают через эпидермис); *В* – эктодермальные полоски спереди сошлись и загибаются на спинную сторону; *Г* – эктодермальные полоски сошлись по всей брюшной стороне. *зк* – задний конец; *к* – край обрастания желтка эктодермой; *лэк* – левая эктодермальная полоска; *пк* – передний конец; *пэк* – правая эктодермальная полоска; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

После замыкания бластопора обе зародышевые полоски сходятся на брюшной стороне и объединяются в непарную зародышевую полоску, состоящую из нескольких слоёв клеток. Поверхностные клетки, производные эктодермальных телобластов, входят в состав эпидермиса и кольцевых мышц, а клетки, оказавшиеся внутри, дают начало нервной системе. Клетки мезодермальных полосок также размножаются. Каждая из них образует плотный комплекс клеток, соответствующий одному сегменту, или сомиту. Позже внутри сомитов появляются целомические полости. Дифференцировка мезодермы происходит так же, как и эктодермы, – спереди назад. Образуются продольный кровеносный сосуд, продольная мускулатура, метанефридии.

По мере удлинения зародыша компактная масса внутренних энтодермальных клеток вытягивается. Внутри клеточной массы появляется полость, и клетки группируются в эпителиальный слой. Из энтодермы формируются пищевод и средняя кишка.

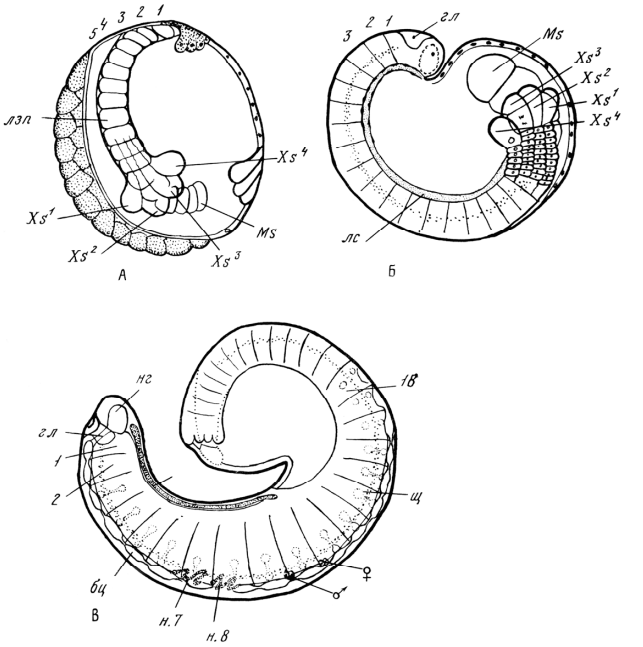


Рис. 127. Гаструляция и органогенез у *Tubifex* (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – стадия 17 сегментов (конец эпиболического обрастания эктодермы); *Б–В* – стадия 24 и 34 сегментов соответственно. *бц* – брюшная цепочка; *гл* – глотка; *лс* – левый зачаток спинного сосуда; *лзп* – левая зародышевая полоска; *н. 7* и *н. 8* – нефридии 7-го и 8-го сегментов соответственно; *нг* – надглоточный ганглий; *сс* – спинной сосуд; *щ* – щетинконосный мешок. Арабские цифры – порядковые номера сегментов

К концу эмбрионального развития, на стадии приблизительно 30 сегментов, в эктодерме зародыша закладываются щетинконосные мешки и образуются щетинки.

У *Tubifex* и других представителей сем. Tubificidae отмечается раннее обособление полового зачатка, происходящее на стадии начала удлинения зародыша: на границе 10–11-го и 11–12-го сегментов образуются по две крупные клетки, свободные от желтка и богатые цитоплазмой, с характерным распределением хроматиновых зёрнышек в ядре. Из первой пары клеток позже развиваются семенники, из второй – пара яичников. Также отмечено раннее образование первичных половых клеток, большая часть из которых регенерирует. Развиваются только четыре половые клетки.

Перед вылуплением зародыша образование новых сегментов приостанавливается и телобласты становятся неразличимыми. Начинаются активные процессы органогенеза. Изменяется внешняя форма червя, тело удлиняется до 8 мм и становится тоньше. Из коконов *Tubifex* выходят черви, состоящие из 34–38 сегментов. Позже образование сегментов возобновляется, взрослый червь может состоять из 130 сегментов.

Развитие Terricola. Из наземных олигохет эмбриональное развитие детально изучено у дождевых червей *Bimastus constrictus* (рис. 128) и *Eisenia foetida* из сем. Lumbricidae.

Яйца мелкие, в коконе содержатся в небольшом количестве. Дробление характеризуется асинхронностью и большой индивидуальной изменчивостью в скорости деления отдельных бластомеров (см. рис. 128). Для дождевых червей характерно полное нарушение спирального дробления, связанное с выключением из него части бластомеров и резким увеличением роли квадранта *D*.

Первые две борозды дробления проходят меридионально, разделяя яйцо на 4 бластомера, из которых клетка *D* отличается значительными размерами. Бластомер *A* больше не делится, бластомер *B* разделяется на две приблизительно равные клетки. Образовавшиеся три клетки не участвуют в формировании тела зародыша, а выполняют функции выделения и осморегуляции. Бластомеры *C* и *D* делятся дважды дексиотропно и леотропно, в результате чего образуются микромеры (*1c*, *1d*, *2c*, *2d*), представляющие собой эктодермальный зачаток. Первый соматобласт (бластомер *2d*) дает начало трём парам эктодермальных телобластов. Далее макромер *2C* равномерно делится, и все его потомки дают энтодерму. Макромер *2D* делится на чисто энтодермальную клетку *3D* и микромер *3d*, являющийся вторым соматобластом.

В результате дробления формируется стерробластула (плакула), уплощённая в анимально-вегетативном направлении. Верхний слой бластулы состоит из эктодермы. На заднем крае зародыша располагаются эктодермальные телобласты, на переднем – три экскреторные клетки. Нижний слой бластулы образован энтодермой и двумя мезодермальными телобластами, развивающимися в результате деления второго соматобласта *3d*. Мезодермальные телобласты отделяют мелкие клетки внутрь зародыша. Первые клетки, называемые вторичными энтеробластами, присоединяются к энтодерме, остальные клетки образуют мезодермальные полоски. У некоторых эктодермальных клеток по краю бластулы есть реснички (гомологи трохобластам полихет), с помощью которых зародыш плавает в белковой жидкости кокона. Энтодермальные клетки плакулы способны всасывать и усваивать питательные вещества белковой жидкости кокона. Зародыш питается и увеличивается в размерах.

Гаструляция происходит своеобразно, путём изгибания двуслойной пластинки плакулы (рис. 129, *А*). Эктодерма и мезодерма проделывают пространственные перемещения, как при эпиболии, а энтодерма, сильно сократившаяся в размерах по сравнению с водными олигохетами, пассивно двигается за ними. Края плакулы загибаются вниз и сближаются, щелевидный бластопор замыкается сзади вперед (рис. 129, *Б*). Трохобласты сходятся на брюшной стороне и образуют ресничную бороздку. Небольшое отверстие бластопора на переднем конце зародыша преобразуется в рот. Несколько эктодермальных клеток проникают внутрь

зародыша через рот и образуют провизорную глотку, в просвете которой появляются реснички. Эти реснички обеспечивают поступление всей белковой жидкости в кишку зародыша. Такой зародыш называется несвободной, или «скрытой», личинкой, которая активно питается и имеет чисто личиночные органы, такие как ресничный аппарат, провизорная глотка, органы выделения (сначала экскреторные клетки, затем личиночные нефридии). «Скрытая» личинка имеет вторичное происхождение и не является видоизменённой трохофорой (рис. 129, *В*). Личинка олигохет соответствует более поздней морфологической стадии развития, так как имеет сегментированные мезодермальные полоски и целом.

В конце эмбриональной жизни провизорные органы дегенерируют. Рядом с провизорной глоткой образуется дефинитивная. За счёт телобластов на брюшной стороне зародыша образуются эктодермальные и мезодермальные полоски, участвующие в формировании окончательных органов червя.

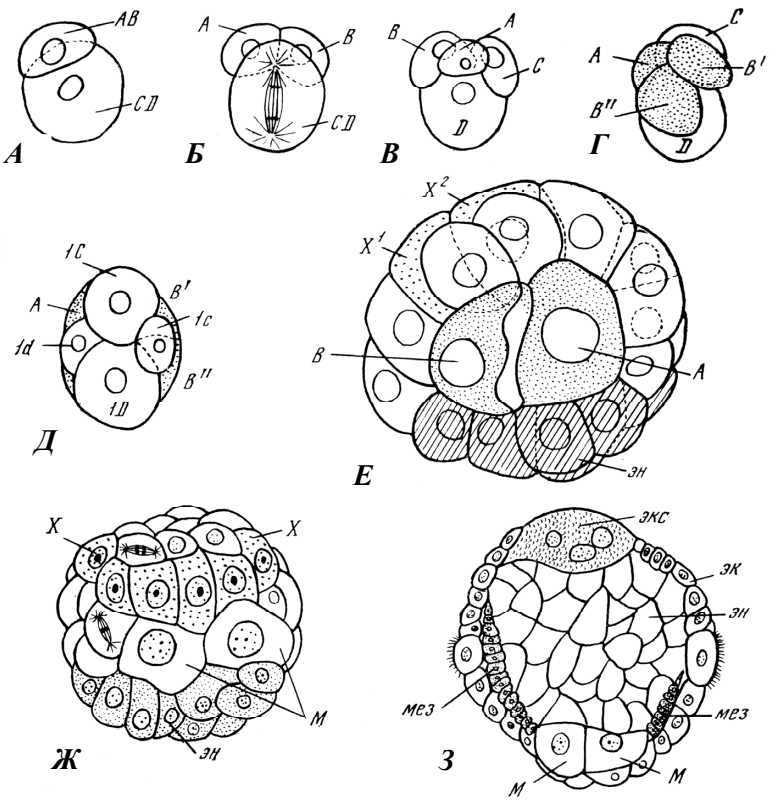


Рис. 128. Дробление яйца *Bimastus constrictus* (по Ивановой-Казас, 1977): *А–Ж* – последовательные стадии дробления 2, 3, 4, 5, 7, 28 и 50 бластомеров соответственно; *З* – стерробластула.
М – мезодермальные телобласты; *мез* – мезодермальные полоски; *Х* – эктодермальные телобласты; *эк* – эктодерма; *экс* – экскреторные клетки; *эн* – энтодерма.
Обозначения бластомеров указаны в тексте

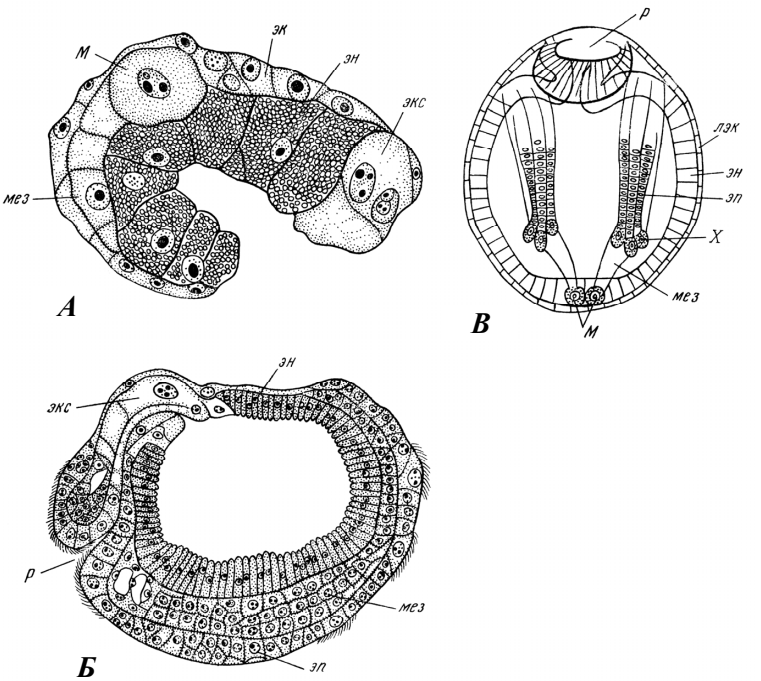


Рис. 129. Развитие дождевого червя (по Ивановой-Казас, 1977): *А, Б* – гаструла и поздний зародыш *Allolobophora* соответственно; *В* – скрытая личинка *Lumbricus*. *лэк* – личиночная эктодерма; *М* – мезодермальные телобласты; *мез* – мезодермальные полоски; *р* – ротовое отверстие; *Х* – эктодермальные телобласты; *эк* – эктодерма; *экс* – экскреторные клетки; *эн* – энтодерма; *эп* – эктодермальные полоски

Таким образом, развитие у малощетинковых червей значительно отличается от развития полихет: прямое, протекает внутри кокона, без личинки трохофоры. Однако у дождевых червей зародыш вторично приобретает характер «скрытой» личинки, активно питающейся белковой жидкостью кокона. Правильность спирального дробления рано утрачивается, особенно у дождевых червей. Меняется процесс дробления: первые три квартета микромеров, из которых строятся все личиночные органы трохофоры, утрачивают своё значение и входят в состав кожных покровов червя. Большое значение приобретает квадрант *D*, дающий начало двум соматобластам и зародышевым полоскам. Часть бластомеров обособляется для выполнения специальных функций (образование эмбриональной оболочки, органов осморегуляции).

Зародыш рано становится билатерально-симметричным, что соответствует симметрии взрослого червя: резкая гетероквадратность дробления, образование двух групп телобластов и зародышевых полосок. Из яйца выходит вполне сформированный червь. Сходное постэмбриональное развитие у пиявок.

Особенности развития Annelida

Онтогенез кольчатых червей рассматривается как прототип онтогенеза членистоногих. В процессе эволюции онтогенеза *Annelida* произошли довольно сложные преобразования исходного состояния, характерного для низших Metazoa: преобразование форм дробления; установление соответствия в ориентации осей полярности яйца и бластулы; установление соотношения полярности и дробления. Однако онтогенез *Annelida* не сводится только к преобразованному исходному состоянию, а дополняется целым рядом новых морфогенетических процессов.

Кольчатые черви характеризуются билатеральной симметрией тела в противоположность радиальной у Coelenterata. Её возникновение связано с приобретением способности организмом сохранять ориентацию в направлении поступательного движения. Впервые способность к ориентированному передвижению и билатеральная симметрия тела среди многоклеточных развиваются у плоских червей и некоторых гребневиков, а от них наследуются кольчатыми червями.

Другим важным приобретением является мезодерма, развитие которой связывается с приобретением способности к поступательному движению при помощи системы мышц. Передвижение такого рода впервые появляется у турбеллярий и гребневиков. Однако преобладающее развитие мезодерма получает в связи с формированием вторичной полости тела – целома. Развитие мезодермы и целома связано с таким важнейшим приобретением *Annelida*, как метамерия.

Основными тенденциями онтогенеза кольчатых червей являются эмбрионизация развития, становление и развитие гетероквадрантности дробления. Эмбрионизация развития является широко распространённым средством формирования и усложнения эмбриогенеза. Включение трохофоры в эмбриогенез и обогащение яиц желтком, сопутствующее эмбрионизации, приводит к существенному преобразованию всего эмбрионального развития. Это проявляется в изменении морфологии дробления, редукции многих органов трохофоры, связанных со свободным существованием и увеличением мобластичности развития. От трохофоры, ушедшей в эмбриогенез, остаются два сгущения клеток: зачатков туловища и цефалических долей. Оба зачатка разделяет рудиментарный прототрох – единственное свидетельство прежнего свободного существования трохофоры. Впоследствии он редуцируется, а оба зачатка объединяются в зародышевую полоску, лежащую на загруженных желтком макромерах. Сохранение соматобластов и микромеров первого квартета во всех преобразованиях дробления определяется их участием в построении тела червя. Их значение в развитии возрастает, и они необходимы даже при полной редукции эмбрионизованной трохофоры. Из яйца вылупляется не трохофора, а формирующийся червь, поэтому возрастает значение процессов эмбриогенеза, ведущих к построению тела червя. Редукция трохофоры – естественное следствие эмбрионизации развития и обогащения яиц желтком.

6.1.10. Тип Моллюски – Mollusca

Моллюски являются билатерально-симметричными животными, но для представителей класса Gastropoda характерна вторичная асимметрия. Обычно тело моллюска имеет голову, ногу и внутренностный мешок, но в некоторых случаях отдельные части могут отсутствовать. Кожные покровы внутренностного мешка образуют кольцевую складку – мантию, нависающую на голову и ногу. Мантия ограничивает мантийную полость, в которой располагается характерный для моллюсков мантийный комплекс, включающий анальное отверстие, отверстия почек и половых желёз, жабры. Специфичный для моллюсков орган – радула (тёрка) с хитиновыми зубами – может высовываться через рот. Большинство моллюсков имеет наружный скелет в форме раковины, выделяемой мантией. Раковина может быть единой или состоять из нескольких подвижно сочленённых частей.

У некоторых моллюсков наблюдается зачаточная метамерия в расположении органов, которая не распространяется на целом. В разных классах моллюсков метамерия выражена по-разному и затрагивает различные органы. Так, у Loricata метамерно расположены пластинки раковины и связанные с ними мышцы, а также жабры; у *Solenogastres* метамерия проявляется в расположении комиссур между педальными нервными стволами; у *Monoplacophora* имеется пять пар нервных комиссур. У более высокоорганизованных моллюсков даже эта зачаточная метамерия исчезает. В отношении метамерности, таким образом, моллюски более примитивные организмы по сравнению с кольчатыми червями. Однако в других отношениях моллюски – высокоспециализированная группа.

Среди моллюсков есть раздельнополые и гермафродитные формы. Например, в разнообразной группе брюхоногих (Gastropoda) встречаются и раздельнополые, и гермафродитные представители. Примитивные морские моллюски яйца откладывают в воду, где происходит их внешнее (наружное) осеменение, например у представителей отр. Diotocardia. У некоторых яйца могут задерживаться в жаберной полости. В ряде случаев яйца откладываются во внешнюю среду в виде кладок. У более высокоразвитых моллюсков осеменение и оплодотворение внутренние.

Яйца содержат обычно умеренное количество желтка, исключая головоногих моллюсков, яйца которых очень богаты желтком.

Дробление протекает по спиральному типу. Развитие с метаморфозом: формируется личинка трохофора или **велигер**, для которого характерны наличие зачатков органов, типичных для моллюсков, – раковины и ноги, и сильное развитие прототроха, или **паруса** (velum). В организации велигера можно различить чисто личиночные структуры и зачатки дефинитивных органов. К личиночным органам относятся парус, теменной орган, личиночная печень. Эти органы образованы небольшим количеством крупных клеток, которые рано утрачивают спо-

собность к делению. Дефинитивные органы и их зачатки состоят из мелких размножающихся клеток.

У головоногих моллюсков в связи с накоплением желтка в яйце изменяется процесс развития: дробление становится дискоидальным, развитие прямое.

Бесполое размножение для моллюсков не характерно.

Тип Mollusca включает несколько классов, отличающихся своим развитием. На примере некоторых наиболее изученных представителей разных классов рассмотрим особенности развития моллюсков.

Класс Polyplacophora (=Loricata) – Панцирные (=Хитоны)

Хитоны откладывают яйца поодиночке или в студенистых шнурах. Яйца одеты тонкой желточной оболочкой и более плотным хорионом с выростами и шипами на поверхности. Дробление спиральное, гомоквадрантное, не совсем равномерное. Гаструляция протекает по типу инвагинации. Бластопор сначала располагается на вегетативном полюсе, а позже смещается на брюшную сторону, где образуется ротовое отверстие. По окончании гаструляции формируется типичная трохофора с прототрохом и теменным органом (рис. 130). Формирование личинки у хитонов сходно с таковым процессом кольчатых червей.

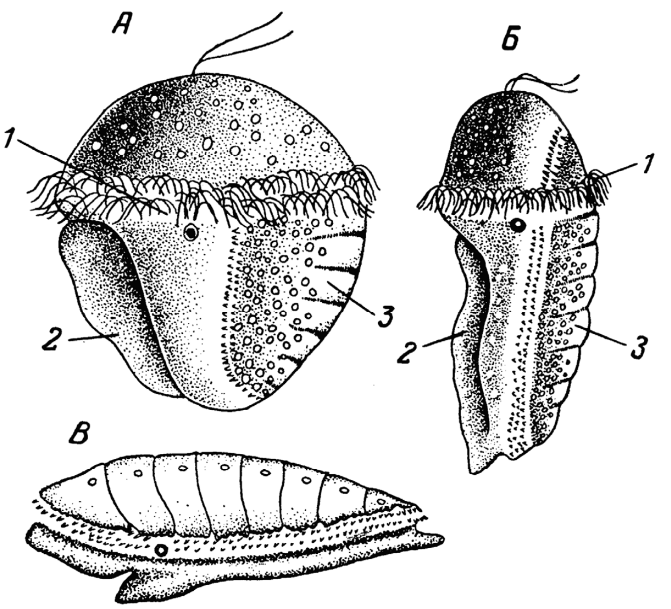


Рис. 130. Развитие хитона (по Шмидту, 1953):
А – свободноплавающая личинка; *Б* – её метаморфоз; *В* – молодой хитон.
1 – ресничное кольцо; *2* – зачаток ноги; *3* – зачаток раковины

Класс Scaphopoda – Лопатоногие моллюски

Лопатоногие моллюски – небольшая группа животных, представленная 150 видами, большая часть которых относится к роду *Dentalium*. Раковина и подстилающая её мантия имеют форму трубки с отверстиями на концах. Через переднее отверстие высовываются голова и нога. Жабры и предсердия редуцированы. Половая железа непарная. Зрелые половые продукты выводятся через правую почку. Яйца содержат мало желтка и одеты только желточной оболочкой, которая сбрасывается до начала дробления. В цитоплазме яйца содержится бурый пигмент, от которого свободны полюса яйца (рис. 131). Оплодотворение наружное.

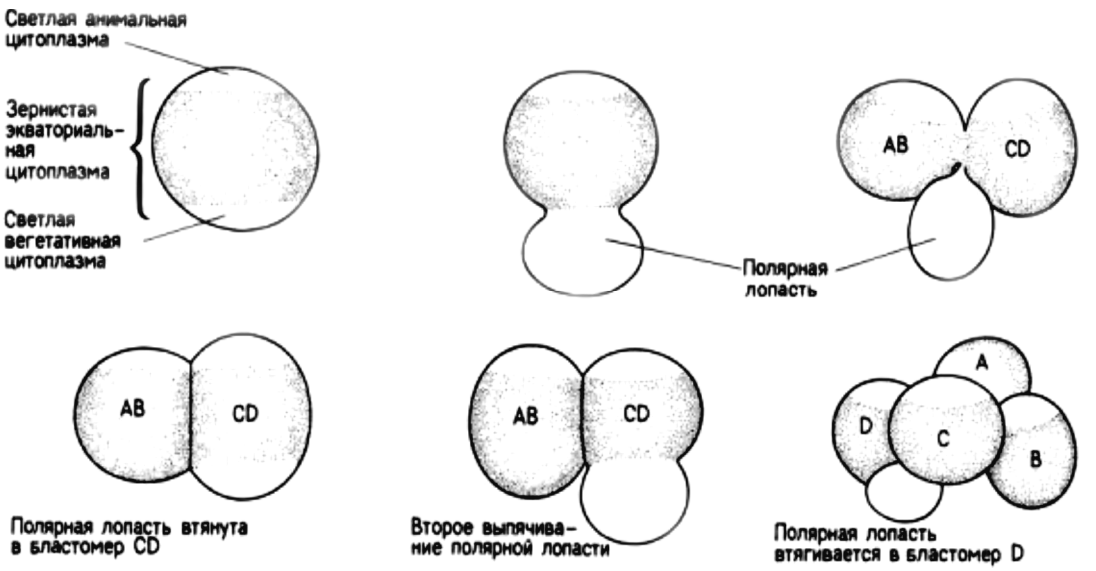


Рис. 131. Образование полярной лопасти при дроблении яйца моллюска *Dentalium* (по Гилберту, 1994)

Дробление спиральное, харатеризуется образованием особой полярной плазмы. Дробление *Dentalium* является классическим примером такого дробления (см. рис. 131). Незадолго до первого деления яйца вегетативная плазма выпячивается в форме лопасти – стадия «трилистника». По окончании деления полярная лопасть вливается в бластомер *CD*. Затем выпячивание вновь образуется во время второго и третьего делений, последовательно переходя в бластомеры *D* и *1D*. Однако при четвёртом делении полярная лопасть не образуется, а полярная плазма практически полностью попадает в бластомер *2d*.

В результате дробления образуется неравномерная целобластула. Гаструляция протекает путём инвагинации (рис. 132, *A*).

У гаструлы появляются реснички, и зародыш превращается в активно плавающую личинку, не имеющую характерных для моллюсков признаков и подобную трохофоре кольчатых червей (рис. 132, *Б*). Трохофора имеет овальную форму, заострённую с двух концов. По экватору располагаются три ряда трохобластов, несущих длинные реснички. Верхнее полушарие покрыто короткими ресничками, на макушке – чувствительный султанчик. Пучок коротких ресничек располагается и на заднем конце личинки.

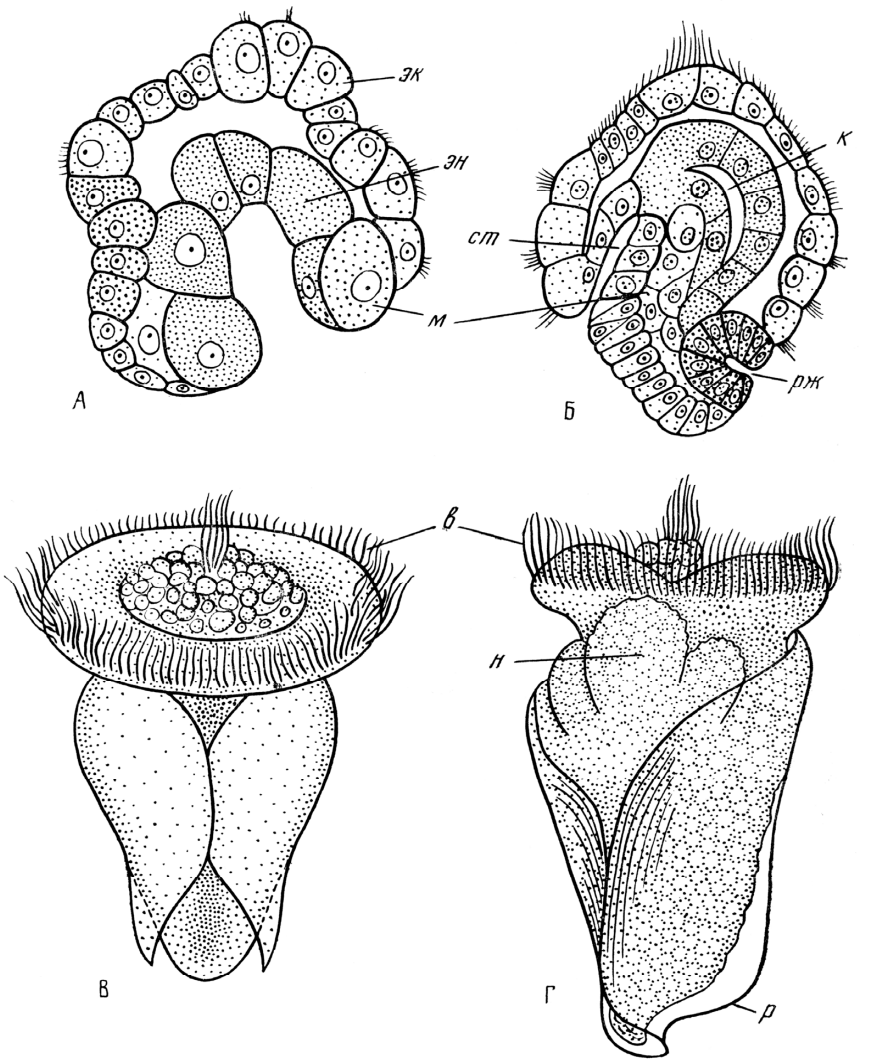


Рис. 132. Развитие *Dentalium* (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – гаструла; *Б* – трохофора; *В, Г* – ранний и поздний велигеры. *в* – велум; *к* – кишка; *м* – мезодерма; *н* – нога; *р* – раковина; *рж* – раковинная железа; *ст* – стомодеум; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Бластопор смещается с вегетативного полюса вперёд. На его месте происходит впячивание эктодермы и образуется рот. На спинной стороне личинки в посттрохальной области формируется неглубокое впячивание раковинной железы. Верхнее полушарие уплощается, а заднее – вытягивается. По бокам тела появляются две продольные кожные складки – зачатки мантии, края которых сливаются на брюшной стороне. Трубкообразную форму принимает также и раковина, которая постепенно нарастает на брюшную сторону. Позади ротового отверстия возникает зачаток ноги, которая имеет характерную трёхлопастную форму. Трохофора постепенно преобразуется в велигер, который через несколько дней планктонной жизни приступает к метаморфозу (132, *В*, *Г*). В процессе метаморфоза редуцируются парус и теменной орган. Моллюск переходит к донному образу жизни.

Класс Gastropoda – Брюхоногие моллюски (=Улитки)

Брюхоногие моллюски отличаются наличием раковины, обычно в форме турбоспирали. Характерна внешняя и внутренняя асимметрия, возникшая в результате поворота внутренностного мешка и одевающей его раковины относительно головы и ноги почти на 180º. У более примитивных представителей подкласса Prosobranchia мантийный комплекс органов находится на передней стороне туловища над головой. У остальных Gastropoda в большей или меньшей степени сдвинут вперёд по правой стороне тела. В этом случае происходит редукция парных первично левых органов.

Брюхоногие моллюски в основном гермафродиты. Раздельнополость характерна для переднежаберных (Prosobranchia), среди которых также имеются гермафродитные формы. Наружное осеменение встречается у примитивных переднежаберных моллюсков (*Patella*, *Acmaea*, *Trochus*, *Haliotis*). Для остальных Gastropoda характерно внутреннее оплодотворение.

Большинство брюхоногих моллюсков яйцекладущие, нередко встречается яйцеживорождение, например у *Littorina saxatilis* и *Viviparus viviparus*. Характерно образование кладок (коконов, капсул), которые поодиночке или группами приклеиваются к различным подводным предметам. Наземный моллюск *Pomatias elegans* откладывает яйца по одному в капсулах, заполненных питательной белковой жидкостью. Для заднежаберных (Opisthobranchia) характерны студенистые кладки, в которые вкраплены тонкостенные капсулы, содержащие по одному яйцу. У переднежаберных в кладке содержится от 12–14 (*Fulgur*) до 600 яиц (*Purpura*). Водные Pulmonata имеют кладки в виде студенистых валиков или пластинок. Наземные Pulmonata откладывают яйца в сырую землю или под кору гниющих деревьев.

Яйца одеты желточной оболочкой, которая иногда бывает очень плотной и снабжена микропиле, например у *Bithynia ventricosa*. У большинства брюхоногих

моллюсков имеются дополнительные оболочки, выделяемые половыми путями или специальными железами самки.

Ооциты развиваются у Gastropoda из герминативного эпителия стенки гонады. Так, у Prosobranchia по мере роста ооциты начинают вдаваться в просвет половой железы, и на их поверхности, обращённой внутрь, за счёт герминативного эпителия образуется слой фолликулярных клеток. У некоторых гастропод (*Helix)* ооциты сначала проходят амебоидноподвижную стадию, а потом оседают на стенках гонады и располагаются между соединительнотканной оболочкой и герминативным эпителием, который образует фолликул. По окончании роста фолликул разрушается, и происходит овуляция.

Сперматозоид обычно проникает в ооцит на стадии первого деления созревания (*Physa, Lymnaea, Helix, Limax*) или до начала созревания (*Arion*).

Размеры яиц варьируют и определяются количеством желтка в них. В большинстве случаев яйца небольшие (100–200 мк). Самые мелкие яйца, размером 18 мк, описаны у *Viviparus viviparus*. Крупные богатые желтком яйца встречаются у *Cadlina laevis* (370–390 мк), *Crepidula adunca* (410 мк), *Fulgur carica* (1,7 мм).

Для брюхоногих моллюсков характерно гомоквадрантное спиральное дробление (рис. 133). Иногда наблюдается гетероквадрантное дробление. В этом случае, например у *Nassa* и *Dentalium,* первые деления обычно сопровождаются образованием на вегетативном полюсе полярной лопасти, материал которой вливается сначала в бластомер *CD*, а потом – в *D* (см. рис. 131).

Первые два деления яйца проходят приблизительно в меридиональном направлении, причём спиральный характер дробления может проявляться уже при втором делении (*Crepidula, Viviparus, Bithynia* и др.). В результате третьего деления образуются микромеры, размеры которых зависят от содержания желтка в яйце. Так, у *Trochus* яйца содержат небольшое количество желтка и дробление почти равномерное (см. рис. 133).

У *Fulgur* в связи с большим количеством желтка дробление протекает асинхронно, и маленькие микромеры располагаются на анимальном полюсе между четырьмя гигантскими макромерами. В результате чередующихся дексиотропных и леотропных делений образуется четыре или пять квартетов микромеров. За счёт первого квартета образуется эктодерма верхнего полушария личинки. Второй и третий квартеты микромеров дают эктодерму нижнего полушария личинки, стоматобласты и личиночную мезенхиму. Четвёртый и пятый квартеты микромеров и макромеры образуют энтодерму и мезодерму.

В результате дробления мелких, бедных желтком яиц образуется целобластула (*Patella*, *Viviparus, Bithynia, Limax*), яиц с большим количеством желтка – стерробластула (*Crepidula, Fulgur, Nassa* и др.). Гаструляция протекает поразному. Примитивным типом гаструляции считается полярное врастание, например у *Patella*. В этом случае крупные энтодермальные клетки сильно вытягивают-

ся, их внутренние концы расширяются и заполняют бластоцель, а наружные концы остаются узкими и недолго сохраняют связь с поверхностью зародыша. Затем наружные концы энтодермальных клеток втягиваются внутрь и перекрываются смежными эктодермальными клетками. Гастральная полость формируется довольно поздно путём вторичной перегруппировки энтодермальных клеток.

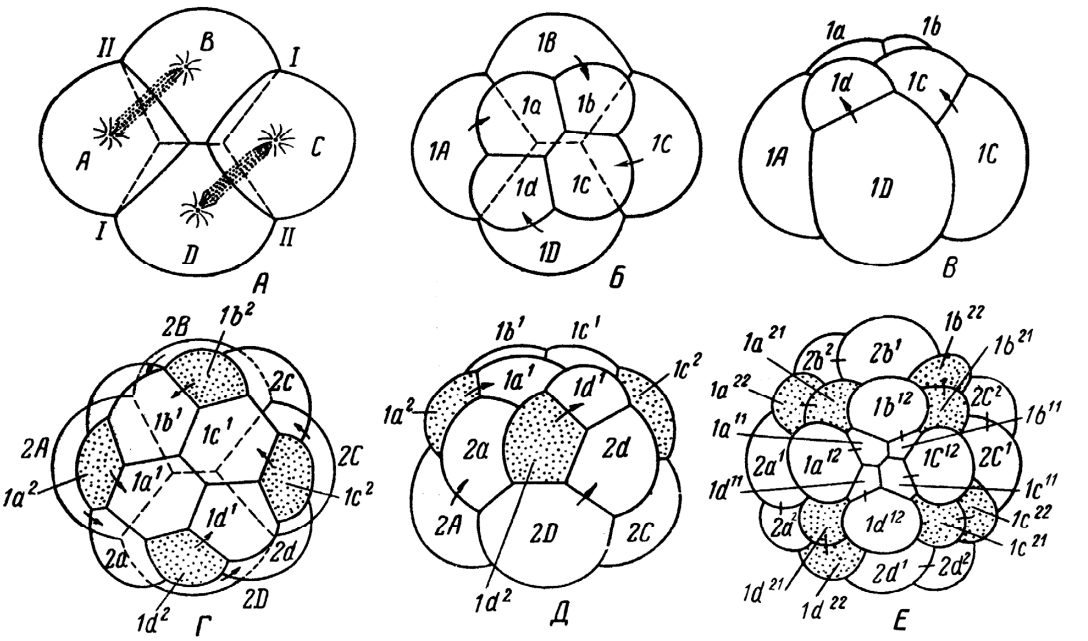


Рис. 133. Гомоквадрантное дробление у моллюска *Trochus* (по Шмидту, 1953):
А, *Б* – стадии 4 и 8 бластомеров соответственно, вид с анимального полюса; *В* – стадия 8 бластомеров, вид сбоку; *Г* – стадия 16 бластомеров, вид с анимального полюса; *Д* – стадия 16 бластомеров, вид сбоку; *Е* – стадия 32 бластомеров, вид с анимального полюса

У *Trochus* гаструляция протекает путём полярного врастания и эпиболии, у *Crepidula* – инвагинация сочетается с эпиболией. В этом случае эктодерма обрастает энтодерму тонким слоем, затем энтодермальная пластинка прогибается внутрь. У видов с большим количеством желтка, например у *Fulgur*, гаструляция протекает путём эпиболии.

За счёт первичных мезобластов образуются короткие мезодермальные полоски, состоящие из небольшого числа клеток. Они не сегментируются и вскоре рассыпаются на отдельные клетки.

У Gastropoda намечается разделение энтодермы на желточную и кишечную. Когда желтка много, некоторые бластомеры принимают на себя функцию его хранения и переработки и не участвуют в построении кишечника. Из остальных

бластомеров образуются стенки кишки. Во время эмбрионального развития происходит также усвоение белковой жидкости кокона участками эмбриональной кишки, которые впоследствии формируют печень.

У *Fusus* после образования пяти квартетов микромеров макромеры исключаются из развития. Остальная энтодерма дифференцируется на зачатки желудка, дефинитивной печени, тонкой кишки и белкового мешка (личиночная печень). Белковый мешок состоит из крупных клеток, его основная функция – усвоение заглатываемой зародышем жидкости кокона. У *Viviparus* и Pulmonata яйца бедны желтком, инертных желточных бластомеров нет, энтодерма подразделяется на мелкоклеточный зачаток дефинитивного кишечника и крупноклеточный белковый мешок, который к концу развития разрушается.

Для большинства брюхоногих моллюсков характерно развитие с метаморфозом, но нередко наблюдается эмбрионизация развития. Обычно эмбрионизация наблюдается в случаях, когда среда обитания оказывается неблагоприятной для жизни личинки (пресные воды, надолго обсыхающая верхняя часть литорали, наземные условия). Планктонная личинка отсутствует и у живородящих видов.

У примитивных видов, например *Haliotis, Acmaea*, из яйца вылупляется личинка трохофора. У *Patella* постэмбриональное развитие начинается ещё раньше, на стадии ресничной бластулы, которая потом превращается в трохофору и велигер (рис. 134). Чаще из яйца выходит личинка на стадии велигер.

Велигер брюхоногих моллюсков обычно имеет двухлопастной парус, хотя встречается парус с четырьмя (*Pterotrachea*), шестью (*Atlanta*) и более лопастями. У *Patella, Haliotis, Trochus* парус имеет форму круга, подобно прототроху полихет.

На спинной стороне велигера появляется утолщённый участок кожных покровов – раковинная железа, которая временно впячивается внутрь и начинает выделять органическое вещество раковины. Потом раковинная железа выворачивается, и на спинной стороне личинки образуется нежная личиночная раковина. Края раковинной железы остаются утолщёнными и превращаются в край мантии, которая продолжает наращивать раковину. Довольно рано на органической основе раковины начинается отложение извести. Личиночная раковина сначала имеет уплощённую блюдцеобразную форму, но потом становится более глубокой и закручивается спирально. Иногда она достигает довольно сложного строения, например у велигера *Triphora*, может иметь шипики и другие структуры.

Мантийная полость образуется благодаря впячиванию кожных покровов и нарастанию мантийной складки на голову и ногу. Нога появляется как выпячивание кожных покровов на брюшной стороне тела, в которое входят мезодермальные клетки. Чаще нога закладывается как непарное образование, хотя у *Patella* зачаток ноги парный в виде двух бугорков по бокам бластопора.

Из клеток креста образуются головные пластинки, из которых в дальнейшем развиваются глаза, щупальца и церебральные ганглии.

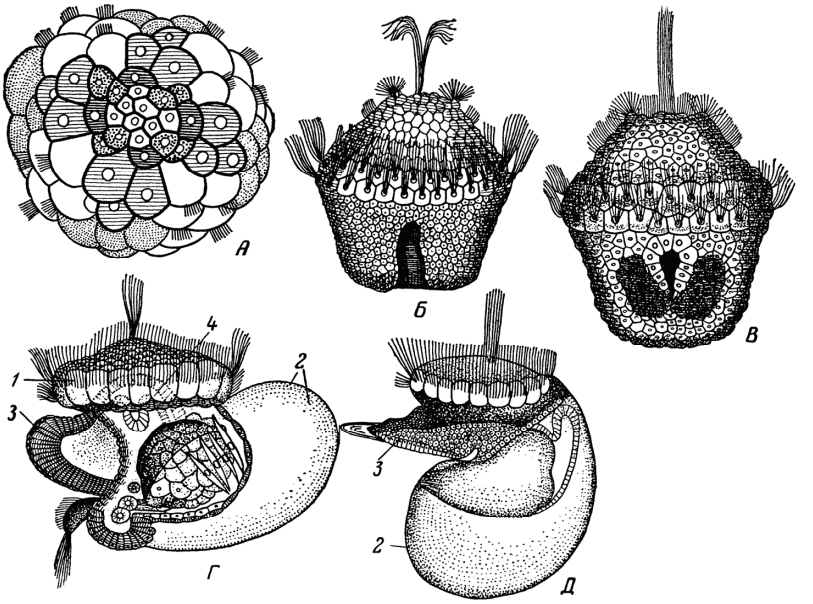


Рис. 134. Развитие морского брюхоногого моллюска *Patella* (по Шмидту, 1953): *А* – зародыш на стадии 128 бластомеров; *Б* – ранняя трохофора; *В* – трохофора; *Г* – велигер перед началом метаморфоза; *Д* – велигер во время метаморфоза. *1* – парус; *2* – раковина; *3* – нога; *4* – кишечник

В отличие от трохофоры полихет велигеры Gastropoda не имеют протонефридиев за исключением зародышей некоторых пресноводных форм с прямым развитием, например *Viviparus, Bithynia*. Иногда личиночные органы выделения представлены отдельными крупными эктодермальными клетками, в которых накапливаются жидкость и экскреторные гранулы. Позже эти клетки дегенерируют.

У зародышей и велигеров брюхоногих моллюсков, например у *Crepidula, Fulgur, Littorina, Bithynia* и др., встречается личиночное сердце, которое возникает как выпячивание эктодермы. Мезенхимальные клетки вселяются в зачаток сердца и дифференцируются в мышечные элементы. Личиночное сердце Gastropoda – это провизорное образование, которое не имеет никакого отношения к дефинитивному сердцу.

После некоторого периода планктонной жизни велигер опускается на дно и завершает метаморфоз. Все личиночные органы подвергаются распаду, клетки паруса дегенерируют и отбрасываются.

У многих брюхоногих моллюсков развитие прямое, так называемый «скрытый» метаморфоз. При этом развитие зародыша обеспечивается большим количеством желтка или белковой жидкости. Под покровом яйцевых оболочек может сформироваться настоящий велигер с хорошо развитым парусом (*Littorina obtusata, Neritina*) или велигер с недоразвитыми или видоизменёнными личиночными

органами (*Veloplacenta maculata*). У *Pomatias elegans* велигер не формируется, но эктодерма переднего конца зародыша, гомологичная эктодерме паруса и претрохальной области, сохраняет реснички, благодаря которым зародыш может вращаться внутри оболочек. У многих Pulmonata (*Physa, Lymnaea*) парус развивается только в передней части головы и имеет форму незамкнутой подковы. Сзади образуется головной пузырь – провизорный орган, особенно характерный для наземных форм и образующийся в результате скопления жидкости в претрохальной области. Кроме головного, формируется ножной пузырь, или подоцист, наполненный полостной жидкостью и совершающий пульсирующие движения с помощью дорзовентральных мышц. Головной и ножной пузыри хорошо развиты у зародышей *Limax, Arion, Achatina*. К концу эмбриогенеза пузыри редуцируются.

Прямое развитие у некоторых Gastropoda имеет вторичное происхождение. У них сохранился такой примитивный признак, как личиночные нефридии, отсутствующие у морских форм. Личиночные нефридии по своему строению являются типичными протонефридиями и в конце эмбрионального развития заменяются дефинитивной почкой. Другой особенностью моллюсков с прямым развитием являются различные приспособления для питания белковой жидкостью и абортивными яйцами. Так, *Murex* и *Nucella* заглатывают абортивные яйца целиком благодаря раннему развитию глотки. Зародыши *Bursa* достигают внутри капсулы стадии велигера и приводят абортивные яйца во вращающееся движение с помощью ресничек. Развитие дефинитивных органов у брюхоногих моллюсков начинается ещё на стадии личинки. Наличие зачатков органов взрослых моллюсков у велигера отличает эту личинку от трохофоры.

Личиночная раковина выделяется раковинной железой, на её органической основе откладываются кристаллы извести и формируются более глубокие слои раковины. Далее рост раковины происходит за счёт секретирующей деятельности краёв мантии. Дефинитивная раковина может отличаться от эмбриональной по форме, цвету, скульптуре. Так, эмбриональная раковина бывает спирально закручена, а дефинитивная – в форме колпачка (*Patella*) или левозакрученная эмбриональная раковина замещается правозакрученной (*Odostomia*). Иногда раковина может быть недоразвитой (*Limax*). У некоторых паразитических брюхоногих моллюсков личиночная раковина сбрасывается, а дефинитивная не образуется.

Из эктодермы развиваются глаза, щупальца и органы химического чувства. Жабры формируются в мантийной полости из складки эктодермы, которые принимают перистую и пластинчатую форму. Зачаток лёгкого появляется в форме выпячивания кожных покровов до образования мантийной полости. Позднее отверстие лёгочного мешка открывается в мантийную полость. Завершает развитие кишечник. К концу метаморфоза разрушается личиночная печень. Вместо неё из двух новых выпячиваний стенки желудка развивается дефинитивная печень. Сердце, перикардий, почки и гонады обычно формируются из общего мезодермального зачатка.

Особенности развития паразитических Gastropoda

У некоторых представителей отряда Monotocardia в связи с паразитизмом произошли изменения в развитии и организации взрослого животного. У самок паразитических видов протекают два эволюционных процесса: упрощение общей организации и развитие нового органа – ложной мантии.

Ложная мантия впервые появляется у *Mucronalia* в форме кольцевой складки кожи у основания хоботка, который внедряется в тело хозяина. У *Stilifer* ложная мантия развита сильнее, отгибается назад и прикрывает большую часть тела моллюска, почти полностью погружённого в тело хозяина. Из-под ложной мантии выступает только вершина раковины. У эндопаразита *Gasterosiphon* края ложной мантии вытягиваются в трубку, называемую сифоном, отверстие которого открывается наружу на поверхности тела хозяина. У *Entocolax*, *Enteroxenos* связь с внешней средой вообще утрачена, а сифон открывается в кишку хозяина.

В связи с паразитическим образом жизни значительно упрощается строение моллюска: исчезают раковина, голова, нога и внутренностный мешок; тело становится червеобразным; редуцируются жабры, кровеносная, пищеварительная и нервная системы. От половой системы остаются только яичник и яйцевод. Происходит редукция самцов: у *Stilifer, Entocolax* и *Megadenus* – карликовые самцы; у *Parenteroxenos* и *Enteroxenos* самцы не встречаются, а самки становятся гермафродитными.

Зародыши паразитических моллюсков вынашиваются в ложномантийной полости. Из яйца выходит личинка, напоминающая позднего велигера, но с недоразвитыми органами. В теле личинки различают головной отдел, покрытый ресничками, ногу с крышечкой и двумя педальными железами, внутренностный мешок, заключённый в раковину. Настоящего паруса нет. Из внутренних органов имеются зачаток передней кишки с открывающимся наружу ротовым отверстием, группа энтодермальных клеток, богатых желтком, половой зачаток, а также несколько скоплений ганглиозных клеток и пара статоцистов.

Зрелые личинки выходят из мантийной полости и тела хозяина, некоторое время ведут свободный образ жизни и проникают в нового хозяина. Так, личинка *Entocolax* проникает в кишечник голотурии *Myriotrochus*, сбрасывает раковину, крышечку и округляется. С помощью головных щетинок личинка разрывает кишечный эпителий и проникает в соединительнотканный слой стенки кишки голотурии. Передняя кишка личинки выворачивается и превращается в ложную мантию. В толще ложной мантии оказываются педальные железы, нервные ганглии, статоцисты, зачатки кишки и половой системы. Позже эти органы редуцируются. Только половой зачаток прогрессивно развивается: дифференцируются зачатки яичника и яйцевода.

Развитие асимметрии у брюхоногих моллюсков

Асимметрия брюхоногих возникает в результате нескольких процессов. Значительную роль играет поворот внутренностного мешка вместе с одевающей его раковиной и мантийным комплексом относительно головы и ноги против часовой стрелки на 180º, так называемый **торсионный процесс**. В результате этого поворота мантийный комплекс органов оказывается расположенным у переднего конца или на правой стороне тела, при этом происходит редукция правых (первично левых) органов (жабер, почки, предсердия).

У примитивных форм (Diotocardia) торсионный процесс происходит на стадии вполне сформированного велигера в течение нескольких минут (у *Haliotis*, *Acmaea*) или часов (у *Trochus*). Поворот напоминает нервно-мышечный акт, в результате которого изменяется положение раковины, которая из экзогастрической становится эндогастрической.

У *Haliotis* первые признаки асимметрии появляются во время личиночного органогенеза: зачатки мантийной полости и раковины сдвинуты немного вправо относительно медианной плоскости, а зачаток печени образуется слева. Правая мезодермальная полоска развивается активнее и даёт начало мышечному пучку, который прикрепляется с одной стороны к вершине раковины, а с другой – к парусу, ноге и мантии. Сокращение этой мышцы вызывает поворот внутренностного мешка относительно передней части личинки на 90º. Сама мышца выпрямляется и становится личиночным ретрактором. Далее путём более быстрого роста левой стороны тела после перехода личинки к донному образу жизни завершается торсионный процесс. В конце метаморфоза ретрактор переднего конца личинки редуцируется, а за счёт левой мезодермальной полоски развивается его антимер – дефинитивный колумеллярный мускул.

У некоторых моллюсков (*Crepidula, Viviparus, Littorina*, Pulmonata) торсионный процесс начинается на самых ранних стадиях развития и осуществляется без участия мышц путём неравномерного роста.

Существуют различные гипотезы происхождения асимметрии у брюхоногих. Согласно гипотезе Нэфа (1913), предполагается, что предки Gastropoda были свободноплавающими животными и имели планоспиральную экзогастрическую раковину, подобно примитивным головоногим моллюскам (*Nautilus*). При переходе к ползающему образу жизни произошли изменения в положении внутренностного мешка и раковины относительно головы. Наиболее удобным оказалось такое положение раковины, при котором основная её масса, нависавшая ранее над головой, была отведена назад. Новое положение раковины сначала достигалось мышечными усилиями и перекручиванием узкого стебелька, соединяющего внутренностный мешок с ногой и головой. Далее в процессе эволюции соответствующее расположение органов закрепилось, и необходимость в мышечных сокращениях

исчезла. Произошедший переход от планоспиральной раковины к более компактной турбоспиральной вызвал новое изменение в положении раковины и внутренностного мешка (частичное раскручивание) и редукцию половины парных органов мантийного комплекса. Эти филогенетические процессы более полно отражены в развитии Diotocardia, а у остальных Gastropoda онтогенез подвергся вторичным изменениям.

Согласно взглядам Миничева и Старобогатова (1972), торсионный процесс исторически возник как адаптация личинки к условиям планктонной жизни в результате изменения во взаимном расположении органов действием гидродинамических сил, что необходимо для совмещения на одной вертикальной оси локомоторного аппарата и центра тяжести. Из-за спиральной закрученности внутренностного мешка и раковины центр тяжести оказывается смещённым в сторону от оси верхнего полушария. Эффект вращения личинки при парении устраняется поворотом внутренностного мешка на 180º.

Вторая особенность асимметрии – турбоспиральное закручивание внутренностного мешка и раковины – достигается путём неравномерного роста. У большинства Gastropoda раковина правозакрученная, и в этом случае нарастание внутренностного мешка и раковины протекает более энергично на правой стороне. Встречаются виды (*Physa, Planorbis, Ancylus*) с левозакрученной раковиной. Именно у этих видов наблюдается инверсия дробления. Вероятно, развитие и организация взрослого животного определяются предварительной структурой яйца, которая складывается во время оогенеза.

Класс Bivalvia (=Lamellibranchia) – Двустворчатые (=Пластинчатожаберные)

Вся организация пластинчатожаберных отличается строгой билатеральной симметрией, иногда встречается асимметрия створок.

Большинство пластинчатожаберных моллюсков раздельнополы. Оогенез протекает по солитарному типу, т.е. специальные питающие клетки отсутствуют. Так, у некоторых (*Sphaerium*) ооциты образуются из зачаткового эпителия стенки гонады. По мере роста они начинают вдаваться в полость половой железы и соединяются с её стенкой лишь тонкой ножкой. На свободной поверхности ооцита образуется желточная оболочка. Затем ооцит отделяется от стенки гонады, и на месте его бывшего прикрепления в желточной оболочке остаётся отверстие, которое иногда играет роль микропиле (например, у *Unio*). У некоторых моллюсков, кроме желточной, имеется студенистая оболочка. Яйца пластинчатожаберных обычно мелкие (40–210 мк) и содержат мало желтка. Сперматозоид проникает в ооцит на стадии метафазы первого деления или ещё до начала делений созревания. Оплодотворение и развитие протекают в воде.

Дробление двустворчатых моллюсков спиральное гетероквадрантное, но чаще асинхронное. В процессе дробления образуется 4–5 квартетов микромеров, причём макромеры и микромеры практически одинакового размера. Только оба соматобласта *2d* и *4d* сильно отличаются значительными размерами от других бластомеров.

Из первого квартета микромеров развиваются парус и эктодерма претрохальной области. Роль остальных квартетов микромеров в развитии изучена слабо. Предполагается, что второй и третий квартеты представляют посттрохальную эктодерму, а четвёртый квартет микромеров и макромеры – энтодерму и мезодерму. Производные первого соматобласта *2d* образуют раковинную железу и кожные покровы ноги. Вся совокупность клеток, происходящих от первого соматобласта, у пластинчатожаберных гомологична соматической пластинке кольчатых червей. Второй соматобласт *4d* делится, и образовавшиеся две клетки во время гаструляции погружаются внутрь зародыша и дают начало энтодермальной, а затем мезодермальной закладке.

У одних пластинчатожаберных моллюсков, например у *Unio*, *Anodonta*, *Sphaerium*, *Dreissena*, дробление завершается образованием целобластулы с хорошо выраженным бластоцелем. В этом случае гаструляция происходит по типу инвагинации. У таких моллюсков, как *Teredo*, *Ostrea* и др., образуется стерробластула, а гаструляция протекает по типу эпиболии. В некоторых случаях (Lamellibranchiata) происходит нарушение обычной последовательности стадий развития, или гетерохрония, когда процессы органогенеза начинаются до завершения гаструляции.

Для большинства пластинчатожаберных моллюсков характерно развитие с метаморфозом, хотя описано и прямое развитие у представителей сем. Sphaeriidae.

Личинки встречаются трёх типов: типичный велигер, видоизменённый велигер и своеобразные эктопаразитические личинки. Самым примитивным типом является развитие с типичным велигером. Типичный и видоизменённый велигер характерен для морских форм. Исключением является *Dreissena polymorpha,* обитающая в пресных водах. Развитие с паразитической личинкой (глохидием), имеющей вторичное происхождение, характерно для пресноводных пластинчатожаберных.

Из пластинчатожаберных наиболее детально изучено развитие у *Dreissena polymorpha* (рис. 135). У *Dr. polymorpha* после замыкания бластопора на его месте образуется впячивание эктодермы – стомодеум. Проктодеум появляется позднее без связи с бластопором. В полости раковинной железы начинается выделение вещества раковины. Вскоре раковинная железа выворачивается, её утолщённые края продолжают наращивать раковину и превращаются в края мантии. Впереди рта за счёт первого квартета микромеров образуется парус, в котором выделяется два ряда клеток с длинными ресничками и несколько рядов клеток с короткими ресничками. Отложение извести начинается равномерно по всей раковине или в

двух очагах, соответствующих двум створкам. Тело личинки приобретает сплющенную в латеральном направлении форму.

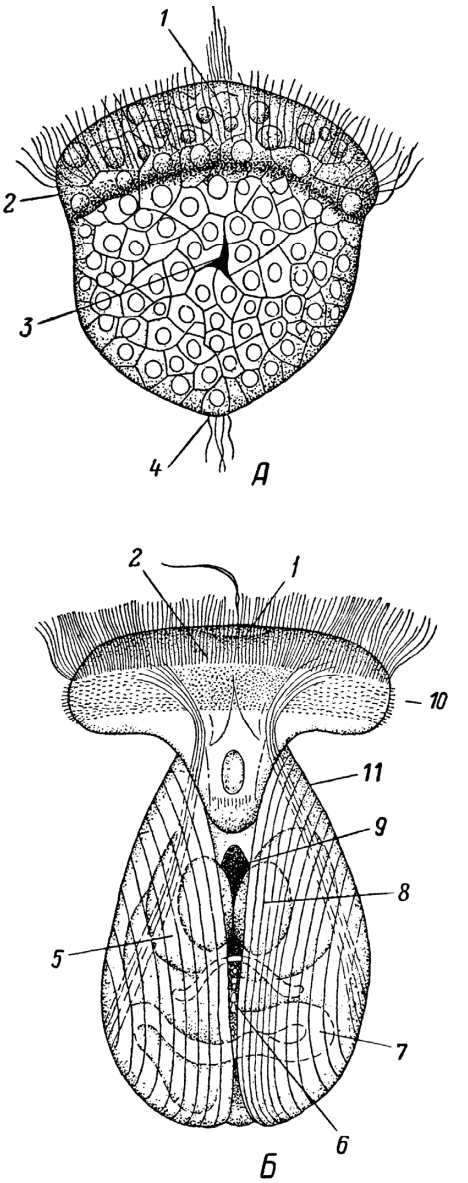


Рис. 135. Развитие *Dreissena polymorpha* (по Шмидту, 1953):
А – личинка вскоре после выхода из яйцевых оболочек; *Б* – сформированный велигер, вид спереди. *1* – султан ресничек; *2* – предротовой венчик ресничек; *3* – рот; *4* – задний венчик ресничек; *5* – печень, *6* – анальное отверстие; *7* – кишечник; *8* – ножной ганглий; *9* – мантийная полость; *10* – парус; *11* – раковина

На брюшной стороне велигера появляются два глубоких впячивания, которые отделяют срединный зачаток ноги от боковых мантийных складок. Впячивания кожных покровов отграничивают зачаток ноги. Из этих впячиваний образуется мантийная полость. Из эктодермальных впячиваний на поверхности ноги образуется педальная (биссусовая) железа, которая в период метаморфоза выделяет нити биссуса, которые служат для временного или постоянного прикрепления особи. Энтодермальная кишка дифференцируется на желудок, выпячивания которого развиваются в парную печень и особую железу (формирует кристаллический стебелёк), и кишку, образующую петли, преимущественно в ноге. Из рассеянных в полости тела мезенхимных клеток формируются мышечные элементы. У велигера образуются чисто личиночные (ретракторы паруса) и дефинитивные мышцы (мышцы, замыкающие раковину, ретракторы ноги). Также у велигера имеются личиночные органы выделения в форме пары протонефридиев. Нервная система обычно начинает развиваться ещё у велигера: появляется теменная ямка, иногда образуются зачатки плевральных ганглиев. Из эктодермы ноги развиваются педальные ганглии и статоцисты, позади них – висцеральные ганглии. На стадии велигера появляются и первые зачатки жабер.

Метаморфоз часто носит катастрофический характер: парус и часть претрохальной эктодермы сморщиваются и отбрасываются, протонефридии и личиночные мышцы рассасываются. Теменная ямка врастает внутрь зародыша, её дно срастается с эктодермой вблизи ротового отверстия и участвует в образовании двух пар околоротовых лопастей.

После перехода к донному образу жизни форма раковины может меняться, появляются признаки асимметрии. У некоторых прикреплённых форм, например у *Ostrea*, во время метаморфоза нога редуцируется.

У некоторых видов, например у *Yoldia, Nucula*, формируется видоизменённый велигер, напоминающий личинку некоторых Solenogastres (рис. 136). После эпиболической гаструляции часть эктодермальных клеток в области бластопора уходит внутрь зародыша. Эти клетки формируют стомодеум и зачаток дефинитивных кожных покровов моллюска. Из клеток, оставшихся на поверхности, на дорзальной стороне личинки обособляется клеточная пластинка – зачаток раковинной железы. Другие поверхностные клетки увеличиваются в размерах, надвигаются на зачаток раковинной железы с боков, смыкаются с нею и полностью её закрывают. Клетки располагаются пятью поперечными кольцами, покрытыми ресничками, которые представляют собой локомоторный аппарат личинки. Под покровом личиночной эктодермы, гомологичной прототроху и претрохальной эктодерме велигера, развивается двустворчатая раковина и формируется окончательное тело моллюска. Во время метаморфоза личиночная эктодерма дегенерирует и сбрасывается.

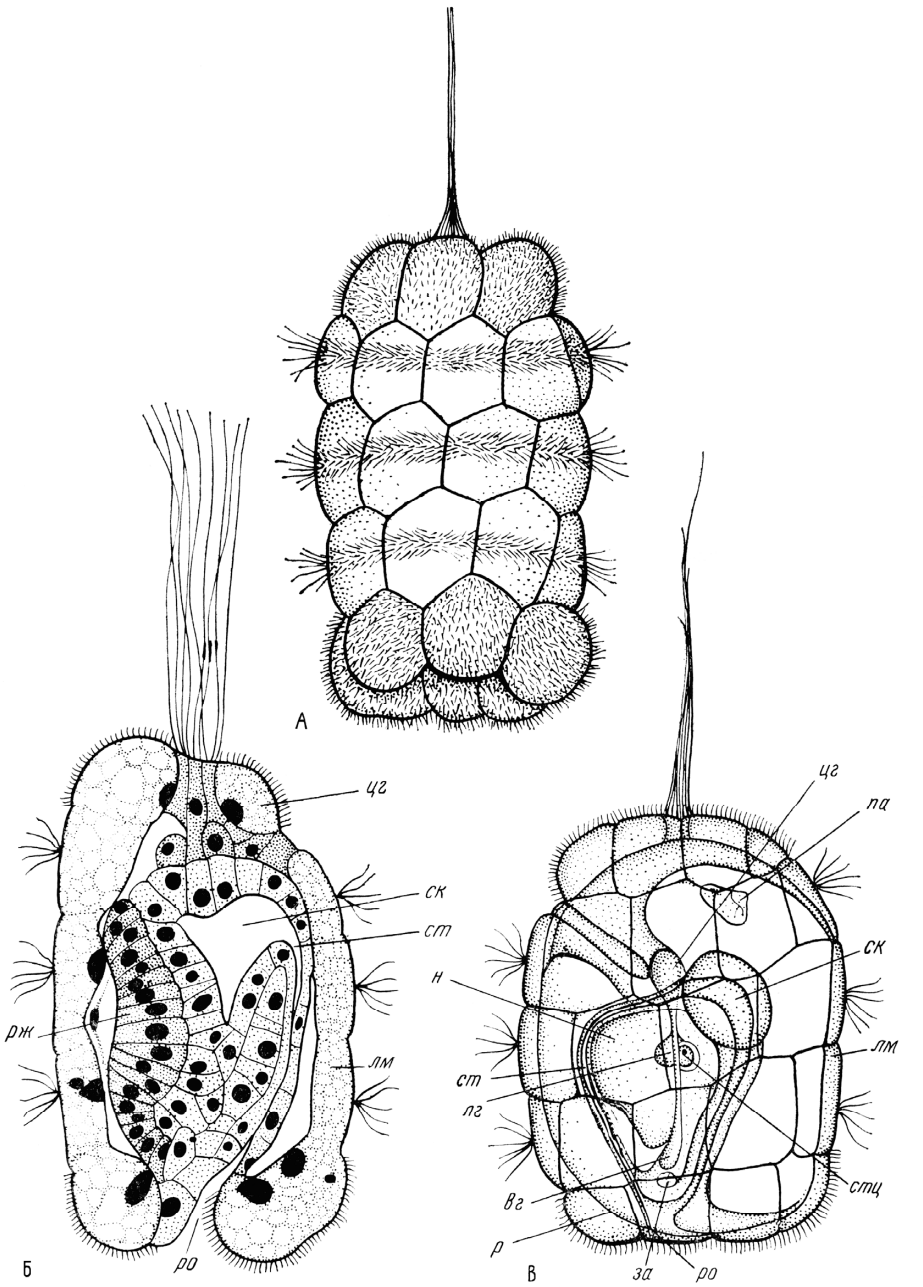


Рис. 136. Метаморфоз *Yoldia* (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – внешний вид личинки; *Б* – медианный разрез через личинку; *В* – реконструкция личинки перед сбрасыванием личиночной мантии. *вг* – висцеральный ганглий; *за* – задний аддуктор; *лм* – личиночная мантия; *н* – нога; *па* – передний аддуктор; *пг* – педальный ганглий; *р* – раковина; *рж* – раковинная железа; *ро* – ротовое отверстие; *ск* – средняя кишка; *ст* – стомодеум; *стц* – статоцист; *цг* – церебральный ганглий

У некоторых пресноводных двустворчатых моллюсков (сем. Unionidae, Mutelidae) развиваются личинки, приспособленные к временному паразитизму на жабрах, коже и плавниках рыб. Наиболее хорошо изучены личинки перловиц, так называемые глохидии (рис. 137).

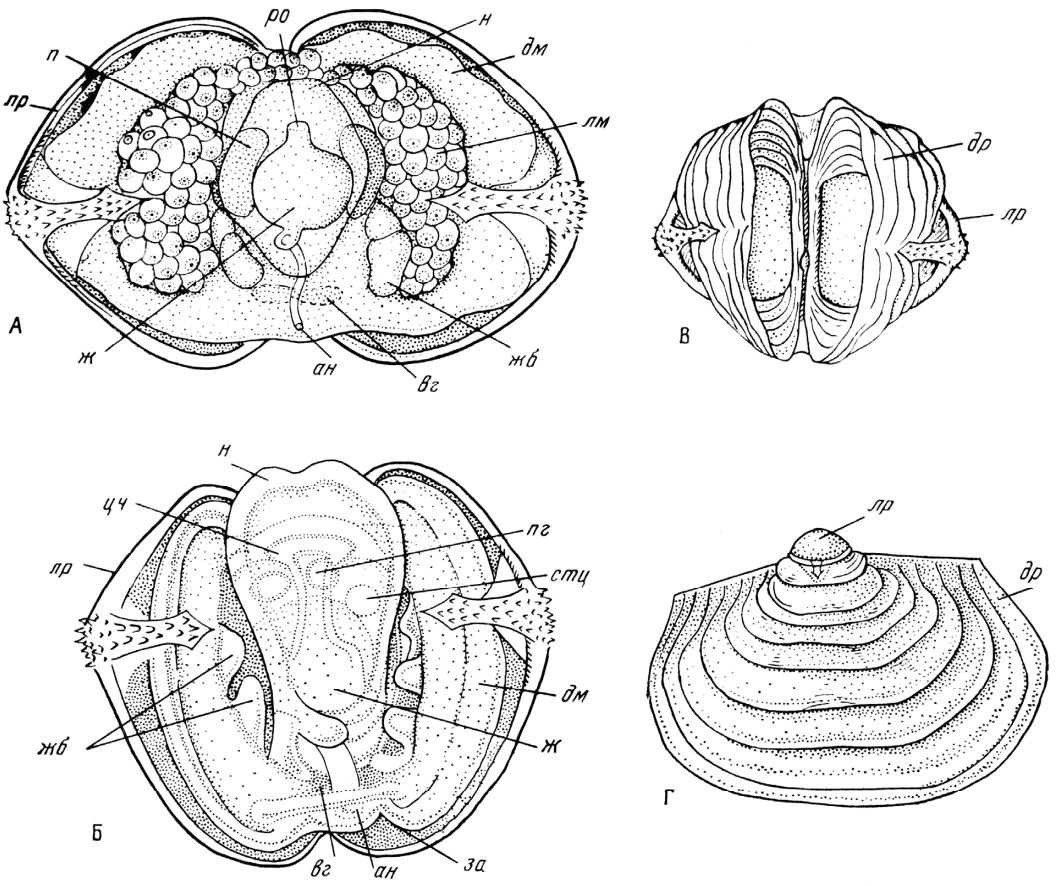


Рис. 137. Развитие *Anodonta* (по Ивановой-Казас, 1977):
А – молодой глохидий с раскрытыми створками; *Б* – более поздний глохидий;
В, Г – последовательные стадии развития дефинитивной раковины.
ан – анус; *вг* – висцеральный ганглий; *дм* – дефинитивная мантия; *др* – дефинитивная раковина;
ж – желудок; *жб* – зачаток жабры; *за* – задний аддуктор; *лм* – личиночная мантия;
лр – личиночная раковина; *н* – нога; *п* – печень; *пг* – педальный ганглий; *ро* – ротовое отверстие;
стц – статоцист; *цч* – церебральный ганглий

Эмбриональное развитие перловиц протекает в жаберных пластинках матери. В результате дробления образуется целобластула. Затем возникает небольшое гастральное впячивание, которое после замыкания бластопора превращается в маленький энтодермальный мешочек. Раковинная железа закладывается обычным образом, но имеет характерную форму. Толстые треугольные створки снабжены многочисленными порами и окрашены в коричневый цвет. По одной стороне треугольника они соединяются друг с другом замком, а на противоположном углу створок имеются крючковидные шипы, покрытые снаружи мелкими зубчиками. Шипы соединены с раковиной подвижно и снабжены мышцами. При замыкании створок раковины шипы образуют мощный прикрепительный аппарат.

Путём впячивания кожных покровов на брюшной стороне зародыша образуется мантийная полость, в глубине которой располагаются небольшой участок эктодермы, зачаток ноги и две боковые ямки. Боковая часть эктодермы (внутренний слой мантийных складок) представляет собой личиночную мантию с четырьмя парами клеткок, несущих пучки чувствительных ресничек. За счёт эктомезодермы в передней части личинки образуется мощный мускул, замыкающий раковину, – личиночный аддуктор.

У переднего края раковины обособляется группа крупных клеток, одна из которых занимает центральное положение, принимает форму спирально изогнутой нити и выделяет длинную «личиночную нить», напоминающую биссусовую. Однако зачаток настоящей биссусовой железы образуется гораздо позднее. Предполагается, что личиночная нить играет роль в прикреплении глохидия к кожным покровам хозяина.

У сформированного глохидия различают личиночные органы (раковину, мантию, чувствительные клетки со щетинками, железу «личиночной нити», личиночный аддуктор) и зачатки дефинитивных органов (оральную пластинку, зачаток ноги, энтодермальный мешочек, боковые ямки, мезодермальные полоски). Никаких следов паруса у глохидия нет.

На определенной стадии развития глохидий выводится из тела матери. Лежащие на дне водоёма глохидии совершают хлопающие движения створками раковины. Они подхватываются токами воды, создаваемыми проплывающей мимо рыбой, и могут втягиваться в жабры при её дыхательных движениях. В случае контакта с кожными покровами хозяина створки раковины захлопываются, и глохидии прочно прикрепляются к хозяину с помощью крючковидных шипов. Личинка вызывает раздражение и разрастание эпидермиса и соединительной ткани, в результате чего она оказывается окружённой тканями хозяина, которые используются как питательный материал. В такой цисте развитие моллюска продолжается несколько недель.

Затем происходит редукция личиночных органов, продукты распада которых необходимы для прогрессивно развивающихся дефинитивных органов. Разрушаются чувствительные клетки мантии и железа «личиночной нити», затем личиночный аддуктор и мантия. От краев мантийной складки нарастает эпителий дефинитивной мантии, который оттесняет личиночную мантию вглубь мантийной полости. Зачаток ноги становится массивным. Энтодермальный мешочек значительно увеличивается в объёме и подразделяется на желудок и кишку. Из двух боковых выпячиваний стенки желудка развивается печень, лопасти которой частично прикрывают желудок. Боковые ямки исчезают, а из их краёв образуются жаберные сосочки. У переднего и заднего краёв раковины появляются дефинитивные аддукторы. От эктодермы обособляются зачатки трёх пар нервных ганглиев и статоцисты. За счёт мезодермы формируются органы перикардиального комплекса. В таком виде молодой моллюск освобождается от цисты, образованной тканями хозяина, и переходит к самостоятельному существованию. За время паразитической жизни размеры глохидия увеличиваются незначительно. Вероятно, хозяин служит для моллюска не столько источником питания, сколько средством расселения. Если личинке не удаётся прикрепиться к хозяину, развитие моллюска приостанавливается. Необходимое условие завершения метаморфоза – инкапсуляция личинки тканями хозяина.

После перехода личинки к свободной жизни начинается более интенсивный рост и образование раковины моллюска. Створки глохидия некоторое время сохраняются в составе окончательной раковины, затем разрушаются и отпадают.

Поскольку в организации глохидия отсутствуют структуры, соответствующие парусу, предполагается, что глохидий – новая личиночная форма, возникшая на основе прямого развития, свойственного многим пресноводным формам.

Прямое развитие встречается у двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae. Развитие зародыша протекает в теле матери. На ранних стадиях дробления яйца попадают в промежутки между жаберными пластинками и вызывают изменения, напоминающие воспалительную реакцию: эпителий соседних жаберных пластинок разрушается и рядом с зародышем скапливаются клетки крови. Затем вокруг зародышей образуется выводковая сумка, наружный слой которой состоит из жаберного эпителия, а внутренний – из клеток крови. Некоторые клетки внутреннего слоя увеличиваются в размере и начинают секретировать питательные вещества в выводковую сумку. Развитие в теле матери завершается образованием маленького, вполне сформированного моллюска.

Класс Cephalopoda – Головоногие моллюски

Cephalopoda представляют собой наиболее высокоразвитую группу моллюсков, отличающуюся особым типом развития. Тело головоногих моллюсков подразделено на голову и туловище (внутренностный мешок). Нога сильно изменена: её передняя часть превращается в венец щупалец (рук), окружающих рот и снабжённых присосками; боковые края задней части заворачиваются, образуя желобок, или срастаются в виде воронки.

Для примитивных форм (подкласс Tetrabranchiata) характерны две пары жабер и соответствующее количество предсердий и почек. У представителей подкласса Dibranchiata (отр. Decapoda, Octopoda) имеется одна пара этих органов. Раковина хорошо развита только у моллюсков подкласса Tetrabranchiata. У Dibranchiata раковина скрыта под кожей, редуцирована или вообще отсутствует.

Головоногие моллюски раздельнополы. В половых путях самцов формируются сложно устроенные сперматофоры, которые моллюск с помощью видоизменённых щупалец (гектокотилей) переносит в мантийную полость самки. Там сперматозоиды выходят из сперматофоров, и происходит оплодотворение.

Яйца головоногих моллюсков крупные, богатые желтком, обычно шаровидной или продолговатой формы. Особенно крупные яйца встречаются у примитивных и донных форм, более мелкие – у специализированных нектонных форм. Длина яйца может достигать 26 мм, а кокона – 45 мм, например у *Nautilus*. Для формирования яиц необходимо большое количество питательных веществ. Питание растущих ооцитов осуществляется с помощью фолликулярного эпителия, функция которого усиливается благодаря образованию глубоких складок, врезающихся в цитоплазму ооцита и в которые заходят кровеносные сосуды. По окончании роста ооцита складки эпителия разглаживаются и выделяется хорион. Отпечатки складок остаются на хорионе и ооците, образуя характерный рисунок. В хорионе на анимальном полюсе яйца остаётся микропилярное отверстие.

Большинство головоногих моллюсков яйцекладущие. Яйца, одетые хорионом и третичной оболочкой, выводятся из тела матери и прикрепляются к подводным предметам поодиночке или группами. Так, у кальмара *Loligo vulgaris* длинные студенистые кладки образуют гроздья, содержащие до 80 яиц. У некоторых Decapoda яйца заключены в студенистые мешки, свободно плавающие в воде.

У некоторых головоногих, например у *Ocythoe*, значительная часть эмбрионального периода протекает в яйцеводах. У *Argonauta* яйца развиваются в раковине, которая имеется только у самок и не гомологична раковинам других моллюсков.

Дробление яиц головоногих моллюсков дискоидального типа, в ходе которого проявляется билатеральная организация яйца. Первые борозды дробления проходят меридионально и захватывают только анимальную часть яйца. При четвёртом делении появляются первые широтные борозды. С этого момента в анимальном колпач-

ке яйца можно различить две группы клеток. Первая группа – это две или четыре клетки (бластомеры) в центре, отграниченные от соседних клеток глубокими бороздами и соприкасающиеся с желтком небольшой поверхностью. Вскоре эти клетки полностью отделяются от желтка. Вторая группа клеток (бластоконов), расположенная по периферии анимального колпачка, сохраняет тесную связь с желтком.

В процессе дробления бластоконы делятся в меридиональном (увеличивается количество бластоконов) и в широтном (образуются новые бластомеры) направлениях. Бластомеры делятся и располагаются билатерально-симметрично. В результате появляется бластодиск, состоящий из обособленных от желтка клеток и окружённый бластоконами. Вскоре между бластодиском и бластоконами возникает резкая граница. Бластоконы, сохраняя связь с желтком, постепенно распространяются по его поверхности, образуя желточный эпителий, основная функция которого – переваривание желтка. Край бластодиска становится многослойным и начинает обрастать желток. Постепенно обрастание становится эктодермальным, а двуслойная зона бластодиска утрачивает первоначальное краевое положение.

У многих головоногих моллюсков эктодерма образует реснички, и зародыш начинает вращаться внутри оболочек. Образование двуслойной зоны бластодиска, или мезэнтодермы, протекает путём деламинации или иммиграции. Энтодерма как обособленный зачаток средней кишки появляется достаточно поздно в форме небольшой эпителиальной пластинки, лежащей над желточным эпителием в брюшной части бластодиска. То есть энтодерма головоногих моллюсков подразделилась на две части – желточную и кишечную. Желточная энтодерма образует стенки желточного мешка и выполняет трофическую функцию. Кишечная энтодерма участвует в построении стенки кишечника и начинает функционировать только в постэмбриональной жизни. Дифференциация желточной и кишечной энтодермы у головоногих зашла так далеко, что они образуются раздельно и в пространстве, и во времени. В связи с этим гаструляция у головоногих рассматривается как трёхфазный процесс: сначала обособляется желточный синцитий, затем бластодиск разделяется на эктодерму и мезэнтодерму, и, наконец, мезэнтодерма дифференцируется на энтодерму и мезодерму. Кроме этого, эпиболическое обрастание желтка бластодиском представляет собой элемент гаструляции, унаследованный от примитивных моллюсков. Однако у головоногих эктодерма, окружающая бластопор, не участвует в построении тела зародыша, а входит в состав провизорного органа – желточного мешка. Таким образом, процесс гаструляции у головоногих характеризуется глубокими эволюционными изменениями, касающимися не только энтодермы, но и мезодермы. В связи с накоплением желтка в яйце утрачен телобластический способ образования мезодермы.

К концу гаструляции двуслойная часть бластодиска представляет собой собственно зародыш, окружённый однослойной краевой зоной, или внезародышевой эктодермой, образующей стенку желточного мешка.

В ходе органогенеза изменяется внешняя форма зародыша. На анимальном полюсе выделяется утолщённая эктодерма, в центре которой образуется небольшое впячивание раковинной железы. Край утолщённой зоны является зачатком мантии (рис. 138).

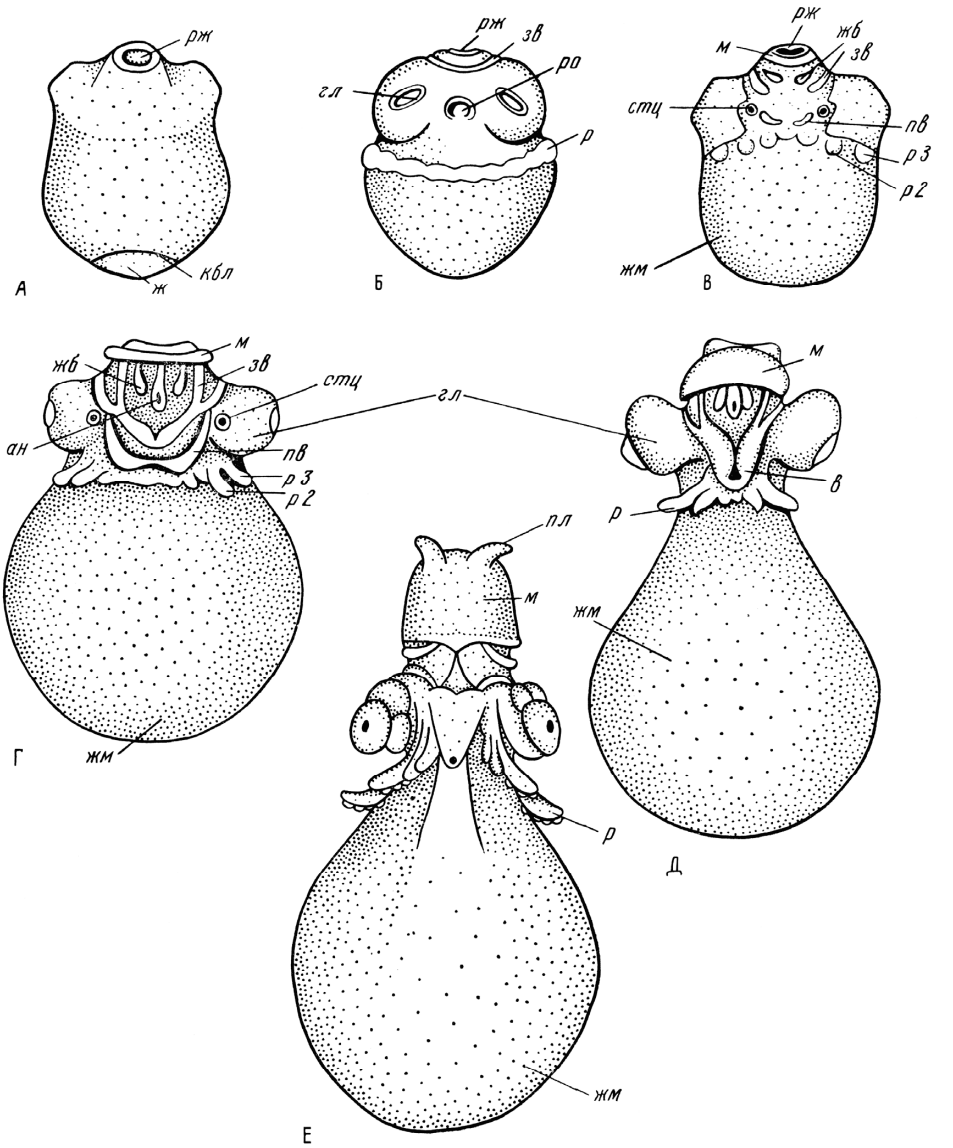


Рис. 138. Развитие *Loligo vulgaris* (по Ивановой-Казас, 1977): *А–Е* – последовательные стадии. *ан* – анус; *в* – воронка; *гл* – зачатки глаз; *ж* – желток; *жб* – зачаток жабры; *жм* – желточный мешок; *зв* – задний зачаток воронки; *кбл* – край бластодиска; *м* – мантия; *пв* – передний зачаток воронки; *пл* – плавниковая складка; *рж* – раковинная железа; *ро* – ротовое отверстие; *р*, *р2*, *р3* – зачатки рук; *стц* – статоцист

По бокам зародыша, ближе к спинной стороне, образуются глазные пузыри в виде двух вздутий с впячиваниями на вершине. Ранняя закладка глаз рассматривается как гетерохрония, возникшая в связи со сложным строением органов зрения у головоногих. Между зачатками глаз образуется эктодермальное впячивание – стомодеум.

Большая часть зачатков закладывается на брюшной стороне бластодиска: зачатки жабер, статоцисты, воронка. На границе двуслойной части диска в форме бугорков закладываются руки. Постепенно разрастается мантийная складка, которая прикрывает зачатки органов мантийного комплекса. Зародыш постепенно приподнимается над желтком. Между зародышем и желточным мешком образуется пережим, хотя значительная часть желтка остается внутри зародыша. У видов с мелкими яйцами желточный мешок имеет небольшие размеры, но у таких видов, как *Loligo*, *Sepia*, желточный мешок значительно превосходит по размеру зародыш. К концу эмбрионального развития желточный мешок сокращается и втягивается внутрь зародыша (см. рис. 65).

У некоторых представителей отряда Octopoda во время эмбрионального развития наблюдается явление бластокинеза – перемещения зародыша по поверхности желтка (рис. 139).

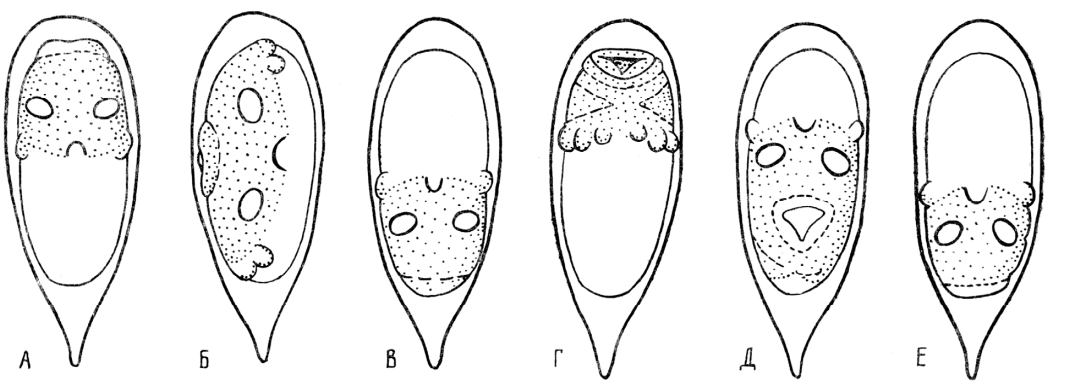


Рис. 139. Бластокинез у *Octopus* (по Ивановой-Казас, 1977): *А–Е* – последовательные стадии

Так, у *Octopus vulgaris* зародышевый диск сначала располагается на дистальном конце яйца под микропиле. В ходе органогенеза, при появлении зачатков раковинной железы, глаз, рта и рук, зародышевый диск перемещается на боковую поверхность, а затем на базальный полюс яйца (см. рис. 139). В большинстве случаев перемещение зародышевого диска сопровождается его поворотом вокруг своей оси. Перед вылуплением зародыш снова поворачивается в яйцевых оболочках и возвращается в исходное положение. Из яйца выходит маленький

моллюск, мало отличающийся от взрослого. Постэмбриональное развитие протекает без метаморфоза.

Таким образом, развитие Cephalopoda резко отличается от развития других моллюсков. К отличительным особенностям развития относятся: большое содержание желтка в яйце; дискоидальное дробление с билатеральным расположением борозд и бластомеров; зародыш представляет собой диск, лежащий на массе желтка; сложная многофазная гаструляция; образование желточного мешка – особого провизорного органа с трофической функцией; прямое развитие.

Особенности развития Mollusca

У большинства моллюсков дробление спиральное, которое выражено полно и совершенно. Дробление характеризуется многоклеточностью и большой равномерностью, гомоквадрантностью, благодаря которой все клетки дробящегося яйца участвуют в формировании зародыша. Значительное сходство процессов дробления, а также гаструляции и личиночного органогенеза, проявляющееся даже в совпадении проспективного значения отдельных бластомеров, у моллюсков с полным дроблением и полихет указывает на близкое родство этих групп и возможное их происхождение от общего предка.

Связь между увеличением количества желтка и переходом от полного дробления к дискоидальному очевидна. Спиральное дробление связано с установкой раннего развития на трохофору, в организации которой проявляются значительные признаки радиальной симметрии. Билатеральное дробление выражает установку на взрослое билатерально-симметричное животное. Однако билатеральная симметрия достаточно хорошо выражена и у трохофоры, и тем более у велигера. Поэтому переход от спирального или радиального дробления к билатеральному у специализированных животных, таких как круглые черви, асцидии и головоногие моллюски, следует рассматривать как общую закономерность эволюции.

Одной из важнейших функций личиночной стадии является расселение. Головоногие моллюски во взрослом состоянии обладают значительной подвижностью, стадия планктонной личинки утратила своё значение, и развитие стало прямым. Это обусловило накопление желтка в яйце, поскольку для формирования сложно устроенного моллюска требуется больше питательных веществ, чем для развития трохофоры или велигера.

Увеличение запасов желтка в яйце и эмбрионизация развития – это основные тенденции эволюции онтогенеза, которые реализуются у большинства высокоорганизованных животных.

В организации примитивных моллюсков имеются признаки метамерии, следовательно, можно предположить, что они произошли от каких-то червей,

обладавших зачаточной метамерией ларвального типа. Однако не исключено, что дивергенция этих групп произошла ещё раньше – до возникновения метамерии.

Постэмбриональное развитие моллюсков сходно с таковым полихет и характеризуется большим разнообразием. Примитивным типом развития моллюсков следует считать развитие с трохофорой (*Chiton, Patella, Acmaea, Dentalium*). У большинства моллюсков трохофора превращается в более сложную личинку – велигер или из яйца выходит уже сформированный велигер. Из этого свободного личиночного развития произошли другие формы. Так, в случае задержки яиц в жаберной полости моллюска (Unionidae) вышедшая личинка (глохидий) падает на дно и ведёт паразитический образ жизни. Утрата свободной личинки (головоногие моллюски) и переход к прямому развитию, безусловно, имеют вторичный характер.

Разнообразие типов развития в постэмбриональный период позволяет проследить возможное направление их эволюции. Свободное личиночное развитие у моллюсков является исходным. Но у брюхоногих и пластинчатожаберных одной личиночной формы оказывается недостаточно – кроме трохофоры возникает вторая личиночная форма со своеобразными приспособлениями. Вероятно, при очень сложной организации моллюсков требуется дополнительное питание и постепенная подготовка закладок взрослой формы, что и обусловило появление велигера – изменённой формы трохофоры.

У боконервных и лопатоногих моллюсков вторая личиночная форма выражена неотчётливо. У некоторых брюхоногих велигер не свободен, а заключён в яйцевую капсулу (кладку), где он получает дополнительное питание в виде белковой жидкости или желтка неразвивающихся яиц, т.е. происходит инкапсулированное развитие – один из признаков неличиночного развития, происходящего в крупных, богатых желтком яйцах.

Таким образом, у низших представителей из яйца появляется трохофорная личинка, тогда как у большинства развитие в определённой мере эмбрионизовано: стадия трохофорной личинки проходит в яйце, из которого выходит типичная для моллюсков личинка – велигер, или парусник. Велигер проделывает сложный метаморфоз, во время которого формируется характерная для брюхоногих моллюсков асимметрия строения. У лёгочных брюхоногих моллюсков, также как у головоногих, развитие прямое и до конца протекает в яйце, т.е. развитие глубоко эмбрионизовано.

6.1.11. Тип Членистоногие – Arthropoda

В типе Членистоногих отчётливо выделяются три филогенетические ветви: 1) ракообразные; 2) трилобиты, мечехвосты, паукообразные; 3) первичнотрахейные, многоножки, насекомые.

Эти ветви по многим признакам значительно отличаются друг от друга, но в то же время имеют некоторые общие черты организации, позволяющие объединять их в один тип. Это же относится и к ряду эмбриологических признаков и особенностей развития.

В типичном случае яйца членистоногих центролецитального типа с концентрическим распределением различных компонентов. В центре яйца располагается ядро, окружённое участком цитоплазмы. Далее лежит более или менее плотная масса желтка. На поверхности яйца находится слой чистой цитоплазмы. Центральная и поверхностная части цитоплазмы связаны между собой сетью цитоплазматических тяжей.

Дробление яиц членистоногих относится к поверхностному типу (см. рис. 42). В результате дробления образуется перибластула, в центральной части которой располагается желток, а на поверхности – слой клеток бластодермы. Затем бластодерма образует местное утолщение, называемое **зародышевым диском**, в области которого происходят основные формообразовательные процессы. В области зародышевого диска начинается процесс гаструляции, который протекает путём иммиграции или деламинации из-за большого количества желтка в яйце, формируется зародышевая полоска. В результате образуется двуслойный зародыш, наружный слой которого представляет собой эктодерму, а внутренний – мезэнтодерму, позже разделяющуюся на энтодерму и мезодерму.

В зародышевой полоске рано намечается деление на расширенную переднюю часть, или головную лопасть, и более узкую заднюю часть. Из головной лопасти развиваются передняя часть головы, мозг и глаза. Задняя часть зародышевой полоски сегментируется, и на каждом сегменте закладывается одна пара конечностей. В мезодерме сегмента образуется пара целомических полостей, стенки которых позднее распадаются, и формируется гемоцель, где циркулирует гемолимфа. Метамерия проявляется также в посегментной закладке нервных ганглиев.

Зародышевая полоска располагается на брюшной стороне зародыша и постепенно разрастается в длину и ширину. К концу эмбриогенеза боковые края зародышевой полоски смыкаются на спинной стороне. Остальная так называемая внезародышевая бластодерма, входит в состав дефинитивных кожных покровов или дегенерирует.

У членистоногих, основное направление эволюционного развития которых – выход из воды на сушу, прослеживаются изменения в морфологии и, в целом, в онтогенезе. В связи со значительным количеством желтка в яйце широко распро-

странено явление эмбрионизации. Из яйцевых оболочек выходит сегментированное животное, напоминающее метатрохофору или ещё более поздние стадии развития кольчатых червей.

Постэмбриональное развитие членистоногих исключительно разнообразно и включает многочисленные формы: с метаморфозом, без метаморфоза, прямое развитие, причём возможны значительные структурные изменения в организации животных. Постэмбриогенез сопровождается периодическими линьками и может протекать по типу анаморфоза или эпиморфоза. При анаморфном развитии у членистоногих некоторое время ещё продолжается формирование новых сегментов из зоны роста. Анаморфоз унаследован членистоногими от их аннелидных предков и считается более примитивным развитием. При эпиморфном развитии организм имеет полное количество сегментов от рождения.

Таким образом, в онтогенезе членистоногих просматриваются общие особенности, которые вырабатывались в процессе эволюции постепенно и нередко являются примитивными. Вместе с тем в развитии отдельных групп наблюдаются специфические черты, которые связаны с дополнительной специализацией в связи с особыми условиями существования.

П/тип Branchiata (=Crustaceomorpha) – Жаброды́шащие

Класс Crustacea – Ракообразные

Ракообразные – водные животные, хотя некоторые из них приспособились к жизни на суше. Большинство из них раздельнополые, хотя среди сидячих и паразитических форм известны гермафродиты.

Характерная особенность биологии размножения ракообразных – это вынашивание яиц на своём теле. При этом формы кладок яиц и места их положения различаются. Встречаются кладки, склеенные выделениями яйцеводов и прикреплённые на теле самки, в которых зародыш развивается до стадии науплиуса (веслоногие раки). Яйца могут лежать в особых яйценосных уздечках (стебельчатые усоногие) или на дне полости раковины в виде пластинок или комков (сидячие усоногие), или между створками раковины (ракушковые рачки). У многих ракообразных яйца приклеиваются к ножкам, имеющим специальные отростки (жаброногие, десятиногие). У некоторых имеются выводковые камеры на спинной поверхности тела под раковиной (ветвистоусые) или подобные им образования на брюшной стороне самки, которые охватываются со всех сторон пластинчатыми придатками грудных ножек (равноногие, бокоплавы и др.). Крайне редко ракообразные откладывают яйца просто в воду, приклеивают к подводным предметам (*Cypris*) или помещают в свои норы (Stomatopoda).

Оплодотворение внутреннее и часто осуществляется с помощью сперматофоров. У низших раков распространён партеногенез и наблюдается гетерогония – чередование половых и партеногенетических поколений. У некоторых не обнаружены самцы (ракушковые рачки).

У ракообразных встречаются яйца изо-, тело- и центролецитального типов. Причём можно проследить все переходные состояния между изолецитальными и центролецитальными яйцами. Это позволяет предполагать, как эволюционировала структура яйца ракообразных. Считается, что более примитивными являются изолецитальные яйца (они характерны для примитивных кольчатых червей, гастротрихов, немертин), от которых произошёл переход к телолецитальным и далее – центролецитальным яйцам. Вероятно, этот переход происходил в процессе эволюции независимо несколько раз.

Форма яиц обычно шарообразная или слегка вытянутая. Различия в яйцах определяются особенностями оогенеза. Оогенез проходит в яичниках, в которых отчётливо различаются гермарий – область, занятая оогониями и самыми молодыми ооцитами, и вителлярий – область, в которой находятся растущие ооциты. У многих низших раков (Cladocera) ооциты располагаются группами по 4 клетки (каждая тетрада образуется в результате деления одного оогония).

Некоторые ракообразные откладывают два вида яиц – летние и зимние, резко отличающиеся друг от друга. Летние яйца, или субитанные (амиктические), – мелкие, бедны желтком, покрыты тонкой оболочкой, развиваются партеногенетически. Летние яйца диплоидны, так как в них происходит только одно деление созревания. Зимние яйца, или латентные (миктические), – крупные, богатые желтком, покрыты толстой оболочкой, развиваются значительно медленнее по сравнению с летними яйцами и нуждаются в оплодотворении.

Формирование зимних яиц заключается в том, что растущий ооцит поглощает не только три питающие клетки своей тетрады, но ещё одну тетраду целиком. Соответственно зимние яйца достигают крупных размеров, но по количеству их мало, обычно 1–2 яйца. При формировании летних яиц три клетки тетрады становятся питающими элементами, а четвертая – ооцитом и к концу роста поглощает их полностью. Летние яйца дафний формируются партиями по 10–15 штук. Как только из выводковой сумки выходят молодые рачки, материнская дафния линяет. В выводковую сумку поступает новая порция зрелых яиц, и в яичнике начинается интенсивный рост следующей группы ооцитов.

У ракообразных встречается полное, неполное (чаще поверхностное) дробление яиц и дробление переходного типа (рис. 140, 141). Все варианты дробления яиц ракообразных значительно отличаются от исходного дробления кольчатых червей, хотя и сохраняются некоторые примитивные черты спирального дробления.

Полное дробление более характерно для низших ракообразных, хотя у высших раков также встречается. Так, полное дробление описано у десятиногого рака *Virbius*, у Euphausiacea, *Anaspides* и др.

Полное дробление представлено несколькими вариантами, которые отличаются размерами бластомеров и другими существенными признаками: равномерное (эквальное), почти равномерное (адэквальное) и неравномерное (инэквальное) дробления. Инэквальное дробление характерно для телолецитальных яиц, тогда как эквальное и адэквальное – для изолецитальных и центролецитальных яиц. При эквальном дроблении все бластомеры однородны и, вероятно, недетерминированы. При адэквальном дроблении обнаруживаются некоторые различия в размерах бластомеров, в темпе их деления, в появлении специальных цитоплазматических включений, что, вероятно, связано с детерминированным характером дробления.

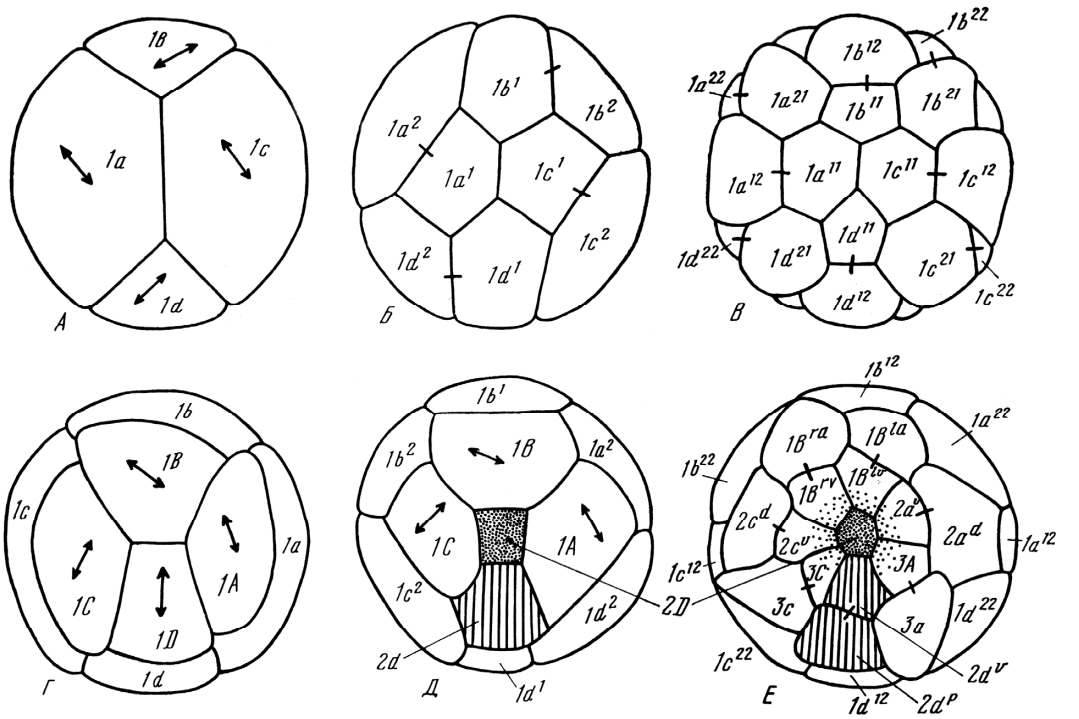


Рис. 140. Развитие *Holopedium gibberum* (по Ивановой-Казас, 1979):
А, *Б*, *В* – стадии 8, 16 и 32 бластомеров соответственно, вид с анимального полюса;
Г–Е – аналогичные стадии, вид с вегетативного полюса.
Стрелками указано направление веретена деления. Цифрами и буквами обозначены номера бластомеров по системе, принятой для обозначения спирального типа дробления

Иногда при полном дроблении проявляется тенденция к слиянию клеток на более поздних стадиях, например у *Branchipus*, *Cypris*, *Cyprideis*. Считается, что в связи с уменьшением размеров клеток до определённых пределов в результате их деления желточные включения начинают препятствовать сохранению клеточных границ.

Дробление переходного типа начинается как полное, но затем становится частичным (процесс напоминает клеточную деламинацию). Поверхностные клетки образуют бластодерму, а центральная часть яйца занята безъядерной желточной массой. Так, у *Gammarus, Marinogammarus, Caridina* происходит переход к неполному дроблению на стадии 16 бластомеров, у *Caprella* – на стадии 8 бластомеров. У ветвистоусых раков *Holopedium* и *Daphnia* встречается другой вариант переходного типа, когда дробление начинается как поверхностное, затем происходит полное разделение бластомеров на короткое время, после чего клеточные границы снова исчезают и формируется бластодерма (см. рис. 140).

Поверхностное дробление встречается преимущественно у высших раков и гораздо реже у низших, например у некоторых Cladocera (*Leptodora hyalina,* водной блохи *Simocephalus vetulus*). Типичное поверхностное дробление обычно рассматривается как недетерминированное. Однако описаны организмы (например, *Jaera marina*), у которых клетки уже на стадии дробления различаются по своим потенциям (см. рис. 141).

При полном и переходном типах дробления у ракообразных часто обнаруживаются в более или менее яркой форме следы спирального, нередко радиального или билатерального типов дробления. Изменение геометрических форм дробления (изменение взаимного расположения бластомеров, направления делений и др.) и переход от полного дробления к неполному – эволюционные процессы, протекающие независимо и непосредственно не связанные. Вероятно, переход от полного дробления к поверхностному – эволюционная тенденция, характерная для всех членистоногих, происходил в разных отрядах ракообразных независимо, о чём свидетельствует также многообразие промежуточных форм дробления. Этот переход связан у ракообразных (и других членистоногих) с накоплением желтка и увеличением размеров яиц, при этом тип дробления определяется не столько абсолютным количеством желтка и размерами яиц, сколько количественным соотношением между цитоплазмой и желтком. Возможно, у некоторых раков уже после выработки поверхностного дробления в процессе эволюции произошло вторичное обеднение яиц желтком и возврат к полному дроблению. Например, у *Hemioniscus balani* (Isopoda) в связи с паразитическим образом жизни яйца стали очень мелкими. В других случаях поверхностное дробление сохранилось, несмотря на вторичное обеднение яиц желтком.

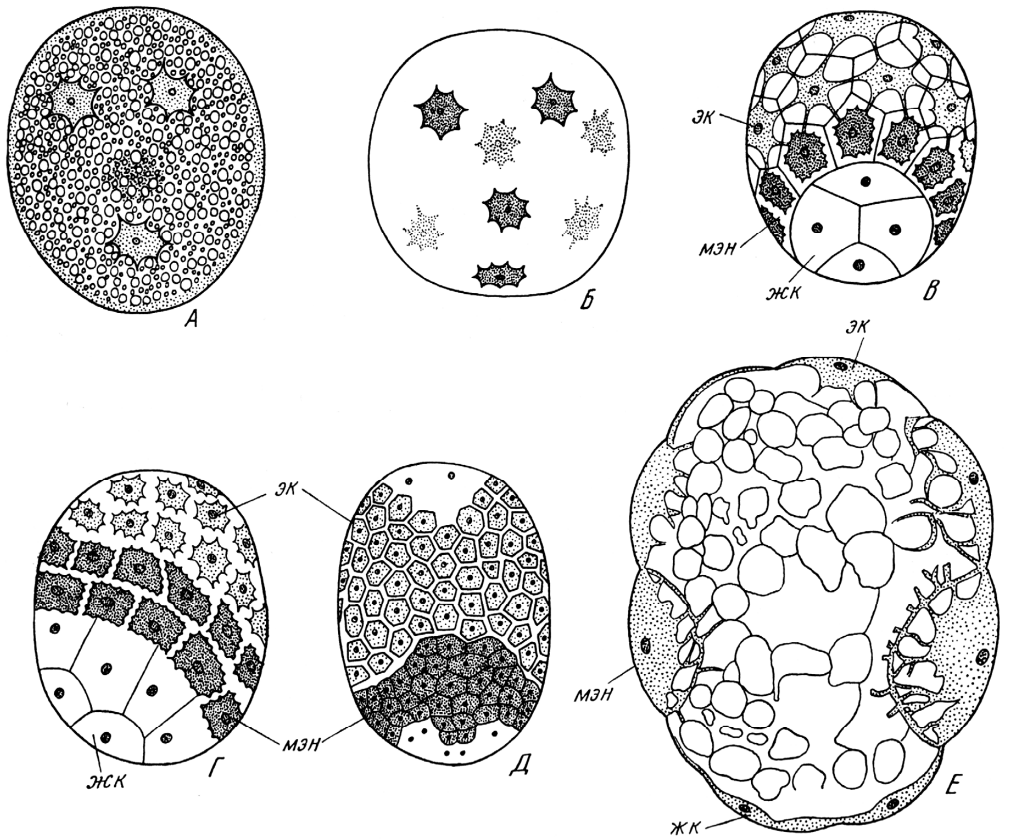


Рис. 141. Дробление и формирование бластодермы у *Jaera marina* (по Ивановой-Казас, 1979):
А, Б – стадии 4 и 8 ядер дробления; *В, Г* – ранняя бластодерма (32 и 64 клеток соответственно);
Д – концентрация клеток бластодермы на брюшной стороне; *Е* – разрез через 32-клеточную стадию.
жк – желточные клетки; *мэн* – мезэнтодерма; *эк* – эктодерма

Процесс гаструляции у ракообразных сильно варьирует и начинается обычно после 9–10-го деления дробления, когда бластула состоит из 500–1 000 клеток. У многих ракообразных (например, у *Branchipus, Cypris, Polyphemus, Cyclops, Hemioniscus*) в результате полного дробления яйца образуется целобластула или стерробластула. Гаструляция у таких ракообразных протекает путём иммиграции или полярного врастания (рис. 142). Если в результате полного дробления яйца формируется неравномерная стерробластула, то гаструляция протекает по типу эпиболии (например, у Ascothoracida, Cirripedia, некоторых Copepoda).

У некоторых ракообразных гаструляция протекает как двухфазный процесс. Так, у *Artemia salina* сначала происходит иммиграция мезодермы на будущем заднем конце зародыша, а затем инвагинация энтодермы на брюшной стороне ближе к переднему концу зародыша (рис. 143).

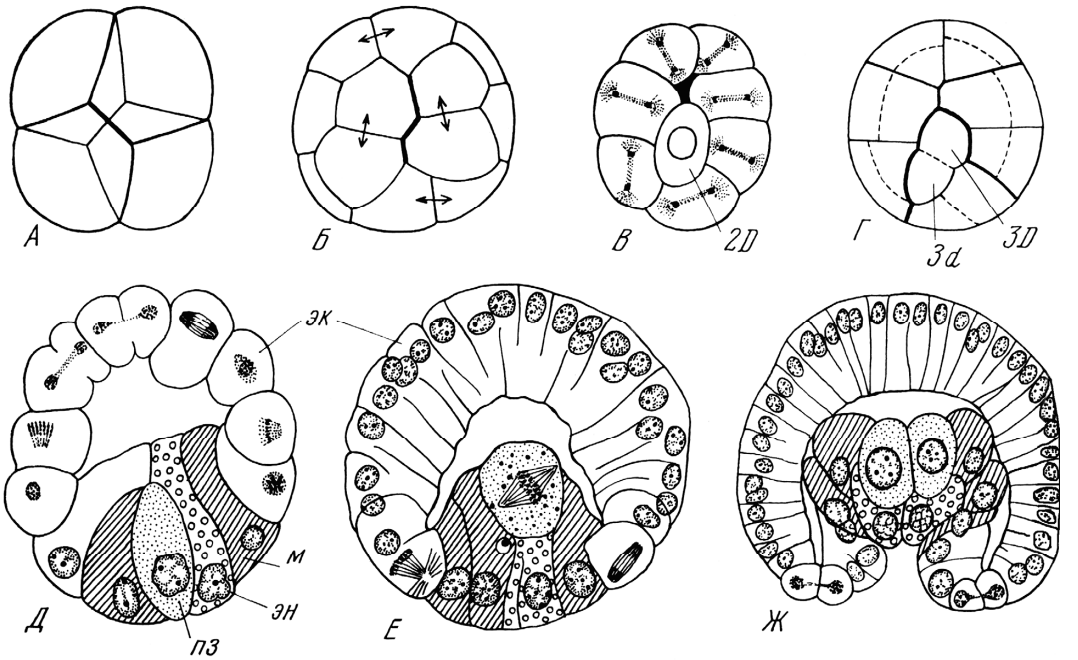


Рис. 142. Ранние стадии развития *Cyclops viridis* (по Ивановой-Казас, 1979): *А, Б* – стадии 4 и 16 бластомеров; *В* – переход к стадии 32 бластомеров; *Г* – стадия 32 бластомеров; *Д* – сагиттальный разрез через зародыш во время 7-го деления; *Е* – то же во время 8-го деления; *Ж* – гаструляция. *2D, 3d, 3D* – бластомеры; *м* – мезодерма; *пз* – половой зачаток; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

У *Simocephalus, Holopedium, Daphnia, Cyprideis, Anaspides* мезодермальный зачаток (возможно, и половой зачаток) также уходит внутрь зародыша раньше энтодермы. У одних ракообразных (*Anaspides*) энтодерма образуется путём впячивания, а мезодерма – путём иммиграции, а у других ракообразных (*Cyprideis*), наоборот, мезодерма инвагинирует, а энтодерма образуется путём иммиграции.

У высших ракообразных с поверхностным дроблением началу гаструляции предшествует местное утолщение бластодермы – образование зародышевого пятна. Преобладающей формой гаструляции становится иммиграция, причём мигрирующие клетки прямо на ходу дифференцируются в различные зачатки.

В связи с большим количеством желтка в процессе эволюции возникли различные приспособления для его переработки. В простом случае все энтодермальные клетки сначала играют роль вителлофагов и образуют так называемый «внутризародышевый желточный мешок», который позже преобразуется в дефинитивный кишечник. Чаще наблюдается разделение энтодермы на желточную и кишечную, причём желточная энтодерма проявляет тенденцию к независимому и более раннему обособлению, что и приводит к двухфазной гаструляции.

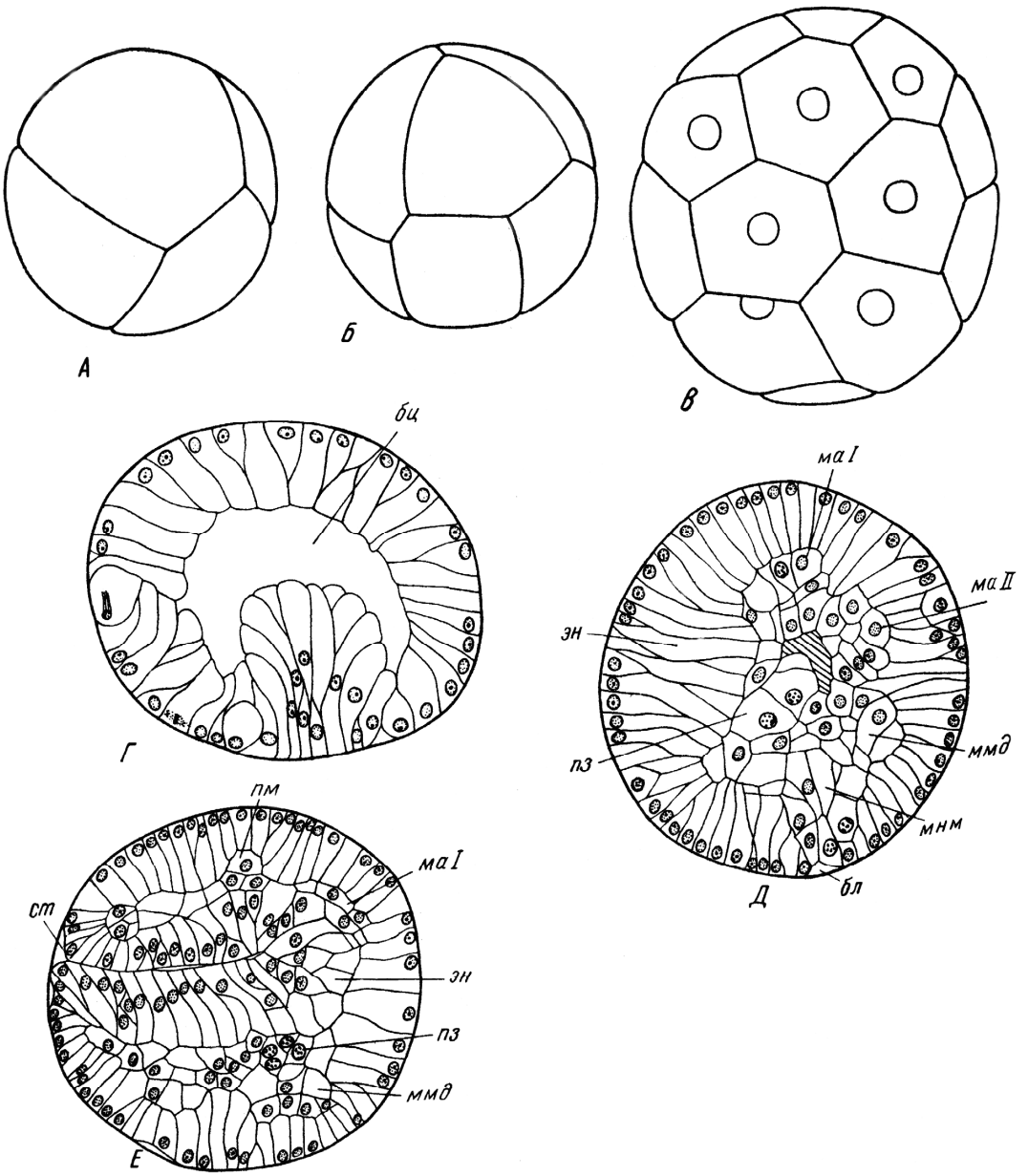


Рис. 143. Развитие *Artemia salina* (по Ивановой-Казас, 1979):
А, Б, В – стадии 2, 4 и 16 бластомеров соответственно; *Г–Е* – гаструляция.
бл – бластопоральная ямка; *бц* – бластоцель; *маI* – мезодерма 1-го антеннального сегмента; *маII* – мезодерма 2-го антеннального сегмента; *ммд* – мезодерма мандибулярного сегмента; *мнм* – метанауплиальная мезодерма; *пз* – половой зачаток; *пм* – преантеннальная мезодерма; *ст* – стомодеум; *эн* – энтодерма

Переходное или поверхностное дробление высших раков обычно заканчивается образованием однородной бластодермы. Но у некоторых ракообразных (*Jaera marina*) бластодерма неоднородна и представлена тремя типами клеток: эктодермой, мезэнтодермой и вителлофагами. Сначала эти зачатки располагаются кольцевыми рядами вокруг главной оси яйца, а затем перемещаются на брюшную сторону, образуя зародышевое пятно.

Таким образом, формирование зародышевого пятна, или зародышевого диска, начинается у ракообразных до начала гаструляции, как бы подготавливает её. Зародышевый диск сначала представляет собой однослойное сгущение клеток бластодермы, может занимать достаточно большую поверхность и иметь расплывчатые очертания, как, например, у *Gammarus pulex*.

В середине или у заднего края зародышевого диска формируется область бластопора, где начинается процесс иммиграции клеток внутрь зародыша. Степень дифференциации клеток к началу гаструляции у разных видов ракообразных сильно варьирует: от однородного состояния до наличия областей с определёнными зачатками. Например, у *Irona,* впереди от бластопора различается группа крупных клеток – эктодермальных телобластов, а в передней части зародышевого диска – два центра клеточной пролиферации, соответствующих головным лопастям. У *Hemimysis lamornae* «дифференцированное зародышевое пятно» в средней части имеет 12-клеточный половой зачаток, позади которого располагаются клетки энтодермы с гранулами желтка, а по бокам – две группы клеток, богатые цитоплазмой. Передние клетки остаются на поверхности и становятся эктодермальными телобластами, а задние клетки погружаются внутрь и образуют мезодерму. Впереди от эктодермальных телобластов располагаются ещё два сгущения клеток – эктодерма головных лопастей (рис. 144).

У речного рака *Astacus*, имеющего крупные яйца и дробление поверхностного типа, гаструляция происходит путём инвагинации (рис. 145).

На зародышевом диске сначала образуется пять скоплений клеток путём их усиленной пролиферации. На заднем конце диска – бластопоральная область, перед которой располагается парный торакоабдоминальный зачаток и далее кпереди – пара головных лопастей. В области бластопора образуется впячивание, стенки которого представляют собой энтодерму. Одновременно из области передней губы бластопора внутрь зародыша мигрируют клетки мезодермального зачатка (см. рис. 145). У большинства высших раков на месте бластопора образуется анальное отверстие – своеобразная особенность развития, являющаяся следствием телобластического роста зародышевой полоски.

После гаструляции у зародыша начинается процесс органогенеза, который завершается уже после вылупления его из яйца. У большинства низших раков и у некоторых высших, яйца которых содержат небольшое количество желтка, под яйцевыми оболочками формируется личинка – **н а у п л и у с** (рис. 146, 147).

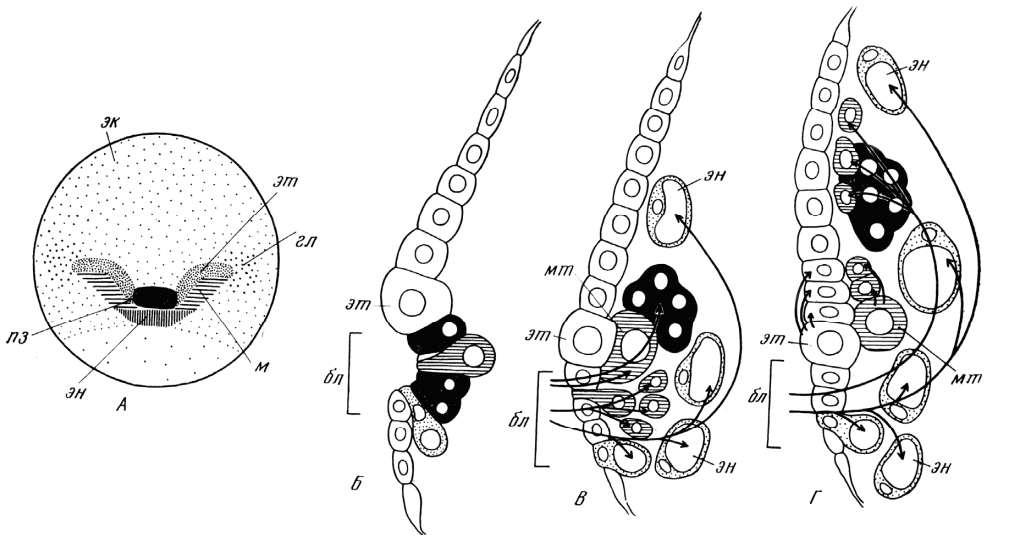


Рис. 144. Гаструляция у *Hemimysis lamornae* (по Ивановой-Казас, 1979):
А – карта расположения зачатков в области зародышевого пятна; *Б–Г* – последовательные стадии гаструляции на схематическом продольном срезе. *бл* – область бластопора; *гл* – головные лопасти; *м* – мезодерма; *мт* – мезотелобласты; *пз* – половой зачаток; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма; *эт* – эктотелобласты. Стрелками указано направление движения клеток

У большинства высших раков в связи с большим количеством желтка стадия науплиуса эмбрионизована, и из яйца выходит личинка или молодое животное, состоящее из большого или часто окончательного количества сегментов. Если из яйца выходит науплиус, многие системы органов (нервно-мышечный аппарат, кишечник) начинают функционировать задолго до завершения своего развития. При глубокой эмбрионизации, характерной для высших раков, формирование многих органов в общих чертах завершается ещё в период эмбриогенеза.

Формирование науплиуса начинается с появления на брюшной стороне зародыша двухлопастных складок – зачатков двуветвистых конечностей: антенн и мандибул (см. рис. 147). Значительно разрастаясь в длину, они заполняются мезодермальными клетками, выселяющимися из мезодермальных полосок. На переднем конце зародыша образуется впячивание – стомодеум, на заднем – проктодеум. У некоторых ракообразных (*Cyprideis,* Cirripedia) в эмбриональный период из эктодермы развивается карапакс: сначала образуются две продольные боковые складки, которые растут в вентральном направлении и к концу эмбриогенеза прикрывают зачатки конечностей. Но у большинства низших раков карапакс появляется только в личиночный период развития. Из эктодермы также развиваются самый передний отдел нервной системы и непарный медиальный глазок, а из мезодермы – мышцы личиночных конечностей. На этом эмбриональное развитие завершается, личинка выходит из яйцевых оболочек и начинает самостоятельную жизнь.

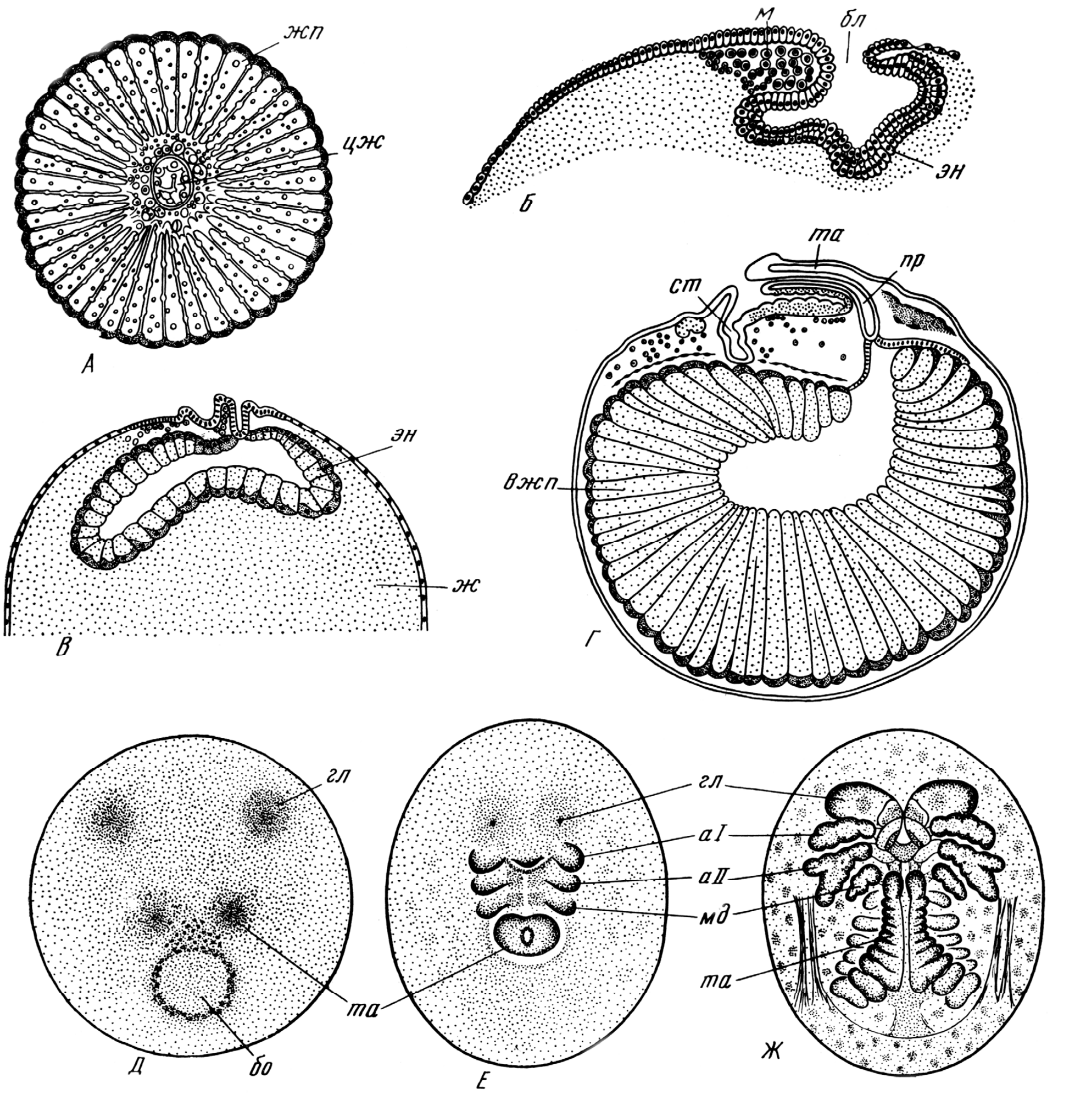


Рис. 145. Развитие *Astacus fluviatilis* на разрезах (*А–Г*) и по тотальным препаратам (*Д–Ж*) (по Ивановой-Казас, 1979): *А* – конец дробления; *Б* – гаструляция; *В, Г* – более поздние стадии развития; *Д* – зародышевое пятно; *Е* – эмбрионизированный науплиус; *Ж* – поздняя зародышевая полоска. *аI, аII* – зачаток антенн I и II; *бл* – бластопор; *бо* – бластопоральная область; *вжп* – вторичные желточные пирамиды; *гл* – головные лопасти; *ж* – желток; *жп* – первичные желточные пирамиды; *м* – мезодерма; *мд* – зачаток мандибулы; *пр* – проктодеум; *ст* – стомодеум; *та* – торакоабдоминальный зачаток; *цж* – центральная масса желтка; *эн* – энтодерма

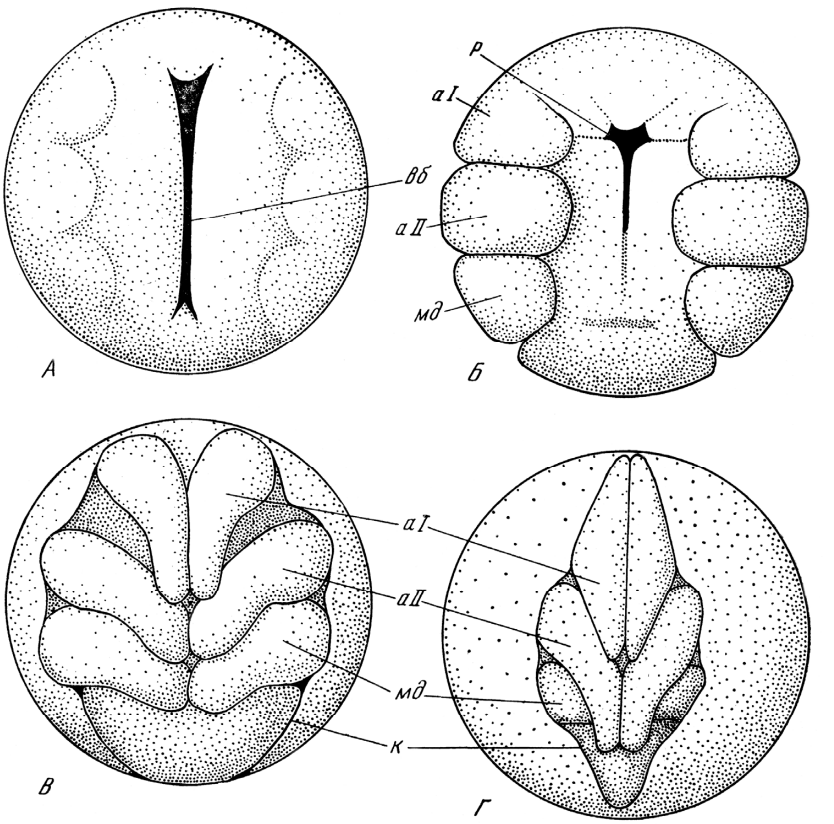


Рис. 146. Формирование науплиуса в яйце *Cyprideis* (по Ивановой-Казас, 1979):
А–Г – последовательные стадии развития. *aI, aII* – зачатки антенн I и II;
вб – вентральная бороздка; *к* – край карапакса; *мд* – зачатки мандибул; *р* – ротовое отверстие

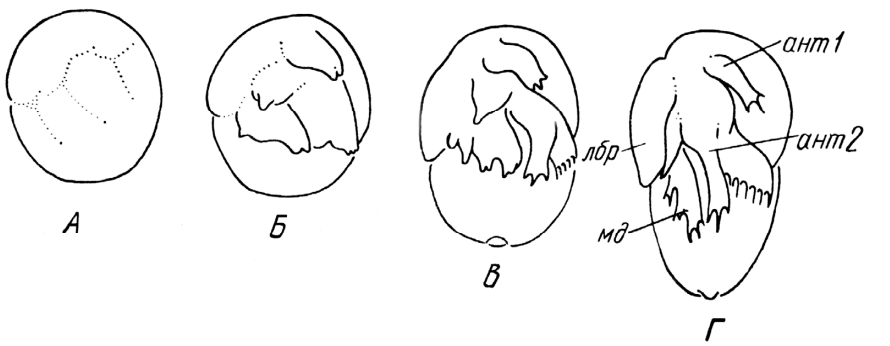


Рис. 147. Формирование науплиуса *Artemia* (по Захваткину, 1975): *А, Б* – ортонауплиус 1 и 2;
В, Г – метанауплиус 1 и 2. *ант 1* и *ант 2* – антенна 1 и антенна 2; *лбр* – лабрум; *мд* – мандибула

Все недостающие сегменты тела (постларвальные) образуются позднее ларвальных из расположенной на заднем конце тела зоны роста. На построение трёх ларвальных сегментов идёт большая часть эктодермы зародышевого диска и мезодермы, образовавшейся во время гаструляции. Остальные сегменты (кроме преантеннального) формируются за счёт эктодермальных и мезодермальных телобластов. Телобластический способ формирования постларвальных сегментов – характерная особенность высших раков, например, описанная у Leptostraca, Tanaidacea, Stomatopoda, Mysidacea, Cumacea, Amphipoda, Isopoda, Decapoda и др. (рис. 148). У низших раков телобласты отсутствуют.

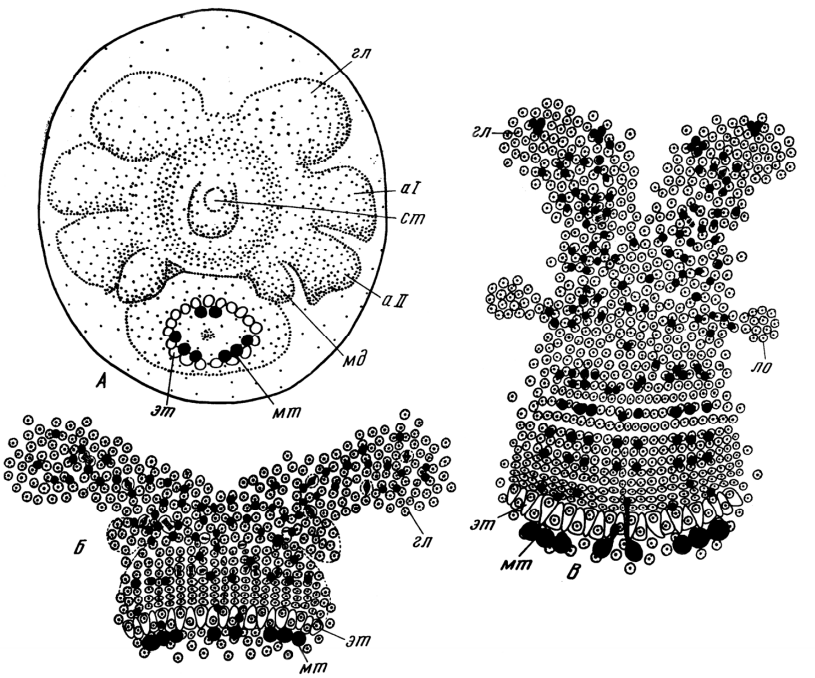


Рис. 148. Телобласты в развитии высших раков (по Ивановой-Казас, 1979):
А – зародышевая полоска *Heptacarpus rectirostris*; *Б, В* – ранняя и средняя зародышевые полоски *Asellus aquaticus*. *aI, aII* – зачатки антенн I и II; *гл* – головные лопасти; *ло* – латеральные органы; *мд* – зачатки мандибул; *мт* – мезотелобласты; *ст* – стомодеум; *эт* – эктотелобласты

Количество эктотелобластов достаточно большое, но различается у разных видов. Так, у *Hemimysis* – 15 эктотелобластов, у *Irona, Heptacarpus* – 19, у *Asellus* – 21–25. Количество же мезодермальных телобластов более постоянно и у всех Malacostraca составляет 8. Мезодермальные телобласты делятся синхронно и отделяют каждый раз поперечный ряд из восьми мезодермальных клеток. Как показано у *Jaera* и *Asellus*, клетки каждого мезодермального ряда, размножаясь, образуют всю мезодерму одного постларвального сегмента. Эктотелобласты делятся

вдвое чаще, поэтому эктодерма каждого постларвального сегмента образуется за счёт двух рядов эктодермальных клеток.

В результате деятельности телобластов зародышевый диск вытягивается и принимает форму зародышевой полоски, в задней части которой различаются правильные продольные и поперечные ряды клеток (см. рис. 148, *В*). Одновременно зародышевая полоска растёт в ширину и постепенно обрастает желток с боков, пока её края не сомкнутся на спинной стороне.

Считается, что телобласты представляют собой приспособление, обеспечивающее быстрый рост зародыша, которое выработалось в процессе эволюции у ракообразных независимо от такового кольчатых червей.

Таким образом, у всех ракообразных имеются чёткие различия в способе формирования ларвальных (науплиальных) и постларвальных (метанауплиальных) сегментов независимо от наличия в развитии свободного науплиуса или эмбрионизованной стадии науплиуса. Причём для ракообразных характерно наличие трёх ларвальных сегментов.

Постэмбриональное развитие ракообразных (крабов и раков, бокоплавов и мокриц, ракушковых и дафний, веслоногих, усоногих и корнеголовых и т.д.), включающих многочисленные и различные формы, исключительно разнообразно и сильно варьирует. Это затрудняет типизацию, обобщение форм их развития.

Виды с мелкими и маложелтковыми яйцами переходят к самостоятельной жизни на стадии науплиуса – личинки, обладающей минимальным количеством сегментов. В процессе дальнейшего развития количество сегментов постепенно увеличивается до окончательного, т.е. происходит типичный анаморфоз. Но в отличие от кольчатых червей выделение каждого нового сегмента у членистоногих сопровождается линькой. Так, у циклопа преобразование науплиуса во взрослую половозрелую особь происходит за счёт деятельности зоны нарастания, расположенной впереди хвостовой лопасти, и сопровождается 12 линьками (рис. 149). В результате постэмбриональный период включает 12 возрастов: первые шесть – науплиальные (ортонауплиусы и метанауплиусы), остальные – копеподиты.

Личинка первого возраста (ортонауплиус I) не имеет оформленных сегментов (см. рис. 149, *А*). Переход в следующий возраст не сопровождается существенными преобразованиями (см. рис. 149, *Б*). На стадии метанауплиуса I образуется два новых постларвальных сегмента – максилла 1 и максилла 2 (см. рис. 149, *В*). У метанауплиуса II образуется ещё один постларвальный сегмент – максиллипед (см. рис. 149, *Г*). В результате тело состоит из трёх ларвальных и трёх постларвальных сегментов. На следующих двух науплиальных стадиях добавляется ещё по одному сегменту (см. рис. 149, *Д*). При переходе в седьмой возраст (копеподит I) сразу выделяется два сегмента, и общее количество постларвальных сегментов равняется семи: удлиняется тело личинки и появляется хвостовая вилка (см. рис. 149, *Е*).

Последующие стадии копеподитов характеризуются увеличением числа сегментов тела, члеников антенн и антеннул. После двенадцатой линьки копеподит 6 достигает половой зрелости (см. рис. 149, *Ж*).

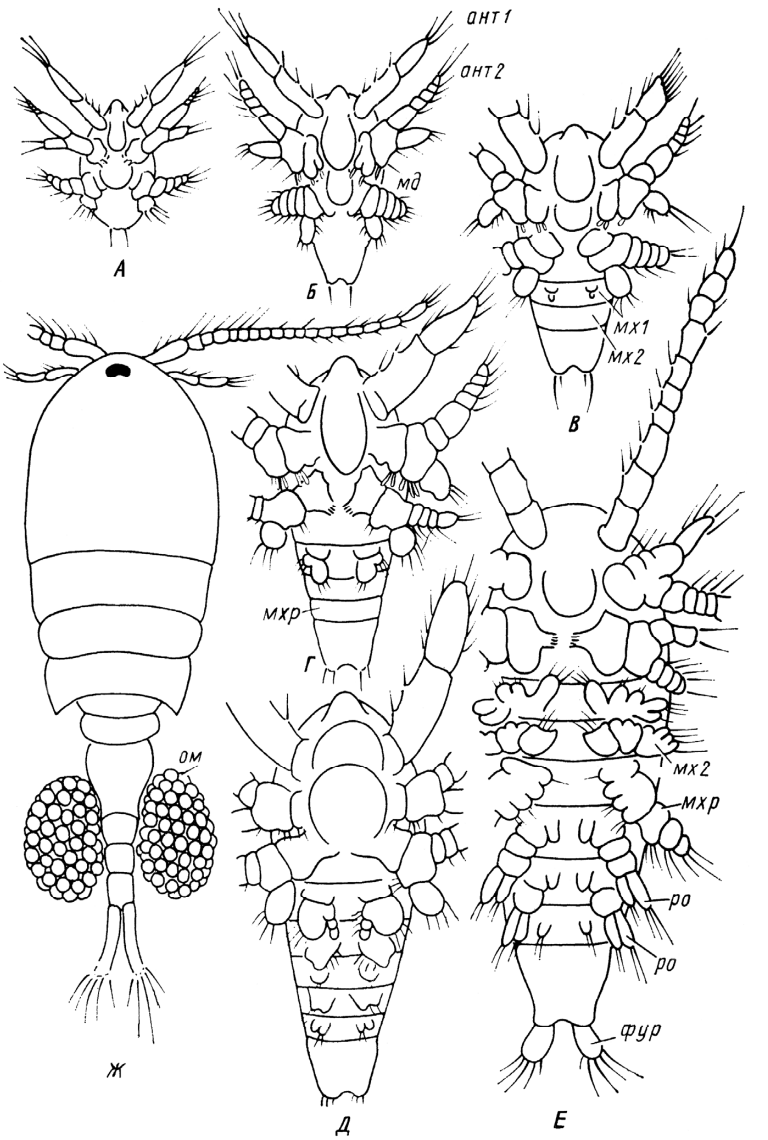


Рис. 149. Постэмбриональное развитие *Cyclops* (по Захваткину, 1975):
А, Б – ортонауплиус I и II; *В–Д* – последовательные стадии метанауплиусов; *Е* – копеподит; *Ж* – взрослая самка. *ант 1* и *ант 2* – антенны 1 и 2 соответственно; *мд* – мандибулы; *мх 1* и *мх 2* – максиллы 1 и 2 соответственно; *мхр* – максиллипед; ом – яйцевые мешки; *ро* – ноги; *фур* – хвостовая вилка

Из более крупных многожелтковых яиц вылупляются более сложные личинки или даже молодые формы, обладающие полным количеством сегментов. При выходе из яйца молодой формы постэмбриональное развитие имеет характер эпиморфоза. В этом случае, при отсутствии свободной личинки, признаки науплиуса обнаруживаются в зародышевом диске, где формируются основные науплиальные органы – конечности, антеннулы, антенны и мандибулы, т.е. в ходе эмбриогенеза. Как следствие эмбрионизации одной или нескольких личиночных стадий рассматриваются и эмбриональные линьки, описанные у многих ракообразных.

Обычно постэмбриональное развитие ракообразных происходит с метаморфозом. Но судьба типичной для ракообразных личинки – науплиуса, вышедшего из яйца, различна у низших и высших раков. У низших раков в результате ряда морфологических изменений науплиус превращается в метанауплиус, который после нескольких линек становится взрослым рачком. У высших раков за стадией метанауплиуса следует особая личиночная стадия – зоеа, а у креветок развивается ещё мизидная стадия, после линьки которой формируется взрослое животное. У разных представителей высших раков личинка может выходить из яйца на той или иной из вышеназванных стадий, что зависит от степени эмбрионизации. У речного рака из яйца выходит сформированный молодой рачок, превращающийся в результате нескольких линек во взрослую особь, т.е. имеет место прямое развитие как результат глубокой эмбрионизации.

Таким образом, для низших ракообразных характерно несколько личиночных стадий – науплиус, метанауплиус, циприсовая (копеподитная) личинка; для высших раков – науплиус, метанауплиус, протозоеа, зоеа, мизидий. Каждая личиночная стадия имеет свои морфологические характеристики и особенности развития. В процессе метаморфоза личинки линяют.

Науплиус – это ведущая свободный образ жизни личинка, встречается у всех низших раков (свободноживущих и паразитических), а также у некоторых десятиногих (*Penaeus*). Несмотря на наличие общих черт организации науплиуса, у разных представителей ракообразных личинка может иметь своеобразные особенности. Так, у ракушковых науплиус заключён в двустворчатую раковину, а у некоторых жаброногих описаны такие морфологические особенности, как, например, передние конечности в виде рудиментарных бугорков.

Тело науплиуса обычно овальной формы с несколько заострённым задним концом и тремя парами конечностей: одноветвистые антенны I, двуветвистые антенны II и мандибулы (рис. 150, *А*). Все конечности имеют длинные щетинки и служат для плавания. Антенны II и мандибулы снабжены также крючковидными жевательными отростками, необходимыми для захвата пищи. Кроме конечностей, никаких других признаков сегментации у науплиуса нет. Обычно отсутствует и карапакс. Ротовое отверстие у науплиуса достаточно большое и расположено на брюшной стороне между основаниями антенн II. Кишечник состоит из экто-

дермальной передней кишки, энтодермальной средней (желудок) и эктодермальной задней, заканчивающейся анальным отверстием. У многих раков у основания антенн II открываются органы выделения, представленные мешкообразными антеннальными железами. Нервная система науплиуса состоит из головного мозга, включающего надглоточный ганглий, связанный с мандибулярным ганглием с помощью окологлоточных коннектив. На переднем конце личинки располагается непарный науплиальный глазок, который во взрослом состоянии у большинства раков утрачивается. На заднем конце науплиуса впереди от анального отверстия находится зона роста, в которой закладываются новые сегменты.

После одной или нескольких линек у науплиуса позади мандибул появляются поперечные бороздки, определяющие границы новых сегментов и зачатки соответствующих конечностей. Так науплиус переходит в следующую личиночную форму – метанауплиус, хотя граница между этими стадиями не всегда чётко выражена (см. рис. 149, 150).

Метанауплиус существует как у низших, так и у высших ракообразных. Метанауплиус характеризуется появлением сегментации в постларвальной мезодерме, и, кроме науплиальных органов, имеет первую и вторую пару максилл, максиллярные и грудные ножки (см. рис. 149, *В–Д*). Следовательно, по образу жизни, механизмам питания и плавания метанауплиус не отличается от науплиуса. Различия появляются после нескольких линек и образования 5–6 грудных конечностей, которые начинают выполнять роль локомоторных органов, а антенны и мандибулы приобретают дефинитивную форму и функции. У *Artemia* это происходит после девятой, у *Limnadia* – после пятой линьки. В этот период (после 5–7 линек) у многих видов ракообразных дегенерируют антеннальные железы и возникают максиллярные.

В результате возникает ювенильная форма, имеющая основные черты организации взрослого организма, хотя количество сегментов может быть неполным.

У усоногих раков из метанауплиуса развивается циприсовая (копеподитная) личинка, напоминающая ракушечного рачка *Cypris*. Спинной щит личинки превращается в две боковые створки раковины. Циприсовая личинка имеет шесть пар грудных ножек, непарный науплиальный глазок и парные глаза. От конечностей науплиуса у неё сохраняется пара антеннул с присосками, на вершине которых открываются протоки цементной железы, секрет которой служит личинке для прикрепления к субстрату.

У большинства низших раков (Anostraca, Ostracoda, большинство Phyllopoda, свободноживущие Copepoda) постэмбриональное развитие протекает плавно, новые сегменты и конечности образуются в обычной последовательности, т.е. спереди назад. Количество линек, необходимых для достижения взрослого состояния, обычно велико и непостоянно. Исключение составляют сидячие и паразитические формы. В этих случаях организация взрослого животного претерпе-

вает значительные изменения в связи с особыми условиями существования, что неизбежно влияет и на процесс онтогенеза, прежде всего, на постэмбриогенез. Особенно своеобразно постэмбриональное развитие у сидячих и паразитических представителей отряда Cirripedia.

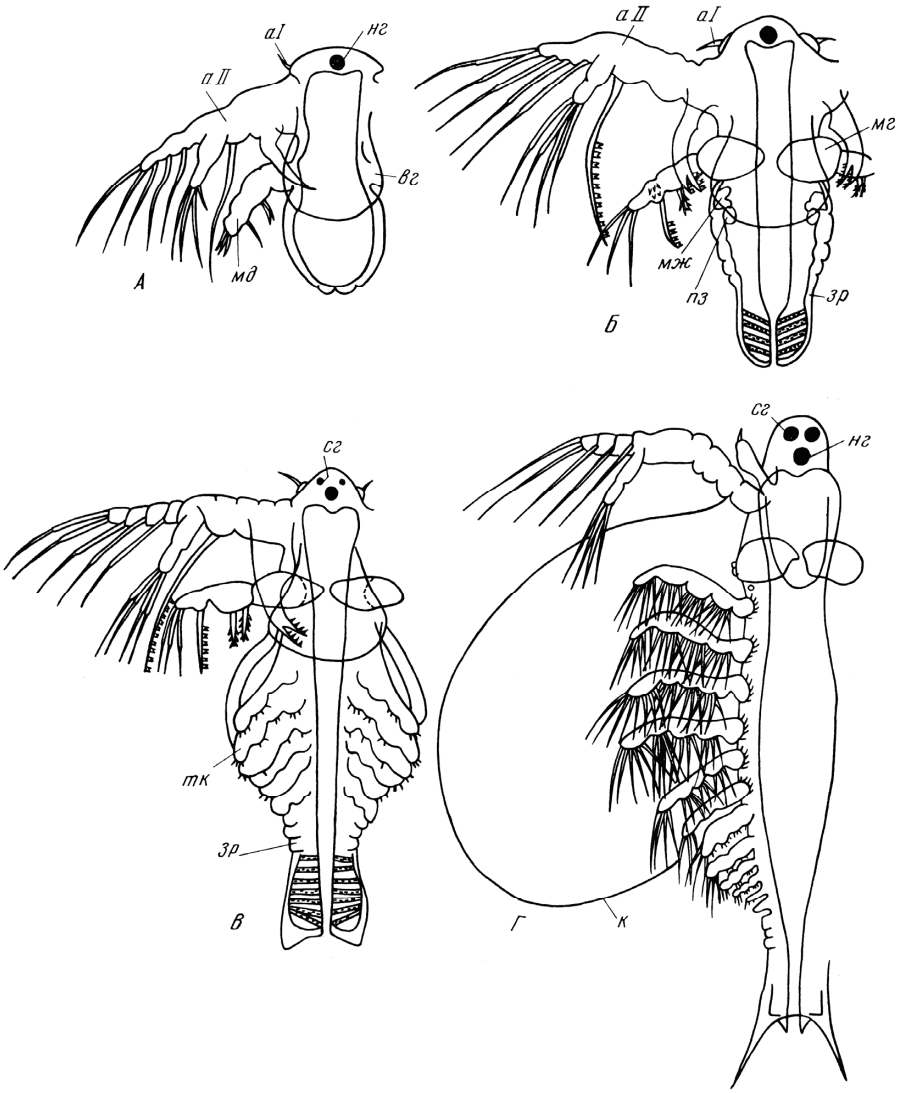


Рис. 150. Метаморфоз *Limnadia* (по Ивановой-Казас, 1979):
А – науплиус; *Б* – ранний метанауплиус; *В* – поздний метанауплиус; *Г* – ювенильная форма, только что проделавшая метаморфоз. *aI, aII* – антенны I и II; *вг* – вехняя губа; *зр* – зона роста; *к* – карапакс; *мг* – мандибулярные гнатобазы; *мд* – мандибула; *мж* – максиллярная железа; *нг* – науплиальный глазок; *пз* – половой зачаток; *сг* – сложный глаз; *тк* – торакальные конечности

Для сидячих форм характерно постэмбриональное развитие (рис. 151). Из яиц вылупляется науплиус, имеющий некоторые специфические черты. Тело науплиуса прикрыто со спины плоским треугольным карапаксом, два передних угла которого вытянуты в форме рогов. Задний конец тела не расчленён, на его спинной поверхности расположено анальное отверстие, впереди которого – мощный хвостовой шип (см. рис. 151, *А*).

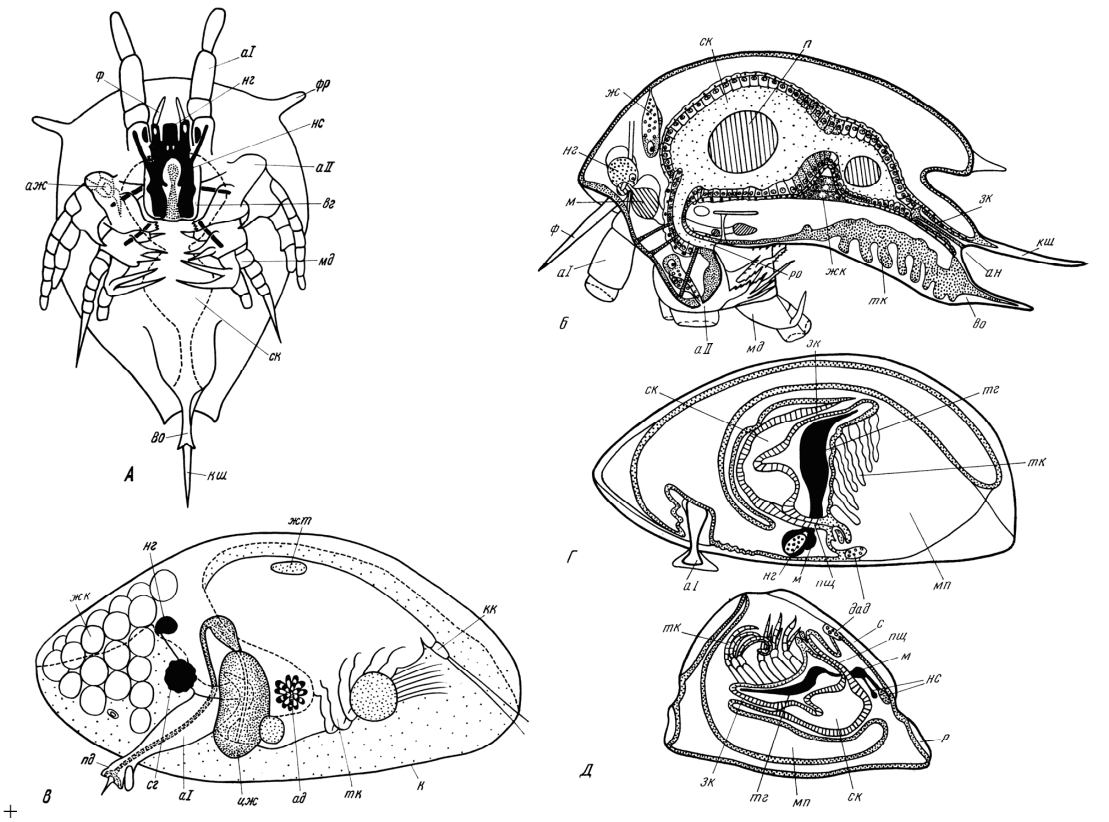


Рис. 151. Метаморфоз *Balanus balanoides* (по Ивановой-Казас, 1979):
А – науплиус, вид с брюшной стороны; *Б* – метанауплиус, сагиттальный срез; *В* – циприсовая личинка, вид сбоку; *Г, Д* – изменения в расположении органов после прикрепления.
аI, аII – антенны I и II; *ад* – аддуктор; *аж* – антеннальная железа; *ан* – анус; *вг* – верхняя губа; *во* – вентральный отросток торакса; *дад* – дефинитивный аддуктор; *ж* – кожная железа; *жк* – жировые клетки; *жт* – скопление желточных клеток; *зк* – задняя кишка; *к* – карапакс; *кк* – каудальная конечность; *кш* – каудальный шип; *м* – головной мозг; *мд* – мандибула; *мп* – мантийная полость; *нг* – науплиальный глазок; *нс* – нервная система; *п* – пищевой комок; *пд* – прикрепительный диск; *пщ* – пищевод; *р* – рострум; *ро* – ротовое отверстие; *с* – скутум; *сг* – сложный глаз; *ск* – средняя кишка; *тг* – торакальный ганглий; *тк* – торакальные конечности; *ф* – фронтальный филамент; *фр* – фронтальный рог; *цж* – цементная железа

Науплиус активно плавает, питается и растет. После третьей линьки появляются зачатки двух пар максилл и шести пар торакальных ножек, закладываются сложные глаза и постмандибулярные ганглии – науплиус превращается в метанауплиус (см. рис. 151, *Б*). После пятой линьки торакоподы становятся двуветвистыми и начинается развитие максиллярных желёз. Шестая линька связана со значительными структурными изменениями, в результате которых образуется циприсовая личинка (см. рис. 151, *В*). Антенны II и мандибулы личинки сильно редуцируются. Органами передвижения становятся грудные ножки.

Брюшко у циприсовой личинки рудиментарное, но может нести конечности, например у *Balanus balanoides*. Развиваются сложные глаза и зрительные ганглии. Антеннальные железы редуцируются и начинают функционировать максиллярные железы (см. рис. 151, *Г*). Циприс энергично плавает, но не питается. Его передняя и задняя кишки утрачивают просвет, но в средней – остаются пищевые остатки, полученные личинкой ранее. В течение трёх дней циприс прикрепляется ко дну с помощью прикрепительных дисков, а фиксация на субстрате осуществляется секретом цементных желёз. Если личинка не прикрепляется к субстрату, она погибает.

После прикрепления личинка, называемая куколкой, остается неподвижной, но внутри неё протекают интенсивные формообразовательные процессы. Располагаясь на субстрате брюшной стороной, положение тела личинки внутри мантийной полости меняется так, что его продольная ось занимает вертикальное положение, науплиальный глазок оказывается снизу, а анус – сверху (см. рис. 151, *Г*). Кутикула личинки отслаивается, под ней выделяется новая кутикула, обызвествлённые участки которой формируют пластинки дефинитивного скелета. Через сутки после прикрепления личинки кутикула сбрасывается, и тело приобретает окончательную форму (см. рис. 151, *Д*). При этом тело ещё раз поворачивается на 90º, и торакальные ножки направляются кверху.

Более глубокую реорганизацию претерпевают во время метаморфоза корнеголовые (Rhizocephala), классическим примером которых является саккулина (*Sacculina carcini*), паразитирующая на крабах (рис. 152).

Тело взрослой саккулины не расчленено на сегменты и не имеет конечностей, а состоит из сети разветвлённых нитей, пронизывающих всё тело хозяина, и объёмного мешка, подвешенного к телу краба снаружи (см. рис. 152, *А*). В мешке находятся нервный ганглий, половая система и мантийная полость, играющая роль инкубационной сумки. Из яиц вылупляются науплиусы, которые выходят из инкубационной сумки материнской особи и некоторое время ведут пелагический образ жизни. После третьей линьки формируется метанауплиус, после четвёртой – циприс. У циприсовой личинки отсутствуют кишечник и сложный глаз, мандибулы и антенны II отбрасываются вместе с мягкими их частями. Антенны I снабжены на конце коготком, служащим для прикрепления к хозяину. Две пары цементных желёз открываются прямо на боках личинки (см. рис. 152, *Б*).

Циприс плавает 3–4 дня, затем прикрепляется антеннулами к молодому крабу и проделывает своеобразную линьку, при которой удаляются старый хитиновый покров, весь торакальный отдел и зачаточное брюшко (см. рис. 152, *В*). Оставшееся тело приобретает овальную форму и покрывается тонким слоем кутикулы. Формируется кентрогон (от греч. *kentron* – шип), который остаётся лежать внутри экзувия циприса и с помощью которого личинка прикрепляется к телу краба (см. рис. 152, *Г*).

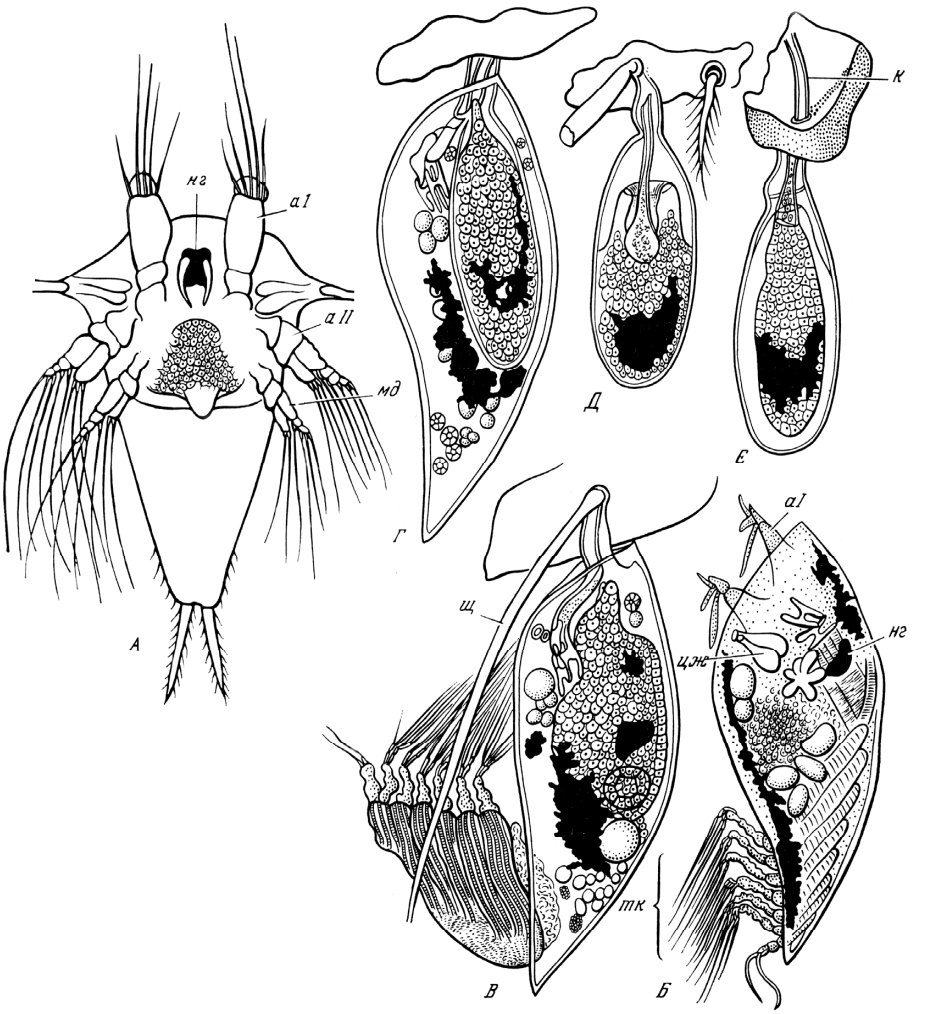


Рис. 152. Метаморфоз *Sacculina carcini* (по Ивановой-Казас, 1979):
А – науплиус; *Б, В* – циприсовая личинка до и после прикрепления; *Г–Е* – формирование кентрогона. *aI, aII* – антенны I и II; *к* – кентрогон; *мд* – мандибула; *нг* – науплиальный глазок; *тк* – торакальные конечности; *цж* – цементная железа; *щ* – щетинка хозяина

На переднем конце кентрогона развивается тонкий отросток – кентрон, прорастающий насквозь хитиновую трубку, оставшуюся на месте антеннулы циприсовой личинки, и мягкие покровы краба у основания щетинки (см. рис. 152, *Д*, *Е*). В это же время кентрогон выделяет достаточно толстую вторую кутикулу, а циприсовая кутикула окончательно сбрасывается. Через плотную хитиновую трубку клеточное содержимое кентрогона инъецируется в полость тела краба. Саккулина становится эндопаразитом и с током крови хозяина пассивно перемещается в его тело, оседая на поверхности кишки. Она образует неправильно ветвящиеся отростки, которые опутывают внутренние органы краба. У саккулины различают центральное утолщение и корневую систему. В центральном утолщении формируется зачаток дефинитивного тела саккулины, или нуклеус. Дефинитивное тело у всех видов корнеголовых строится фактически заново из группы недифференцированных клеток.

Прямой преемственности между органами циприсовой личинки и взрослой особи нет, даже мантийная полость последней возникает как новообразование. Процесс формирования нуклеуса корнеголовых протекает по типу соматического эмбриогенеза или бесполого размножения, хотя из одной циприсовой личинки у саккулины развивается только один взрослый индивид.

Для многих корнеголовых характерен общий и достаточно специализированный тип развития, причём у разных видов проявляются различия его дальнейшей специализации. Для саккулины – это сильное развитие корневой системы и образование перисоматической полости, не имеющей аналогов у других корнеголовых. У некоторых паразитических корнеголовых (*Boschmaella, Chthamalophilus*) полностью выпадают стадии науплиуса, метанауплиуса, кентрогона, а циприс и способ заражения хозяина сильно упрощены. Наконец, у корнеголовых *Thompsonia, Peltogaster, Chlorogaster* встречается бесполое размножение, которое совершенно не характерно для типа Arthropoda.

Интересные примеры адаптационных изменений организации и развития встречаются у паразитических Copepoda. Структурные изменения, наблюдаемые у паразитических форм, происходят обычно на копеподитной стадии. Чаще изменения более выражены у самок, тогда как самцы обычно не паразитируют и после спаривания погибают или остаются карликовыми и недоразвитыми. Адаптационные изменения выражаются в большей или меньшей редукции конечностей, в утрате внешней членистости тела, принимающего мешкообразную форму, в образовании специальных придатков для прикрепления к хозяину.

Значительно сложнее превращение у высших раков, которые после метанауплиуса проходят ещё ряд личиночных стадий (протозоеа, зоеа, мизидий).

Протозоеа – типичная стадия, следующая за метанауплиусом, характеризуется сегментированным грудным отделом и несегментированным брюшком. Антенны продолжают выполнять локомоторную функцию, а мандибулы редуцируются до состояния зазубренных жевательных пластинок. Первая и вторая пары

ногочелюстей достигают значительного развития и являются плавательными конечностями. Далее кзади располагается узкий торакоабдоминальный отдел, в передней части которого намечаются границы грудных сегментов. Протозоеа линяет несколько раз и увеличивается в размерах. Развиваются сложные стебельчатые глаза, появляются зачатки остальных шести пар грудных ножек и расчленяется брюшко. На последнем сегменте брюшка появляется пара листообразных конечностей (уроподы), которые вместе с тельсоном образуют так называевый «хвостовой веер», выполняющий локомоторную функцию. Задние грудные сегменты значительно короче брюшных. Протозоеа превращается в зоеа.

Зоеа характеризуется длинным расчленённым брюшком без конечностей с широкой хвостовой пластинкой. Зоеа имеет полное количество сегментов, хотя задние сегменты груди задерживаются в своём развитии, т.е. характерна рудиментарная сегментация заднего отдела груди. Зоеа адаптирована к активному плаванию, во время которого брюшко совершает энергичные движения, действуя как весло и как руль, что обеспечивает ускоренное развитие брюшка по сравнению с грудью. Дальнейшее развитие зоеа, заключающееся в сегментации груди и возникновении восьми пар грудных ножек, приводит к тому, что из зоеа развивается следующая личиночная стадия – мизидий.

Мизидная личинка, названная за сходство с ракообразными из рода *Mysis,* характеризуется сильно развитыми грудными конечностями, которые приобретают двуветвистую форму. Конечности функционируют как плавательные ножки. Антенны становятся органами чувств. Появляются зачатки брюшных конечностей. После нескольких линек мизидная личинка сменяется ювенильной формой (декаподитом).

У высших раков наблюдается тенденция к сокращению постэмбрионального развития за счёт эмбрионизации его начальных стадий и к стабилизации числа личиночных линек.

Наиболее примитивный тип развития с правильным анаморфозом сохранился у низших креветок (рис. 153). Так, у *Penaeus* из яйца выходит науплиус с тремя парами конечностей и непарным глазком. За науплиусом следует стадия метанауплиуса, появляются зачатки четырёх пар метанауплиальных конечностей и карапакса. Количество науплиальных и метанауплиальных стадий у разных видов различно. Следующая стадия развития – протозоеа, которая имеет округлый карапакс, прикрывающий голову и переднюю часть груди. На заднем конце образуется хвостовая вилка. Протозоеа линяет несколько раз и переходит в мизидную стадию. Настоящей зоеа не формируется. У высших креветок метаморфоз укорочен, и из яйца выходит зоеа.

У большинства Decapoda из яйца выходит зоеа. У крабов постэмбриональное развитие тоже начинается со стадии зоеа, которая имеет на своем карапаксе сильно развитые шипы (рис. 154). Вместо мизидной личинки у крабов развивается

м е т а з о е а, которая отличается от зоеа присутствием зачатков всех грудных и брюшных конечностей, хотя продолжают функционировать только конечности головы и обе пары ногочелюстей.

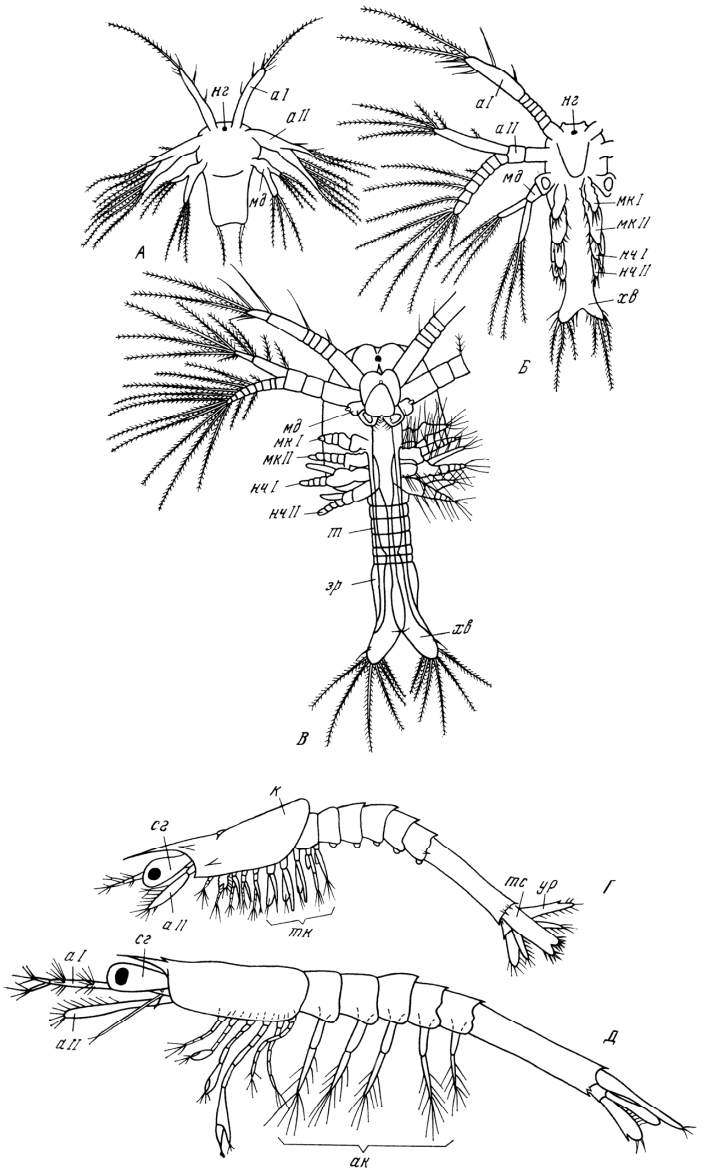


Рис. 153. Постэмбриональное развитие *Penaeus* (по Ивановой-Казас, 1979):
А–Д – последовательные стадии развития. *aI*, *aII* – антенны I и II; *ак* – абдоминальные конечности; *зр* – зона роста; *к* – карапакс; *мд* – мандибула; *мкI, мкII* – максиллы I и II; *нг* – науплиальный глазок; *нчI, нчII* – ногочелюсти I и II; *сг* – сложные глаза; *т* – торакс; *тк* – торакальные конечности; *тс* – тельсон; *ур* – уроподы; *хв* – хвостовая вилка

Следующая стадия – **м е г а л о п а** (декаподитная стадия) – наступает после развития всех конечностей. У мегалопы грудь приобретает дефинитивные очертания, узкое брюшко торчит назад. Мегалопа переходит к донному образу жизни и ползает на грудных ножках. После нескольких линек краб приобретает очертания взрослой особи.

Для рака-отшельника характерны стадии зоеа и метазоеа, на копеподитной стадии развивается асимметрия, проявляющаяся в размерах клешней и уропод, в редукции правых конечностей на пяти передних сегментах брюшка, которое утрачивает членистость и спирально закручивается – приспособление к жизни в раковинах брюхоногих моллюсков.

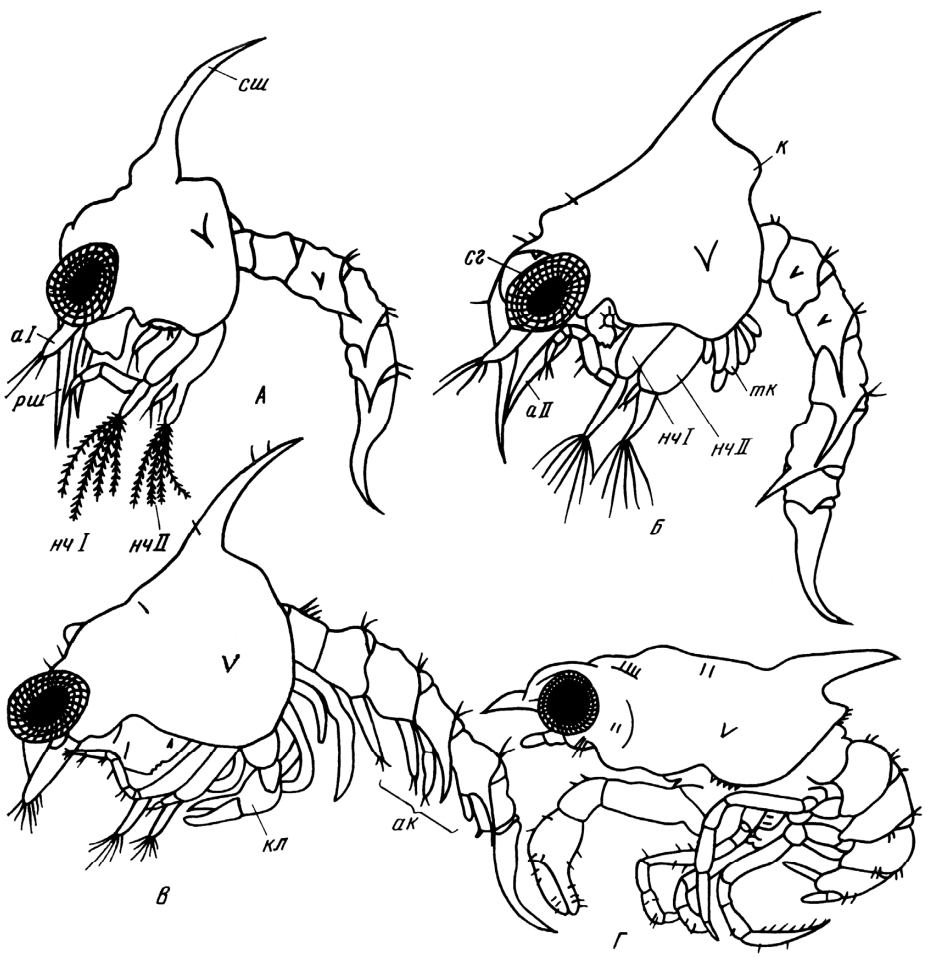


Рис. 154. Метаморфоз краба *Parthenope* (по Ивановой-Казас, 1979):
А, Б – зоеа I и IV соответственно; *В* – метазоеа; *Г* – мегалопа. *aI*, *aII* – антенны I и II; *ак* – абдоминальные конечности; *к* – карапакс; *кл* – клешни; *нчI, нчII* – ногочелюсти I и II; *рш* – ростральный шип; *сг* – сложные глаза; *сш* – спиной шип; *тк* – торакальные конечности

У лангустов из яйца выходит видоизменённая мизидная личинка, называемая **филлосомой** (рис. 155). У омарообразных из яйца вылупляется мизидная личинка или мегалопа.

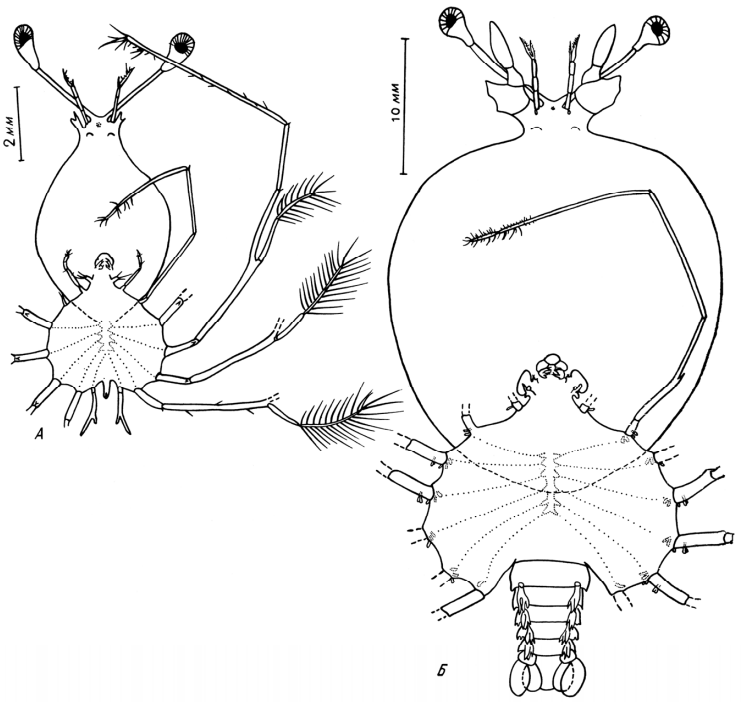


Рис. 155. Ранняя (*А*) и поздняя (*Б*) филлосома *Scyllarides astori* (по Ивановой-Казас, 1979)

У многих высших раков (Leptostraca, Mysidacea, Isopoda, Amphipoda, Cumacea и др.) развитие становится прямым и активных специализированных личинок не формируется.

Обычный ряд постэмбриональных свободноживущих стадий ракообразных представляется таким образом: науплиус – метанауплиус – циприсовая личинка – зоеа – мизидий. Но от такого обычного метаморфоза есть отклонения, которые проявляются:

1) в сокращении количества постэмбриональных свободноживущих стадий в связи с выходом из яйца личинки на более поздних стадиях, т.е. с процессом эмбрионизации;

2) в появлении некоторых промежуточных стадий (протозоеа, метазоеа у крабов вместо мизидной личинки);

3) в выпадении некоторых стадий (метанауплиус, мизидий) в основном у паразитических видов и в прохождении части постэмбриогенеза (полового созревания) в организме хозяина.

П/тип Chelicerata – Хелицеровые

Развитие представителей второй филогенетической ветви (трилобиты, мечехвосты, паукообразные) членистоногих своеобразно.

Трилобиты (Trilobita) – очень примитивные членистоногие, полностью вымершие ещё в палеозойский период. Предполагается, что именно от трилобитов произошли основные ветви современных членистоногих: хелицеровые, жаброды-шащие и трахейнодышащие.

Мечехвосты (Xiphosura) – морские паукообразные животные, которые произошли от трилобитов. В настоящее время сохранилось несколько видов мечехвостов, обитающих в тропических морях. Поэтому развитие мечехвостов представляет большой интерес и как ближайших родственников трилобитов, и как наиболее примитивных ныне живущих хелицеровых.

Паукообразные (Arachnoidea) представлены разнообразными формами наземных членистоногих, обладающих шестью парами конечностей и органами воздушного дыхания.

Организация мечехвостов и паукообразных отличается от таковой трилобитов и характеризуется следующими признаками:

1) отсутствие у взрослых животных зоны роста и стабилизация количества составляющих тело сегментов;

2) редукция антенн и соответствующего им сегмента;

3) присоединение двух туловищных сегментов к голове и образование нового отдела тела – просомы (головогрудь);

4) образование за счёт оставшихся туловищных сегментов заднего отдела – опистосомы (брюшки), которая часто подразделяется на мезо- и метасому;

5) значительная дифференциация и специализация конечностей.

Класс Trilobita – Трилобиты

Тело трилобитов сплющено в дорзовентральном направлении и двумя продольными бороздами подразделяется на выпуклую осевую часть (глабеллу) и более плоские боковые части (плевры). Тело состоит из слитной головы и туловищного отдела, расчленённого на гомономные сегменты с зоной роста на заднем конце. Голова покрыта со спины прочным головным щитом и несёт пару сложных глаз. На брюшной стороне головы располагается пять пар конечностей (нитевидные антенны и четыре пары двуветвистых ножек), т.е. голова включает акрон и пять сегментов. Количество туловищных сегментов непостоянно. Тельсон может объединяться с несколькими сегментами, расположенными впереди, и формировать пигидий. В этом случае между головой и пигидием различается грудной отдел (торакс).

Вероятно, трилобиты были раздельнополыми и яйцекладущими животными. Их яйца были некрупными и покрыты хорионом. Дробление было полным и с элементами спиральности. Из яйца вылуплялась личинка – протаспис – с четырьмя ларвальными сегментами. В некоторых случаях из относительно мелких яиц развивалась личинка без видимых сегментов. Испытывая периодические линьки, развивающийся трилобит наращивал новые постларвальные сегменты тела из зоны роста. За несколькими стадиями протасписов следовало 20–30 мерасписовых стадий и примерно столько же голасписовых стадий. Максимальное число сегментов, известных у трилобитов, равно 42. Наращивание новых сегментов тела, вероятно, происходило на мерасписовых и голасписовых стадиях. Поздние голасписовые стадии не отличались друг от друга числом сегментов, и переход от одного возраста к другому сопровождался увеличением размеров и незначительными изменениями пропорций, что характерно для развития по типу эпиморфоза. Таким образом, постэмбриональное развитие трилобитов включало три личиночные стадии. Из яйца выходила очень маленькая личинка **протаспис**, которая, претерпевая морфологические изменения (анапротаспис и метапротаспис), превращалась в следующую стадию – **мераспис** и, наконец, **голаспис**, которая росла и без существенных изменений превращалась во взрослое животное (рис. 156).

Личинка на стадии анапротаспис имела форму выпуклого диска, её тело соответствовало голове взрослого трилобита. Намечалось деление на глабеллу и плевры, но внешняя сегментация появлялась не сразу (см. рис. 156, *А, Б, Е–З*). Затем у заднего края личинки начиналось формирование новых сегментов, и наступала следующая стадия развития – метапротаспис (см. рис. 156, *В–Д, И*). Все постцефалические сегменты на этой стадии составляли протопигидий.

Мераспидный период начинался с появления подвижного сочленения между головным щитом и протопигидием. Затем начиналось формирование торакальных сегментов. Каждый сегмент закладывался в зоне роста, на заднем конце пигидия, затем продвигался вперёд и отделялся от переднего края пигидия в виде свободного сегмента груди. На данной стадии пигидий не являлся стабильным участком, так как через него непрерывно проходили формирующиеся торакальные сегменты. При формировании окончательного числа торакальных сегментов деятельность зоны роста затухала, и пигидий превращался в окончательный. С этого момента начинался последний период развития – голасписный, который в основном характеризовался ростом без значительных морфологических изменений и сопровождался многочисленными линьками.

У древних трилобитов стадия анапротасписа была более длительной, при этом личинка несколько раз линяла. Стадия метапротасписа была короткой. У высших трилобитов наблюдалась противоположная ситуация: анапротаспидная стадия постэмбрионального развития сократилась или вообще исчезла, возможно, стала протекать внутри яйца, а метапротаспидная стадия стала более длительной.

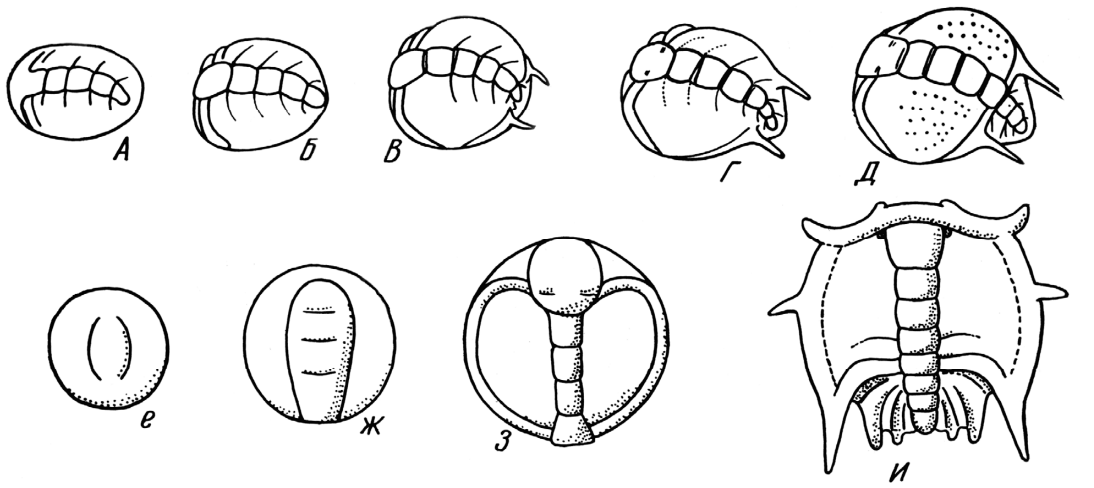


Рис. 156. Личиночные стадии трилобитов (по Ивановой-Казас, 1979):
А–Д – развитие *Olenus* (*А, Б* – анапротаспис; *В–Д* – метапротаспис);
Е–З – анапротаспис *Blackwelderia quadrata*; *И* – метапротаспис *Pseudocybele nasuta*

Постэмбриональное развитие представляет собой типичный анаморфоз. Пять сегментов, из которых состояло тело самой ранней личинки протасписа, рассматриваются как ларвальные, а все остальные сегменты, развивающиеся из зоны роста, – постларвальные.

Класс Xiphosura – Мечехвосты

Мечехвосты раздельнополые; характерно наружное осеменение. Самка откладывает до 300 яиц на мелководье во влажный песок в сделанные ею ямки. Самец оплодотворяет яйца, и ямка зарывается. Неподалёку самка вырывает новую ямку и так продолжается до окончания кладки. В результате в зоне прибоя возникает несколько песчаных холмиков, постоянно смачиваемых водой.

Яйца крупные (до 3,5 мм), с большим количеством желтка, одеты толстым хорионом, который сбрасывается задолго до конца эмбрионального развития.

Дробление яиц полное, но никакой правильности в расположении борозд дробления и бластомеров не обнаруживается. В результате дробления образуется морула, состоящая из 120–130 приблизительно одинаковых бластомеров. Далее бластомеры делятся независимо друг от друга на более мелкие клетки, и формируется мелкоклеточная морула. Гаструляция протекает по типу морульной деламинации. В результате зародыш состоит из поверхностного слоя эктодермальных клеток с незначительным количеством желтка и центральной массы крупных, бо-

гатых желтком энтодермальных клеток. Кроме экто- и энтодермы образуется группа мезодермальных клеток, которые сначала формируют компактную группу, а позже начинают распространяться между экто- и энтодермой. В области мезодермального зачатка эктодерма уплотняется; там образуется зародышевое пятно. В это время на поверхности зародыша выделяется первая эмбриональная кутикула (рис. 157).

Далее мезодерма разделяется на четыре пары неясно очерченных сомитов (см. рис. 157, *А*). Одновременно в задней части зародышевого пятна эктодерма становится многослойной и начинается процесс иммиграции клеток «вторичной» мезодермы, который постепенно сосредоточивается в узкой области – первичной полоске. В области первичной полоски образуется щелевидное углубление – телопор, по сторонам которого концентрическими полукольцами формируются новые сегменты из мезодермы (см. рис. 157, *Б–Г*). То есть телопор представляет собой зону роста и продуцирует мезодерму большей части тела. После образования полного количества сегментов (13) часть избыточной мезодермы рассеивается среди энтодермальных клеток и дегенерирует, после чего телопор сглаживается и исчезает.

Таким образом, у мечехвостов по способу развития различают две группы сомитов. В передних четырёх ларвальных сегментах мезодерма образуется во время гаструляции и единовременно разделяется на четыре пары сомитов. Все остальные сегменты – постларвальные – формируются последовательно один за другим, а их мезодерма возникает путём иммиграции клеток из зоны роста, причём развитие постларвальных сегментов происходит во время эмбриогенеза. В ларвальных сомитах целомические полости развиты слабо и в ходе дальнейшего развития исчезают, а постларвальные сомиты принимают вид обширных целомических мешков с эпителиальными стенками, сохраняющими свою целостность довольно долго.

Далее в области вентральной пластинки появляются зачатки конечностей сначала в виде небольших складок кожи, затем бугорков. Первыми закладываются конечности ларвальных сегментов, затем – остальные конечности в последовательности спереди назад.

Шаровидная форма зародыша постепенно переходит в грушевидную, и намечается деление тела на просому и мезосому. Одновременно зародыш уплощается в дорзовентральном направлении (рис. 158, *А*).

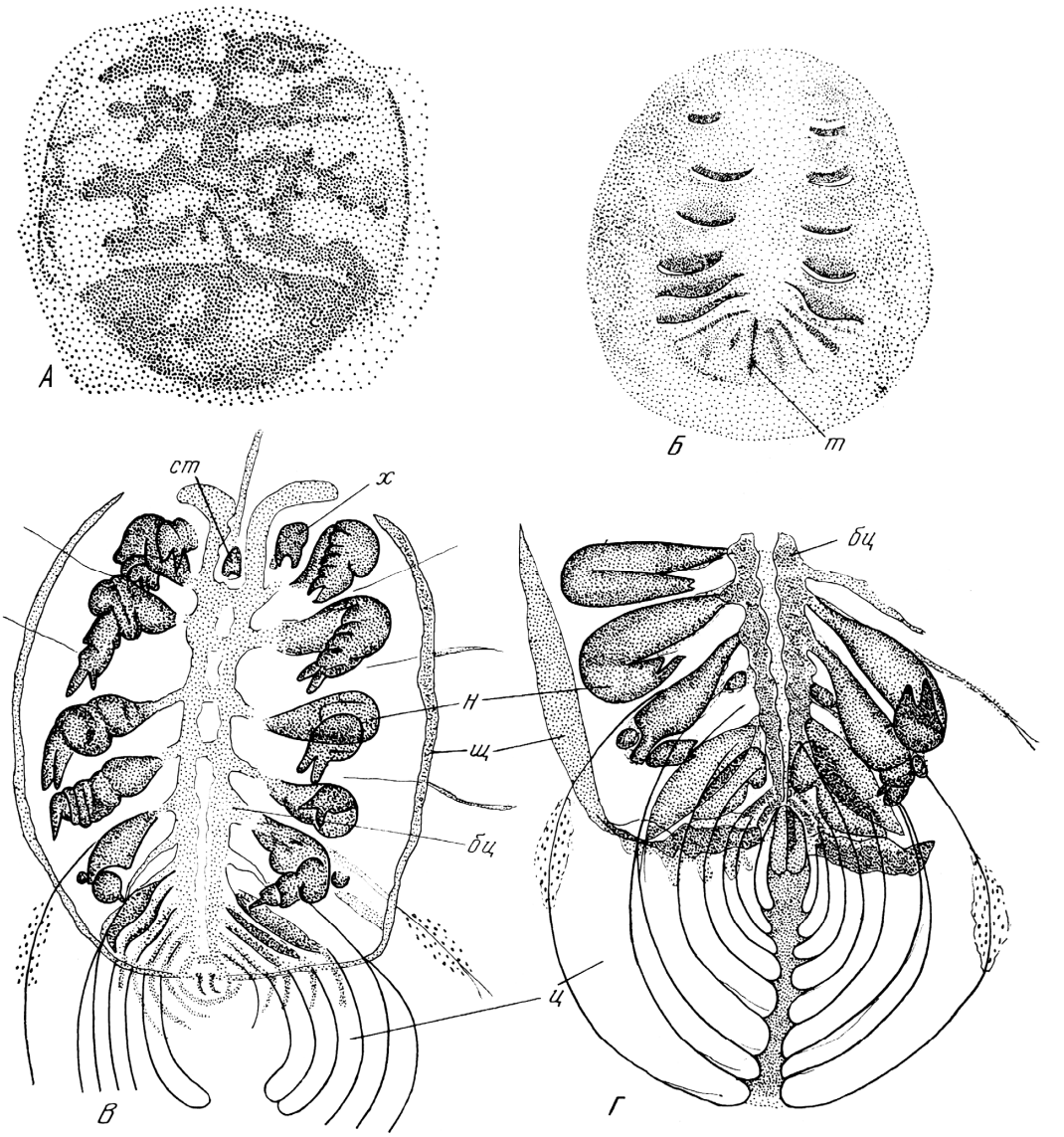


Рис. 157. Зародыши *Limulus moluccanus* с брюшной стороны (по Ивановой-Казас, 1979):
А – зародышевое пятно; *Б* – закладка конечностей; *В, Г* – более поздние стадии.
бц – зачаток брюшной цепочки; *н* – зачатки ног; *ст* – стомодеум; *т* – телопор;
х – хелицеры; *ц* – целомические мешки; *щ* – край спинного щита

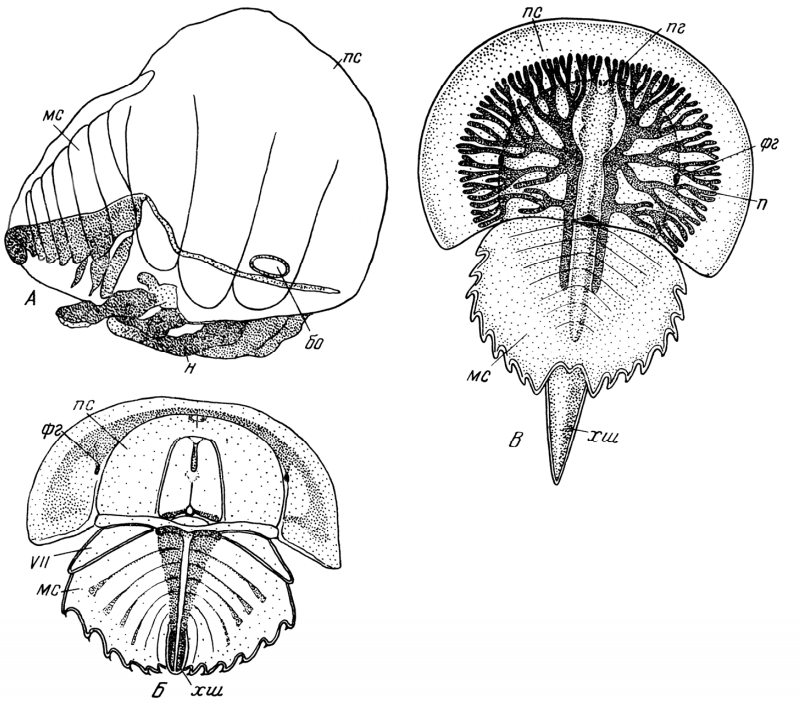


Рис. 158. Развитие *Limulus* (по Ивановой-Казас, 1979):
А – грушевидный зародыш; *Б* – трилобитная личинка; *В* – вторая личиночная стадия.
бо – боковой орган; *мс* – мезосома; *н* – зачатки ног; *п* – печень; *пг* – простые глазки; *пс* – просома; *фг* – фасеточные глаза; *хш* – хвостовый шип; *VII* – промежуточный сегмент

Характерная особенность развития мечехвостов – это линьки в течение зародышевого развития. Первая кутикула выделяется на стадии зародышевого пятна, вторая – после закладки брюшных конечностей. После третьей эмбриональной линьки на поверхности зародыша появляется хитиновый слой. Затем оболочки разрываются, и из яйца выходит первая личинка – трилобитная, название которой дано из-за сходства первой личинки с трилобитами (рис. 158, *Б*). С последующей линькой первая личинка превращается во вторую, похожую на взрослую форму (рис. 158, *В*). При этом быстро используется желток из энтодермы, превращающейся в кишечную трубку, формируется печень, и вторая личинка начинает самостоятельно питаться. Эмбриональных линек оказывается недостаточно для становления взрослой формы, и происходят ещё две линьки в постэмбриональном периоде.

Таким образом, некоторые особенности развития мечехвостов – полное дробление, морульная деламинация и отсутствие внезародышевых органов, рассматриваются как примитивные черты, очевидно, свойственные и трилобитам. Однако по сравнению с трилобитами на более поздних стадиях развития мечехво-

стов проявляются вторичные изменения. Так, у трилобитов из яйца выходила личинка, состоящая только из ларвальных сегментов, а все постларвальные сегменты появлялись во время постэмбрионального развития, т.е. наблюдается типичный анаморфоз. Трилобитная личинка мечехвостов с самого начала имеет окончательное количество сегментов, и всё последующее её развитие имеет характер эпиморфоза. Переход от анаморфоза к эпиморфозу произошёл у мечехвостов путём эмбрионизации начальных стадий постэмбрионального развития, о чём свидетельствуют эмбриональные линьки, а также наличие в период эмбриогенеза стадии зародыша с ларвальными сегментами (соответствует анапротаспису у трилобитов) и более поздней стадии формирования постларвальных сегментов (соответствует метапротаспидному и мераспидному периодам трилобитов).

Класс Arachnoidea – Паукообразные

Тело паукообразных подразделено на два отдела: просому (головогрудь) и опистосому (брюшко). У пауков сегменты головогруди и брюшка сливаются. Просома включает акрон и шесть сегментов и обычно слитная. У сольпуг и некоторых клещей четыре передних сегмента покрыты общим щитком (пропельтидием), а задние два сегмента просомы остаются свободными. На спинной стороне просомы располагаются несколько пар простых глазков, на брюшной стороне – шесть пар конечностей. Первая пара конечностей – хелицеры в форме клешней, вторая – педипальпы и четыре пары ног, выполняющих локомоторную функцию. Количество сегментов опистосомы у представителей разных отрядов различно. Например, брюшко скорпионов делится на две части: переднюю и заднюю. Передний, более широкий отдел, или мезосома, тесно примыкает к головогруди и образует с ней единое целое. Задний узкий пятичленистый отдел, или метасома, имеет форму хвоста и граничит с тельсоном.

Паукообразные – наземные животные. Большинство паукообразных откладывают яйца, которые самка носит в особом коконе на брюшной стороне тела (педипальпы, ложноскорпионы) или помещает их в землю кучками (фалангиды) осенью или в коконы из паутины и устраивает гнёзда, иногда очень сложные.

Среди паукообразных распространено живорождение (скорпионы, сольпуги, некоторые педипальпы). Яйца развиваются в яйцеводах самки. Редко возникает плацента (индийский скорпион): яйца почти лишены желтка, и на ранних стадиях зародыш соединяется со стенкой матки посредством плаценты. Развитие паукообразных, относящихся к разным отрядам, значительно отличается.

К классу паукообразных относится более 10 отрядов. Наиболее примитивными считаются скорпионы (Scorpiones), так как самые древние их представители были водными животными. Остальные отряды имеют более позднее происхождение (появились в карбоне).

Развитие скорпионов (Scorpiones)

Половая система скорпионов располагается в мезосоме. Яичники парные, каждый в виде двух продольных трубочек, которые соединяются 4–5 перемычками или срастаются по медианной линии, тогда количество трубочек три. Короткие яйцеводы впадают в непарную половую камеру, открывающуюся наружу на восьмом сегменте. Стенки яичника состоят из внутреннего слоя – герминативного эпителия и наружного слоя клеток мезодермального происхождения. Происходящие из герминативного эпителия ооциты по мере роста вытягивают наружную стенку яичника и вдаются в полость тела. Из смежных клеток герминативного эпителия развивается яйцевой фолликул.

Все скорпионы живородящие, но взаимоотношения с материнским организмом могут быть разными. В зависимости от места, где протекает развитие зародыша, выделяют две их группы: апойкогенные и катойкогенные зародыши.

Апойкогенные зародыши развиваются вне фолликула из телолецитальных, богатых желтком, яиц. Зародыш развивается просто в теле матери, не получая от неё дополнительного питания. Катойкогенные зародыши развиваются в фолликуле из алецитальных, бедных желтком, яиц. В процессе развития возникают специальные приспособления, обеспечивающие питание зародыша.

Строение яиц определяет два разных типа развития скорпионов.

Эмбриональное развитие продолжительное (5–16 месяцев). Новорожденные отличаются от взрослых главным образом размерами и светлой окраской. Несколько дней они сидят на спине матери, где линяют первый раз, затем переходят к самостоятельной жизни. Во время постэмбрионального развития скорпионы претерпевают семь линек, после чего становятся половозрелыми, т.е. развитие скорпионов эмбрионизовано и происходит по типу прямого.

Развитие скорпионов с телолецитальными яйцами. Дробление яиц дискоидальное, в результате формируется бластодиск, сначала однослойный, затем многослойный, в котором образуется небольшое утолщение – половой зачаток (рис. 159).

Гаструляция протекает по типу деламинации. Сначала на стадии многослойного бластодиска часть клеток, расположенных непосредственно на желтке, превращается в вителлофаги, которые увеличиваются в размерах, образуют псевдоподии и проникают внутрь желтка. Над вителлофагами различается слой уплощённых клеток энтодермы. Далее обособляется мезодерма, одновременно с этим процессом начинается формирование зародышевых оболочек (рис. 160).

Для примитивных скорпионов характерно наличие эмбриональных оболочек, не свойственных другим паукообразным (также как и телолецитальная организация яйца и дискоидальное дробление).

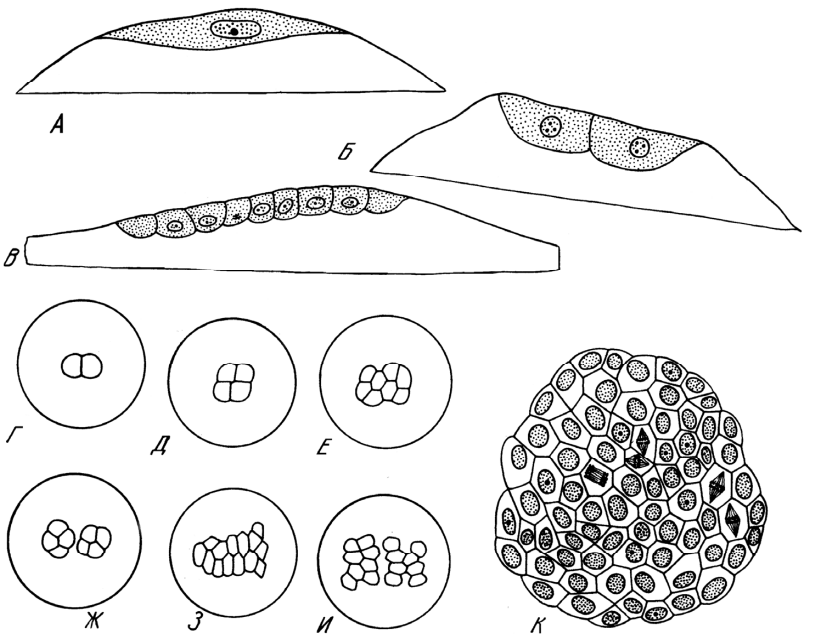


Рис. 159. Дискоидальное дробление *Euscorpius carpathicus* (по Ивановой-Казас, 1979): *А–В* – разрез через анимальную часть яйца; *Г–К* – формирование бластодиска, вид с анимального полюса

Так, у *Androctonus ornatus* по краю бластодиска образуется кольцевая складка, или дупликатура, которая нарастает на центральную часть диска. Края складки смыкаются и срастаются, так что над диском образуются две оболочки – амнион и сероза. Края амниона остаются связанными с эктодермой зародышевого диска, сероза лежит свободным пластом.

У *Buthus quinquestriatus* ещё до образования амниона зародышевый диск вдавливается в желток так, что между ним и желточной оболочкой образуется свободное пространство. Далее у переднего края диска формируется амниотическая складка, которая растёт назад под желточной оболочкой. Образованное ранее пространство становится амниотической полостью.

У *Euscorpius* процесс образования зародышевых оболочек более сложный. Сначала периферическая часть бластодиска отделяется от центральной и начинает на неё нарастать, в результате чего образуется сероза. Затем края диска загибаются кверху и образуют под серозой вторую оболочку – амнион.

Сероза постепенно окружает всё яйцо. За серозой располагается энтодерма, превращающаяся в мешок, заполненный желтком. Бластодиск разрастается по поверхности желтка в направлении будущего заднего конца зародыша, принимает удлинённую форму и дифференцируется в зародышевую полоску.

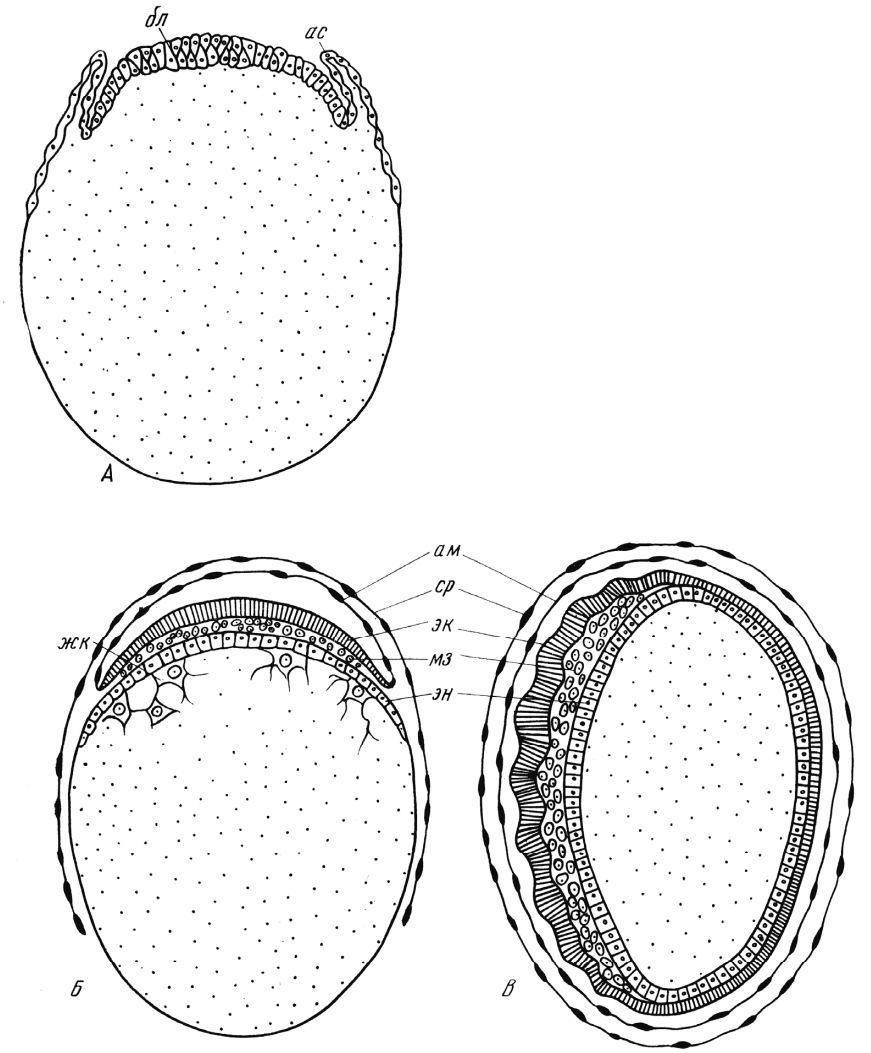


Рис. 160. Схема формирования зародышевых оболочек у скорпионов (по Ивановой-Казас, 1979):
А–В – последовательные стадии развития.
ам – амнион; *ас* – амниотическая складка; *бл* – бластодиск; *жк* – желточные клетки;
мз – мезодерма; *ср* – сероза; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Одновременно начинается сегментация зародышевой полоски (рис. 161). Сначала появляются две поперечные бороздки, между которыми расположен сегмент педипальп (см. рис. 161, *А*). Далее происходит последовательное обособление низлежащих сегментов. После обособления шестого сегмента появляется бороздка, отделяющая предротовую часть (головные лопасти) зародышевой полоски от сегмента хелицер (см. рис. 161, *Д*, *Е*).

Таким образом, различить у скорпионов ларвальные и постларвальные сегменты не представляется возможным. Все сегменты тела (за исключением хелицер) развиваются в последовательности спереди назад, что указывает на наличие на заднем конце зародышевой полоски зоны роста. Довольно рано на зародышевой полоске появляется продольная медианная бороздка, разделяющая каждый сегмент на две половинки, в каждой из которых выявляются медианная и латеральная части (см. рис. 161, *Г*). Медианные утолщения сегментов являются зачатками нервных ганглиев, а латеральные – зачатками конечностей (см. рис. 161, *Д*). Следовательно, на просоме развиваются хелицеры, педипальпы и четыре пары ног, на мезосоме – половые крышечки, гребневидные органы и четыре пары лёгочных мешков (видоизменённые конечности).

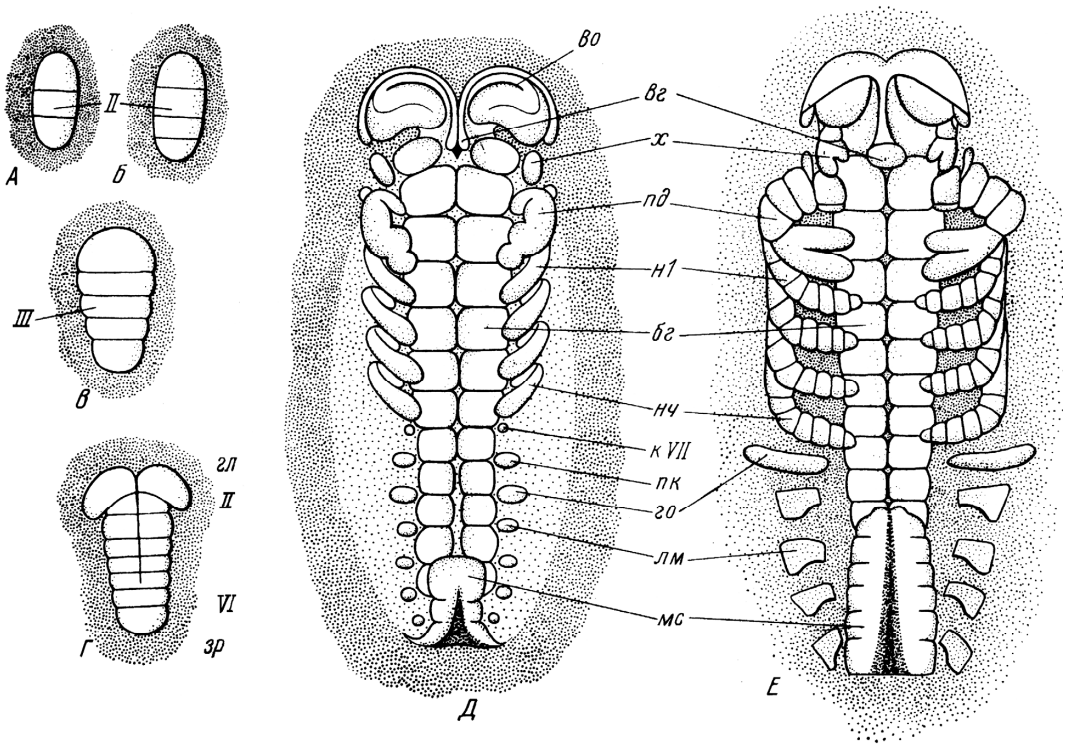


Рис. 161. Сегментация зародышевой полоски у *Euscorpius carpathicus* (по Ивановой-Казас, 1979): *А–Е* – последовательные стадии развития. *бг* – брюшные ганглии; *вг* – верхняя губа; *во* – вентральные органы церебрального ганглия; *гл* – головные лопасти; *го* – гребневидные органы; *зр* – зона роста; *к VII* – зачаточные конечности промежуточного сегмента; *лм* – зачатки лёгочных мешков; *мс* – метасома; *н1*, *н4* – зачатки ходных ног; *пд* – педипальпы; *пк* – половые крышечки; *х* – хелицеры. Римскими цифрами обозначены номера сегментов

Первоначально зародышевая полоска лежит на брюшной стороне яйца, а затем начинает расти в ширину, обрастая массу желтка до тех пор, пока не произойдет смыкания боковых краёв на спинной стороне. В результате амнион утрачивает связь с эктодермой зародыша и вместе с серозой образует двойную оболочку, которая окружает зародыш со всех сторон (см. рис. 160, *В*).

Развитие скорпионов с алецитальными яйцами. У скорпионов, имеющих алецитальные яйца, изменились ранние стадии развития по сравнению с развитием более примитивных скорпионов с телолецитальными яйцами. Отсутствие желтка в яйцах – это вторичное явление, связанное в процессе эволюции с совершенствованием живорождения.

Развитие Scorpionidae протекает в дивертикулах овариальных трубок, имеющих сложное строение. Наиболее важными отделами дивертикула являются основной отдел, выполняющий роль инкубационной камеры, и аппендикс – узкий длинный придаток, играющий роль железы, выделяющей питательный материал. Но приспособления, обеспечивающие питание зародышей, у скорпионов из разных семейств сильно различаются и, вероятно, возникли в результате независимой эволюции. Например, у *Hormurus* и *Ischnurus* передача питательных веществ от матери к зародышу происходит с помощью осевого тяжа, проходящего по длине аппендикса; у *Heterometrus* – с помощью особого сосочка на конце осевого тяжа. Плацента встречается крайне редко (индийский скорпион). Чаще зародыши получают питательный материал от матери через рот.

Исчезновение желтка, в свою очередь, обусловило переход от дискоидального дробления к полному равномерному и некоторое упрощение начальных стадий развития. Так, исчезли вителлофаги и эмбриональные оболочки. Более поздние стадии развития у скорпионов с алецитальными и телолецитальными яйцами существенных отличий не имеют.

Развитие пауков (Aranei)

Женская половая система состоит из двух мешковидных яичников, двух яйцеводов и непарной матки, или влагалища. В матку впадает два семяприёмника, самостоятельно открывающихся отверстиями наружу. Ооциты, происходящие из герминативного эпителия, в период роста выпячиваются в полость тела. Зрелые яйца переходят в полость яичника и через яйцеводы и матку выводятся наружу. Осеменение внутреннее. Роль копулятивных органов у самцов выполняют педипальпы, концевые членики которых имеют особые полые придатки (бульбусы). С помощью бульбусов самец вносит сперму в отверстия семяприёмников самки.

Все пауки яйцекладущие. Яйца откладываются кучками, заключёнными в паутинные коконы. Яйца лежат в коконе свободно. Коконы помещаются внутри

норок, или прикрепляются к различным предметам, или самка носит их на себе. Стенка кокона функционально является дополнительной яйцевой оболочкой и некоторое время служит укрытием для новорожденных паучат.

Каждое яйцо одето двумя оболочками: нежной желточной и плотным хорионом, выделяемым стенками матки. Яйца обычно сферической или овальной формы, с большим количеством желтка, центролецитальные.

Дробление яиц поверхностное, особенностью которого является наличие желточных пирамид (розеток): в составе каждой энергиды кроме ядра и цитоплазмы обнаруживаются желточные гранулы. Но настоящих клеточных границ не образуется. К каждой энергиде подходят плазматические тяжи, связывающие околоядерную цитоплазму с периплазмой (рис. 162).

Первые стадии дробления протекают синхронно. После 6–7 делений в периплазму входят ядра и сопровождающие их цитоплазматические островки, а желточные гранулы отпадают и присоединяются к основной массе желтка. Начинается формирование бластодермы, которая обычно равномерно покрывает всю поверхность зародыша. В некоторых случаях, например у *Theridium, Latrodectus,* бластодерма с самого начала образует одностороннее сгущение, а позднее в некоторых местах обнажается желток в результате миграции клеток (см. рис. 162).

После образования бластодермы происходит сокращение зародыша. Сначала периплазма плотно прилегает к желточной оболочке. Позже бластодерма отходит от этой оболочки, в результате чего образуется перивителлиновое пространство, которое заполняется жидкостью.

После сокращения зародыша в результате миграции клеток бластодермы образуется её местное утолщение – зародышевый диск. Первоначально зародышевый диск в основном состоит из клеток мезэнтодермы, которые позже мигрируют внутрь зародыша. Наиболее интенсивно процесс миграции клеток протекает в центре зародышевого диска, где образуется временное утолщение – бластопоральная ямка. Одновременно из окружающей бластодермы к зародышевому диску присоединяются новые клетки, представляющие собой эктодерму.

От зародышевого диска, кроме мезэнтодермы, отделяются клетки, которые уходят в толщу желтка и дифференцируются во вторичные желточные ядра. Как и первичные, вторичные желточные клетки (вителлофаги) отличаются крупными размерами, и их основная функция – переработка желтка.

У некоторых пауков процесс гаструляции протекает несколько иначе. Так, у *Ischnothele karschi* выселение клеток мезэнтодермы происходит без предварительного сгущения клеток бластодермы, а у *Cupiennius salei* – сначала образуется однослойная «первичная пластинка», затем путём деламинации она становится двуслойной, и вокруг неё образуется зародышевый диск, окружённый кольцевым утолщением, называемым экватором (рис. 163).

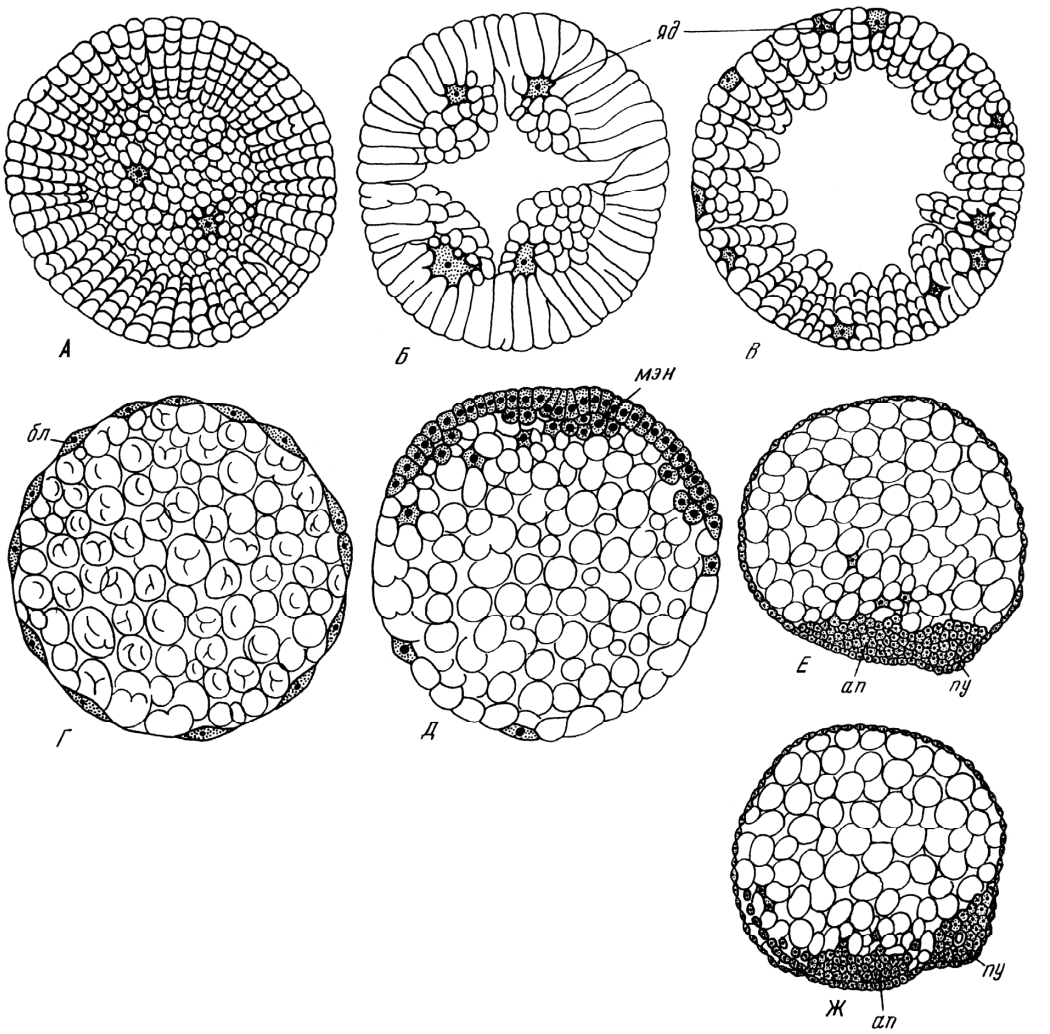


Рис. 162. Развитие *Theridium maculatum* (Иванова-Казас, 1979):
А–В – стадии 2, 8 и 128 энергид дробления соответственно; *Г* – стадия бластодермы;
Д – начало гаструляции. *ап* – анальный полюс; *бл* – бластодерма; *мэн* – мезэнтодерма;
пу – первичный узелок; *яд* – ядра дробления

После образования зародышевого диска у края первичной пластинки образуется выпуклость – первичный узелок, или кумулюс, который определяет спинную сторону зародыша (рис. 164). В области кумулюса под слоем эктодермы находится плотное скопление клеток внутреннего зародышевого листка. Вскоре кумулюс отделяется от первичной пластинки и начинает двигаться к краю зародышевого диска.

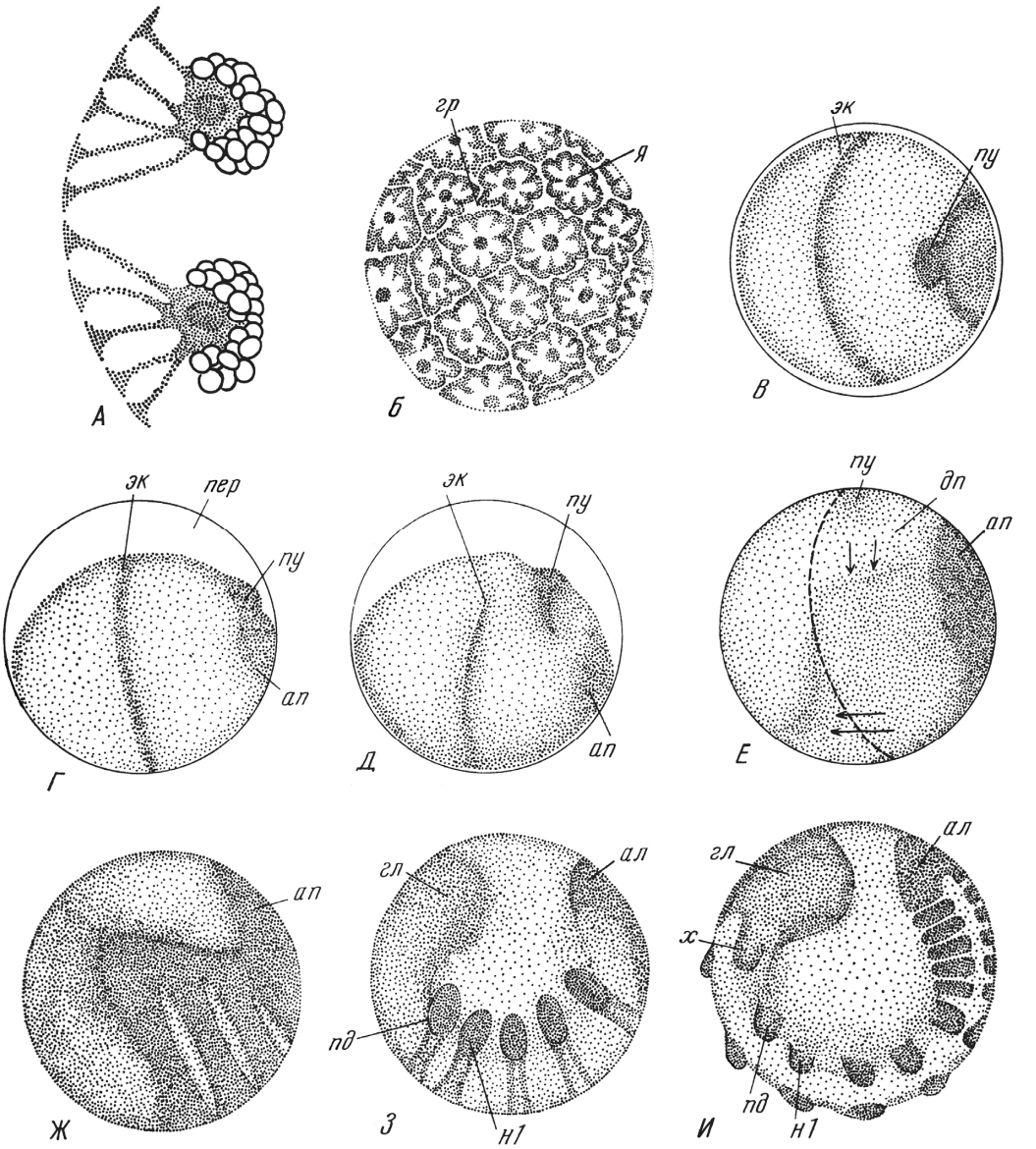


Рис. 163. Развитие *Cupiennius salei* (по Ивановой-Казас, 1979):
А – желточные розетки; *Б* – стадия ранней бластодермы; *В, Г* – образование первичного узелка, вид со спинной стороны и сбоку соответственно; *Д* – смещение узелка вперёд; *Е* – формирование зародышевой полоски; *Ж* – обособление торакальных сегментов; *З* – закладка конечностей; *И* – обособление абдоминальных сегментов. *ал* – анальная лопасть; *ап* – анальный полюс; *гл* – головная лопасть; *гр* – границы клеток бластодермы; *дп* – дорзальное поле; *н1* – зачаток передней ходной ноги; *пд* – зачаток педипальпы; *пер* – перивителлиновое пространство; *пу* – первичный узелок; *х* – зачаток хелицеры; *эк* – экватор; *я* – ядро.
Стрелками показано перемещение клеток, прерывистой линией – положение экватора

Между кумулюсом и первичной пластинкой, называемой теперь анальным полюсом, возникает дорзальное поле – область, в которой поверх желтка располагается лишь тонкий слой клеток. Одновременно распространяется вперед и весь зародышевый диск. По мере удаления от анального полюса кумулюс постепенно уменьшается в размерах и исчезает. Дорзальное поле покрывает сектор почти в 180º, и зародышевый диск превращается в зародышевую полоску.

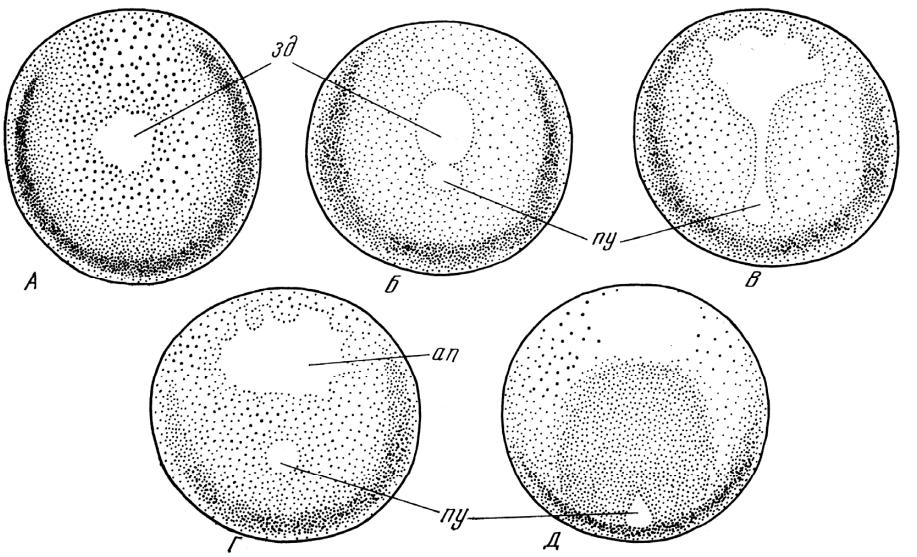


Рис. 164. Образование зародышевого диска и первичного узелка у *Agelena labyrinthica* (по Ивановой-Казас, 1979): *А–Д* – последовательные стадии развития. *ап* – анальный полюс; *зд* – зародышевый диск; *ну* – первичный узелок (кумулюс)

Таким образом, зародышевая полоска формируется в результате двух процессов – передвижения основной массы мезэнтодермы по брюшной стороне зародыша вперёд и одновременного стягивания поверхностных (эктодермальных) клеток к брюшной стороне. Первоначально зародышевая полоска охватывает половину окружности яйца, и в это время начинается её расчленение на сегменты. Сначала образуются метамерные скопления клеток внутреннего листка, позже появляются межсегментные борозды в эктодерме.

Сформированная зародышевая полоска перемещается по поверхности желточной массы. Бластокинез более выражен у высших пауков, зародышевая полоска которых целиком лежит на желтке (рис. 165). К моменту, когда зародышевая полоска достигает своей максимальной длины, её передний и задний концы почти соприкасаются на спинной стороне яйца. На зародышевой полоске появляется медиовентральная бороздка, которая разделяет её на две симметричные половины.

Только головная и хвостовая лопасти остаются цельными. Обе половины зародышевой полоски начинают расходиться и укорачиваться, в результате чего на брюшной стороне между ними просвечивает желток (см. рис. 165, *Б–Д*). Головная и хвостовая лопасти удаляются друг от друга. Затем обе половины зародышевой полоски смыкаются и срастаются на спинной стороне зародыша (смыкание спины), изгибаясь концами к брюшной стороне (см. рис. 165, *Д–Ж*). В результате дальнейшего роста зародышевой полоски в ширину происходит обрастание желтка и на брюшной стороне.

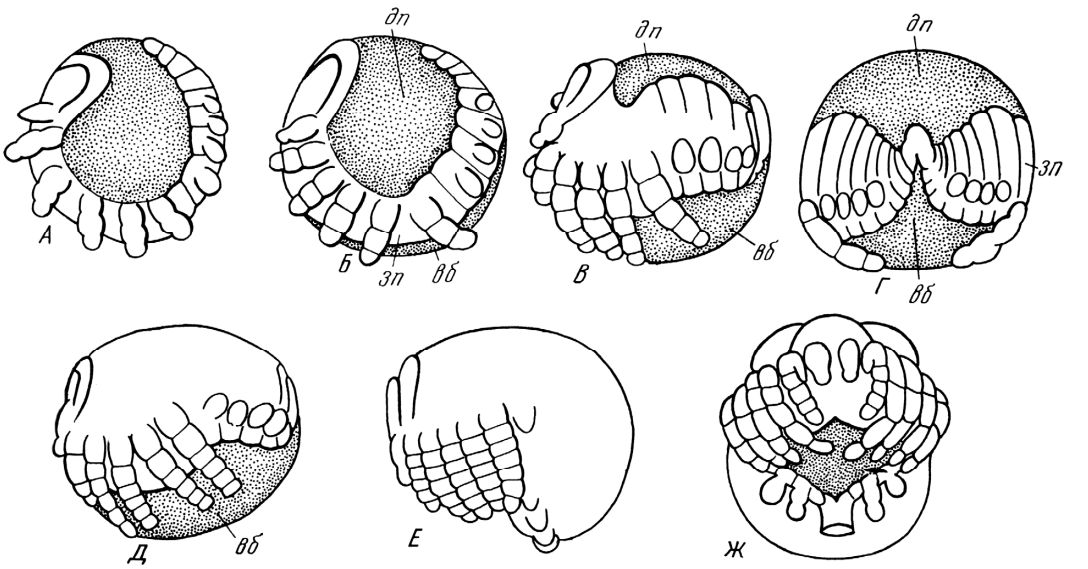


Рис. 165. Бластокинез у *Agelena labyrinthica* (по Ивановой-Казас, 1979):
А–Ж – последовательные стадии; *А–В, Д, Е* – вид в профиль,
Г – вид сзади, *Ж* – вид с брюшной стороны.
вб – вентральная бороздка; *дп* – дорзальное поле; *зп* – зародышевая полоска

Эмбриональное развитие пауков продолжается 2–3 недели. Внешняя форма зародыша к концу эмбриогенеза приближается к окончательной. Во время эмбрионального развития гиподерма выделяет первую кутикулу, которая у большинства пауков сбрасывается вместе с яйцевыми оболочками. Иногда даже внутри яйцевых оболочек зародыш может линять один или два раза. Наличие эмбриональных линек указывает на то, что в эволюции паукообразных произошла эмбрионизация постэмбриональных стадий.

Паучки освобождаются от яйцевых оболочек, но некоторое время могут оставаться в коконе, где ещё один или два раза линяют. Сначала они не питаются, так как в их брюшке остаётся довольно много желтка, но к концу пребы-

вания в коконе наблюдается каннибализм. У них ещё не завершено формирование многих морфологических структур и органов (глаз, коготков на конечностях, чувствительных волосков, недоразвиты паутинные бородавки). Считается, что незавершённость развития новорожденных пауков является результатом вторичного упрощения, связанного с пассивным образом жизни под защитой кокона.

Вышедшие из кокона, но ещё неполовозрелые пауки (стадия нимфы, или преимаго) после ряда линек достигают стадии имаго. У многих пауков линьки происходят и в имагинальной стадии.

Развитие клещей (Acari)

Клещи (Acari) – обширная и довольно разнообразная группа. Считается, что входящие в неё отряды (подотряды) имеют независимое происхождение, что проявляется и в особенностях их развития.

Яичник клещей развивается из двух зачатков, которые обычно сливаются в непарный орган, затем располагаются два яйцевода, непарная матка и половое отверстие.

Растущие ооциты выпячиваются в полость тела и соединяются с яичником только коротким стебельком. Питательные вещества ооциты получают из омывающей их гемолимфы. Затем ооциты переходят в полость яичника, где завершают рост без помощи вспомогательных клеток. Так, оогенез клещей *Argas* относится к солитарному типу, когда растущий ооцит получает все необходимые для него ингредиенты извне – из целомической жидкости и половой железы.

У некоторых клещей (*Caloglyphus*) яичник заполнен синцитиальной питающей тканью, оогенез нутриментарного характера.

У кровососущих клещей (Argasidae, Ixodidae) наблюдается гонотрофическая гармония: кровососание служит стимулом к началу интенсивного оогенеза, который протекает согласованно с процессами пищеварения. Например, у Argasidae каждый акт кровососания обеспечивает созревание и откладку от 50 до 200 яиц. Взрослые самки Ixodidae питаются только один раз, после чего откладывают несколько тысяч яиц и погибают.

У клещей *Ornithodorus*, являющихся переносчиками спирохет – возбудителей клещевого возвратного тифа, наблюдается трансовариальная передача этих микроорганизмов от одного поколения к другому. Спирохеты проникают в растущие ооциты *Ornithodorus* из гемолимфы. После образования хориона их проникновение прекращается. Во время развития зародыша клеща спирохеты делятся редко. Сначала они находятся в массе желтка, потом переходят в зачаток нервной системы, а перед вылуплением личинки начинают проникать в её слюнные железы.

Количество продуцируемых яиц сильно варьирует. Крупные паразитические клещи откладывают сразу несколько сотен или даже тысяч яиц. Мелкие клещи (Tyroglyphoidea) продуцируют мало яиц, созревание и откладка которых сильно растянуты во времени.

Обычно яйца имеют эллипсовидную, реже шаровидную форму. Размеры яиц варьируют в широких пределах и зависят от содержания в них желтка. Для Acariformes характерны мелкие яйца (например, 130 мк у *Tetranychus urticae*). *Pediculopsis graminum* откладывает яйца двух размеров: из более крупных яиц развиваются самки, а из мелких – самцы. Клещи Parasitiformes продуцируют крупные яйца.

Яйца клещей центролецитального типа, одеты плотной оболочкой (хорионом). Осеменение внутреннее и часто осуществляется сперматофорами. У некоторых видов клещей, например у *Cheyletus eruditus*, описан партеногенез.

Дробление яиц у клещей встречается как голобластического, так и меробластического типа. Считается, что возникновение поверхностного типа дробления у клещей связано с накоплением большого количества желтка и увеличением размеров яиц. Но в очень мелких яйцах клещей дробление начинается как полное, а затем заменяется поверхностным. Следовательно, полное дробление у клещей (как и у псевдоскорпионов) возникло вторично в связи с измельчением яиц. Данная ситуация противоположна общепризнанному взгляду, согласно которому в эволюции членистоногих совершался переход от полного дробления к поверхностному.

У некоторых клещей (*Boophilus calcaratus*) дробление начинается только после откладки яиц, у тироглифоидных – в теле матери. У *Pergamasus* яйца откладываются на стадии зародышевой полоски, а у *Pediculopsis* из тела матери иногда выходят половозрелые клещи. У Oribatidae встречается своеобразное «посмертное живорождение», когда самка погибает, а зародыш развивается под защитой её хитинового панциря вплоть до стадии личинки.

Дробление начинается как полное у *Pediculopsis graminum,* Tyroglyphidae*, Cheyletus eruditus, Tetranychus urticae*, но в дальнейшем характер деления сильно изменяется: дробление протекает асинхронно, размеры бластомеров варьируют (рис. 166).

Постепенно исчезают клеточные границы, цитоплазма образует единую сеть, в петлях которой располагается желток. Ядра заключены в самих плазматических тяжах, продолжают делиться и постепенно выходят на поверхность. Переход от полного дробления к поверхностному происходит на стадии 4–8 бластомеров у *Tetranychus urticae,* на стадии 8–16 бластомеров – у *Pediculopsis graminum.* Типичное поверхностное дробление описано у *Boophilus calcaratus, Ixodes, Knemidocoptes mutans, Ornithodorus moubata* и др.

Гаструляция начинается в небольшом участке бластодермы, или зародышевом диске, и протекает по-разному. Например, у *Boophilus* в задней части спинной

стороны яйца из бластодермы выселяется группа крупных клеток энтодермы. Затем по бокам от энтодермального зачатка внутрь врастают два плотных тяжа мезодермальных клеток. У *Cheyletus eruditus,* вероятно, зародышевая полоска образуется путём утолщения бластодермы на брюшной стороне яйца. Сначала из зародышевой полоски выселяются клетки энтодермы, а затем медианная часть зародышевой полоски целым пластом погружается внутрь и даёт начало мезодерме. У *Pediculopsis* зародышевые листки образуются путём деламинации.

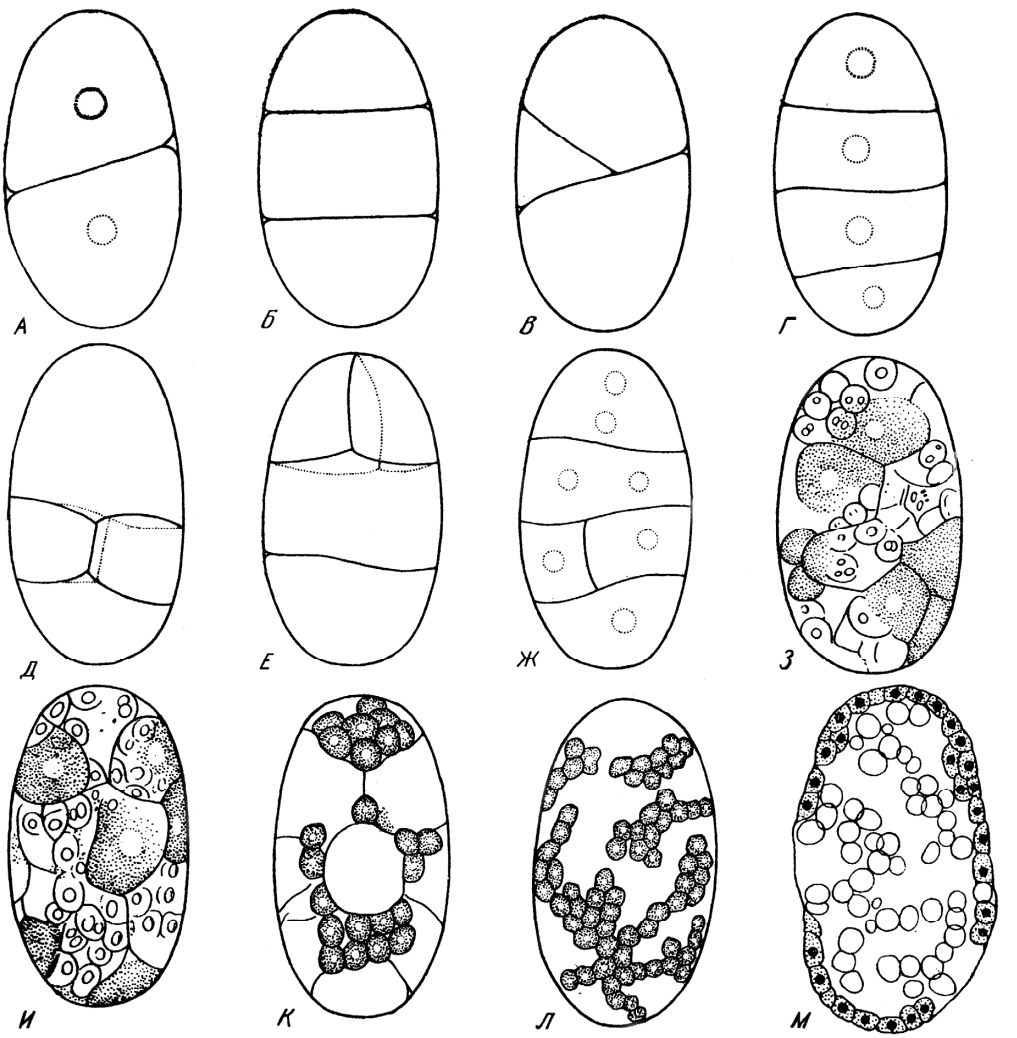


Рис. 166. Последовательные стадии дробления у *Tyroglyphus noxius* (по Ивановой-Казас, 1979):
А – стадия 2 бластомеров; *Б, В* – стадии 3 бластомеров; *Г–Е* – стадии 4 бластомеров;
Ж – стадия 6 бластомеров; *З–И* – переход к поверхностному дроблению;
К–Л – размножение поверхностных клеток; *М* – формирование бластодермы

Как и у других паукообразных, на зародышевой полоске клещей появляется медианная бороздка, разделяющая её на две половины. Однако у большинства клещей расхождения половин не происходит. Бластокинез сводится только к сокращению зародышевой полоски, которая становится короткой и компактной. Считается, что её перемещение и уменьшение происходят в результате ритмических сокращений всего зародыша.

Последовательность расчленения зародышевой полоски и закладки конечностей у разных видов клещей различна. Например, у *Tyroglyphus* сначала появляются две поперечные бороздки, ограничивающие сегмент педипальп, затем – три поперечных утолщения, на которых образуются зачатки трёх пар ходных ног. Всё остальное тело остаётся несегментированным. У *Pediculopsis* и *Ornithodorus*, наоборот, сначала обособляются сегменты трёх первых пар ног, затем одновременно сегменты педипальп и четвёртой пары ног и, наконец, сегмент хелицер. В такой же последовательности образуются и сами конечности. У *Knemidocoptes* зародышевая полоска расчленяется на головную и хвостовую лопасти и несегментированную «брюшную полоску», расположенную между лопастями. Зачатки хелицер и педипальп появляются раньше зачатков ходных ног.

У *Boophilus* сегментация зародышевой полоски выражена неясно. Внешним признаком сегментации просомы служат конечности, появляющиеся одновременно. Мезодерма просомы сначала представлена беспорядочно рассеянными клетками, которые позднее собираются в парные метамерные группы и входят в зачатки конечностей. Так возникают целомические мешки, открытые со стороны желтка. Другое происхождение имеет мезодерма в опистосоме. Сначала от основной массы мезодермы хвостовой лопасти обособляются мезодермальные клетки парными группами, соответствующими отдельным сегментам. Каждый «полусегмент» состоит из двух слоёв клеток с щелевидной целомической полостью между ними. В эктодерме опистосомы сегментация выражена слабо. Следовательно, существуют различия в способе формирования сегментов просомы и опистосомы: в просоме все сегменты (конечности) формируются одновременно, и сегментация мезодермы носит зависимый характер (характерно для ларвальных сегментов); в опистосоме мезодермальные сегменты (сомиты) изначально обособлены и отделяются последовательно один за другим от первичной мезодермы (характерно для постларвальных сегментов). Метамерия мезодермы и целомические полости после сокращения зародышевой полоски исчезают. Большая часть мезодермальных клеток идёт на построение мускулатуры.

Внешняя сегментация тела во взрослом состоянии сохраняется только у немногих примитивных клещей (например, у Acariformes). У большинства клещей внешняя сегментация, неясная с самого начала, в процессе развития всё более сглаживается. При этом более ясным становится вторичное разделение тела на отделы, или **т а г м ы**, количество и типы которых различны у разных представителей.

Обычно первоначально закладываются четыре пары ходных ног, зачатки которых достигают значительной длины и начинают расчленяться. Немного позже четвёртая пара ног редуцируется, при этом конечности сокращаются в размерах и втягиваются внутрь, превращаясь в две бесформенные клеточные массы. Причины временного отсутствия четвёртой пары ног (редукция или задержка развития) многими авторами трактуется по-разному, но пока этот вопрос остается неясным. В результате из яйца выходит личинка, имеющая только три пары ходных ног, т.е. шестиногая личинка. Только во время линьки, когда личинка превращается в нимфу, четвёртая пара ног снова восстанавливается.

Исходный тип постэмбрионального развития клещей, как предполагается, включал шесть стадий: две личиночные (предличинка и личинка), три нимфальные (прото-, дейто-, тритонимфа) и заключительную стадию имаго (прозопон) и сопровождался анаморфозом. Но предличинка (первая личиночная стадия) у основной массы клещей сильно упрощена, или эмбрионизована, или вообще не сохранилась. Следы этой первой личиночной стадии чаще встречаются у Acariformes.

Так, у некоторых клещей (Unionicola = Ataxbonzi) ещё во время эмбрионального развития выделяется первая кутикула, имеющая форму мешка, в котором находится яйцо. После сбрасывания хориона первая кутикула заменяет яйцевую оболочку, а потому называется дейтовум – вторичное яйцо, из которого позднее выходит шестиногая личинка. То есть в развитии клещей имеет место эмбриональная линька (Acariformes, Parasitiformes).

Последующее развитие клещей (шестиногой личинки) сложное и сильно варьирует, что выражается в таких явлениях, как дальнейшая эмбрионизация, неотения и редукция последних стадий развития, выпадение некоторых нимфальных стадий, превращение нимфальных стадий в покоящиеся.

Так, эмбрионизация, выражающаяся в двух вариантах, известна у *Pediculopsis graminun*. В первом варианте шестиногая личинка выходит одновременно из хориона и тела матери и начинает самостоятельно питаться. Затем личиночная кутикула отслаивается, конечности вытягиваются из кутикулярных чехлов, прижимаются к телу и внешне становятся неразличимы. На поверхности тела выделяется новая кутикула – толстая мешкообразная аподерма, а личиночная мускулатура подвергается гистолизу. Эта покоящаяся стадия – **калиптостаз** – соответствует протонимфе. Дальше самки проходят ещё одну нимфальную стадию, а самцы сразу превращаются в имаго. Второй вариант развития *Pediculopsis* характеризуется ещё большей эмбрионизацией – стадии личинки и нимфы протекают внутри хориона и тела матери: желточная и внутриутробная эмбрионизация.

У тироглифоидных клещей дейтонимфа превращается в так называемый **гипопус**, который имеет упрощённое строение, мало подвижен и не питается. Различают гипопусы покоящиеся и расселительные. Покоящиеся гипопусы иногда полностью лишены конечностей, находятся как бы в инцистированном состо-

янии и служат для переживания неблагоприятных условий. Расселительные – имеют специальные органы для прикрепления к подвижным животным (насекомым, птицам), с помощью которых гипопусы расселяются. У некоторых стадия гипопуса имеет факультативный характер.

У клещей-краснотелок (Trombidiidae) и водных клещей (Hydrachnellae) покоящимися стадиями стали прото- и тритонимфа. На этих стадиях – калиптостазах – под покровом плотной хитиновой оболочки (аподермы) происходят процессы гистолиза и гистогенеза. У Parasitiformes постэмбриональное развитие протекает проще и меньше варьирует. Шестиногая личинка проходит две нимфальные стадии и имаго. Только у аргазовых клещей происходит вторичное увеличение нимфальных стадий.

В общем постэмбриональное развитие клещей отличается большой сложностью, в отличие от других паукообразных. Наряду с сохранением примитивных признаков (остаточный анаморфоз) у них наблюдается много черт специализации, а именно: общее сокращение числа линек, а следовательно, стадий; появление, пока по неизвестным причинам, шестиногой личинки; переход некоторых нимфальных стадий в пассивное состояние с функциями переживания неблагоприятных условий, расселения, гистолиза и гистогенеза.

Особенности развития паукообразных

Яйца большинства паукообразных богаты желтком и относятся к центролецитальному типу, за исключением скорпионов, которые имеют телолецитальные яйца. Иногда наблюдается вторичное уменьшение размеров яиц и обеднение их желтком, например у скорпионов и псевдоскорпионов, в связи с питанием за счёт матери и у некоторых клещей из-за уменьшения размеров тела. В этих случаях дробление становится полным, причём иногда образуется бластодерма (например, у псевдоскорпионов и клещей). У большинства паукообразных дробление поверхностного типа.

Гаструляция обычно протекает путём иммиграции мезэнтодермальных клеток из ограниченной области бластодермы, где часто появляется временная бластопоральная ямка. Позже мезэнтодермальный зачаток дифференцируется на мезодерму и энтодерму. Только у клещей мезодерма и энтодерма формируются независимо, хотя на одном и том же месте. У скорпионов образование зародышевых листков часто происходит путём деламинации.

Практически у всех паукообразных образуются желточные клетки, представляющие собой специализированную часть энтодермы и способствующие усвоению желтка. Обособление этих клеток может происходить на разных стадиях развития, а степень их специализации отличается у разных видов. Наиболее

примитивным считается вариант, когда желточные клетки способны формировать дефинитивную среднюю кишку.

У скорпионов центральная часть бластодиска превращается в зародышевый диск, а его периферические части идут на построение эмбриональных оболочек – амниона и серозы, функции которых до конца не выяснены. У псевдоскорпионов эмбриональная оболочка образуется во время дробления и выполняет трофическую функцию. Только у скорпионов и псевдоскорпионов имеются настоящие внезародышевые органы. Вероятно, в этих двух отрядах эмбриональные оболочки появились независимо.

У организмов с поверхностным типом дробления многослойный зародышевый диск образуется путём стягивания клеток бластодермы к бластопоральной области и иммиграции мезэнтодермы внутрь. В области зародышевого диска происходят все основные формообразовательные процессы. Оставшиеся за пределами зародышевого диска участки тонкой бластодермы, не являющиеся внезародышевыми, в дальнейшем развитии участвуют в образовании кожных покровов.

Зародышевый диск вытягивается и преобразуется в зародышевую полоску, которая сегментируется. У большинства паукообразных чётко различаются зона роста и две группы сегментов – ларвальные и постларвальные. Однако процесс сегментации протекает под покровом яйцевых оболочек – так называемый скрытый анаморфоз. Только у некоторых клещей несколько последних сегментов формируются во время постэмбриогенеза.

У паукообразных граница между ларвальными и постларвальными сегментами непостоянна и обычно проходит между VI и VII сегментами (граница просомы и метасомы), в отличие от трилобитов, у которых граница расположена между IV и V сегментами. Вероятно, в процессе эволюции онтогенеза паукообразных (и вообще членистоногих) значение зоны роста постепенно ослабевает в связи с накоплением в яйце желтка и явлением эмбрионизации. Число сегментов, развивающихся за счёт зоны роста, сокращается, а число сегментов, развивающихся по типу ларвальных, утрачивает значение устойчивого признака, характеризующего большие группы животных.

Постэмбриональное развитие у большинства паукообразных прямое, число линек невелико. Незрелые стадии (нимфы) мало отличаются от взрослых животных. Вероятно, причиной этого является переход к жизни на суше, а метаморфоз у клещей связан с приспособлением к паразитизму. У немногих хелицеровых (Chelicerata) постэмбриональное развитие протекает с метаморфозом и сопровождается ростом и регулярными линьками, например у низших представителей – мечехвостов, а у высших – только у клещей (личинки, нимфы, имаго).

В эмбриологическом отношении паукообразные (пауки, жгутоногие, сенокосцы) образуют достаточно однородную группу (кроме скорпионов). Клещи отличаются в основном более специализированным характером постэмбрионально-

го развития. Псевдоскорпионы характеризуются некоторыми эмбриологическими особенностями, имеющими адаптивный характер в связи с особыми условиями питания зародыша.

Развитие скорпионов значительно отличается от такового других паукообразных и характеризуется наличием телолецитальных яиц, дискоидального дробления, гаструляции, протекающей по типу деламинации, а также зародышевых оболочек. Эти особенности развития свидетельствует не столько о примитивности скорпионов, сколько об их раннем обособлении от общего предка паукообразных и дальнейшей независимой эволюции.

Подтип Tracheata – Трахейнодышащие

Подтип Tracheata включает две большие родственные группы, происходящие от кольчатых червей, – многоножки и насекомые.

У Трахейнодышащих, являющихся воздушно-наземными обитателями и дышащими при помощи трахей, развитие отличается большим разнообразием, специфическими особенностями, обусловленными преимущественно дефицитом влаги.

Надкласс Myriapoda – Многоножки

Многоножки – более примитивная группа Трахейнодышащих, в значительной степени сохранившая черты червеобразных предков.

Многоножки включают четыре независимых друг от друга и однородных внутри себя класса: Chilopoda – губоногие многоножки, Diplopoda – двупарноногие многоножки, Pauropoda – пауроподы и Symphila – симфилы.

Для многоножек характерны совершенный головной отдел, образованный из одинакового количества гомологичных сегментов, и длинное, более или менее гомономно-метамерное туловище.

У большинства многоножек постэмбриональное развитие в основном с анаморфозом, когда отродившаяся из яйца молодь имеет неполное число сегментов и ног, которые восполняются в процессе роста и линек. И только у некоторых (сколопендр) развитие может быть прямым.

Многоножки наиболее сходны с кольчатыми червями и сохраняют существенные черты исходного состояния. Но вместе с тем многоножки достигли высокого совершенства и послужили основой для формирования насекомых. Именно многоножки первыми из членистоногих освоили сушу и приобрели необходимые приспособления для наземного обитания, которые передали насекомым в процессе эволюции. Наиболее значимыми процессами в биологическом прогрессе многоножек являются эмбрионизация развития и эволюция онтогенеза в целом.

Сходными с кольчецами являются губоногие многоножки (Chilopoda). Однако, сохранив многие черты, характерные для аннелид, губоногие являются в настоящее время наиболее совершенной группой многоножек. Вероятно, Chilopoda отделились от других групп многоножек на очень ранних этапах эволюции.

Многоножки Symphila рассматриваются как группа, наиболее близкая к насекомым. Стабилизация числа туловищных сегментов у многоножек Symphila и насекомых, вероятно, произошла самостоятельно, и насекомые развились от симфилоподобных многоножек с бóльшим количеством сегментов тела, чем у современных Symphila. По совокупности морфологических и онтогенетических признаков многоножки Symphila гораздо ближе к насекомым, чем многоножки других классов (Diplopoda, Pauropoda). В то же время Symphila обнаруживает сходство и с Chilopoda, поэтому морфологический ряд от кольчатых червей до насекомых может быть представлен следующим образом: Annelida – … – Chilopoda – … – Symphila – … – Insecta.

В данном морфологическом ряду наблюдаются отдельные состояния последовательного совершенствования организации посредством **цефализации** (достигнутой у Chilopoda), **олигомеризации** (достигнутой у Symphila) и **тагматизации** (свойственной только насекомым).

Представители классов Diplopoda и Pauropoda, вероятно, далеки от предполагаемых предков насекомых. Для этих организмов характерны следующие особенности: черты специализации, регресс, малая подвижность, развитие средств пассивной защиты. Если рассматривать происхождение многоножек от общего предка, то, вероятно, Diplopoda и Pauropoda разошлись с предполагаемыми предками насекомых гораздо позже, чем Chilopoda, но раньше, чем Symphila. Считается, что многоножки произошли от первичноводных форм, сохранивших личиночный тип развития. Причём разделение предков современных групп многоножек произошло, вероятно, ещё в водной среде, до освоения суши, а потомки многоножек – насекомые – сформировались как наземные существа, первоначально связанные в своём развитии и по образу жизни с почвой.

Класс Chilopoda – Губоногие многоножки

Губоногие многоножки раздельнополы. Оплодотворение сперматофорное или наружно-внутреннее. Губоногие многоножки откладывают яйца на землю под упавшие стволы деревьев, под кору и камни, в ямки, вырытые самкой перед откладкой яиц.

Яйца округлые, реже эллиптические, с прозрачным хорионом и сравнительно богаты желтком, могут достигать значительных размеров (например, у *Scolopendra* диаметр яйца 3–4 мм). Эмбриональное развитие проходит в яйцах, защищённых телом матери.

Дробление яиц у губоногих многоножек представляет собой своеобразное сочетание полного и поверхностного типов (рис. 167). Сначала происходит ряд последовательных делений ядра яйца, не сопровождающихся делением цитоплазмы. В результате образуется большое количество ядер дробления, которые остаются в центре яйца вместе с окружающими их участками плазмы (см. рис. 167, *А*). После 6–7-го деления разделения на бластомеры ещё не происходит, а вся масса желтка распадается на большое количество желточных пирамид (см. рис. 167, *Б*, *В*).

Разделение яиц на желточные пирамиды рассматривается как запоздавший цитокинез шестого деления дробления. Далее часть ядер переходит в желточные пирамиды и остается вблизи их вершин – образуются желточные бластомеры. Другие ядра продвигаются между пирамидами к поверхности яйца, продолжают делиться, образуя скопления в местах выхода, на границах желточных пирамид (см. рис. 167, *Г*). Эти скопления особенно многочисленны на вегетативном полюсе яйца, образуют непрерывный слой бластодермы – зачаток зародышевой полоски (см. рис. 167, *Г*, *Д*). На анимальном полюсе яйца процесс образования бластодермы идёт более медленно. Таким способом образуется зародышевая полоска, например у *Geophilus*. В момент своего обособления зародышевая полоска охватывает значительную часть периферии яйца, имеет зачатки головных долей и туловища (протокорма), слабо ограниченного от остальной бластодермы (см. рис. 167, *Д*).

У *Scolopendra* и *Rhysida* описан другой способ образования зародыша: зародышевая бластодерма представляет собой небольшое и недифференцированное зародышевое пятно (бластодиск), чётко отграниченное от остальной внезародышевой (экстраэмбриональной) бластодермы.

Различия проявляются и в дальнейшем процессе сегментации. Так, у *Geophilus* выделение сегментов не сопровождается значительным удлинением зародышевой полоски. Сегменты дифференцируются внутри неё, по мере распространения волны сегментации (см. рис. 167, *Е, Ж*). У сколопендр появление каждого нового сегмента сопровождается соответствующим удлинением зародышевой полоски на расстояние одного сегмента (рис. 168). Различию способов сегментации соответствует анаморфный или эпиморфный характер постэмбриональных процессов.

По характеру образования все сегменты тела распадаются на две группы. Первая группа включает сегменты, которые образуются до начала деятельности зоны нарастания – 4 или 5 головных сегментов и 3 хвостовых (ларвальных сегмента). Между ними располагаются остальные туловищные сегменты, отделившиеся от зоны нарастания (постларвальные сегменты).

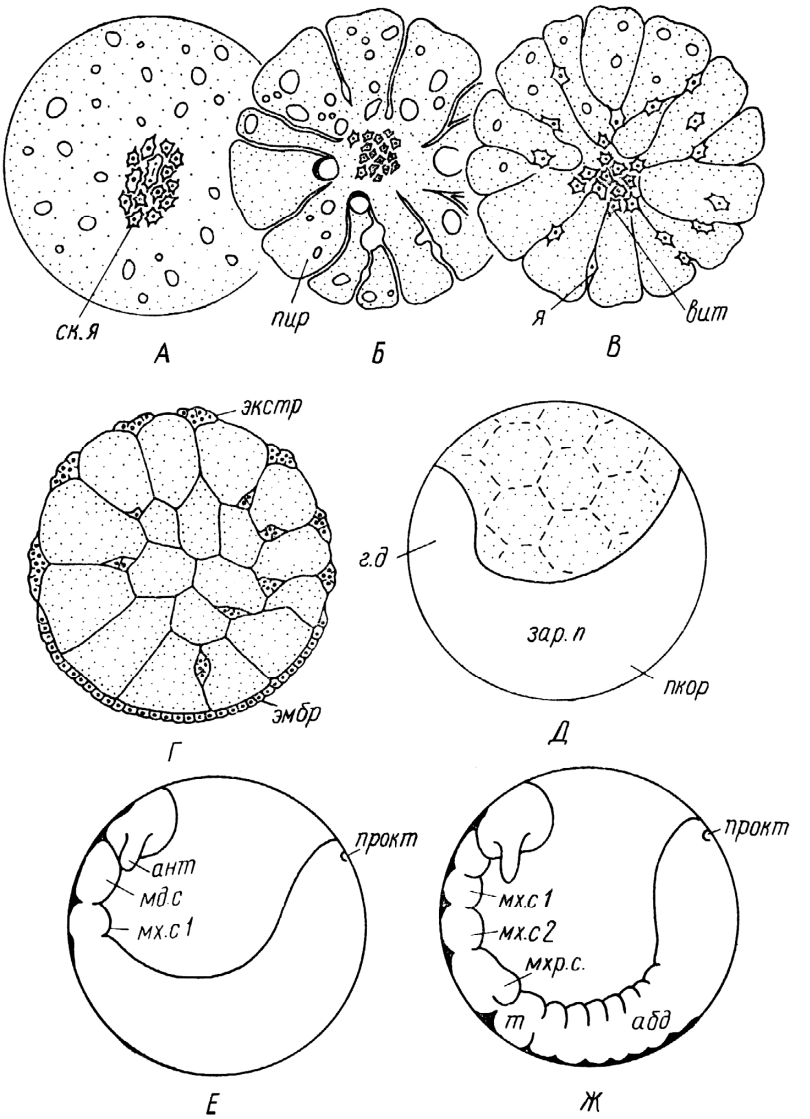


Рис. 167. Дробление яйца и формирование зародышевой полоски у *Geophilus* (по Захваткину, 1975): *А* – образование внутрижелточного скопления ядер; *Б* – разделение яйца на желточные пирамиды; *В* – миграция ядер дробления к периферии и выделение ядер желточных клеток; *Г* – выход ядер на периферию желтка и образование бластодермы; *Д* – оформление зародышевой полоски; *Е*, *Ж* – сегментация зародышевой полоски. *антн* – антенны; *вит* – желточные клетки; *г.д* – головные доли; *зар.п* – зародышевая полоска; *мд.с* – сегмент мандибул; *мх.с 1, мх.с 2, мхр.с, т, абд* – сегменты первых и вторых максилл, ногочелюстей, грудного и брюшного отдела соответственно; *пир* – желточные пирамиды; *пкор* – протокорм; *прокт* – проктодеум; *ск.я* – скопления ядер; *экстр* – экстраэмбриональные клетки; *эмбр* – эмбриональная бластодерма; *я* – ядра

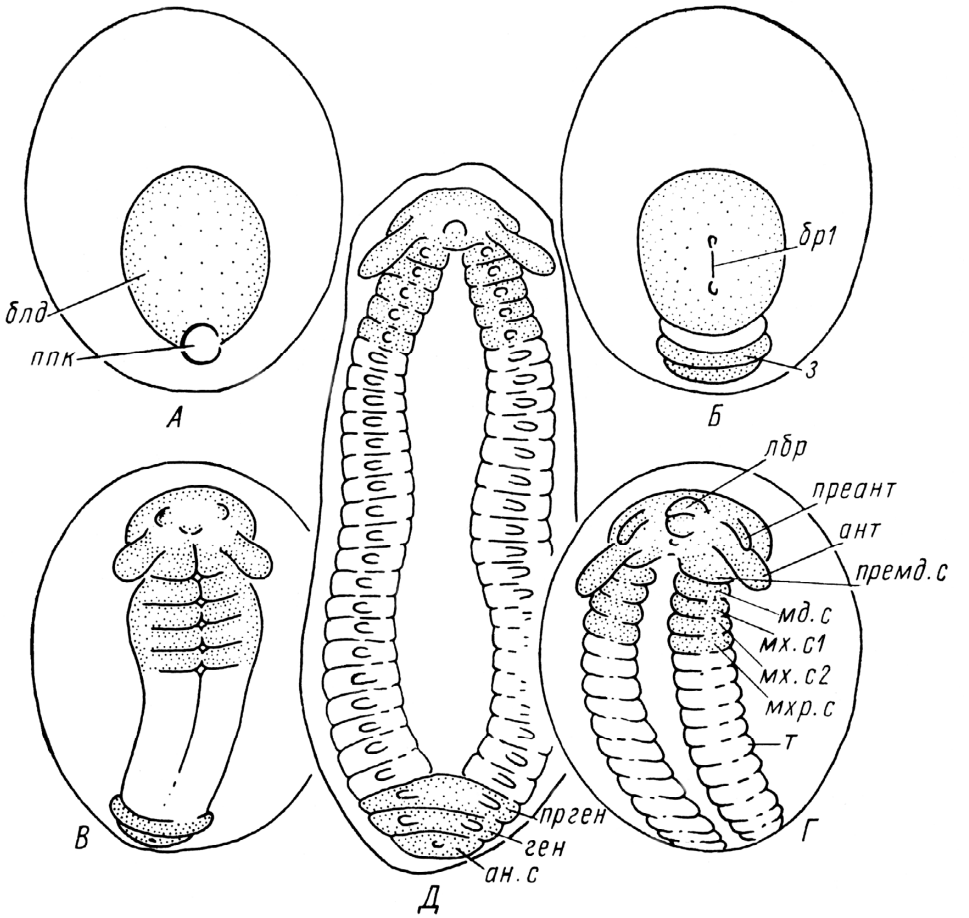


Рис. 168. Развитие сколопендры *Rhysida* (по Захваткину, 1975):
А – формирование зародышевого пятна – бластодиска и обособление полового зачатка;
Б – формирование первичной бороздки, оформление зоны нарастания и выделение первого постларвального сегмента (без штриховки); *В*, *Г* – процесс сегментации;
Д – расщепление зародышевой полоски на две половины. *ант* – антенны; *блд* – бластодиск;
бр1 – первичная бороздка; *з* – зона нарастания; *лбр* – лабрум; *ппк* – половой зачаток;
прген, ген, ан.с – предгенитальный, генитальный и анальный сегменты; *преант* – преантенны;
премд.с, *мд.с*, *мх.с1*, *мх.с2*, *мхр.с, т* – премандибулярный, мандибулярный, максиллярные, ногочелюстной и туловищные сегменты

У *Scolopendra* все 23 туловищных сегмента образуются в эмбриональный период, следовательно, постэмбриогенез носит характер эпиморфоза. Вышедшая из яйцевых оболочек молодая особь обладает тем же числом конечностей, как и взрослая многоножка. Следы личиночного развития здесь не выражены, и развитие считается неличиночным.

У других представителей Chilopoda, например у *Lithobius*, образование сегментов завершается уже после вылупления из яйца. Постэмбриогенез сложный и носит характер анаморфоза. Из яйца выходит организм, состоящий только из 12 сегментов. В течение постэмбрионального развития образуются шесть новых сегментов тела, и весь период разделяется на 14 возрастов. Анаморфное наращивание сегментов происходит лишь до седьмого возраста, после чего постэмбриогенез становится эпиморфным. Тем не менее число члеников антенн и количество фасеток глаза продолжает возрастать до 11-го возраста. Это явление, обладающее некоторым сходством с наращиванием сегментов тела, получило название органоанаморфоза.

Таким образом, онтогенез Chilopoda характеризуется глубокой эмбрионизацией развития и значительной перестройкой процессов формообразования. Яйца обогащаются желтком, возникает поверхностное дробление и значительная миробластичность дробления. Вместе с тем некоторые процессы органогенеза обнаруживают фундаментальное сходство с кольчатыми червями.

Класс Symphila – Симфилы

Симфилы раздельнополы, осеменение протекает своеобразно. Самка захватывает челюстями сперматофор, отложенный самцом, и заполняет спермой семяприёмники, образованные впячиваниями покровов на челюстях. Откладывая яйцо, самка придерживает его мандибулами и максиллами и изливает на него содержимое семяприёмников. Яйца откладываются поодиночке или небольшими группами, часто в разлагающиеся субстраты. Яйца обычно сферической формы, содержат небольшое количество желтка, покрыты твёрдым хорионом и имеют размер до 0,37 мм в диаметре.

Дробление полное, более или менее равномерное, с элементами спиральности (наличие полярных спаек бластомеров), в результате которого образуется бластула с небольшим бластоцелем (рис. 169, *А*, *Б*).

На стадии приблизительно 100 бластомеров некоторые клетки делятся тангенциально. Внутренние, более крупные клетки вскоре сливаются в синцитий, и полость дробления исчезает. Часть внутренних клеток дегенерирует, а из оставшихся впоследствии образуются жировое тело и эпителий средней кишки. Клетки наружного слоя продолжают делиться и образуют эпителий на поверхности яйца, который, вероятно, не гомологичен бластодерме. Вскоре первоначальный эпителий покрывается более мелкими клетками бластодермы.

Образовавшаяся бластодерма имеет разную толщину: клетки на вентральной поверхности в два раза выше клеток на дорзальной поверхности. Утолщённая вентральная бластодерма представляет собой недифференцированную зародыше-

вую полоску, а дорзальная бластодерма – провизорную стенку тела. Зародышевая полоска обладает слабо выраженными головными долями и протокормом.

Далее происходит формирование двух латеральных борозд, постепенно углубляющихся в желток. Со дна борозд выселяются будущие клетки мезодермы. Постепенно обе борозды встречаются на вентральной стороне яйца и формируют единую борозду, в результате чего зародышевая полоска сгибается пополам (рис. 169, *В*). К этому моменту зародышевая полоска охватывает большую часть поверхности яйца.

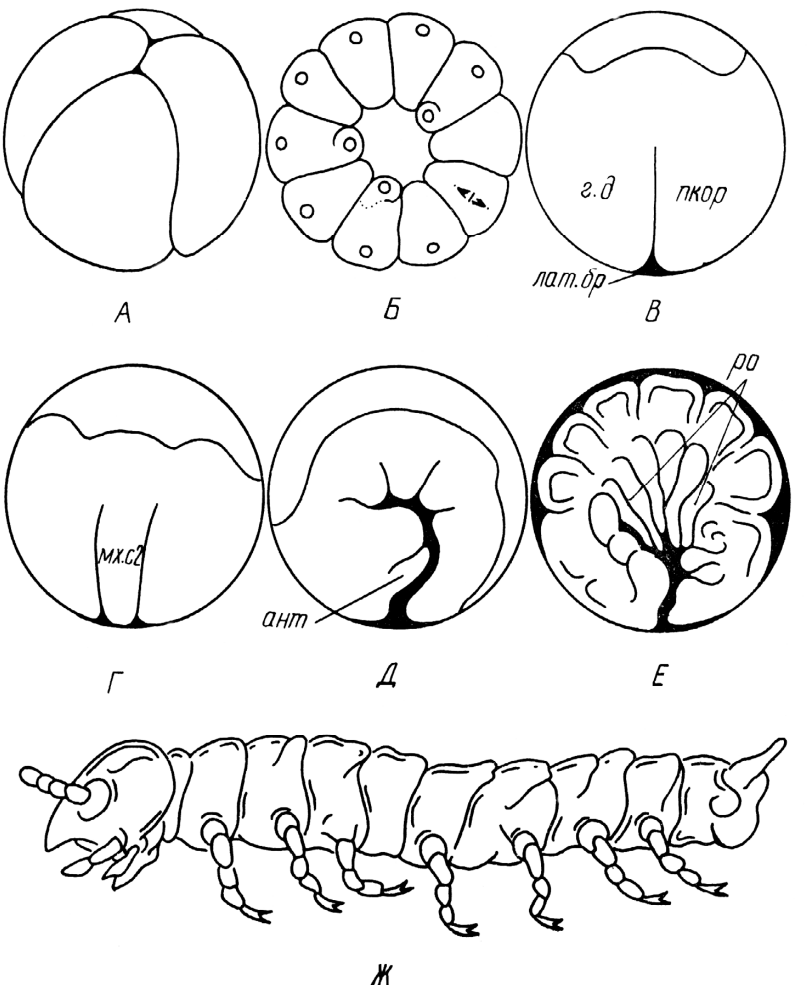


Рис. 169. Эмбриогенез *Hanseniella* (по Захваткину, 1975): *А* – стадия 4 бластомеров; *Б* – бластула; *В* – формирование центрального изгиба и обособление зародышевой полоски; *Г–Е* – сегментация зародышевой полоски; *Ж* – многоножка, вышедшая из яйца. *ант* – антенна; *г.д* – головные доли; *лат.бр* – латеральная борозда; *мх.с 2* – лабиальный сегмент (сегмент максилл 2); *пкор* – протокорм; *ро* – ноги

Борозда вентрального изгиба разграничивает головной отдел зародышевой полоски и протокорм, образуется лабиальный сегмент. В головном отделе становятся заметными мезодермальные сомиты в трёх челюстных сегментах, тогда как межсегментные перетяжки в эктодерме ещё не оформлены. Постепенно волна сегментации распространяется на впереди и позади лежащие области зародышевой полоски (рис. 169, *Г–Е*). В головном отделе формируются ещё три сегмента, в протокорме – семь сегментов, которые выделяются последовательно спереди назад. После образования шести сегментов протокорма хвостовая лопасть расчленяется на преанальный и анальный сегменты.

Зачатки мезодермальных элементов, отделившиеся от латеральных борозд, постепенно превращаются в две полоски, расположенные под несегментированной зародышевой полоской. На конце зародышевой полоски мезодерма представлена диффузным скоплением клеток, которое преобразуется в зону нарастания. После завершения эмбриогенеза образуется пять новых сегментов тела.

По мере развития сегментации и дифференциации мезодермы происходит некоторое уменьшение зародышевой полоски, которая становится плотной и компактной. Формирование мезодермальных сомитов приводит к появлению межсегментных границ в протокорме. В головной области развиваются мандибулы и максиллы. Антенны образуются в виде двух бугорков позади стомодеума. После завершения сегментации в состав головы входит оформленный лабиальный сегмент с хорошо развитыми придатками. На туловищных сегментах развиваются зачатки ног, на преанальном – зачатки церков, на анальном – небольшие бугорки, гомологичные придаткам впереди лежащих сегментов.

Вылупляющийся из яйца организм имеет девять туловищных сегментов и семь пар ног (рис. 169, *Ж*). На четвёртом, шестом и восьмом туловищных сегментах имеется по два склеротизованных тергита. Относительная неразвитость вылупляющегося организма напоминает таковое состояние Chilopoda.

Постэмбриональное развитие анаморфное. Каждый новый сегмент образуется в результате линьки, причём сначала закладываются вентральная часть сегмента и зачатки придатков, а после следующей линьки – спинная часть сегмента. Количество линек может достигать 40, например у *Scutigerella immaculata*, а продолжительность жизни во взрослом состоянии составляет шесть и более лет.

Развитие Symphila в отличие от эмбриогенеза Chilopoda имеет целый ряд особенностей, например: относительная бедность яиц желтком, более выраженная голобластичность дробления и развития, раннее формирование борозды вентрального изгиба, ранний распад целомических мешков, отсутствие расщепления зародышевой полоски. Все эти признаки в большей степени напоминают эмбриогенез Chilopoda с анаморфным типом развития, чем с эпиморфным.

Класс Diplopoda – Двупарноногие многоножки

Двупарноногие многоножки также раздельнополы, оплодотворение сперматофорное, встречается партеногенез. Многоножки откладывают яйца в землю, сырые места под сучья, камни и др. Но у некоторых существуют сложные гнёзда, которые они устраивают на листьях или древесной коре (*Polydesmus*). У одних яйца откладываются склеенными в комки (*Julus*), у других – одиночно, окружённые капсулой из полужидких выделений задней кишки (*Glomeris*). Яйца богаты желтком, но его количество меньше, чем у сколопендр.

Дробление полное или поверхностное, в зависимости от количества желтка в яйце. Так, у *Polydesmus, Polyxenus* и *Strongylosoma* дробление полное с элементами спиральности. В результате образуется морула. Примерно на стадии 60 клеток путём деламинации образуются зародышевые листки. Внутренние клетки соответствуют энтодерме, а периферийные клетки преобразуются в бластодерму. Размножающиеся клетки бластодермы образуют два латеральных скопления округлой формы, которые сближаются друг с другом на вентральной стороне яйца и объединяются в зародышевую полоску. Миробластичность развития отчётливо выражена: зародышевая полоска охватывает яйцо полукольцом. Сначала на ней формируются головные доли, затем три сегмента. Хвостовая лопасть с зоной нарастания некоторое время не распадается на сегменты. По мере выделения новых сегментов в них формируются целомические мешки. Посередине зародышевой полоски намечается продольная борозда, преобразующаяся в утолщённый желоб, который погружается внутрь и становится зачатком средней кишки. В это же время зародышевую полоску рассекает борозда вентрального изгиба, которая углубляется и приводит к выворачиванию полоски в желток. Одновременно со сгибанием зародышевой полоски на вентральную сторону выделяется первая эмбриональная кутикула.

У *Platyrhacus* дробление поверхностного типа. Клетки на вентральной стороне образовавшейся бластодермы делятся более интенсивно, в результате чего возникает их эллиптическое скопление – бластодиск. Бластодиск впоследствии удлиняется и разделяется на головные доли, массивную хвостовую лопасть и несегментированную промежуточную область. Далее возникают сегменты головного отдела, а затем и туловищного. В головном отделе выделяются сегменты антенн, мандибул, максилл, а также постмаксиллярный сегмент, за которым следуют три грудных диплосегмента. В каждом диплосегменте в отличие от нормального сегмента происходит удвоение некоторых компонентов. Так, для диплосегментов грудного отдела характерно наличие двух пар целомических мешков, но только одной пары ног. Диплосегменты, расположенные непосредственно за грудными, несут по две пары ног. На данном строении и основано название класса Diplopoda. Диплометамерия – характерная особенность двупарноногих многоножек.

Процесс образования кишечника у *Platyrhacus* отличается от такового у *Polydesmus* и происходит следующим образом. К началу сегментации в районе будущего стомодеума начинается активная пролиферация клеток будущей энтодермы, которые внедряются в желток и двигаются по направлению к заднему концу зародышевой полоски. В результате образуется тонкий шнур, превращающийся в кишечную трубку. В процессе формирования кишечника и сегментации зародышевой полоски начинается пролиферация клеток в районе межсегментных границ. Эти клетки выходят из эктодермы и собираются в рыхлые массы мезенхимы, преобразующиеся в целомические мешки. Последующие процессы развития *Platyrhacus* протекают сходно с таковыми у *Polydesmus*.

Дробление *Julus* поверхностного типа, но сопровождается распадом желтка на отдельные шары. Часть ядер дробления выходит на поверхность и формирует там клетки бластодермы, другая часть ядер с окружающей плазмой образует клетки висцеральной и соматической мезодермы и эпителия средней кишки. То есть процесс образования мезодермы и энтодермы своеобразен и напоминает способ образования желточных клеток.

Из яйца выходит характерная для двупарноногих многоножек 6-ногая личинка, отличающаяся от взрослой формы неполным числом сегментов, т.е. у двупарноногих развитие с признаками личиночного. Первая пара конечностей соответствует первому, вторая – третьему, третья – четвёртому туловищным сегментам. Второй сегмент лишён конечностей. Задний отдел тела личинок очень короткий и состоит из немногих (трёх, четырёх) сегментов без конечностей. Головные конечности личинки сильно изменены: антенны и мандибулы становятся соответствующими частями у взрослой многоножки; максиллы и участки постмаксиллярного сегмента формируют так называемый гнатохилярий. У двупарноногих личинка может обладать большим числом ног. Так, у *Polypodium* только четыре пары ног, а у *Pachiulus* – 19.

Дальнейшие процессы постэмбриогенеза заключаются в нарастании числа сегментов, проявляющихся между анальным и последним туловищным сегментами. Это явление сходно с таковым у кольчатых червей и представляет собой анаморфоз. Все образующиеся сегменты двойные по своему составу. После каждой линьки образуется по 2–3 новых диплосегмента, и только к концу постэмбрионального развития образуется по одному сегменту. У некоторых двупарноногих образование новых сегментов происходит и после половой зрелости, причём у самцов кивсяка *Tachypodojulus* наблюдается чередование половозрелых стадий со стадиями стерильными.

Для представителей Julidae характерно непостоянное число ног, и процесс увеличения сегментов и ног длится в течение всей жизни. Такой пожизненный анаморфоз и большое число сегментов тела рассматриваются филогенетически первичным свойством Diplopoda, а сокращение и стабилизация числа сегментов – вторичным.

Таким образом, Diplopoda являются своеобразными существами, обладающими одновременно архаическими чертами строения и развития и высокой специализацией. К примитивным чертам относятся: исходная тотальность дробления, формирование двух зон бластодермы, объединяющихся затем в зародышевую полоску, и др. Черты специализации проявляются в образовании мезодермы из межсегментных перетяжек и энтодермы в виде клеточного шнура внутри желтка; в поздних процессах дифференцировки мезодермы и образования целомов; в своеобразной диплометамерии. Некоторые черты Diplopoda напоминают особенности развития Symphila, но, вероятно, процесс эволюции в этих группах многоножек происходил независимо. Наиболее значимым является сходство в общих преобразованиях эмбриогенезов Diplopoda и Chilopoda, выражающееся в эмбрионизации развития и обогащении яиц желтком. Формирование поверхностного дробления и замена зародышевой полоски на недифференцированное зародышевое пятно (бластодиск) происходило в обеих группах параллельно и независимо.

Особенности развития многоножек

Онтогенез низших Atelocerata имеет значительное сходство с онтогенезами других членистоногих, таких как ракообразные и паукообразные. Наиболее существенными чертами сходства являются центролецитальность яиц, разнообразие форм дробления (в исходном состоянии полного со следами спиральности), постэмбриональное развитие по типу анаморфоза и др. Вероятно, некоторые черты, например спиральность дробления и анаморфоз, унаследованы разными членистоногими от общего предка. Другие черты приобретены ими самостоятельно в результате параллельного развития, например центролецитальность яиц, морфологическое разнообразие дробления.

Вместе с тем наряду с этими общими для Arthropoda чертами сходства многоножки сближаются друг с другом и противопоставляются членистоногим других групп следующими особенностями: большей мобластичностью развития; поверхностным дроблением при меньшем количестве желтка в яйце; формированием специальных борозд и изгибанием зародышевой полоски; неличиночным типом развития; некоторой редукцией целома; преобразованием зародышевой полоски в недифференцированное зародышевое пятно и др. Некоторые из этих особенностей объясняются общностью происхождения различных классов многоножек, другие – результатом параллельного развития. Так, примерами параллелизма являются эмбрионизация развития, обогащение яиц желтком и сопутствующие им преобразования эмбриогенезов, такие как замена спирального гетероквадрантного дробления на равномерное, замена личиночного развития на неличиночное, преобразование первичной личинки, замена протаксонии на плагиаксонию.

Насекомые раздельнополы, размножаются исключительно половым путём. Встреча полов (самцов и самок) обеспечивается специальными опознавательными сигналами – звуковыми (например, стрекотание), зрительными (яркая окраска тела), химическими (половые аттрактанты). Половой диморфизм проявляется ярко в виде внешних, вторичнополовых признаков (форма, размеры усиков, величина тела, дополнительные структуры, поведение). Оплодотворение внутреннее.

Размножение насекомых имеет ряд особенностей, таких как разнообразие способов размножения, необходимость в ряде случаев дополнительного питания, встреча полов, плодовитость.

Большинство видов являются **яйцекладущими**, т.е. вылупление зародыша из яйца происходит уже после его откладки. Характерно, что насекомые откладывают яйца в места, наиболее пригодные для жизни личинок. Откладываются яйца поодиночке или группами, открыто или в субстрат, или защищёнными различными капсулами, кубышками и т.д.

У некоторых насекомых, например у девственных самок тлей, мух-кровососок, овода, встречается **живорождение**. В случае живорождения эмбриональное развитие завершается в теле материнской особи, вместо откладки яиц рождаются личинки или даже куколки.

Часто встречается **яйцеживорождение**, при котором вылупление личинки происходит в яйцевых трубках или в процессе прохождения по яйцеводам, при этом никакого специального органа для развития нет. Яйцеживорождение описано у тараканов, кокцид, трипсов, жуков, мух. Более специализированной формой является ложноплацентное живорождение, например у гемимерид, у которых образуется сходная с плацентой структура в маткообразном расширении непарного яйцевода. Через ложную плаценту происходит питание яиц, которые в большинстве случаев лишены хориона. У мух-кровососок, мух цеце встречается **куклорождение**. В этом случае единственная личинка развивается в маткообразном расширении непарного яйцевода матери, где питается через рот за счёт выделений придаточных желёз. Самка откладывает лишь вполне созревшую, готовую к окукливанию личинку, которая вскоре превращается в куколку.

У насекомых также встречается партеногенез, полиэмбриония и педогенез. **Партеногенез** описан как у яйцекладущих, так и живородящих насекомых, а также при педогенезе. Он наблюдается у отдельных представителей почти всех отрядов насекомых, кроме стрекоз и клопов. У двукрылых насекомых партеногенез принимает форму педогенеза.

Партеногенез может быть спорадическим (бабочки), постоянным (развитие трутней у общественных и одиночных перепончатокрылых) или циклическим (тли). Партеногенез может быть мужским, женским, обоеполым. У некоторых

насекомых, например у палочников, некоторых хальцид, трипсов, червецов, самцы вообще неизвестны.

Партеногенез – это важное приспособление в жизни соответствующих видов насекомых. Обеспечивается двойное увеличение потенциала размножения (вместо двух полов репродукцией занят только один пол), возрастают шансы на расселение вида (часто виды имеют обширный географический ареал), преодолевается воздействие неблагоприятных условий среды в случае факультативного партеногенеза.

Обоеполое размножение насекомых в ряде случаев может усложняться явлением **полиэмбрионии** (паразитические перепончатокрылые, веерокрылые). Дробление яиц полное и равномерное. Формирующиеся бластомеры распадаются на несколько групп, или морул, меньшего размера, которые продолжают дробиться и разделяются на группы морул второго порядка. Морулы второго порядка развиваются самостоятельно, формируя личинку насекомого. Так, бедное желтком яйцо наездника откладывается в тело хозяина. Далее в результате дробления яйца образуется эмбриональная клеточная масса, состоящая из 100 и более (1 000) клеток. Клетки располагаются цепочкой, и из каждой клетки формируется личинка.

Количество производимого одной самкой потомства может быть очень велико. Например, саранча *Schistocerca peregrine* производит в течение жизни от 500 до 900 яиц; матка пчёл – до 1,5 миллионов яиц; матка термитов, которая живет более 10 лет, – до 30 тысяч яиц в день (несколько миллионов в год). Такая высокая плодовитость характерна для большинства насекомых.

У некоторых насекомых, например у двукрылых, размножаться могут личинки – так называемое явление **педогенеза**. Например, у *Miastor* несколько поколений личинок одно за другим производят партеногенетическим способом новых личинок, причём материнские личинки погибают. Последнее поколение личинок заканчивает метаморфоз и превращается во взрослых самок и самцов. Из оплодотворённых яиц этих самок формируется первое поколение педогенетических личинок.

В некоторых случаях, когда окрылившиеся особи неполовозрелые, для созревания половых продуктов необходимым условием является дополнительное питание имаго. Период дополнительного питания различен по продолжительности и зависит от вида насекомого, условий жизни имаго, а иногда и личинки. В одних случаях половозрелое состояние наступает через 5–10 дней, в других – через месяц и более. Дополнительное питание обязательно, прежде всего, для видов, зимующих во взрослом состоянии и использующих питательный резерв жирового тела. Такие виды после зимовки всегда нуждаются в питании (клопы-черепашки, свекловичный и клубеньковый долгоносики, земляные блошки, майские хрущи, комары-кровососы и др.). Дополнительное питание также встречается у видов, не зимующих во взрослой фазе (саранчовые, бабочки), а также у особей, личинки которых развивались в неблагоприятных условиях и не накопили необходимых резервов.

Развитие яйцеклеток происходит в особых яйцевых трубках (овариолах), из которых состоит яичник. Число овариол колеблется у разных насекомых от 1–4 до 100 пар и более, например, у термитов более 2,4 тысячи пар. Передний конец трубки превращён в терминальный филамент. Все филаменты правого и левого яичника собраны в общий лигамент, служащий подвесным аппаратом. Снаружи каждая яйцевая трубка покрыта оболочками, содержащими поперечнополосатые мышечные волокна, сокращения которых выталкивают созревшие яйцеклетки из яичников в половые пути.

Каждая яйцевая трубка подразделяется на вершинную часть, или гермарий, и основную, или вителлярий. В гермарии происходит образование и размножение оогоний и дифференцировка их в ооциты, а также развитие питающих клеток. В вителлярии ооциты постепенно растут, созревают и снабжаются питательными веществами. Выход из вителлярия ведёт в узкую овариальную ножку, которая сообщается с половыми путями. Вителлярий поделён на ряд яйцевых камер, причём в каждой камере находится только одна половая клетка. По мере роста и созревания яйцеклетка приближается к заднему концу вителлярия. Созревшие яйцеклетки овулируют, т.е. переходят в овариальную ножку и половые пути. Встречается два варианта овуляции: одновременное развитие яйцеклеток в нескольких задних камерах вителлярия и овуляция только одной яйцеклетки из последней камеры яйцевой трубки. Овулировавшие яйцеклетки превращаются в яйца и выводятся наружу через половое отверстие.

Опустошённая яйцевая камера атрофируется, и её остатки образуют жёлтое тело. Яйцеклетка, созревающая в следующей яйцевой камере, должна пройти через жёлтое тело, чтобы попасть в половые пути. Наличие и число жёлтых тел в яичниках указывает на количество яйцекладок и возраст самки.

По присутствию или отсутствию питательных клеток и расположению их в овариолах различают три типа яйцевых трубок: паноистический, мероистический и дероистический (рис. 170).

Паноистические яйцевые трубки лишены питающих клеток, питание созревающих ооцитов обеспечивается фолликулярным эпителием. Встречается у аптеригот, прямокрылых, тараканов, стрекоз, подёнок, веснянок, трипсов, у некоторых скорпионниц. Паноистические овариолы – наиболее примитивный и исходный тип яйцевых трубок у насекомых.

Мероистические яйцевые трубки снабжены питающими клетками и в зависимости от их расположения подразделяются на политрофические и телотрофические. В **политрофических** (политрофных) трубках питающие клетки находятся в каждой яйцевой камере, располагаясь впереди той половой клетки (ооцита), которую они обслуживают, соединены с ооцитом цитоплазматическими мостиками. По мере роста ооцита питающие клетки уменьшаются в размерах и постепенно истощаются. Число клеток, связанных с одним ооцитом, строго по-

стоянно у каждого вида насекомых, но значительно варьирует: от 1 до 127 преимущественно у насекомых с полным превращением. Встречается данный тип яйцевых трубок у уховёрток, сеноедов, жуков плотоядных, сетчатокрылых, перепончатокрылых, ручейников, чешуекрылых, двукрылых и большинства скорпионниц.

В **телотрофических** (акротрофических) трубках питающие клетки остаются в гермарии и образуют многоядерную трофическую камеру, от которой тянутся длинные цитоплазматические тяжи, непосредственно проникающие в ооциты. По этим тяжам питательные продукты транспортируются из трофической камеры к половым клеткам. Телотрофические трубки имеются у равнокрылых, клопов, жуков разноядных, вислокрылок, верблюдок.

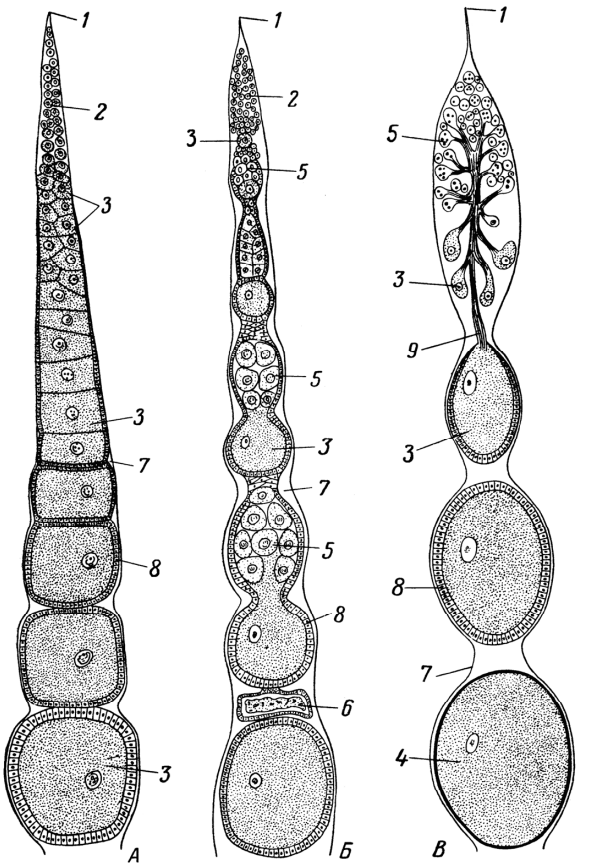


Рис. 170. Три типа строения яичника насекомых (по Шмидту, 1953): *А* – паноистический; *Б* – политрофический; *В* – телотрофический, или акротрофический. *1* – концевая нить; *2* – зародышевый слой; *3* – ооциты; *4* – сформированный ооцит с хорионом; *5*, *6* – питающие клетки и их остатки соответственно; *7* – стенка яйцевой трубки; *8* – фолликулярный эпителий; *9* – тяж между питающими клетками и ооцитами

У некоторых паразитических перепончатокрылых и двукрылых в результате модификации и вторичного упрощения политрофического яичника возникает **дероистический**. Внутренние половые органы этого типа представлены двумя мешкообразными телами, в которых хаотично расположены многочисленные яйцевые камеры. Яичники любого насекомого состоят только из одного типа яйцевых трубок.

Яйца большинства насекомых центролецитальные, богатые желтком. Форма яиц может сильно варьировать от шаровидной к продолговатой, плоской или дискообразной. Яйцо покрыто двумя оболочками – желточной и хорионом. Хорион часто бывает толстым с утолщениями, шипами, бугорками и др. Нередко оболочки яйца имеют микропилярные каналы. Размеры яиц варьируют от 0,02–0,3 мм у мельчайших перепончатокрылых до 8–10 мм у крупных саранчовых.

Дробление яиц чаще поверхностное (рис. 171). У низших насекомых яйца бедны желтком, при этом дробление может быть полным (*Podura*) или сначала полным, затем переходящим в поверхностное (*Isotoma cinerea*). В результате дробления формируется перибластула.

У насекомых описаны разные типы гаструляции, которая начинается с утолщения бластодермы и образования зародышевой полоски, в области которой протекают процессы дифференцировки (см. рис. 171, *И–Л*). В результате размножения и ухода вглубь клеток бластодермы формируются две мезодермальные полоски клеток, а сама бластодерма становится эктодермой (рис. 172). Позднее мезодермальные полоски делятся на парные зачатки, дающие начало двойному ряду целомических мешков. У высших насекомых (Diptera) сегментация мезодермальных полосок подавляется, и обособления самостоятельных целомов не происходит. Вопрос о формировании энтодермы у насекомых пока не решен. Считается, что зачатком энтодермы являются желточные клетки. У двукрылых и некоторых других насекомых на переднем и заднем концах зародышевой полоски обособляются две группы клеток, которые также рассматриваются как зачатки энтодермы. В простейшем случае первоначальная закладка энтодермы превращается в стенку кишечника, а в других случаях первичная энтодерма гибнет и замещается эктодермой или мезодермой.

В центре зародышевой полоски образуется продольная срединная бороздка, делящая зародыш на левую и правую половины. Бороздка образуется углублением бластодермы, которая погружается, разрастается под зародышевым диском и формирует клеточную пластинку нижнего зародышевого листка. Оставшаяся часть зародышевой полоски, её верхний клеточный пласт, представляет собой эктодерму (см. рис. 172). У некоторых насекомых наблюдается процесс гаструляции, протекающий по-другому: борозда почти не выражена, погружения клеточного пласта не происходит. Клеточный пласт под зародышевой полоской формируется путём пролиферации клеток.

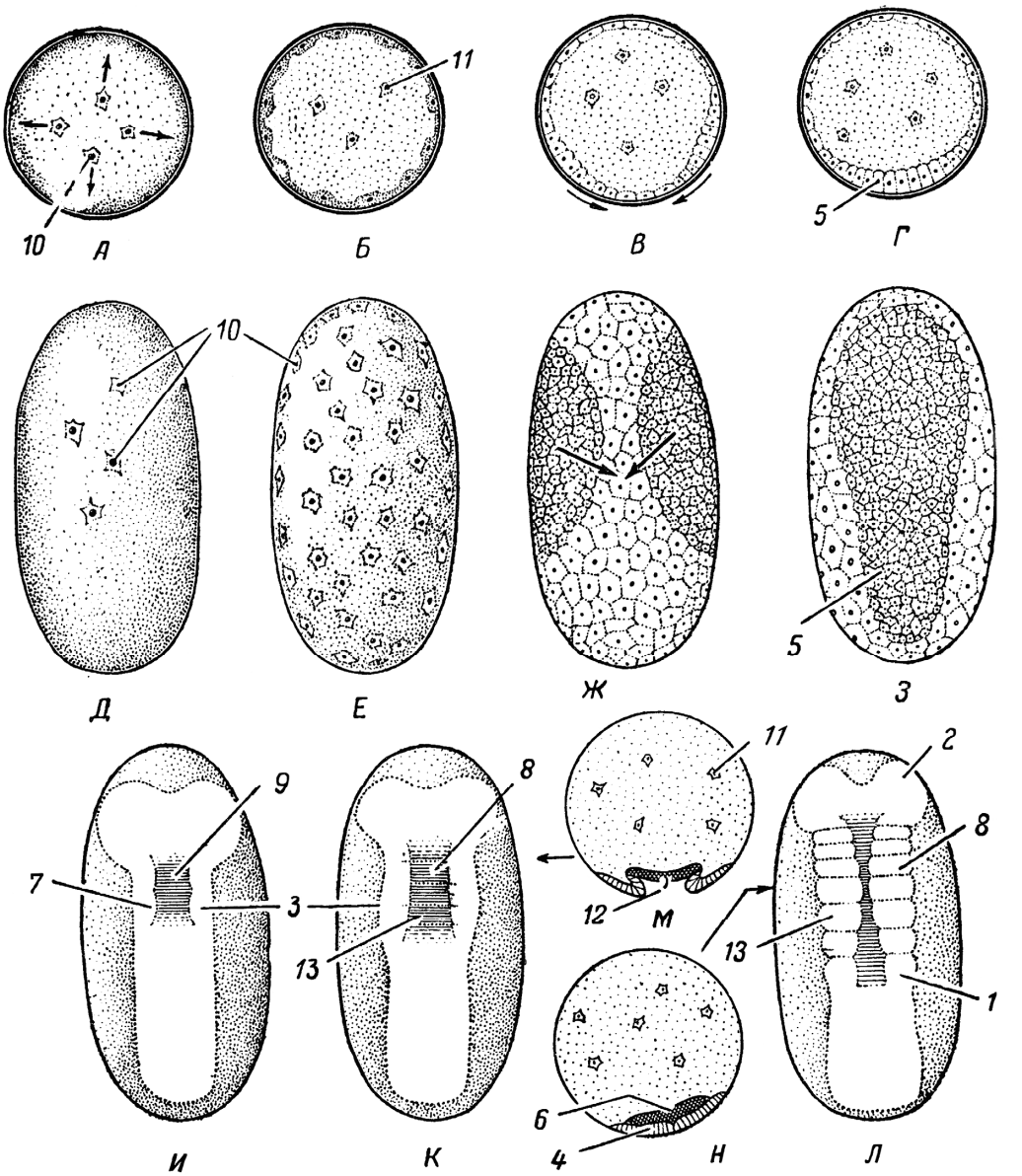


Рис. 171. Поверхностное дробление и образование зародышевой полоски у насекомых (по Шмидту, 1953): *А–Г* – последовательные стадии дробления на поперечных срезах; *Д–З* – зародыш на тех же стадиях, вид с брюшной стороны; *И–Л* – зародышевая полоска, вид с брюшной стороны; *М–Н* – поперечные разрезы зародышевой полоски, представленной на фигурах *К* и *Л* соответственно. *1* – основание брюшка; *2* – головная лопасть; *3* – дифференцирующийся центр; *4* – эктодерма; *5* – зародышевая полоска; *6* – энтомезодерма; *7* – боковая пластинка; *8* – нижнегубной сегмент; *9* – медиальная пластинка; *10* – ядра дробления; *11* – ядра желточных клеток; *12* – первичная бороздка; *13* – зачаток переднегруди

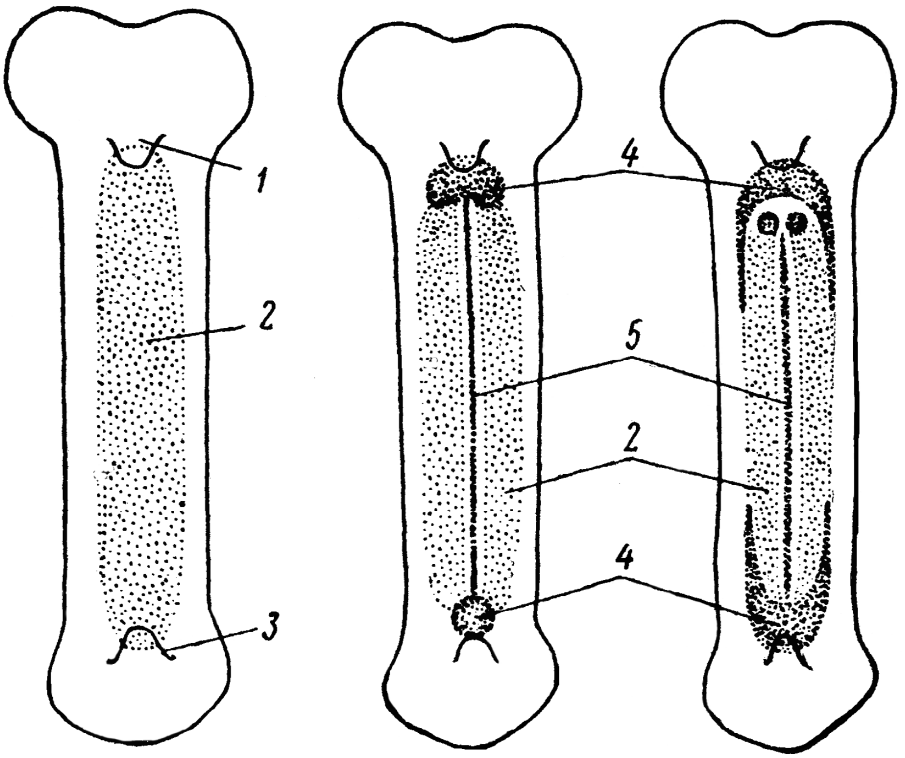


Рис. 172. Схема дифференцировки зародышевых листков (по Иоффу, 1962):
1 – стомодеум, *2* – мезодерма; *3* – проктодеум; *4* – энтодермальный зачаток;
5 – мезодермальные бороздки

Зародышевая полоска часто занимает половину длины поверхности яйца, однако может быть и гораздо меньшей в случаях, когда яйца богаты желтком. У зародышей, бедных желтком, зародышевая полоска, наоборот, не только занимает всю брюшную сторону, но загибается своим задним концом на спинную сторону, опоясывая почти весь зародыш (мухи, перепончатокрылые, сетчатокрылые), – движения, называемые **бластокинезом** (см. рис. 67).

Зародышевая полоска обычно лежит на поверхности желтка, где происходит образование зародыша (см. рис. 68). В других случаях зародышевая полоска, появившись на брюшной стороне зародыша, погружается в желток, начиная со своего заднего конца и захватывая соседнюю область бластодермы (см. рис. 67).

Вскоре формирующаяся зародышевая полоска сегментируется. Поперечные борозды делят её на сегменты, количество которых специфично для каждого вида (см. рис. 171, *Л*). Вначале появляется головная лопасть, а затем последовательно обособляется до 19 сегментов. Различают следующие сегменты: сегмент головной лопасти, антеннальный, мандибулярный, два максиллярных, три торакальных

(грудных), 11 брюшных (абдоминальных) и хвостовой сегмент. Иногда, ещё до начала сегментации, в зародышевой полоске можно различить три отдела, соответствующих голове, грудному отделу тела и брюшку.

Следующий этап после сегментации зародышевой полоски – это появление закладок конечностей. Раньше всего появляются антенны, затем мандибулы, максиллы и три пары грудных ножек, после чего образуются брюшные конечности. Обычно конечности закладываются последовательно от переднего конца тела к заднему. Иногда встречаются нарушения этого процесса. Так, у стрекоз антенны появляются после всех конечностей, а у жуков мандибулы обнаруживаются раньше антенн.

Постэмбриональное развитие у насекомых может быть с метаморфозом или без него. Без метаморфоза развиваются низшие бескрылые насекомые (Collembola): из яйцевых оболочек вылупляются вполне сформированные животные.

У крылатых насекомых наблюдается в том или ином виде метаморфоз, и насекомые делятся на две группы: насекомые с неполным превращением (Hemimetabola) и насекомые с полным превращением (Holometabola).

Так, неполное превращение (стрекозы, прямокрылые и др.) проявляется в том, что из яйцевых оболочек вылупляется предмолодая особь, имеющая много сходного с вполне сформированным насекомым. Такая не вполне развитая молодая форма самостоятельно питается и после нескольких линек превращается в половозрелое насекомое.

У большинства насекомых, а именно у насекомых с полным превращением, из яйца выходит личинка, совершенно непохожая на взрослое насекомое. Личинка насекомых с полным превращением представляет собой «преждевременно вылупившийся из яйца эмбрион». Примеры преждевременного вылупления, или дезэмбрионизации, особенно удивительны у паразитических перепончатокрылых, личинки которых обитают в теле хозяина или в его яйцах (рис. 173).

Личинка после интенсивного питания и нескольких линек переходит в следующую стадию – фазу куколки. Куколка является фазой сложных морфогенетических перестроек, в результате которых развивается взрослая, способная к размножению особь.

Различают несколько типов личинок и куколок. Иногда между фазами личинки и куколки есть промежуточная – фаза ложнокуколки. Это явление называется гиперметаморфоз.

Известен у насекомых и регрессивный метаморфоз, проявляющийся в утрате или замене некоторых органов более примитивными. Наблюдается регресс некоторых эмбриональных закладок, например крыльев у бабочек-мешочниц Psychidae, или атрофия зачатков крыльев в фазе куколки, тогда выходят бескрылые самки, например некоторые пяденицы.

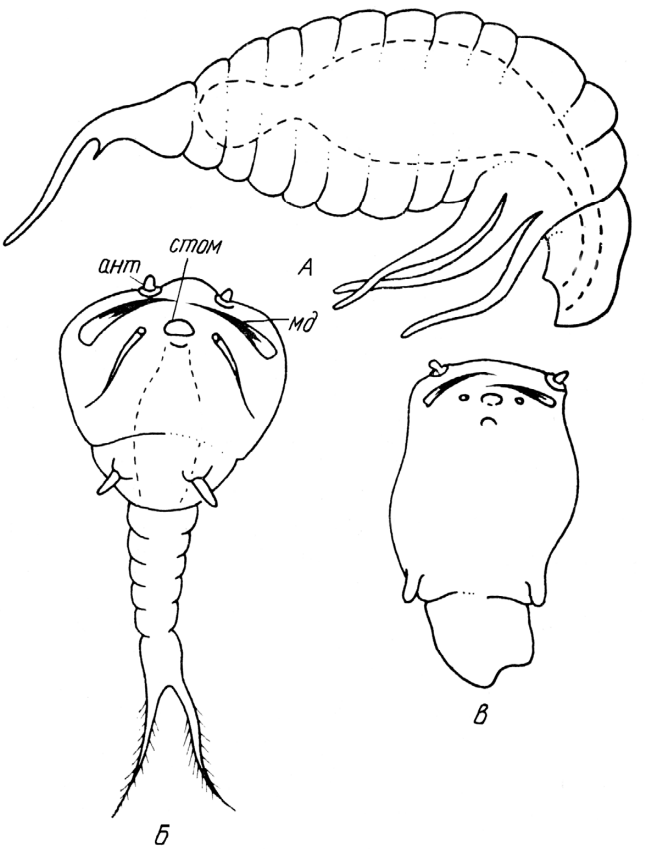


Рис. 173. Дезэмбрионизованные личинки паразитических перепончатокрылых (по Захваткину, 1975): *А – Cotonaspis*; *Б – Synopeas*; *В – Platygaster*. *ант* – антенны; *мд* – мандибулы; *стом* – ротовое отверстие

Для развития насекомых характерно такое явление, как диапауза – остановка развития. Диапауза может быть эмбриональной, личиночной, куколочной, имагинальной; в зависимости от времени года – зимней, летней; обязательной, факультативной.

Оценивая постэмбриогенез насекомых, можно заметить, что первичным для них является неличиночный тип развития, характерный для первичнобескрылых насекомых и сохраняющий некоторые остаточные признаки личиночного типа.

В разнородной группе насекомых с неполным превращением большинство представителей примитивны, что доказывают палеонтологические данные о более раннем происхождении насекомых с неполным превращением.

Развитие насекомых с полным превращением может быть оценено как вторичное свободное личиночное со значительными элементами неличиночного.

Таким образом, постэмбриональное развитие насекомых отличается значительным разнообразием. Если у первичнобескрылых насекомых сохраняется остаточный анаморфоз, то у крылатых насекомых отчётливо выражен метаморфоз, который представлен двумя основными типами: неполным (гемиметаболия) – без фазы куколки и полным (голометаболия) – с фазой куколки.

При гемиметаболии личинки сходны со взрослой фазой внешне и по образу жизни; при голометаболии личинки резко отличаются от взрослых особей, и «похожесть» на взрослую фазу у них формируется в результате прохождения куколочной фазы. В фазе куколки происходят сложные морфогенетические перестройки – разрушение (гистолиз) и формирование (гистогенез) новых тканей и органов.

Прогрессивные изменения постэмбрионального развития насекомых во многом обусловлены возникновением крыльев и полёта, что позволило половозрелым насекомым освоить новую воздушно-наземную среду, кроме первичной водной. В связи с этим процессы постэмбриогенеза стали развиваться по двум различным направлениям: развитие приспособлений к обитанию в новой воздушной среде и возникновение приспособлений к обитанию неполовозрелой фазы развития в более или менее скрытых средах. Глубина и масштаб этих приспособлений различны и определяются условиями среды, в которых обитали постэмбриональные фазы и имаго.

Так, в случае гемиметаболии, когда отличия взрослых насекомых и личинок незначительны (меньшие размеры личинок, отсутствие функционирующих крыльев и половых органов у личинок), среда обитания одна и та же, развитие эмбрионизовано, т.е. основные морфофизиологические процессы протекают под защитой яйцевых оболочек.

Уход насекомых с неполным превращением в водную среду обусловил выработку приспособлений для водного дыхания (жабры) и движения (ползательные ноги). Такие приспособления значительно усложняли развитие и увеличивали отличия личинок от взрослых насекомых.

Наибольшие изменения приобретали фазы постэмбриогенеза при уходе насекомых в скрытые плотные среды, такие как почва, толща питательного субстрата. В этих случаях личинки становились удлинёнными, червеобразными, с укороченными ногами или вообще безногими, с упрощённым строением.

Морфогенез насекомых замедлялся, что привело к появлению в их развитии особой фазы покоя – куколки, характеризующейся прекращением приёма пищи и, как правило, неподвижностью. В фазе куколки протекают процессы интенсивного морфогенеза, превращающие личинку в крылатую половозрелую фазу. Так возникает голометаболия – полное превращение, характерное для обширной, наиболее прогрессивной части класса насекомых.

Возникновение дезимагинизации обусловило распределение функций между онтогенетическими фазами, а именно: морфогенез, помимо яйца (эмбриогенеза), стал осуществляться в постэмбриогенезе (куколка); питание и рост – функции личиночной фазы; размножение и расселение закрепились за взрослой фазой, а функция приёма пищи у некоторых насекомых утрачивалась вплоть до полного исчезновения – возникла афагия взрослой фазы, причём иногда у насекомых полностью редуцируются ротовые органы.

Таким образом, дивергенция путей формирования личинки и взрослой фазы привела к возникновению метаморфоза – переходной программы развития от личинки к взрослому состоянию.

Подкласс Низшие (=Первичнобескрылые) насекомые – Apterygota

Бескрылые – мелкие насекомые, никогда не обладавшие крыльями. Образ жизни преимущественно скрытый, например в почве, под растительными остатками и т.д.

Превращение примитивное, слабо выраженное, типа протоморфоза или анаморфоза. Взрослые особи у многих видов могут линять.

Подкласс подразделяется на два инфракласса – Скрыточелюстные (Entognatha) и Открыточелюстные (Thysanurata). Энтогнатные включают три отряда: Подуры=Ногохвостки (Podura=Collembola); Бессяжковые (Protura) и Двухвостки (Diplura). Тизануровые (Эктогнатные) включают отряд Щетинохвостки (Thysanura).

Развитие Collembola

Ногохвостки – древние и высокоспециализированные организмы, способные переносить неблагоприятные условия существования и приспосабливаться к ним. Сочетание примитивности с резко выраженными чертами специализации – основа своеобразия ногохвосток как в морфологическом, так и в биологическом аспектах.

Яйца ногохвосток мелкие, обычно округлые, откладываются группами или поодиночке. Яйцо заполнено гомогенными гранулами желтка и снаружи покрыто хорионом.

Дробление полное с элементами спиральности, позднее переходящее в поверхностное. После формирования бластодермы её клетки делятся тангенциально, и образуется внутренний слой клеток. Наружный слой является эктодермой, внутренний – мезэнтодермой. Последующая дифференциация эктодермы приводит к выделению эмбриональной и экстраэмбриональной фракций. Экстраэмбриональная бластодерма дифференцируется на клетки провизорной стенки тела и дор-

зальный орган. Вскоре выделяется эмбриональная кутикула: процесс начинается с появления борозды позади дорзального органа; борозда углубляется и увлекает дорзальный орган за собой, который начинает поворачиваться вокруг своей оси; поверхность зародыша покрывается многочисленными морщинками; происходит разрыв хориона. Вслед за разрывом хориона выделяется вторая эмбриональная кутикула.

Далее начинается постепенное оформление зародышевой полоски, которая охватывает большую часть поверхности яйца. Сегментация полоски начинается выделением сегмента мандибул, после чего обособляются остальные сегменты головы и первый туловищный сегмент. Остальные сегменты туловища выделяются последовательно спереди назад в результате деятельности зоны нарастания. При выделении сегментов и формировании в них сомитов происходит дифференциация нижнего листка на мезодерму (сомиты) и энтодерму (соединительнотканные мостики), которая представляет собой зачаток средней кишки.

По завершении органогенезов молодая ногохвостка, напоминающая взрослую особь по пропорциям тела, покидает яйцо, точнее эмбриональную кутикулу (рис. 174). Постэмбриогенез ногохвосток протекает по типу **олигоморфоза**: сформированная ногохвостка имеет сокращённое количество брюшных сегментов по сравнению с другими низшими насекомыми и не наращивает их впоследствии. По мере осуществления линек, которых обычно 25–30, ногохвостка достигает окончательного размера. Линьки продолжаются и после достижения организмом половой зрелости (после 10–12 линек).

Своеобразие ногохвосток определяется сегментарным составом и пропорциями тела, особенностями **тагматизации** и дифференциации придатков.

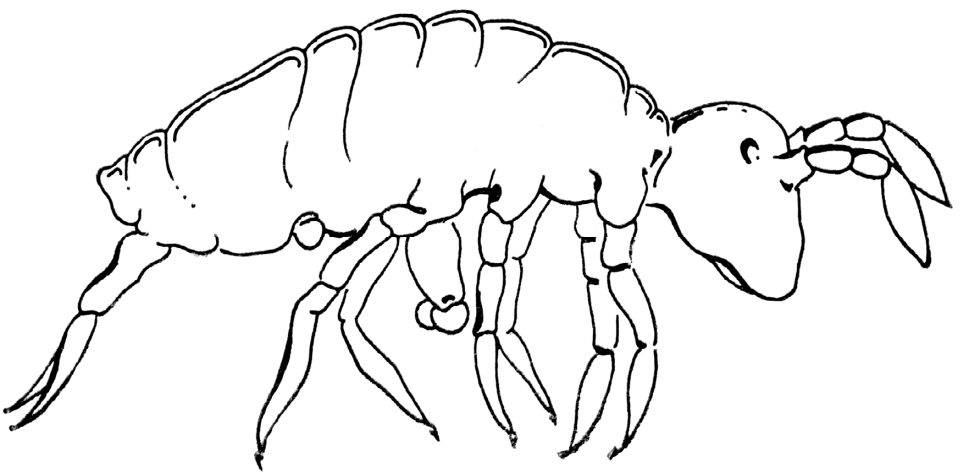


Рис. 174. Ногохвостка, вышедшая из яйца (по Захваткину, 1975)

С многоножками коллембол сближают более или менее гомономная метамерия туловища, внешнее сходство с личинками многоножек, наличие постантеннального органа, линьки во взрослом состоянии и их нестабильное число, отсутствие эмбриональных оболочек и другие особенности. Сходство же коллембол с насекомыми проявляется в наличии трёх пар ног на трёх первых сегментах туловища, в редукции и изменении брюшных конечностей, в особенностях формирования средней кишки и др.

Развитие Protura

Protura – мелкие животные (0,5–1,5 мм длиной) с нежными покровами, обитающие под корой деревьев, в почве и растительных остатках и требующие высокой влажности для своего существования.

Для Бессяжковых характерны черты глубокой примитивности в сочетании с чертами специализации. Примитивным признаком является слабая обособленность грудного отдела, который выделяется как самостоятельная тагма только по наличию развитых конечностей. Вместе с тем три первых сегмента брюшка имеют рудиментарные двучлениковые ножки. Брюшко состоит из 12 сегментов в отличие от насекомых, имеющих 11 сегментов. Чертой специализации является редукция глаз и антенн.

Развитие Бессяжковых изучено слабо, сведения отрывочны и малочисленны. Постэмбриональное развитие описано как анаморфоз. Из яйца выходит личинка с 9 брюшными сегментами. Постепенно, к четвёртому возрасту, число сегментов увеличивается до окончательного – 12. Постэмбриогенез включает шесть возрастов: пренимфа, протонимфа, дейтонимфа, тритонимфа, метанимфа и имаго.

Пренимфа выходит из яйца, имеет недоразвитые придатки и 9 брюшных сегментов. Размер пренимфы 0,4–0,6 мм.

Протонимфа сохраняет 9 сегментов в брюшном отделе, имеет уже развитые придатки. Размер протонимфы 0,5–0,7 мм.

Дейтонимфа имеет 10 сегментов в брюшном отделе. Размер дейтонимфы 0,6–0,9 мм.

Тритонимфа содержит 12 брюшных сегментов и имеет генитальную капсулу. Размер тритонимфы 0,8–1,1 мм.

Метанимфа (преимаго) напоминает половозрелое животное, но имеет недоразвитую генитальную капсулу.

Имаго – шестой и последний возраст в развитии Бессяжковых.

В ходе постэмбрионального развития описаны отдельные органоанаморфозы, например развитие щетинок. Так, на стадии метанимфы имеется уже полный набор щетинок, характерный для взрослого организма.

Развитие Diplura

Двухвостки наиболее близки к высшим насекомым, что проявляется в большой обособленности грудной тагмы и редукции числа сегментов брюшка до десяти. Тем не менее наличие брюшных конечностей, хоть и рудиментарных, сближает двухвосток с многоножками.

Двухвостки – небольшие организмы, от 2–5 до 40 мм длиной, с тонкими покровами. Обитают под камнями, в земле, под корой и в других укромных местах и питаются растительными остатками.

Оогенез нутриментарного типа. Яйца небольшие, округлые, диаметром 0,4 мм, с равномерно распределёнными гранулами желтка. Яйца откладываются группами по 2–5 штук. Дробление обычно поверхностного типа, формируется более или менее равномерная бластодерма. На вентральной стороне яйца формируется небольшой зародышевый диск. В результате концентрации клеток бластодермы границы диска утолщаются, образуя валик. Некоторые клетки валика погружаются под поверхность диска, образуя зачаток энтодермы. Позже из зародышевого диска выселяются клетки с более мелкими ядрами, которые формируют зачаток мезодермы. После образования зародышевых листков зародышевый диск преобразуется в зародышевую полоску. Мезодерма, расположенная под зародышевой полоской, дифференцируется в две мезодермальные полоски.

Далее начинается сегментация зародышевой полоски, распространяющаяся от головных долей назад, к хвостовой лопасти. На оформляющихся сегментах появляются придатки. Из экстраэмбриональной бластодермы формируется дорзальный орган и выделяется эмбриональная кутикула. Но вращения дорзального органа и последующего разрыва хориона не происходит. Постэмбриональное развитие происходит по типу эпиморфоза: появления новых сегментов не происходит. Количество линек не стабилизировано, и они продолжаются после наступления половой зрелости.

Развитие Thysanura

Щетинохвостки – типичные насекомые. По своему облику они напоминают двухвосток. Рудиментарные брюшные конечности и линька во взрослом состоянии сближают щетинохвосток с многоножками. Обособление грудного отдела, строение полового аппарата и многие черты онтогенеза сближают щетинохвосток с высшими насекомыми.

Яичник Thysanura в отличие от других низших насекомых подразделяется на овариолы (яйцевые трубки) паноистического типа. Яйца относительно богаты желтком, но не обнаруживают отчётливой полярности. Яйца откладываются по-

одиночке или небольшими группами по 3–5 штук в почву, растительные остатки и прочие субстраты с постоянной и высокой влажностью.

Дробление яиц типичное поверхностное. Клетки бластодермы на заднем полюсе яйца активно делятся, в результате чего формируется небольшое зародышевое пятно (бластодиск), состоящее приблизительно из 700 клеток. Зародышевое пятно представляет собой эмбриональную фракцию бластодермы и позднее преобразуется в зародышевую полоску. Остальная экстраэмбриональная бластодерма даёт начало серозе, а также дорзальному органу у некоторых форм.

Помимо собственно эмбриональной фракции бластодермы – зародышевого пятна, в яйце некоторых щетинохвосток дифференцируется проамнион, окружающий зародышевое пятно. За зоной проамниона следует собственно экстраэмбриональная бластодерма. Первоначально округлое зародышевое пятно постепенно удлиняется. На его переднем конце оформляются головные доли, а в хвостовом районе появляется поперечная бороздка (рис. 175). Бороздка увлекает за собой зародышевую полоску в глубину желтка. При этом зародышевая полоска сгибается на вентральную сторону и оказывается на дне глубокой полости.

Боковые стенки полости образованы проамнионом, который формирует амниотические складки, нависающие над зародышевой полоской. Они не смыкаются друг с другом, и полость амниона сообщается с субхориальным пространством широким амниопором. Амниотическая полость изолируется от субхориального пространства при первой эмбриональной линьке. Выделенная кутикула замыкает узкий амниопор кутикулярной пробкой.

Зародыш, увлечённый в глубину желтка, продолжает удлиняться и вскоре начинает сегментироваться.

Зародышевые листки образуются путём выселения клеток из бластодиска. Зародышевая полоска представляет собой двуслойный зародыш, состоящий из внутреннего рыхлого слоя мезодермального зачатка и наружного эктодермального. По мере удлинения зародышевой полоски рыхлый мезодермальный слой становится более плотным, а зародышевая полоска разделяется на головные доли и протокорм. Далее формируется межсегментная борозда, разделяющая головные доли и протокорм. Вскоре впереди и позади этой борозды оформляются новые сегменты, отмеченные в эктодерме межсегментными перетяжками, а в мезодерме – сомитами.

Из яйца выходит личинка, обладающая более или менее гомономной метамерией туловища, хорошо развитыми ногами на трёх грудных сегментах. Но у личинки в отличие от взрослой формы дистальный отдел ноги не разделён на голень и лапку, а также отсутствуют зачатки копулятивного аппарата и характерный чешуйчатый покров, появляющийся после четвёртой линьки. В течение постэмбрионального развития эпиморфного типа происходят многочисленные линьки.

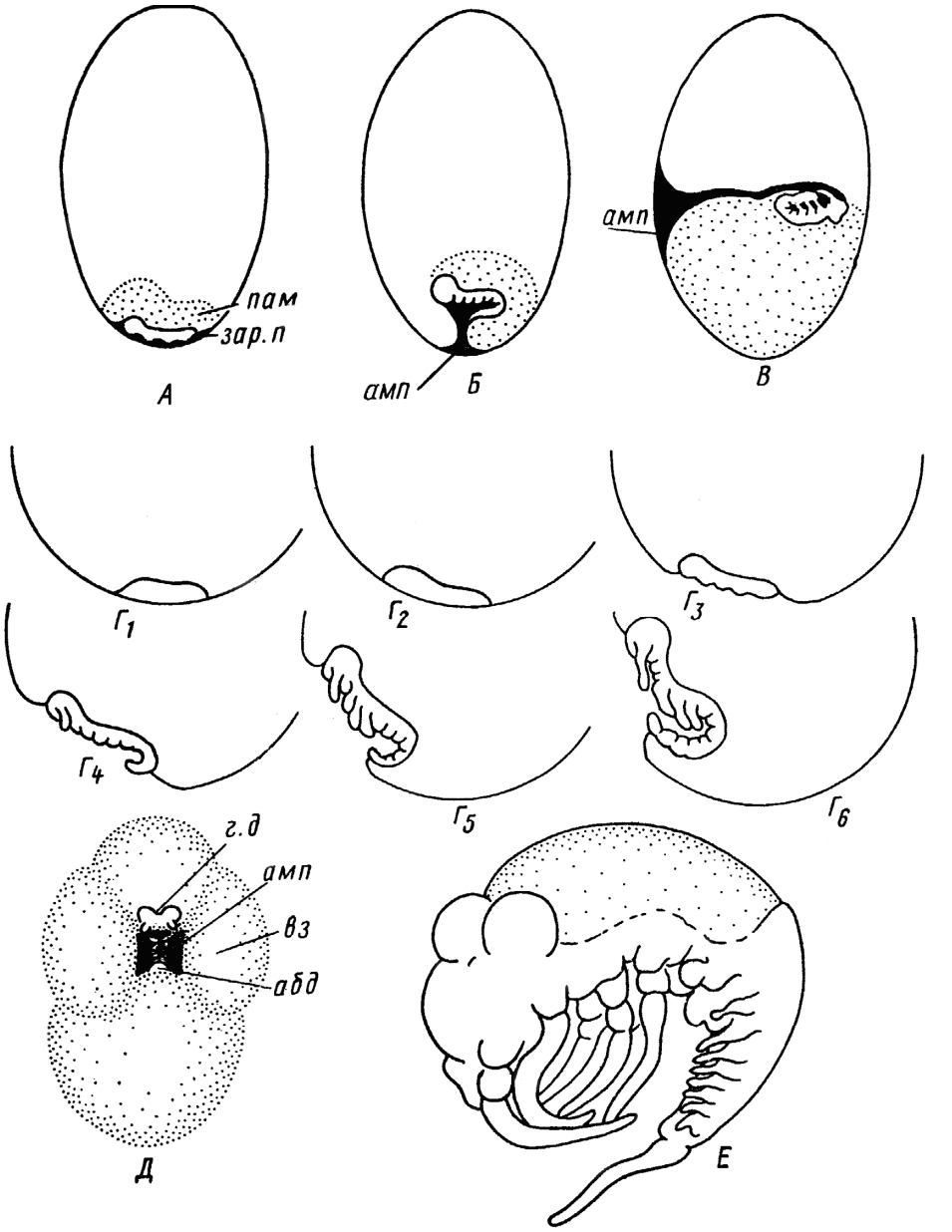


Рис. 175. Последовательные стадии бластокинеза у *Thysanura* (по Захваткину, 1975):
А–В – бластокинез у *Machilis*; *Г1–Г6* – бластокинез у *Petrobius*; *Д* – погружение зародышевой полоски в желток; *Е* – завершение бластокинеза и обрастание желтка у *Petrobius*.
абд – конец брюшка; *амп* – амниопор; *вз* – вздутия желтка вокруг амниопора; *г.д* – головные доли; *зар.п* – зародышевая полоска; *пам* – проамнион

Подкласс Высшие (=Крылатые) насекомые – Pterygota

Высшие насекомые – это крылатые или утратившие крылья организмы. Обитают в разнообразных условиях среды и отличаются исключительным разнообразием – морфологическим, экологическим, систематическим и онтогенетическим. Развитие с полным или неполным превращением, причём в последнем случае у бескрылых форм упрощённое развитие по типу гипоморфоза.

Подкласс подразделяется на два инфракласса – Древнекрылые (Palaeoptera) и Новокрылые (Neoptera).

Древнекрылые включают два резко отличающихся друг от друга отряда: Подёнки (Ephemeroptera) и Стрекозы (Odonatoptera). Новокрылые подразделяются по способу превращения на два отдела – с неполным (Hemimetabola) и полным (Holometabola) превращением, из которых каждый делится на надотряды и множество отрядов.

Развитие Palaeoptera

Очень древние насекомые, известные в ископаемом состоянии с карбона. В некоторых отношениях современные подёнки и стрекозы примитивнее щетинохвосток. Отношения древнекрылых с первичнобескрылыми остаются неясными.

Развитие Ephemeroptera

Особенности развития подёнок определяются краткостью существования половозрелых форм. Выполняя функцию размножения, взрослые особи гибнут через несколько часов или дней после окрыления. Необходимость ускоренной откладки яиц сразу же после окрыления и спаривания предполагает формирование полового аппарата и созревание яиц на более ранних стадиях, ещё до наступления последней линьки.

Яичник паноистического типа. Яйца округлые, очень мелкие. Количество желтка сопоставимо с количеством желтка ногохвосток. Дробление поверхностного типа. В процессе дробления на заднем полюсе яйца образуются столбчатые клетки зародышевого пятна, а вся остальная поверхность яйца оказывается покрытой редкими клетками. Вокруг зародышевого пятна образуется клеточный валик – зачаток зародышевых оболочек. Особенностью развития подёнок является то, что не только дифференциация эмбриональной и экстраэмбриональной фракций, но и формирование зародышевых листков происходят в состоянии синцития.

Окружённое зачатком зародышевых оболочек, зародышевое пятно начинает удлиняться. На его переднем конце дифференцируются головные доли, которые остаются на заднем полюсе яйца, а удлиняющийся протокорм заходит на дорзаль-

ную сторону. Вместе с зародышевой полоской увеличивается подстилающий её слой мезодермы. Только хвостовая лопасть лишена мезодермального слоя. Продолжая удлиняться, протокорм достигает экватора яйца, при этом посередине зародышевой полоски намечается впячивание – образуется борозда вентрального изгиба. Зародыш постепенно погружается в желток, причём головные доли остаются на поверхности желтка.

По мере погружения протокорма в желток задняя складка зародышевых оболочек распространяется вперёд, соединяется с передней и боковыми складками, образуя амниотическую полость. Внутри амниотической полости зародышевая полоска продолжает удлиняться, хвостовая лопасть сворачивается спирально и начинает сегментироваться. Выделяются грудные сегменты: сначала образуются мезодермальные сомиты, а сегментные перетяжки в эктодерме появляются позже. Далее сегментируется головной отдел и последним – брюшной.

В ходе сегментации желток распадается на желточные шары, зародышевая полоска укорачивается и выходит на поверхность желтка.

Вылупляющийся из яйца организм окружён эмбриональной кутикулой с особым «яйцевым зубом» в теменной области. Разрывая яйцевым зубом хорион, личинка сбрасывает его вместе с эмбриональной кутикулой и начинает активное существование. Данная личинка, называемая личиночкой, отличается от личинок других возрастов (рис. 176). Для неё характерны относительная гомономность метамеров, пятичлениковые антенны и хвостовые нити, не расчленённые на голень и лапку ноги, пять простых глазков. После линьки на второй возраст резко увеличивается головная капсула, расчленяются дистальные членики антенн и хвостовых нитей, увеличивается число фасеток в глазках, иногда появляются зачатки жабер.

Таким образом, для подёнок характерны относительная постепенность постэмбриональных преобразований и неравномерность роста отдельных частей тела. Так, число члеников срединной хвостовой нити увеличивается после каждой линьки неравномерно. После первых двух линек добавляется по одному новому членику, после трёх следующих – по два членика и после каждой последующей линьки – по четыре новых членика.

Особенностью подёнок, отличающей их от всех крылатых насекомых, является стадия крылатого субимаго, способного к полёту. Линьки в половозрелом состоянии характерны для некоторых первичнобескрылых насекомых, но линьки крылатого насекомого – это уникальное явление. В течение последнего нимфального возраста, за несколько дней до линьки на субимаго, начинаются существенные преобразования в головной капсуле и кишечнике, которые описываются как дегенерация. Редуцируются мускулы челюстей, эпителий кишечника истончается, а полость заполняется воздухом. Ротовые придатки резорбируются, укорачиваются антенны и сбрасываются дистальные членики хвостовых нитей. Одновременно с этим происходит интенсивное формирование крыльев и полового аппарата.

Сформированные яйца выходят в просвет яйцеводов и готовы к откладке сразу же после окрыления и спаривания. После окрыления субимаго происходит последняя линька и окрыление имаго.

Имаго отличается от субимаго более тонкими и прозрачными крыльями, длинными хвостовыми нитями и стройностью тела. Таким образом, биологическая роль половозрелой фазы сводится к спариванию и откладке яиц, поэтому у имаго наблюдается неспособность к питанию и преобразование кишечника в аэростатический аппарат.

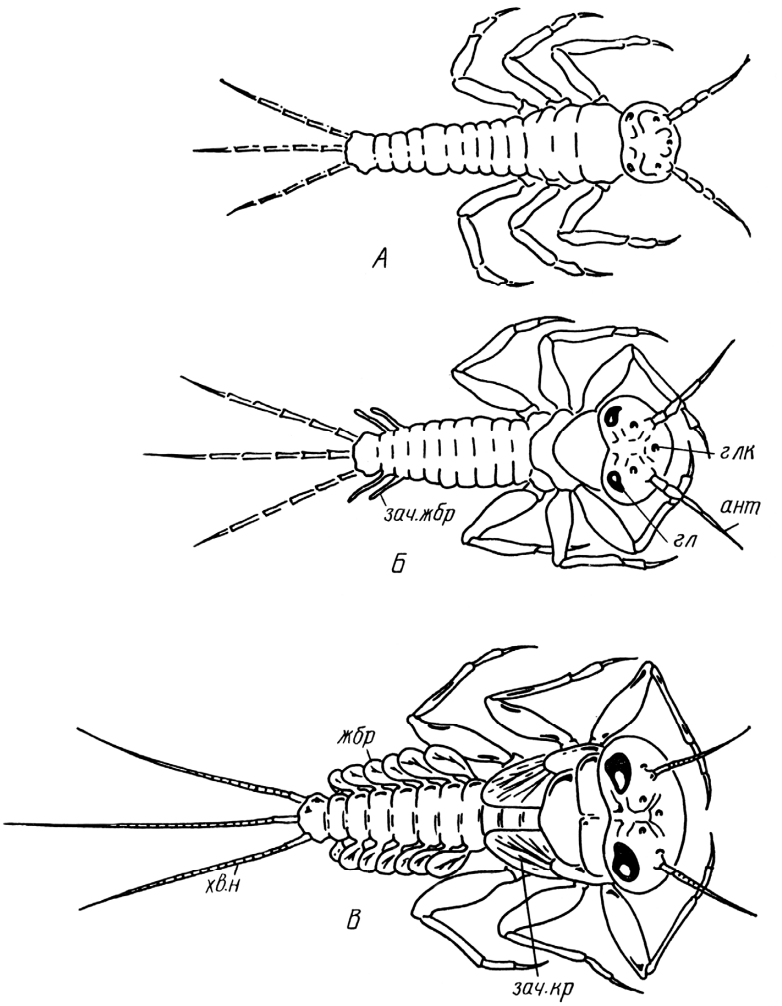


Рис. 176. Постэмбриональное развитие подёнки (по Захваткину, 1975):
А – личиночка; *Б* – личинка, *В* – нимфа. *ант* – антенны; *гл* – глаза; *глк* – глазки; *зач.жбр* – зачатки жабер; *зач.кр* – зачатки крыльев; *жбр* – жабры; *хв.н* – хвостовые нити

Развитие Odonatoptera

Взрослые стрекозы – активные хищники, прекрасно приспособленные для охоты в воздухе. По совершенству полёта они соперничают с высшими двукрылыми и превосходят их в абсолютной скорости.

С подёнками стрекоз сближают амфибиотический образ жизни, вторичная связь с водоёмами, где происходит развитие личинок, а также строение крыльев, особенности эмбрионального развития и длительный постэмбриональный период.

Яичник паноистического типа. Яйца откладываются поодиночке или группами в ткани растений или в другие субстраты или прикрепляются к поверхности водных растений. Например, одна самка *Epiophlebia* откладывает до 250–500 яиц. Форма яиц варьирует от округлой до сильно эллиптической или банановидной. В только что отложенном яйце желточный синцитий развит слабо и периплазма очень тонкая.

Дробление яиц стрекоз типично поверхностное. После оформления бластодермы начинается дифференциация клеток. В задневентральном направлении клетки бластодермы располагаются всё более и более густо – формируется зародышевая полоска. Сначала зародышевая полоска занимает относительно большую часть поверхности яйца, заходя на вентральной стороне до экватора. Позднее зародышевая полоска значительно сокращается и её клетки располагаются ещё более тесно. Различаются относительно большие головные доли и протокорм, посередине которого позже появляется борозда вентрального изгиба, увлекающая вглубь желтка почти весь туловищный отдел зародыша (рис. 177). Головные доли остаются на поверхности желтка, а хвостовая лопасть, проникая далее вглубь, изгибается *S*-образно. Развивающиеся над головными долями амниотические складки нарастают на них и постепенно соединяются с хвостовой складкой, образованной при погружении протокорма. Желток распадается на желточные шары, и сероза секретирует эмбриональную кутикулу.

Погружение зародышевой полоски в желток у всех исследованных стрекоз протекает однотипно. Различия касаются лишь глубины погружения и состава оставшейся на периферии части зародышевой полоски. Погружению зародышевой полоски в желток сопутствует её рост в длину. Одновременно происходит обособление нижнего листка – мезодермы – беспорядочное выселение клеток с внутренней поверхности зародышевой полоски. Начиная с хвостовой лопасти протокорма, этот процесс распространяется вперёд, и формирующийся пласт мезодермы подстилает протокорм. Впоследствии мезодерма разрастается и проникает под головные доли. Далее в области грудных сегментов единый пласт мезодермы разделяется на две полосы, которые распадаются на отдельные сомиты.

Перед началом сегментации хвостовая лопасть зародышевой полоски расширяется, и в ней формируется зона нарастания. Сначала выделяются мандибу-

лярный сегмент, сегменты максилл и нижней губы и первый грудной сегмент. Далее сегментация распространяется назад, и после оформления грудных сегментов появляются парные зачатки верхней губы, антенн, челюстей и ног. После этого зародышевая полоска достигает максимальной длины, её хвостовая лопасть свёртывается спиралью, и происходит разделение брюшных сегментов.

Выход зародышевой полоски на поверхность желтка начинается сокращением желточного синцития и разрывом зародышевых оболочек. После выхода зародышевой полоски на вентральную сторону яйца начинается обрастание желточной массы и органогенезы.

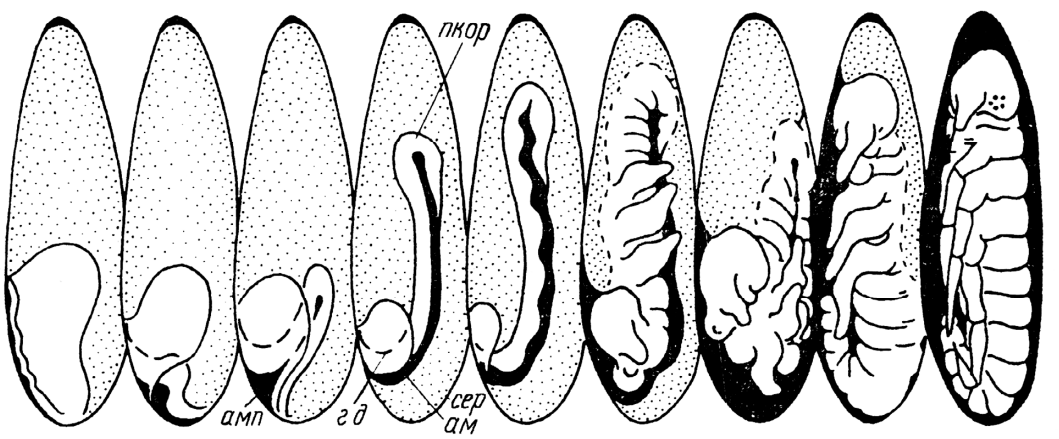


Рис. 177. Бластокинез зародышевой полоски у стрекозы *Epiophlebia* (по Захваткину, 1975):
ам – амнион; *амп* – амниопор; *гд* – головные доли; *пкор* – протокорм; *сер* – сероза

Организм, вышедший из яйца, остаётся некоторое время в эмбриональной кутикуле – стадия, называемая предличинкой. Несмотря на то, что под покровами предличинки находится личинка первого возраста с расчленённым телом и членистыми придатками, наружная сегментация остаётся невыраженной. Стадия предличинки длится от нескольких секунд до нескольких минут. Предличинка способна двигаться. Если её вылупление происходит на берегу, в непосредственной близости к водоему, то она, червеобразно изгибаясь, достигает воды.

Вылупляющаяся из шкурки предличинки личинка первого возраста в некоторых отношениях отличается от последующих возрастов. Личинка имеет трёхчлениковые антенны, нечётко обособленный грудной отдел и слабо развитую нижнюю губу. В ходе последующих возрастов антенны становятся многочленистыми, сложные глаза увеличивают число фасеток, изменяются пропорции тела и строение нижней губы, лапок и жабер, а число мальпигиевых сосудов увеличивается с 3 до 50. Фаза личинки длится 1–3 года, и в течение этого периода происхо-

дят многочисленные линьки. Каждая линька – длительный процесс. Личинка становится неподвижной, не реагирует на внешние раздражения и крайне беспомощна, тогда как между линьками это активный и опасный хищник. Более поздние возрасты называются нимфами. Формальным признаком для различения личинок и нимф служит присутствие у последних зачатков крыльев. Нимфа последнего возраста испытывает некоторые видоизменения ротового аппарата, носящие гистолитический характер. Нимфа выползает на стебли растения, сбрасывает старую кутикулу и преобразуется в окрылённое насекомое.

Развитие Neoptera

Новокрылые характеризуются приобретением способности складывать крылья – важное коренное преобразование крылатых насекомых по принципу ароморфоза. Оно дало новые возможности эволюционного развития с широким использованием условий среды и в целом стимулировало расцвет и дифференцировку насекомых на многочисленные отряды.

Развитие Hemimetabola

Развитие с неполным превращением у насекомых сопровождается тремя фазами – яйцом, личинкой и имаго. Личинки имагообразные, т.е. сходны со взрослыми формами по строению и обычно по образу жизни. Имеют фасеточные глаза. Сходство личинок с фазой имаго резко подчёркивается тем, что крылья у них развиваются как наружные органы. Вследствие этого насекомые с неполным превращением иногда называются Exopterygota, т.е. с наружными зачатками крыльев. Нередко личинок насекомых с неполным превращением обозначают нимфами, считая, что настоящие личинки (т.е. особи, не сходные с взрослой фазой, особи с «личиной») свойственны лишь насекомым с полным превращением. Иногда нимфами обозначают лишь личинок с зачатками крыльев; тогда младшие возрасты (без крыльев) считаются личинками.

Насекомые с неполным превращением подразделяются на два надотряда – Ортоптероидные (Orthopteroidea=Polyneoptera) и Гемиптероидные (Hemipteroidea=Paraneoptera).

Развитие Orthopteroidea

Ортоптероидные включают 11 отрядов: Тараканновые, Богомоловые, Термиты, Веснянки, Эмбии, Гриллоблаттиды, Палочники, Прямокрылые, Гемимериды, Кожистокрылые (=Уховёртки), Зораптеры.

Самыми примитивными в этой группе считаются тараканы и веснянки, а самыми совершенными – прямокрылые.

Тараканы обитают во влажных и тёплых субстратах, в лесной подстилке, в хозяйственных помещениях человека. Уховёртки ведут сходный образ жизни, избегая дневного света. Совершенство построек и общественный образ жизни термитов обеспечили сохранение этих примитивных организмов до настоящего времени. Веснянкообразные – по преимуществу вымершая группа, и её современные представители – остатки былого разнообразия форм. Веснянки, как и подёнки и стрекозы, по образу жизни и условиям развития связаны с водоёмами. Эмбии – обитатели почвы, сооружающие паутиновые галереи и гнёзда с относительно постоянным микроклиматом. Прямокрылообразные обычно ведут открытое существование, хотя яйца откладывают в почву.

Осеменение у большинства представителей сперматофорное. Встречается партеногенез. Откладываемые яйца окружаются выделениями придаточных желёз, формирующими своеобразные оотеки, или помещаются в специально построенные земляные или паутинные гнёзда. Самки веснянок откладывают яйца большими партиями на поверхность воды или под воду, прикрепляя их к растениям, самки эмбий – в собственные экскременты. Прямокрылые откладывают яйца либо поодиночке, погружая их с помощью яйцеклада в землю или в ткани растений (кузнечики и сверчки), либо группами в виде кубышек (саранчовые). Яйцеживорождение встречается у палочников, личинкорождение описано у гемимерид и тараканов.

Для Ортоптероидных характерен яичник паноистического типа. Только уховёртки и гемимериды обладают политрофическими овариолами. Яйца обычно длинные эллиптические с уплощённой вентральной поверхностью, но иногда округлые (палочники) или непостоянной формы (веснянки). Сформированные яйца билатерально симметричные. Относительному богатству яиц желтком большинства Ортоптероидных соответствует относительно слабое развитие цитоплазматических компонентов – желточного синцития и периплазмы. Исключением являются яйца уховёрток, имеющие хорошо развитый желточный синцитий и толстую периплазму.

Дробление яиц Orthopteroidea преимущественно поверхностного типа. Общим свойством дробления яиц у Ортоптероидных и, вероятно, всех других обогащённых желтком форм является сокращение митотической активности ядер в ходе их миграции. При этом некоторые ядра остаются в глубине желтка как первичные вителлофаги – первый признак дифференциации ядер дробления. Процессы дифференциации проявляются в обособлении эмбриональной и экстраэмбриональной фракций бластодермы. Раннее обособление полового зачатка не характерно.

Первым признаком дифференциации бластодермы является формирование клеточного скопления на заднем полюсе или на вентральной стороне яйца в зависимости от того, где происходит обособление эмбриональной фракции, которая обычно формируется раньше, чем экстраэмбриональная. У некоторых, например у термитов, уховёрток, дифференциация обеих фракций происходит синхронно.

У большинства Ортоптероидных зародышевая полоска представлена небольшим образованием на заднем полюсе яйца или вблизи него. Когда дифференцирующаяся эмбриональная фракция имеет вид зародышевого пятна или диска, она занимает относительно небольшое пространство яйца на заднем полюсе. Преобразования, наступающие после обособления зародышевой полоски или зародышевого пятна, сводятся к выделению зародышевых листков, бластокинезу зародышевой полоски и её росту.

М. Рунвалом предложена теория мультифазной гаструляции у насекомых, согласно которой процесс гаструляции распадается на несколько последовательных фаз. Первая фаза начинается ещё при дроблении яйца, когда клетки бластодермы отделяются от первичных желточных клеток, сравнимых с первичной энтодермой. Процесс напоминает эпиболию. Вторая фаза – формирование первичной бороздки, отвечающей переднему концу вытянутого в длину бластопора. Образующаяся в это время желточная мембрана сравнима с первичным эпителием средней кишки низших насекомых. Третья фаза – формирование вторичной бороздки – заднего конца бластопора, сопровождающееся выделением элементов нижнего листка (вторичной энтодермы и мезодермы). Четвертая фаза – выделение вторичных желточных клеток, соответствующих вторичной энтодерме ряда насекомых, например у мух. Если рассматривать, что удельный вес и значение каждой фазы не являются постоянными, а меняются соответственно общим эволюционным тенденциям в преобразованиях исходных зародышевых листков, то теорию мультифазной гаструляции можно распространить на весь класс насекомых.

У Ортоптероидных встречаются разнообразные способы формирования зародышевых оболочек и бластокинеза. Так, у некоторых представителей группы образование зародышевых оболочек происходит независимо от формирования борозды вентрального изгиба. У других Ортоптероидных оба процесса взаимообусловлены, как и у низших насекомых. Вероятно, в ходе эволюции формирование зародышевых оболочек, обусловленное вентральным изгибанием зародышевой полоски, сменяется самостоятельным нарастанием их на зародышевую полоску.

Несмотря на разнообразие бластокинезов Ортоптероидных, их нетрудно свести к состоянию, характерному для низших насекомых (рис. 178). Отличия заключаются в более раннем смещении зародышевой полоски на вентральную сторону яйца, утрате желтка в полости формирующих оболочек, смещении борозды вентрального изгиба к хвостовому концу зародышевой полоски, а также разобщении во времени процессов формирования оболочек и вентрального изгибания.

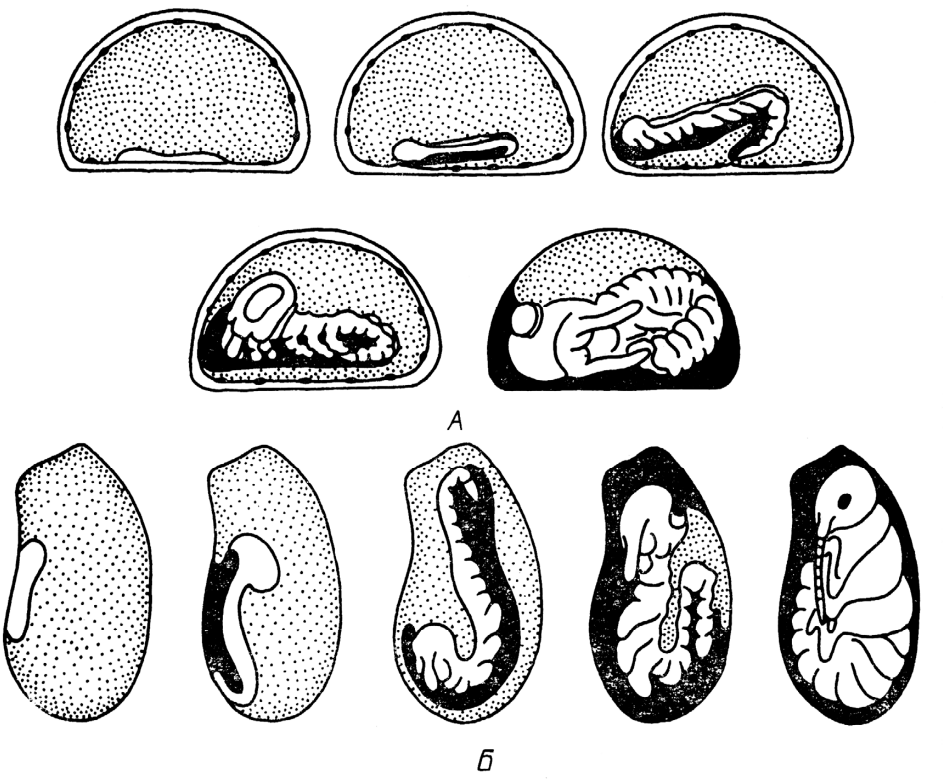


Рис. 178. Бластокинезы Ортоптероидных (по Захваткину, 1975): *А – Pteronarcys; Б – Embia*

Наиболее типичный бластокинез протекает следующим образом. Округлое зародышевое пятно на заднем полюсе яйца покрывается оболочками, приобретает форму вытянутого овала и слегка смещается на вентральную сторону яйца. Формирующаяся зародышевая полоска начинает перемещаться в обратном направлении на дорзальную сторону яйца хвостовым концом вперед. Вслед за протокормом на дорзальную сторону переходят головные доли, и зародышевая полоска начинает укорачиваться, охватывает желток разрастающимися боковыми краями и вновь выходит на вентральную сторону яйца (см. рис. 178, *Б*). Своеобразные бластокинезы, например у веснянки *Pteronarcys,* можно вывести, вероятно, из состояния щетинохвосток (см. рис. 178, *А*).

Формирование зародышевых оболочек сопровождается удлинением зародышевой полоски. У некоторых форм, например тараканов, термитов, сверчков, удлиняющаяся зародышевая полоска продвигается на вентральную сторону яйца, достигая головными долями экватора (см. рис. 178, *Б*). Последующее удлинение протокорма приводит к разрастанию хвостового отдела на дорзальную сторону.

В ходе этих процессов начинается дифференцировка нижнего листка. В грудных и челюстных сегментах он разделяется на две продольные ленты. Несколько позже разделение на ленты происходит в головном и брюшном районах зародышевой полоски. После этого начинается формирование отдельных сегментов тела (рис. 179).

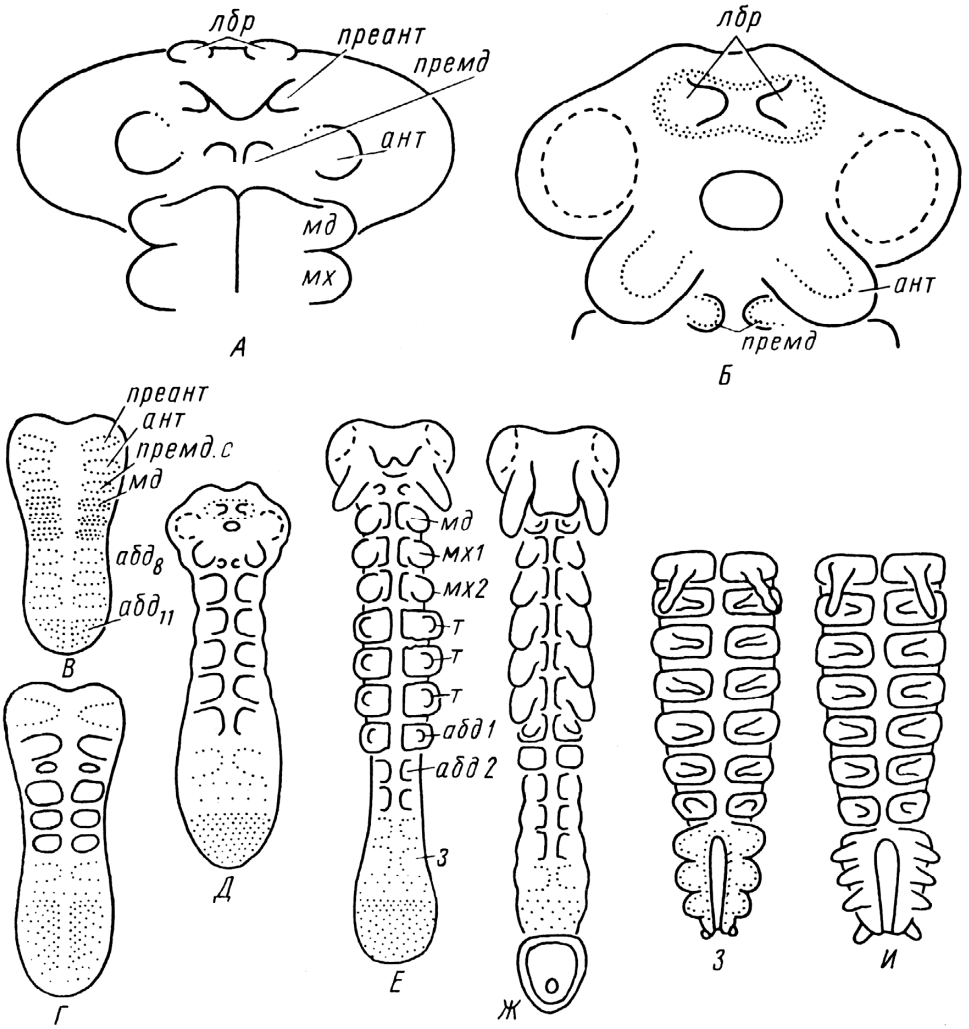


Рис. 179. Сегментация зародышевой полоски у Ортоптероидных (по Захваткину, 1975):
А – головные доли *Carausius*; *Б* – головные доли *Anacanthotermes*; *В–И* – сегментация зародышевой полоски *Anacanthotermes*. *абд* – брюшные сегменты; *ант* – антенны; *з* – зона нарастания; *лбр* – лабрум; *мд* – мандибула; *мх* – максилла; *преант* – преантенны; *премд.с* – премандибулярный сегмент; *т* – грудные сегменты. Цифрами указаны номера сегментов

Сначала выделяются головные и челюстные сегменты, затем четыре туловищных, впереди которых формируется зона нарастания (см. рис. 179, *А–В*). Впоследствии мезодерма этих сегментов сливается в единую массу, и их вторичное обособление происходит уже после формирования впереди лежащих сегментов (см. рис. 179, *Г–И*). После формирования сомитов происходит образование межсегментных границ в эктодерме, и процесс сегментации распространяется на грудной и брюшной отделы. В брюшном отделе обычно выделяется 11 сегментов, причём одиннадцатый сегмент очень мал и вскоре сливается с десятым.

Личинка, выходящая из яйца, может быть одета эмбриональной кутикулой, например у тараканов, богомолов, прямокрылых. У саранчовых эта стадия имеет определённое приспособительное значение. Вышедшая из яйца предличинка, червеобразно изгибаясь, выползает на поверхность почвы, не повреждая при этом кутикулы. Затем предличинка линяет и преобразуется в личинку первого возраста, называемую нимфой ввиду сходства со взрослым насекомым.

Количество постэмбриональных возрастов варьирует у представителей разных отрядов. Особенно много возрастов (до 30) у веснянок и термитов. У богомолов, тараканов, прямокрылых обычно 5–6 возрастов, а у самок прямокрылых обычно происходит дополнительная линька.

Морфологические преобразования от возраста к возрасту происходят постепенно. Веснянки характеризуются длительным постэмбриональным развитием, причём ранние стадии отличаются от более поздних. Особенно своеобразно постэмбриональное развитие термитов, сопровождающееся дифференциацией каст. У низших термитов практически каждая вылупляющаяся из яйца личинка может в определённых условиях развиваться в особь любой касты.

Различия между отдельными возрастами сводятся к изменению числа члеников антенн, пополнению числа фасеток в сложных глазах, развитию крыловых зачатков и гениталий.

Развитие Hemipteroidea

По своему морфологическому строению и образу жизни гемиптероидные представляют собой очень разнообразную группу и включают 6 отрядов: Сеноеды, Пухоеды, Вши, Равнокрылые, Полужёсткокрылые (=Клопы), Бахромчатокрылые (=Трипсы). Основное количество видов принадлежит двум отрядам – равнокрылым и клопам. Так, клопы объединяют паразитов животных и растений, хищников, обитателей пресных вод и открытого океана. Равнокрылые демонстрируют огромное многообразие постэмбриональных превращений. К равнокрылым и клопам близки трипсы, которые, также как и сеноеды, сочетают общую примитивность организации с высокосовершенными приспособлениями.

Направления исторического развития Гемиптероидных определились различными формами совершенствования паразитизма: развитием колюще-сосущего хоботка, приспособлений для фиксации тела на растениях и животных, средств пассивной защиты и т.д. По распространению паразитизма Гемиптероидные не имеют себе равных среди насекомых.

Эмбриональное развитие примитивных представителей Гемиптероидных (сеноедов, пухоедов, трипсов) настолько изменено различными приспособлениями и редукциями, что понять их можно, изучив эмбриогенезы вышестоящих форм (клопов, равнокрылых).

Гемиптероидные – в основном яйцекладущие организмы. Встречается живорождение, которое часто сочетается с партеногенезом (тли, червецы, щитовки из равнокрылых, некоторые клопы и сеноеды). У некоторых равнокрылых и клопов описан педогенез.

Для Гемиптероидных характерен яичник телотрофического типа. У некоторых (сеноеды, вши) встречаются овариолы политрофического типа. Яйца откладываются в землю (цикады, сеноеды, клопы) или на её поверхность (клопы, сеноеды), в стебли растений (трипсы, цикады, клопы), на побеги (тли) и листья (белокрылки, листоблошки), в своеобразные коконы или под щиток тела самок (червецы, щитовки), в пазухи листьев и на колосковые чешуйки (трипсы, тли), прикрепляются к листьям водных растений (клопы) или на перья птиц, шерсть млекопитающих (пухоеды, вши), волосы и одежду человека (вши). Яйца откладываются поодиночке (трипсы, цикады, сеноеды, тли) или группами (тли, клопы). Количество откладываемых яиц варьирует от 10 (тли) до 3–6 тысяч (червецы, щитовки). Партеногенетические самки могут откладывать в один сезон около миллиона яиц.

Отложенные яйца разнообразны по форме, цвету и вооружению хориона. Яйца обычно с большим количеством желтка. Но у некоторых живородящих форм яйца обеднены желтком, лишены хориона и развиваются в овариолах яичника.

Дробление типично поверхностного типа. Формирование зародышевой полоски у большинства представителей Гемиптероидных происходит по единому плану, причём многие процессы формообразования начинаются с заднего полюса яйца и прилегающих к нему областей. Первым признаком дифференциации равномерной бластодермы является небольшое клеточное сгущение, формирующееся в районе заднего полюса яйца. Это сгущение представляет собой зачаток протокорма. Другими составными частями зародышевой полоски являются зачатки головных долей, расположенные первоначально на латеральных сторонах яйца. Впоследствии они сближаются друг с другом на вентральной стороне яйца и, смещаясь к заднему полюсу, объединяются с зачатком протокорма в единую зародышевую полоску. При этом протокорм отходит на дорзальную сторону яйца и глубоко вворачивается в желток, а головные доли зародышевой полоски располагаются непосредственно у устья инвагинации. Вентральная сторона протокорма, на которой впоследствии формируются

придатки, отделена от дорзальной стороны яйца толстым слоем желтка и амнионом, образующимся одновременно с погружением протокорма. Таким образом, в полость задней складки зародышевых оболочек заходит почти весь запас желтка – отличительная особенность Гемиптероидных от других насекомых.

У клопов-водомерок зачаток протокорма начинает погружаться вглубь желтка ещё до оформления головных долей на латеральных сторонах яйца. У некоторых пухоедов, тлей, вшей обособленных зачатков головных долей не образуется и инвагинация начинается ещё до разделения бластодермы на эмбриональную и экстраэмбриональную фракции. Зародышевая полоска окружается амнионом, стенки которого первоначально представлены однородными клетками бластодермы.

У представителей Гемиптероидных обнаруживается огромное разнообразие вариантов от типа «короткого зародыша», когда в оформляющейся фракции эмбриональной бластодермы преформированы передние сегменты тела и зона нарастания последующих сегментов, до типа «полудлинного зародыша», когда в эмбриональной фракции ещё преформированы грудные и часть брюшных сегментов. Пополнение сегментарного состава оформляющейся зародышевой полоски является важнейшей тенденцией эволюции эмбриогенезов насекомых. У Гемиптероидных эта тенденция проявляется особенно наглядно у клопов. В этом отряде можно выделить три группы семейств, в которых тип «короткого зародыша» преобразуется в тип «полудлинного зародыша» независимо и параллельно. Примитивные представители семейств развиваются по типу «короткого зародыша», а совершенные – по типу «полудлинного зародыша». С переходом от первого типа ко второму связаны существенные преобразования эмбриогенеза.

При пополнении состава оформляющейся эмбриональной фракции её размеры относительно яйца увеличиваются. При этом эмбриональная фракция распространяется на вентральную сторону яйца и приобретает вид зародышевой полоски, тогда как в исходном короткозародышевом состоянии она имела вид зародышевого пятна на заднем полюсе яйца. Изменения внешнего вида, положения и состава эмбриональной фракции связаны, в первую очередь, с преобразованиями бластокинеза, причём между этими явлениями существует обратная зависимость. Так, чем более полон состав формирующейся зародышевой полоски и чем в большей степени она охватывает вентральную сторону яйца, тем менее сложны и громоздки бластокинезы, и наоборот.

Например, в яйцах короткозародышевых *Toxoptera* бластокинез чрезвычайно сложен (рис. 180). Утолщённая бластодерма заднего полюса яйца вворачивается в желток и преобразуется в трубку. Вентральная сторона трубки становится более толстой и преобразуется в зародышевую полоску, а дорзальная стенка становится амнионом. В момент инвагинации все клетки трубки одинаковы, т.е. дифференциация зародышевой полоски и амниона происходит внутри желтка. Когда

передний конец трубки достигает передней половины яйца, она замыкается и отделяется от серозы. Окружённая амнионом зародышевая полоска проникает ещё глубже в желток, изгибается и переворачивается. Через некоторое время зародышевая полоска доходит до вентральной стороны яйца, соединяется головным концом с серозой и после разрыва оболочек выходит на поверхность.

У трипсов, клопов бластокинезы более ограничены. Округлое зародышевое пятно на заднем полюсе яйца сгибается посередине и начинает погружаться в желток. Зародышевое пятно удлиняется и преобразуется в зародышевую полоску, головные доли которой остаются на поверхности, а протокорм погружается вглубь желтка. После разрыва оболочек зародышевая полоска продвигается головным концом к переднему полюсу яйца и выходит на поверхность желтка. В данном случае бластокинез сводится к погружению протокорма в желток и перемещению зародышевой полоски по вентральной стороне яйца.

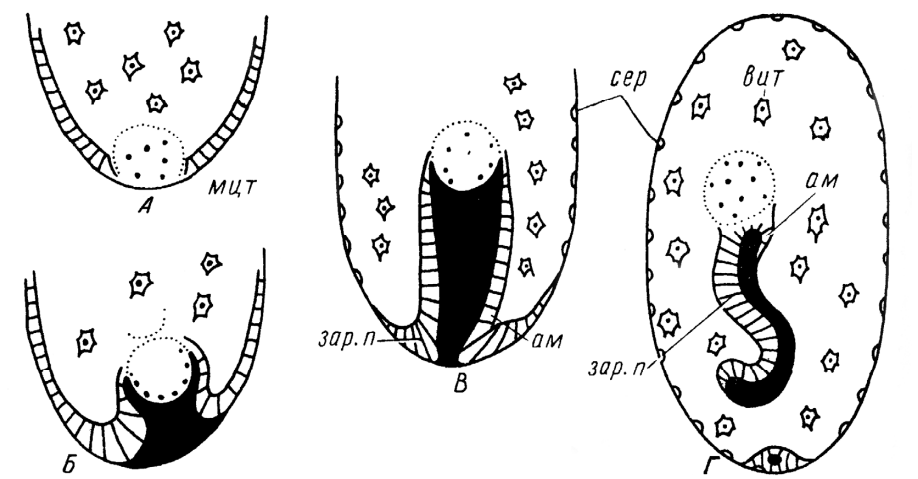


Рис. 180. Бластокинез у *Toxoptera* (по Захваткину, 1975): *А–Г* – последовательные стадии. *ам* – амнион; *вит* – вителлофаг; *зар.п* – зародышевая полоска; *мцт* – мицетом; *сер* – сероза

Таким образом, у Гемиптероидных наблюдается широкое разнообразие способов дифференциации эмбриональной фракции бластодермы и её перемещений.

Формированию и перемещениям зародышевой полоски сопутствуют обособление экстраэмбриональной фракции бластодермы и её дифференциация в зародышевые оболочки. В исходном случае, когда эмбриональная бластодерма имеет вид зародышевого пятна, экстраэмбриональная фракция образует серозу. Амнион развивается вместе с зародышевой полоской из первоначальной эмбриональной бластодермы. Формирование зародышевых оболочек обеспечивает более

полную изоляцию формирующегося зародыша от влияния факторов внешней среды. Защитная роль оболочек становится ещё более явной, когда между амнионом и серозой присутствует желток. Особенно своеобразна роль зародышевых оболочек у живородящих форм, например у сеноеда *Archipsocus*. В этом случае клетками формирующейся серозы образуются особые плазматические тяжи, отходящие от обоих полюсов яйца к стенке овариолы. По тяжам происходит передача питательных веществ непосредственно из яичника материнского организма к развивающемуся зародышу.

Разнообразию эмбриогенезов Гемиптероидных соответствует многообразие форм постэмбрионального развития (рис. 181). Наиболее типично развитие с неполным превращением. У клопов, пухоедов и вшей выходящий из яйца организм во всех существенных чертах сравним с половозрелым насекомым и отличается от него размерами, недоразвитостью полового аппарата, количеством члеников в придатках, числом фасеток сложных глаз и т.д. Постэмбриональное развитие этих насекомых осуществляется постепенно и, кроме роста и развития полового аппарата, сводится к пополнению члениками антенн. Количество возрастов, как правило, невелико (обычно 3 у пухоедов и вшей, 6 – у клопов и сеноедов).

Наряду с типичным неполным превращением у Гемиптероидных встречаются примеры полного превращения, сопровождающегося гистолическим метаморфозом, когда происходит разрушение личиночных органов и их замена имагинальными.

Формирование полного превращения определяется постепенным упрощением типичной и похожей на взрослое насекомое нимфы до личинки, значительно отличающейся от взрослого организма (Захваткин, 1975).

Так, у бескрылых тлей летних партеногенетических поколений упрощение нимф определяется их тесной связью с растениями. Утрата необходимости в значительных перемещениях связывается с редукцией локомоторных органов, укорочением антенн, сокращением числа фасеток сложных глаз и т.д.

Второй этап на пути преобразования неполного превращения наблюдается у листоблошек, у которых из яйца выходит организм с относительно гомономной сегментацией и слабо выраженными тагмами. Голень и лапка остаются слитными, жгут антенн – несегментирован, сложные глаза отсутствуют. При линьке на следующий возраст тело нимфы уплощается. Нимфа второго возраста ведёт практически прикреплённый образ жизни, а если и перемещается, то медленно и на ограниченные расстояния. Нимфы двух последующих возрастов сравнимы с нимфой второго возраста. При переходе последней, пятой, нимфы в имаго происходят значительные преобразования внешнего вида и организации в целом: появляются новые группы мышц, резорбируются некоторые нимфальные образования (например, восковые железы), появляются крылья. Наблюдается тенденция к возникновению метаморфоза, проявление которого, однако, не выходит за пределы вариантов неполного превращения.

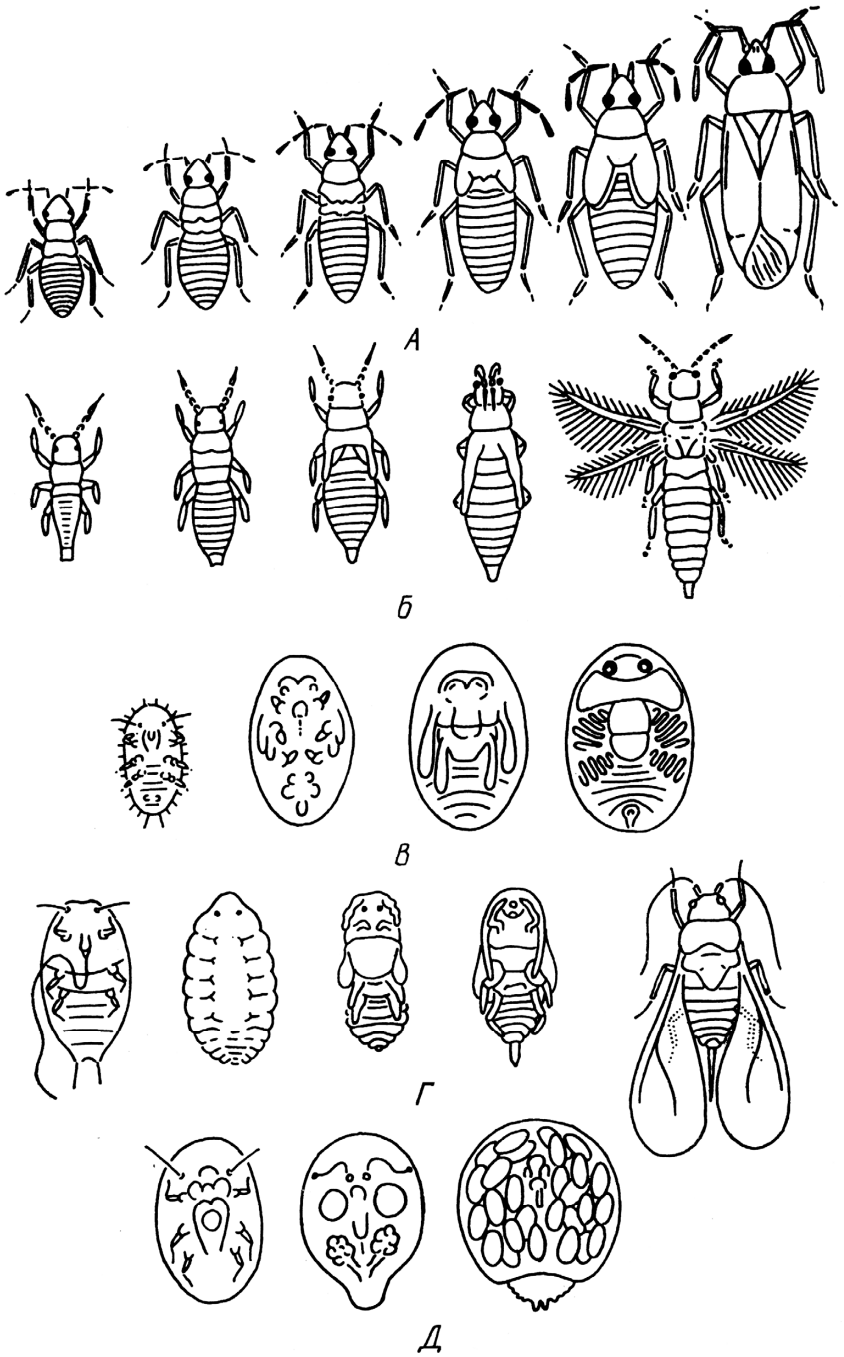


Рис. 181. Последовательные стадии постэмбриональных превращений у *Hemipteroidea* (по Захваткину, 1975): *А* – клопы; *Б* – трипсы; *В* – белокрылки; *Г* и *Д* – самцы и самки червецов

Третий этап формирования полного превращения можно пронаблюдать у белокрылки. Нимфа первого возраста белокрылок, так называемая бродяжка, единственно подвижная. Разделения тела нимфы на тагмы не наблюдается, голень и лапка слитны. Последующие возрасты редуцированы в ещё большей степени: они неподвижны; органы, связанные с активным образом жизни (глаза, антенны), редуцированы. Нимфа последнего возраста превращается в пупарий, происходит закладка имагинальных дисков, из которых развиваются органы взрослого насекомого. Часть нимфальных органов (слюнные железы, спинной сосуд, ротовые органы и передняя часть головы) переходит к взрослому насекомому без существенных изменений. Другие органы развиваются дальше: происходит пополнение мышечной системы, совершенствуется нервная система, формируются гонады. Остальные органы редуцируются полностью (глаза, восковые железы и др.) и заменяются имагинальными. Таким образом, изменения организации, происходящие в фазе пупария, сравнимы с метаморфозом в фазе куколки при полном превращении. Биологический смысл этих преобразований определяется специализацией нимф при относительной сохранности взрослого состояния. Специализация нимф – это упрощение и редукция, с одной стороны, прогрессивное развитие некоторых органов (ротовой аппарат, средства пассивной защиты) – с другой.

Последний этап преобразований при переходе к развитию с полным превращением можно наблюдать у червецов и щитовок, которые характеризуются резким половым диморфизмом, развитие самок значительно отличается от развития самцов. Так, взрослые самки по своему облику сравнимы с редуцированными нимфами белокрылок. Значительно редуцированы глаза, антенны и ноги, хорошо развиты гонады, ротовой аппарат, средства пассивной защиты. В предпоследнем возрасте у самок имагинальные диски не образуются. Развитие самок червецов и щитовок сравнимо с развитием белокрылок, оборванным на предпоследнем возрасте. При развитии самцов нимфы двух первых возрастов сравнимы с нимфами самок, но отличаются от них более развитой центральной нервной системой и присутствием имагинальных дисков. На третьем возрасте происходит гистолиз всей пищеварительной системы и развитие имагинальных органов. Следовательно, самцы червецов и щитовок обладают развитием с полным превращением.

Таким образом, в пределах отряда равнокрылых осуществляются последовательные этапы развития полного превращения на основе исходного неполного превращения. Важной предпосылкой этих преобразований является сложный и многоэтапный жизненный цикл, включающий иногда чередование поколений. Изменения развития с неполным превращением, кроме равнокрылых, описаны у трипсов, в онтогенезе которых встречаются фазы, сравнимые с пупарием белокрылок. Следовательно, преобразования исходного развития с неполным превращением в группе Hemipteroidea осуществлялись, по крайней мере, дважды: у равнокрылых и у трипсов.

Развитие Holometabola

Развитие насекомых с полным превращением более сложно по сравнению с Hemimetabola и сопровождается четырьмя фазами – яйцо, личинка, куколка и имаго. Личинки неимагообразные, резко отличаются от взрослых форм по строению тела и образу жизни, лишены фасеточных глаз. Крылья развиваются у личинок под кожным покровом как скрытые внутренние образования и лишь с фазы куколки становятся наружными образованиями. Вследствие этого насекомые с полным превращением нередко называются Endopterygota, т.е. с внутренними зачатками крыльев.

Насекомые, характеризующиеся развитием с полным превращением, – самые высокоорганизованные, разнообразные, широко распространённые и многочисленные не только среди насекомых, но и среди всех первичноротых.

Насекомые с полным превращением подразделяются на три надотряда – Колеоптероидные (Coleopteroidea), Нейроптероидные (Neuropteroidea) и Мекоптероидные (Mecopteroidea). Колеоптероидные включают два отряда: Жуки и Веерокрылые. Нейроптероидные включают три отряда: Сетчатокрылые, Верблюдки и Большекрылые. Мекоптероидные включают шесть отрядов: Скорпионовые мухи, Ручейники, Бабочки (= Чешуекрылые), Перепончатокрылые, Блохи и Двукрылые.

У насекомых с полным превращением встречаются все главные типы половых аппаратов, но наиболее характерны политрофические овариолы. Форма яиц разнообразная, но преобладают эллипсовидные и округлые, часто билатерально-симметричные. Размеры откладываемых яиц сильно варьируют: от 0,043 мм у веерокрылого *Stylops* до 15 мм в длину у пчелы *Xylocopa*. Снаружи яйцо покрыто хорионом, иногда с кутикулярными выростами. Обычно яйца богаты цитоплазмой и содержат относительно небольшое количество желтка. Встречаются яйца с большим количеством желтка, например у жуков *Hydrophilus, Timarcha* и *Phylontus*. У паразитических и живородящих форм яйца иногда не содержат желтка, но могут получать питательные вещества из организма хозяина или тела матери, при этом значительно увеличиваясь в объёме. У свободноживущих и яйцекладущих представителей группы немного желтка у муравьев, ручейников, некоторых бабочек.

Дробление – типично поверхностное. При отсутствии в яйце желтка дробление существенно изменяется и становится полным. Особенно меняется дробление у паразитических перепончатокрылых. Так, у *Eurytoma*, яйца которой развиваются в галлах пилильщиков и являются маложелтковыми, сохраняются все существенные черты поверхностного дробления. Дробление *Angitia* также поверхностное, несмотря на почти полное отсутствие желтка в яйце. Особенностью дробления этих форм является то, что желточный синцитий, вследствие редукции желтка, представлен ажурной сеточкой, натянутой внутри яйца. В яйцах *Litomastix* и

Platygaster дробление сначала полное, но большая часть яйца, так называемое парануклеарное тело (разросшиеся полярные тельца с окружающей ооплазмой), используется при формировании зародышевой оболочки (серозы).

Двукрылым свойственно высокое совершенство процессов дробления, которое характеризуется следующими особенностями. Во-первых, интервалы между последовательными делениями на разных стадиях дробления относительно постоянны и коротки. Так, у дрозофилы эти интервалы не превышают 10 минут, у *Dacus* – 10–15 минут, у комаров – 20 минут. Вторая особенность дробления яиц двукрылых – длительность периода синхронных делений. Например, у дрозофилы отмечено 12 синхронных делений, в ходе которых формируется около 3 200 ядер, которые перемещаются к периферии только после восьмого деления. У *Dacus* формируется 5 800 ядер после 13 синхронных делений. У комаров рода *Culex* отмечено 11–13 синхронных делений. Тогда как для большинства насекомых с полным превращением обычны 6–7 синхронных делений и их асинхронность при оформлении бластодермы. Достаточно часто встречаются примеры раннего нарушения синхронности дробления. Например, у жуков *Phyllodecta* и *Lema* синхронность утрачивается после третьего деления дробления.

В начале дробления происходит разделение ядер на первичные вителлофаги и ядра, продолжающие мигрировать к периферии, – это раннее свидетельство их дифференцировки. Предполагается, что вителлофаги играют роль в усвоении желтка. Особенностью дробления яиц насекомых с полным превращением также является раннее обособление полового зачатка, при котором ядра дробления разделяются на половые и соматические. Так, раннее обособление половых клеток ещё до того, как эмбриональная бластодерма приобретёт облик зародышевой полоски, отмечено у двукрылых, перепончатокрылых, жуков-листоедов, долгоносиков и др.

В пределах группы насекомых с полным превращением встречается два типа образования зародышевой фракции бластодермы. Первый, относительно примитивный, и, вероятно, исходный тип – зародышевая полоска развивается из зародышевого пятна (диска) на заднем полюсе яйца. Второй способ – обособление эмбриональной фракции в виде дифференцированной зародышевой полоски на вентральной стороне яйца и последовательное увеличение её размеров по отношению к размерам яйца. Переход от одного типа к другому сопровождается увеличением размеров эмбриональной фракции бластодермы по сравнению с экстраэмбриональной фракцией; обогащением яйц активной плазмой; пополнением состава оформляющейся зародышевой полоски, включающей в себя материал большего числа сегментов (переход от типа «короткого зародыша» к типу «длинного зародыша»); дальнейшей дифференцировкой зародышевой полоски, в которой выделяются головные доли и протокорм. Эта общая тенденция в совершенствовании эмбриогенезов приводит к редукции бластокинезов и уменьшению меробластичности развития.

Бластокинезы у насекомых с полным превращением в отличие от других насекомых весьма ограничены. Они сводятся к погружению хвостовой лопасти в желток, быстрому нарастанию задней складки зародышевых оболочек, заполненной желтком, последующему выходу хвостовой лопасти на поверхность дорзальной стороны яйца и общему удлинению зародышевой полоски. Когда зародышевая полоска достигает максимальной длины, она охватывает всю вентральную сторону яйца и заходит своими головными долями и хвостовой лопастью на дорзальную сторону. В яйцах, бедных желтком, хвостовая лопасть зародышевой полоски, заходя за экватор дорзальной стороны яйца, сближается с головными долями и охватывает яйцо почти полным кольцом. Далее зародышевая полоска начинает укорачиваться, и её хвостовая лопасть, возвращаясь к заднему полюсу яйца, проходит над ним и перегибается на вентральную сторону.

Преобладание задней складки зародышевых оболочек характерно для насекомых с полным превращением, и лишь у двукрылых, перепончатокрылых и некоторых бабочек передняя складка развивается сильнее задней.

Гаструляция протекает обычно путём инвагинации, но встречается инвагинация в сочетании с иммиграцией отдельных клеток (например, у вислокрылки *Sialis*). Своеобразно обособление зародышевых листков у высших двукрылых, у которых они уже отчётливы до погружения: срединная пластинка, представляющая собой мезодерму, погружается под сходящиеся латеральные пластинки, края которых утолщаются в виде нервных валиков; затем погружается передний энтодермальный зачаток и последним – задний. У двукрылых можно наблюдать постепенную редукцию целомов и сомитов вообще, которые ещё вполне развиты у других представителей насекомых. Так, у некоторых двукрылых, например у *Drosophila, Dacus*, мезодерма не сегментируется и не образует целомов. Только при оформлении мускулатуры отдельные группы мышц распределяются посегментно. Таким образом, процесс редукции целомов и связанный с ним процесс редукции мезодермальной метамерии, начавшийся у низших насекомых, завершается у высших двукрылых.

Постэмбриональное развитие Holometabola имеет характер полного превращения: вылупляющаяся из яйца личинка мало похожа на взрослое насекомое и преобразуется в него не постепенно от возраста к возрасту, а в результате гистолитического метаморфоза на стадии куколки. Например, у двукрылых, перепончатокрылых, бабочек и жуков в ходе гистолитического метаморфоза разрушаются кишечник, гиподерма, жировое тело и мускулатура личинки. Только нервная и кровеносная системы остаются относительно неизменными, всё остальное заменяется соответствующими органами взрослого насекомого.

Личинки насекомых с полным превращением соответствуют личиночным стадиям постэмбриогенеза примитивного типа. У насекомых с неполным превращением стадии развития, соответствующие личиночным, проходят в эмбриогенезе, а

нимфы остаются гомологичными нимфальным стадиям примитивного превращения, конденсированным до одной стадии. Таким образом, и полное, и неполное превращение насекомых выводится из более примитивного состояния, отдельные черты которого обнаруживаются в постэмбриогенезах щетинохвосток и подёнок.

Особенности эволюции онтогенеза у членистоногих

У членистоногих прослеживаются переходы от примитивного онтогенеза к типично артропоидному. Общепринятым считается, что мелкие, бедные желтком (изолецитальные) яйца более примитивны, а с большим количеством желтка (тело- и центролецитальные) – вторичного характера. У ряда живородящих форм (онихофоры, скорпионы, псевдоскорпионы) произошла вторичная редукция желтка. У некоторых членистоногих (тихоходки, клещи) возможной причиной измельчения яиц является уменьшение общих размеров тела, тогда как у некоторых паразитических организмов (пентастомид) уменьшение размеров яиц связано с увеличением количества производимых яиц.

У аннелидных предков артропод яйца были изолецитальные, а дальнейшая эволюция привела к возникновению у кольчецов и части членистоногих телолецитальных яиц с большим количеством желтка на вегетативном полюсе (черви, моллюски). Для большинства членистоногих характерны центролецитальные яйца с большим количеством желтка и концентрическим расположением веществ (в центре яйца ядро с небольшим участком цитоплазмы, а на поверхности – слой цитоплазмы).

Для большинства членистоногих наряду с унаследованной от кольчатых червей первичной гетерономностью сегментов, проявляющейся в способе их формирования, наблюдается и вторичная гетерономность, связанная с процессом тагматизации.

Тагматизация – объединение сегментов в более крупные отделы, или тагмы, что связано с их функциональной специализацией. Особенно характерно явление **цефализации** – несколько передних сегментов вступают в тесную связь с акроном и образуют голову, причём некоторые из них могут занять предротовое положение и утратить самостоятельность.

Постэмбриональное развитие членистоногих во многом определяется предыдущим периодом онтогенеза – эмбриональным, для которого характерна **эмбрионизация**, обусловленная большим количеством желтка в яйцах и проявляющаяся в удлинении периода эмбрионального развития. В этом случае из яйцевых оболочек выходит молодое животное, соответствующее метатрохофоре или ещё более поздней стадии кольчатых червей.

Постэмбриональное развитие сопровождается многочисленными линьками и может протекать по типу анаморфоза или эпиморфоза. При анаморфозе

ещё некоторое время продолжается формирование новых сегментов из зоны роста, а при эпиморфозе – полное количество сегментов имеется от рождения. Анаморфное развитие унаследовано членистоногими от аннелидных предков, а поэтому считается более примитивным. Значительные структурные изменения организации животных в постэмбриональном периоде происходят в процессе метаморфоза.

В эволюции членистоногих наибольшее совершенствование индивидуального развития наблюдается у насекомых, причём прогрессивные изменения происходили на всех стадиях онтогенеза.

Совершенствование образования зиготы шло по пути выработки внутреннего оплодотворения. Большой запас питательного материала (желтка) в яйце обусловил дальнейшие процессы эмбрионального развития: поверхностное дробление, образование зародышевой полоски, своеобразный бластокинез и развитие внезародышевых оболочек (амниона и серозы). Всё это способствовало **автономизации** онтогенеза, совершенной защите эмбриона и достижению большой активности выходящего из яйца организма.

В связи с богатством пищи и хорошей защищённостью постэмбриональных фаз в скрытых средах в сравнении с открытым образом жизни половозрелой крылатой фазы возникает тенденция к предпочтению скрытых сред, нежели открытых пространств. Это означает удлинение периода преимагинальных фаз и сокращение длительности имагинальной фазы – процесс **дезимагинизации**. В этом случае процессы питания и роста, накопления запасных веществ, формирование половых продуктов осуществляются личинкой, а приём пищи половозрелыми особями резко сокращается.

Совершенствование онтогенеза происходило под влиянием экологических условий, которые обусловили разделение функций в онтогенезе: морфогенез стал осуществляться в покоящихся фазах (яйцо, куколка), рост – в фазе личинки, размножение и расселение – в крылатой фазе.

Как видно, онтогенезы и, в частности, постэмбриогенезы у членистоногих чрезвычайно разнообразны. В современной литературе широко обсуждается вопрос о связи морфофизиологических основ онтогенеза членистоногих с проблемой происхождения и эволюции самих членистоногих. При этом отмечаются три уникальных их свойства: стадийность развития, сегментированный хитинизированный скелет, происхождение и роль личинки в онтогенезе и эволюции различных групп.

Общепринятым является мнение, что стадийность развития определяется двумя противоположными тенденциями – эмбрионизацией и дезэмбрионизацией. Личинка кольчатых червей – трохофора, наиболее вероятный предок членистоногих, претерпевает сложный метаморфоз и фактически представляет собой эмбрион, одновременно являющийся активной стадией (плавающей) с достаточ-

но дифференцированными тканями. В личинке происходят существенные усложнения организации будущего половозрелого кольчатого червя. Предполагается, что в истоках и эволюции онтогенеза членистоногих – крайняя степень дезэмбрионизации.

В пределах конкретных групп членистоногих (как это видно из описаний их частных постэмбриогенезов) эмбрионизация и дезэмбрионизация выражены поразному, что определяется многими факторами (генетическими, физиологическими, экологическими и др.).

Одним из условий этих процессов рассматриваются предпосылки к обогащению яйца желтком, что потенциально может привести к неличиночному развитию. Однако очень часто при достаточно крупных и богатых желтком яйцах формируются личинки с ранней дифференциацией тканей и органов и морфологически отличные от взрослой стадии (Иванова-Казас, 1979).

Следовательно, если есть личинка, то более или менее выраженной эмбрионизации в развитии нет. Большое же содержание желтка в яйцах обусловливает не процессы эмбрионизации, а существование личинки сразу после вылупления, когда она потребляет эмбриональный желток, пока не отыщет пищевой субстрат (Шмальгаузен, 1982).

Возможно, первоначально сильно эмбрионизованные животные с неличиночным развитием, т.е. сразу способные к размножению, в ходе эволюции претерпели дезэмбрионизацию с выходом из яйца ряда последовательных стадий, что послужило причиной дивергенции различных групп (Шатров, 1999).

Таким образом, линьки и смена стадий могли возникнуть в онтогенезе разных групп членистоногих не сразу, а постепенно в ходе прогрессивной дезэмбрионизации.

Второму уникальному свойству членистоногих – хитинизированному экзоскелету и связанным с ним линькам – также отводится существенная роль в объяснении природы онтогенеза (Шатров, 1999). Кутикула является важнейшим достоверным признаком обособленной стадии, и поэтому отправная точка существования любой стадии в индивидуальном развитии членистоногих – это момент начала формирования новой кутикулы над гиподермальными клетками, которая опосредует все связи организма с внешней средой.

В общем же происхождение личиночной стадии как таковой в ходе эволюции неясно и спорно. Необходимость её возникновения является, вероятно, проявлением общих закономерностей развития живых систем – питания и роста как необходимых условий размножения и развития.

6.1.12. Тип Мшанки – Bryozoa

Мшанки – мелкие колониальные животные. Характерной особенностью их строения является деление тела на два отдела: полипид и цистид. Полипидом называется передний отдел тела с лофофором (возвышением, на котором находится ротовое отверстие с венчиком щупалец) и связанным с ним кишечником. Цистид – это задний отдел тела, отделённый от полипида кольцевой складкой. Полипид может втягиваться в цистид, при этом стенки полипида образуют влагалище щупалец. Цистид выделяет на своей поверхности хитиноидную оболочку, которая у большинства морских мшанок обызвествляется и образует плотный наружный скелет.

Мшанки – гермафродиты, раздельнополые виды являются исключением. Временные гонады развиваются из целомического эпителия.

Тип Bryozoa подразделяется на два класса: класс Phylactolaemata, включающий пресноводных мшанок, и класс Gymnolaemata, для которого характерны в основном морские формы. По сравнению с Gymnolaemata в организации Phylactolaemata сохранилось много примитивных черт, и их развитие подверглось значительным вторичным изменениям.

Яйца большинства представителей класса Gymnolaemata (отряды Ctenostomata и Cheilostomata) развиваются в целоме, или в щупальцевом влагалище материнского организма (например, у *Zoobothryon* и *Flustrella*), или в особой выводковой сумке – овицелле. У живородящих форм одновременно развивается немного зародышей, например, у *Flustrella hispida* – 4–5 зародышей. У немногочисленных яйцекладущих видов, например *Membranipora membranacea, Electra pilosa*, яйца выводятся из тела матери через особый орган, играющий роль яйцевода. Затем яйца прикрепляются к кожным покровам матери, где и вынашиваются. Яйца мшанок, принадлежащих к этим отрядам, небольшого размера (от 25 мк у *Farella repens* до 100 мк у *Electra monostachys*), с незначительным количеством желтка.

Дробление яйца полное, равномерное или неравномерное. В результате дробления образуется целобластула. Гаструляция может проходить путём полярного врастания. Обычно зародышевое развитие заканчивается образованием свободноплавающей личинки (рис. 182). У некоторых мшанок развитие прямое, т.е. без планктонной личинки.

У яйцекладущих мшанок формируется личинка **цифонаутес**, которая обладает тонкой двустворчатой раковиной и хорошо развитым сложным кишечником. У живородящих мшанок личинки не имеют кишечника. У некоторых форм, например *Alcyonidium* и *Flustrella*, кишечник появляется на короткое время и затем снова исчезает. Личинки пресноводных мшанок имеют значительно более простое строение, чем личинки морских форм. Они представляют собой микроскопические овальные тела без каких-либо вырастов.

Личинки ведут некоторое время планктонный образ жизни, затем падают на дно водоёма и прикрепляются к субстрату железистым органом. Затем выпячивается внутренний мешок, имеющий значение присоски. Личинка при этом сокращается, плотно присасывается к субстрату и замирает. Через несколько часов после прикрепления личинка превращается в цистид, который представляет собой эктодермальный мешок, покрытый кутикулой. Наступает резко выраженный некробиотический метаморфоз, при котором внутренние органы и ткани личинки разрушаются путём гистолиза.

Личинки мшанок сильно отличаются от личинок других групп, например кольчатых червей, брахиопод и др., как по строению, так и по особенностям превращения в первичную особь. То есть процесс развития характеризует мшанок как своеобразную и самостоятельную группу (тип) животного мира.

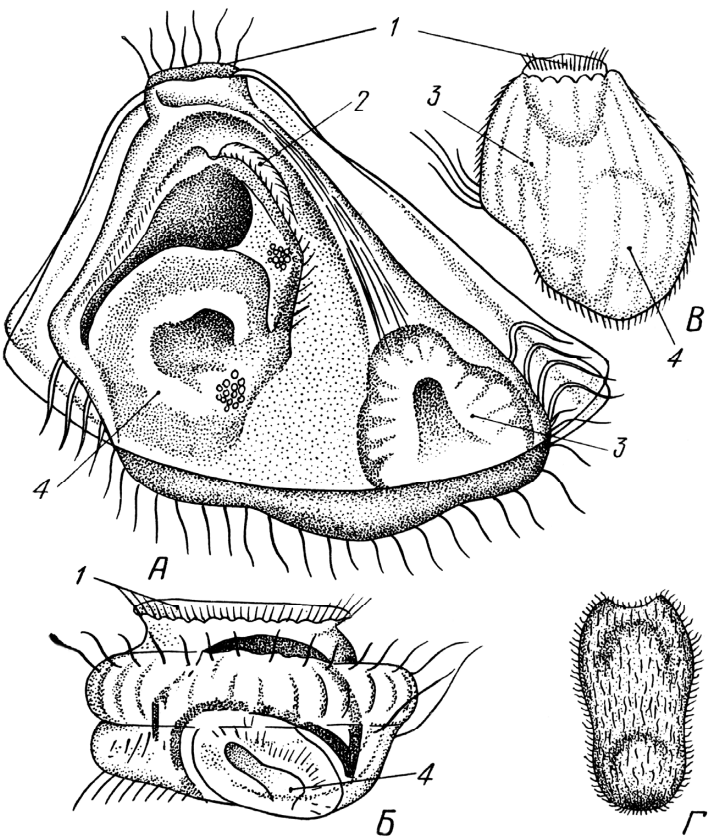


Рис. 182. Личинки морских мшанок (по Шмидту, 1953):
А – личинка *Cyphonautes*; *Б* – *Alcyonidium polyporum*; *В* – *Bugula plumose*;
Г – *Crisia eburnean. 1* – теменной орган; *2* – рот; *3* – присоска; *4* – грушевидный орган

6.1.13. Тип Плеченогие – Brachiopoda

Плеченогие – морские билатерально-симметричные целомические животные, ведущие сидячий образ жизни. Приспособлением к сидячему образу жизни являются сближение рта и ануса на переднем конце зародыша и петлеобразная форма кишки. Тело плеченогих заключено в двустворчатую раковину, выделяемую складкой кожных покровов – мантией. Прикрепление происходит с помощью стебелька на заднем конце тела или на брюшной створке. В мантийной полости располагается лофофор – мясистый орган в виде двух конических спиралей с щупальцами, которые, сомкнувшись друг с другом, образуют фильтрующую стенку.

Тип Плеченогие включает два класса: Ecardines и Testicardines, отличающихся своим развитием.

Большинство плеченогих раздельнополы. Гонады располагаются в толще мантийных лопастей. Половые клетки развиваются из целомического эпителия. Яйцеклетки Ecardines имеют размер 90–100 мк в диаметре, содержат небольшое количество желтка и одеты тонкой радиально исчерченной оболочкой. Яйца Testicardines содержат значительное количество желтка, их размеры мало варьируют: от 120 мк у *Argyrotheca* до 180 мк у *Terebratella.*

Дробление яиц плеченогих полное, чаще равномерное, радиальное, иногда с элементами спиральности. В результате дробления образуется целобластула. Гаструляция протекает путём инвагинации. Мезодерма образуется энтероцельным способом, но процесс подразделения архентерона на энтодермальную и мезодермальную части у плеченогих может происходить по-разному. Например, у Ecardines мезодерма обособляется от зачатка кишки, образуя по её сторонам две массы клеток. Путём расхождения клеток (схизоцельный способ) возникают целомические полости. У *Argyrotheca* образуются две продольные складки, которые разделяют первичную кишку на срединную и две боковые части. Сначала отделы сообщаются между собой в области бластопора, затем полностью обособляются друг от друга. Центральная часть образует кишечник, боковые части – целомические мешки. По окончании гаструляции бластопор замыкается.

Зародыш Ecardines принимает форму диска, на передней поверхности которого образуется зачаток лофофора, отделённый кольцевой бороздкой от зачатка мантии (рис. 183, *А*). На вентральной стороне лофофора образуется впячивание стомодеума (рис. 183, *Б*). На зачатке лофофора, который принимает форму гриба, появляются реснички (рис. 183, *В*). Желточная оболочка сбрасывается, зародыш превращается в личинку, плавающую с помощью ресничек (рис. 183, *Г*).

Метаморфоз Ecardines заключается в постепенном усложнении организации личинки, т.е. носит эволютивный характер. Увеличивается число щупалец, кишечник дифференцируется на отделы, появляются зачатки нефридиев, образуются мощные мышцы, замыкающие раковину. По мере роста личинки растет и раковина, по краю

мантии образуются щетинки, появляется зачаток стебелька как вырост на вентральной лопасти мантии. Личинка плавает, раскрыв створки и выставив вперед лофофор. При раздражении лофофор втягивается, створки раковины замыкаются, и личинка падает на дно. Прикрепление происходит с помощью стебелька приблизительно через месяц после начала развития. При этом лофофор становится органом, обеспечивающим циркуляцию воды в мантийной полости, и утрачивает локомоторную функцию. Количество парных щупалец постоянно увеличивается и у взрослого организма может достигать нескольких тысяч. После прикрепления личинки в раковине начинается отложение извести. Таким образом, личинка Ecardines представляет собой слабо развитую брахиоподу и имеет немного специальных личиночных признаков.

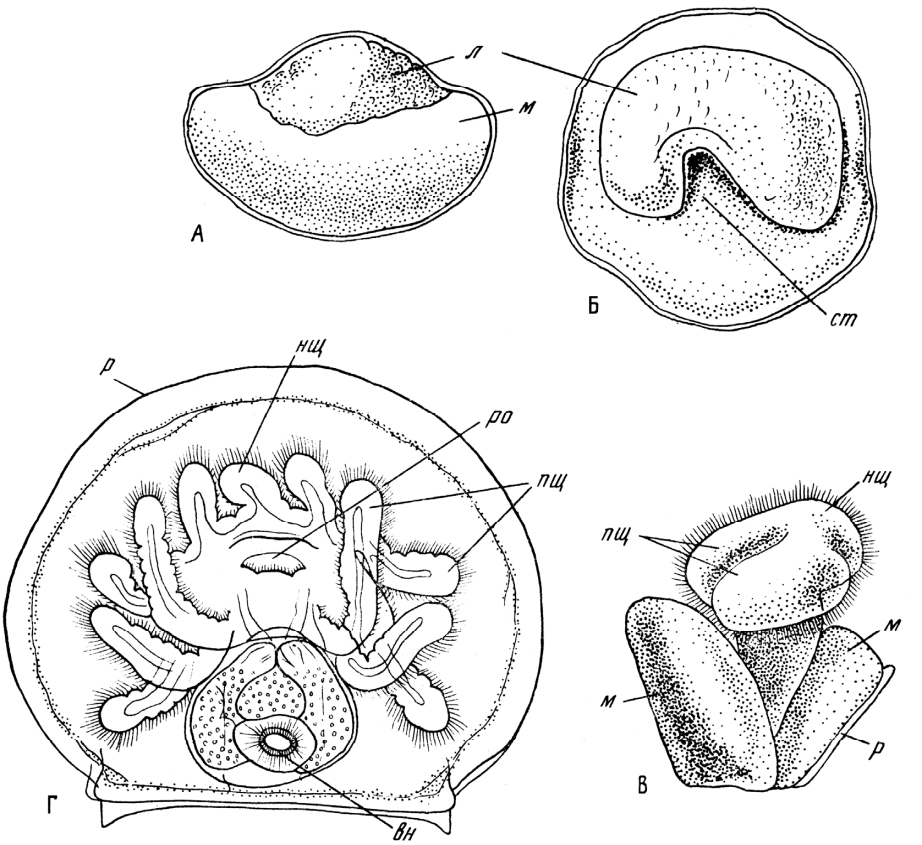


Рис. 183. Формирование личинки *Lingula anatina* (по Ивановой-Казас, 1977):
А – появление зачатков лофофора и мантии; *Б* – образование стомодеума; *В* – поздний зародыш с зачатками щупалец и раковины; *Г* – личинка с пятью парами щупалец.
вн – зачатки внутренних органов; *л* – зачаток лофофора; *м* – зачаток мантии;
нщ – непарное щупальце; *пщ* – парные щупальца; *р* – раковина; *ро* – рот; *ст* – стомодеум

Зародыш Testicardines подразделяется двумя поперечными перетяжками на три отдела: головной отдел, или апикальную лопасть, туловищный отдел, или зачаток мантии, и задний отдел, или стебелёк. Кожные покровы туловищного отдела разрастаются в форме кольцевой складки, свободный край которой почти полностью прикрывает стебелёк. Головной отдел также разрастается и принимает форму конуса (рис. 184).

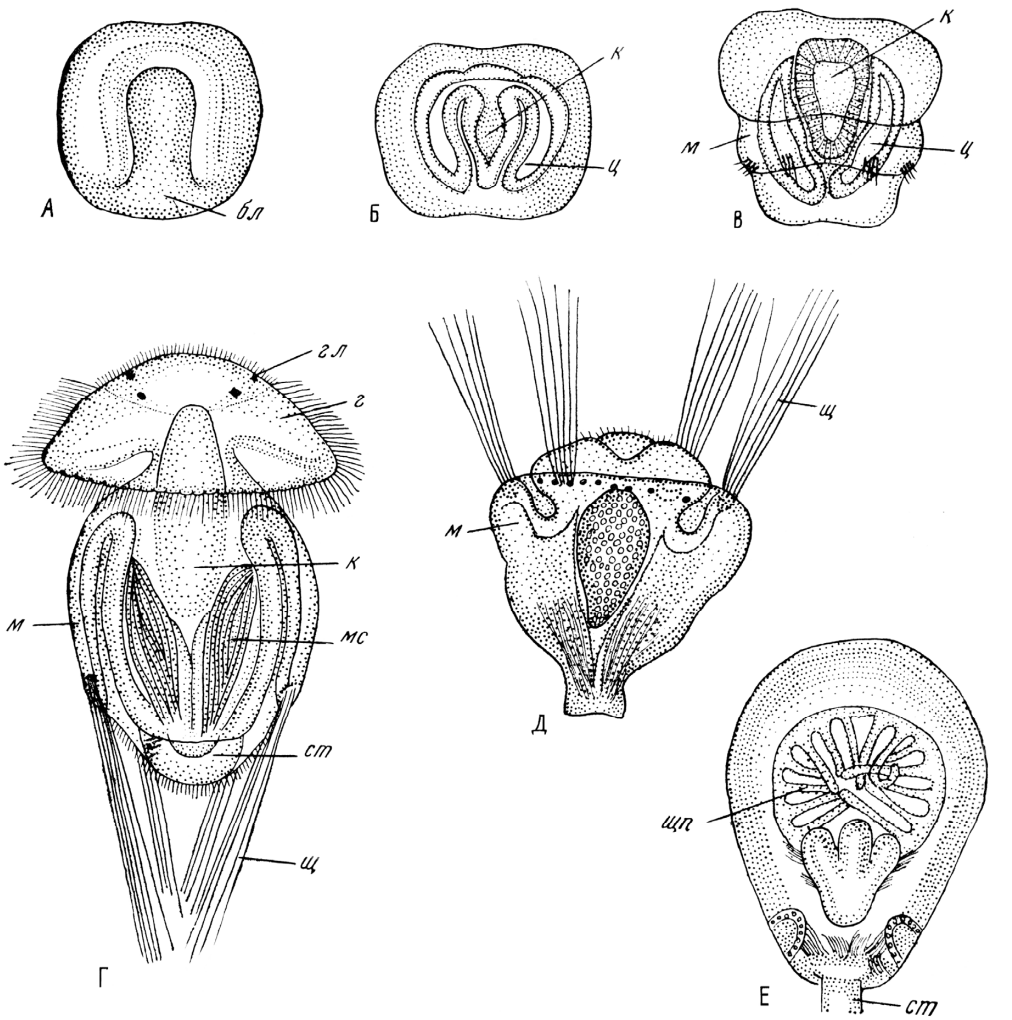


Рис. 184. Развитие *Argyrotheca neapolitana* (по Ивановой-Казас, 1977):
А – гаструла; *Б* – образование целома; *В* – образование мантийной складки;
Г – свободноплавающая личинка; *Д* – прикрепившаяся личинка; *Е* – молодая брахиопода.
бл – бластопор; *г* – головная лопасть; *гл* – глазки; *к* – зачаток кишки; *м* – мантийная складка;
мс – мышцы; *ст* – стебелёк; *ц* – целом; *щ* – щетинки; *щп* – щупальца

Зародыш покрыт ресничками, на макушке формируется чувствительный султанчик, который позже исчезает. По краю мантии образуется четыре пучка длинных щетинок. Часто формируются светочувствительные глазные пятна, которые в процессе метаморфоза исчезают. Постэмбриональное развитие начинается после выхода личинки из мантийной полости. Некоторое время (сутки – несколько дней) личинка ведёт планктонный образ жизни, плавает при помощи ресничек, которые играют защитную роль. Личинки не питаются, их основная функция – расселение.

В отличие от Ecardines личинка Testicardines мало похожа на взрослое животное. Главным органом передвижения личинки является предротовая лопасть. Метаморфоз Testicardines сопряжён со значительными изменениями организации и начинается с выворачивания мантийной складки, в результате чего стебелёк обнажается, а головная лопасть оказывается внутри мантийной полости. Тело животного сплющивается в дорзовентральном направлении. На поверхности мантии начинается выделение створок раковины. Апикальная лопасть уменьшается в размерах, прирастая к дорзальной лопасти мантии. У *Argyrotheca* щупальца закладываются на внутренней поверхности дорзальной лопасти мантии и не связаны с головным отделом личинки (см. рис. 184).

У *Tegulorhynchia* апикальная лопасть непосредственно превращается в лофофор, на концах которого закладываются парные щупальца. После прикрепления личинки эктодермальный стомодеум соединяется с энтодермальной кишкой. Боковые выпячивания средней кишки дают начало печёночным придаткам. Путём расхождения мезодермальных клеток образуется целомическая полость. Из дивертикулов целома в мантийных складках развиваются гонады. Из целомического эпителия образуются целомодукты, функционирующие и как половые продукты, и как нефридии. У *Argyrotheca* пара целомодуктов развивается ещё у личинки, тогда как у *Tegulorhynchia* они появляются в процессе метаморфоза.

6.1.14. Тип Иглокожие – Echinodermata

Иглокожие – морские животные с характерной лучистой симметрией (чаще 5-лучевой), обладающие своеобразными системами органов, наружным скелетом в виде известковых пластинок, шипов, игл. Обычно иглокожие свободноподвижны, немногие прикрепляются к придонным субстратам с помощью стебелька.

Большинство иглокожих – яйцекладущие формы, но также встречается живорождение, чаще у обитателей северных морей.

Весь процесс развития и созревания яйца, например, у морских ежей, происходит в полости гонады, т.е. наружу выбрасываются зрелые яйца, в которые внедряются сперматозоиды.

У офиур (змеехвосток), размножающихся половым путём, яйца развиваются внутри материнского организма в особых мешках – бурсах. Некоторые офиуры размножаются также бесполым путём – простым делением надвое.

Все иглокожие раздельнополы. Яйца откладываются в воду. Редко при наличии большого количества желтка развитие происходит в теле материнской особи.

Дробление полное равномерное или неравномерное (см. рис. 40). Гаструляция протекает по типу инвагинации. У некоторых иглокожих зародыш уже на стадии бластулы (целобластулы) ведёт свободный образ жизни. Зародыш покрыт ресничками и представляет собой жгутиковую бластулоподобную личинку. Таким образом, гаструляция и соответствующие процессы органогенеза проходят во внешней среде, в результате чего развивается двусторонне-симметричная личинка – диплеврула (рис. 185).

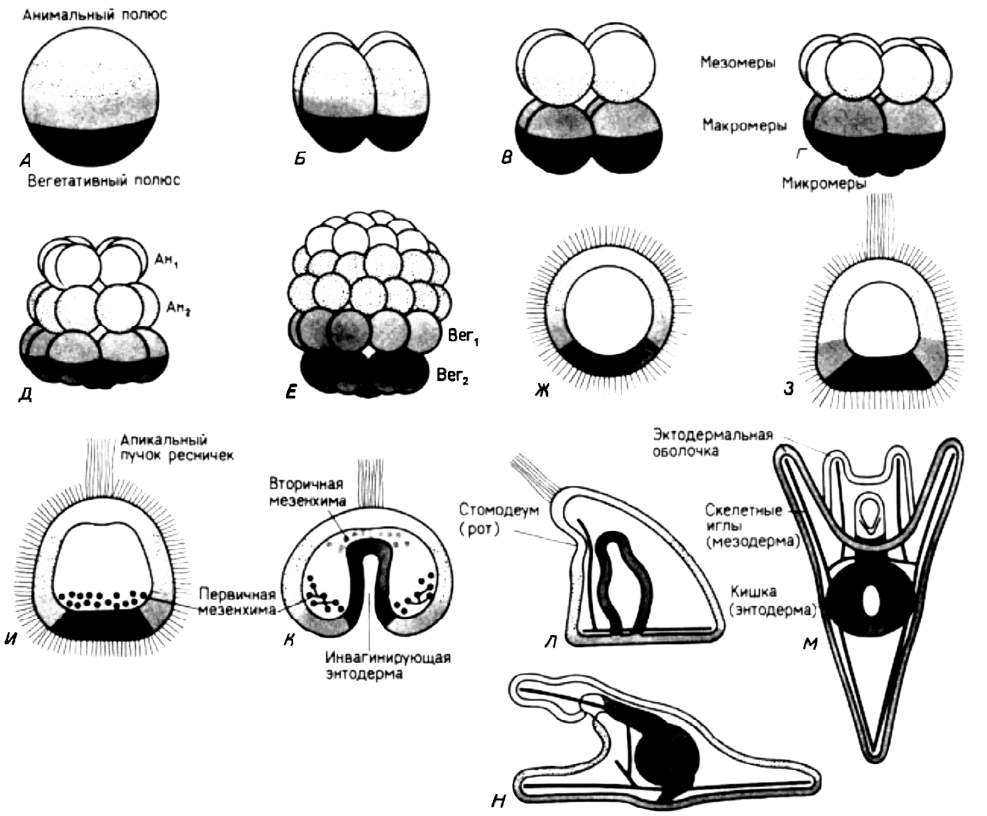


Рис. 185. Схема развития морского ежа (по Гилберту, 1993)

Диплеврула – исходная личиночная форма во всех классах иглокожих. У различных представителей иглокожих личинка отличается от типичной и называется по-разному: аурикулярия (голотурии), плутеус (морские ежи, офиуры), бипиннарии и брахиолярии (морские звёзды).

Первоначально в результате сложного эмбрионального развития образующиеся личинки билатерально-симметричны (см. рис. 185, *M, H*). Дефинитивное пятилучевое строение развивается в постэмбриональном периоде и начинается с изменения целомических мешков. У всех более поздних личинок иглокожих исчезает сплошной ресничный покров, вместо которого развиваются крупные реснички, формирующие ресничный шнур.

Личинка продолжительное время ведёт свободный образ жизни, питаясь детритом, бактериями, диатомовыми водорослями. Немногочисленные данные о метаморфозе иглокожих указывают на его некробиотический характер. При этом в одних случаях личинка начинает превращаться в молодую форму, сохраняя пелагический образ жизни (змеехвостки, морские ежи); в других – перед метаморфозом личинка переходит к сидячему образу жизни (морские лилии, некоторые морские звёзды), прикрепляясь к субстрату передним концом.

Характерно, что во время метаморфоза органы левой стороны тела личинки усиленно развиваются, и такая асимметрия переходит в радиальную симметрию. Основное значение при этом имеет средний левый целом, образующий вокруг пищевода замкнутое кольцо, выросты которого являются зачатками радиальных амбулакральных каналов.

6.1.15. Тип Погонофоры – Pogonophora

Погонофоры – это морские донные животные, живущие в длинных хитиновых трубках. Данные по эмбриологии погонофор немногочисленны и отрывочны.

Погонофоры раздельнополы. Самка откладывает яйца (от 30 у *Siboglinum caulleryi* и до 170 у *Oligobrachia webbi*) в передний участок собственной трубки, где протекает всё развитие. Яйца довольно крупные, овальной или шаровидной формы, содержат много желтка и одеты тонкой желточной оболочкой. Предполагается, что желточная оболочка возникает в связи с происходящим в трубке оплодотворением и очень рано исчезает.

Дробление яиц погонофор сильно варьирует, но считается, что все варианты дробления возникли в результате большей или меньшей модификации дробления спирального типа. Например, у *Siboglinum fiordicum* описано дробление с элементами спиральности: первые две борозды проходят косо по отношению к продольной оси яйца и под прямым углом друг к другу (рис. 186).

У *Siboglinum caulleryi* черты спирального дробления практически отсутствуют, а рано и достаточно в сильной форме проявляется билательная симметрия. В результате дробления обычно образуется морула.

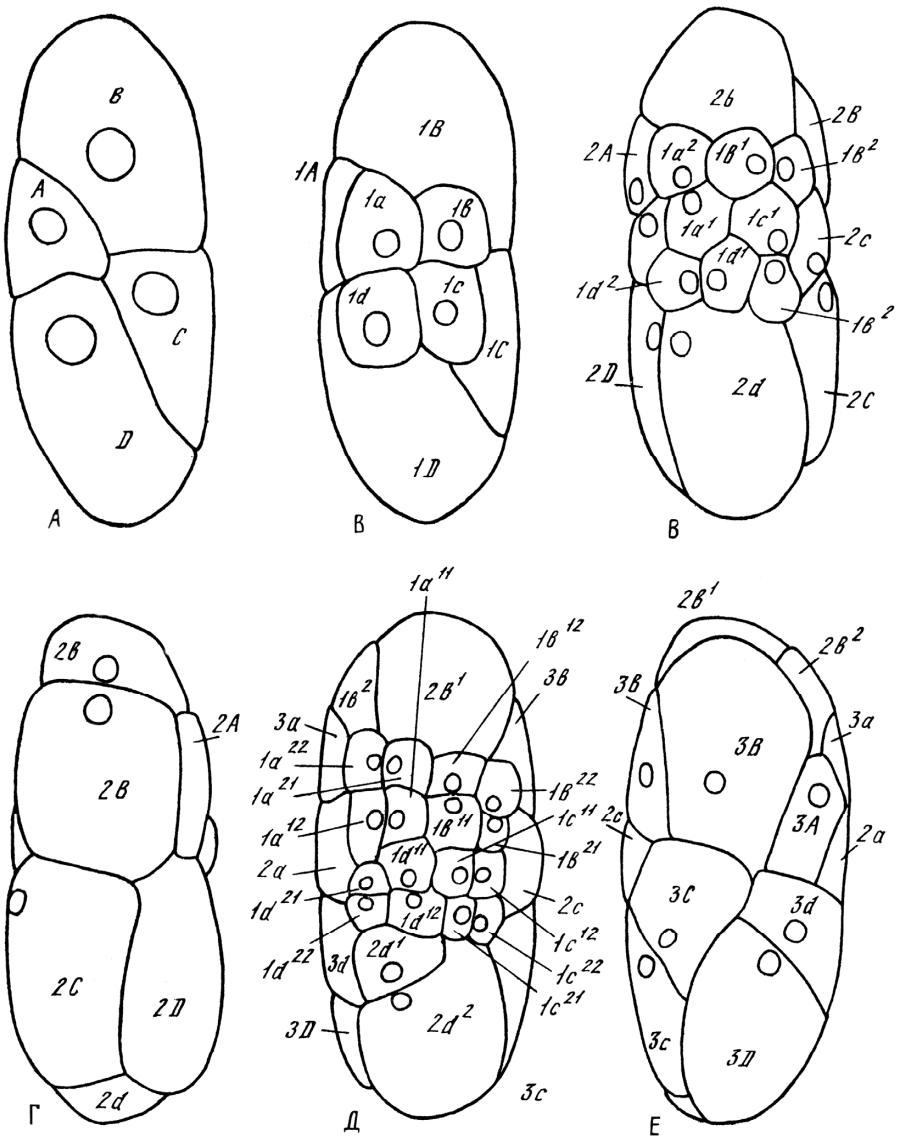


Рис. 186. Дробление яйца *Siboglinum fiordicum* (по Ивановой-Казас, 1977):
А – стадия 4 бластомеров; *Б* – стадия 8 бластомеров; *В, Г* – стадии 16 бластомеров с анимального и вегетативного полюсов соответственно; *Д, Е* – стадии 30 бластомеров с анимального и вегетативного полюсов соответственно. Цифрами и буквами указаны бластомеры согласно системе обозначений, принятой при спиральном дроблении

Гаструляция, вероятно, начинается у погонофор в форме деламинации, а позднее принимает характер эпиболии (рис. 187). Вопрос образования мезодермы является спорным. Мезодерма обособляется достаточно поздно. Описан энтероцельный способ образования мезодермы у некоторых видов (*Siboglinum fiordicum, S. caullery*i и др.), что сближает погонофор со вторичноротыми животными.

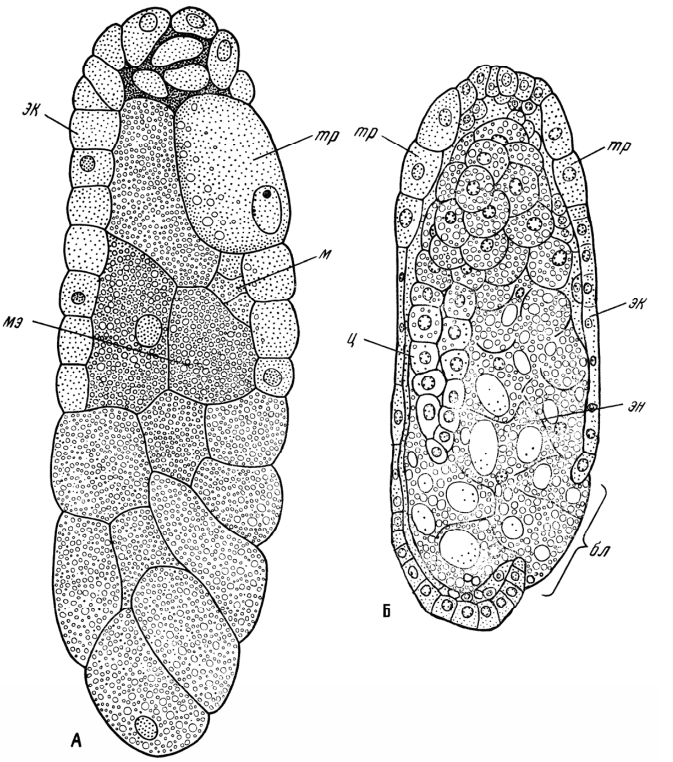


Рис. 187. Гаструляция *Siboglinum caullery*i (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – ранняя гаструла, сагиттальный срез; *Б* – поздняя гаструла. *бл* – бластопор; *м* – зачаток мезенхимы; *мэ* – мезэнтодерма; *тр* – трохобласты; *ц* – целомический мешок; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Постепенно зародыш удлиняется, и начинается своеобразное расчленение тела погонофоры на четыре отдела сзади вперед. Сначала на теле появляется поперечная перетяжка, отделяющая небольшой задний сегмент – телосому, в которой заключены участки целомических мешков и часть энтодермы (рис. 188). В передней части зародыша образуется широкий ресничный поясок, в области телосомы образуется второй такой же поясок. На брюшной стороне тела появляется продольная ресничная полоска. На телосоме начинается развитие первых пучков щетинок. Данная стадия считается личинкой: желточная оболочка отсутствует, имеются хорошо развитые ресничные структуры. Позже ресничные пояски исчезают.

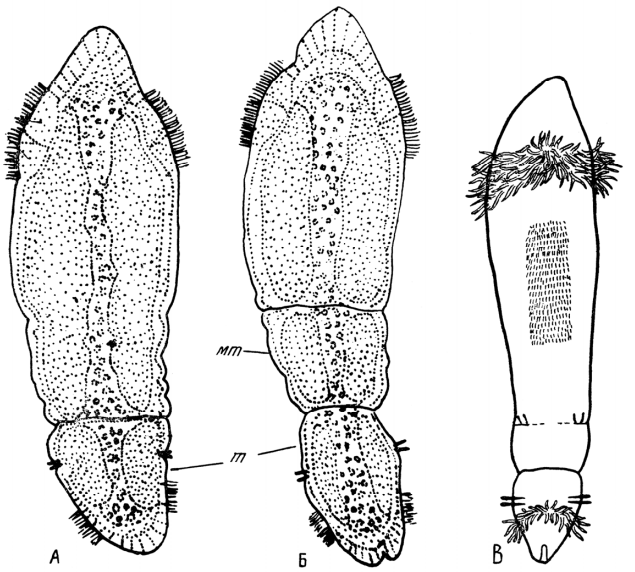


Рис. 188. Личинка *Siboglinum fiordicum* (по Ивановой-Казас, 1977): *А, Б* – последовательные стадии расчленения тела личинки; *В* – личинка с брюшной стороны. *мт* – метасома; *т* – телосома

Вскоре молодое животное выходит из материнской трубки и сразу переходит к донному образу жизни, выделяя собственную трубку. Дальнейшее развитие сводится к усиленному росту третьего сегмента, образованию прикрепительных и половых органов и т.д. Свободноплавающая личинка отсутствует.

Погонофоры – своеобразная и высокоспециализированная группа. Онтогенез также имеет черты специализации: большое количество желтка; раннее проявление билатеральной симметрии; редукция кишки, из-за чего невозможно определить расположение бластомера; отсутствие настоящей пелагической личинки.

Процесс разделения тела погонофор на отделы заслуживает особого внимания. Так, вторичное расчленение телосомы имеет некоторое сходство с развитием постларвальных сегментов у аннелид, хотя и отличается существенными деталями. Например, у погонофор сначала закладываются щетинконосные мешки, а только потом мезодермальные септы, тогда как в постларвальных сегментах аннелид сегментация мезодермы предшествует таковой эктодермальных структур. Каждая пара целомических мешков развивается у кольчатых червей из независимой группы мезодермальных клеток, тогда как септы погонофор имеют форму однослойных перегородок, врастающих внутрь уже существующего целома. Расчленение телосомы больше напоминает образование вторичных сегментов у ланцетника.

Таким образом, в развитии погонофор имеются признаки, сближающие их и с первичноротыми, и с вторичноротыми животными, поэтому их рассматривают как промежуточную группу между Proto- и Deuterostomia.

6.1.16. Тип Щетинкочелюстные – Chaetognatha

Щетинкочелюстные – мелкие морские животные, ведущие планктонный образ жизни. Гермафродиты, осеменение внутреннее. Яйца могут вымётываться поодиночке (*Sagitta)*, образовывать гроздья по 12–16 яиц с помощью цементных желёз (*Spadella*) или откладываться в форме плавающих студенистых кладок, содержащих 200–300 зародышей (*Pterosagitta*). Яйца обычно мелкие и содержат мало желтка. В яйце рано обособляется «особое тело» – половые гранулы, которые попадают в клетки полового зачатка.

Наиболее полно изучено развитие *Sagitta* (рис. 189). Дробление яиц обычно полное и равномерное, протекает как спиральное. В результате образуется равномерная целобластула, состоящая из высоких конических клеток с небольшим бластоцелем (см. рис. 189, *А*). Гаструляция протекает путём деламинации (см. рис. 189, *Б*). Ось гаструлы становится продольной осью зародыша, положение бластопора соответствует заднему концу. В конце гаструляции зародыш *Sagitta* состоит из 298 клеток, причём дно гастрального впячивания образовано 16 энтодермальными клетками и двумя клетками полового зачатка. Позже в передней части архентерона появляются две складки, которые врастают по направлению к заднему концу зародыша. Эти складки разделяют полость первичного кишечника на медианную энтодермальную часть и две боковые части – целомические мешки (см. рис. 189, *В, Г*).

Таким образом, у *Sagitta* мезодерма образуется энтероцельным способом. Все три полости некоторое время сохраняют сообщение друг с другом в задней части зародыша. Вскоре бластопор закрывается, одновременно на переднем конце образуется ротовое отверстие.

Постепенно зародыш вытягивается и приобретает червеобразную форму. Внутри яйцевых оболочек зародыш изгибается кольцом. Сужение зародыша приводит к исчезновению полостей: он становится плотным, кишка превращается в продольную перегородку, разделяющую две массы мезодермальных клеток.

Эмбриональное развитие *Sagitta* продолжается около двух суток. Затем из яйцевых оболочек выходит молодое животное, которое значительно отличается от взрослой формы, поэтому часто называется личинкой. Сначала организм не питается, так как кишечник лишён просвета. Только на 3–4-й день постэмбрионального развития в кишке и мезодерме появляются полости.

Процесс развития щетинкочелюстных приближается к таковому вторичноротых организмов, но в связи с некоторыми особенностями к вторичноротым отнести их нельзя. Хотя рот образуется у них независимо от бластопора, бластопор не превращается в анальное отверстие. Целóм образуется у щетинкочелюстных не путём выпячивания стенок архентерона, а с помощью разделяющихся перегородок, врастающих в архентерон.

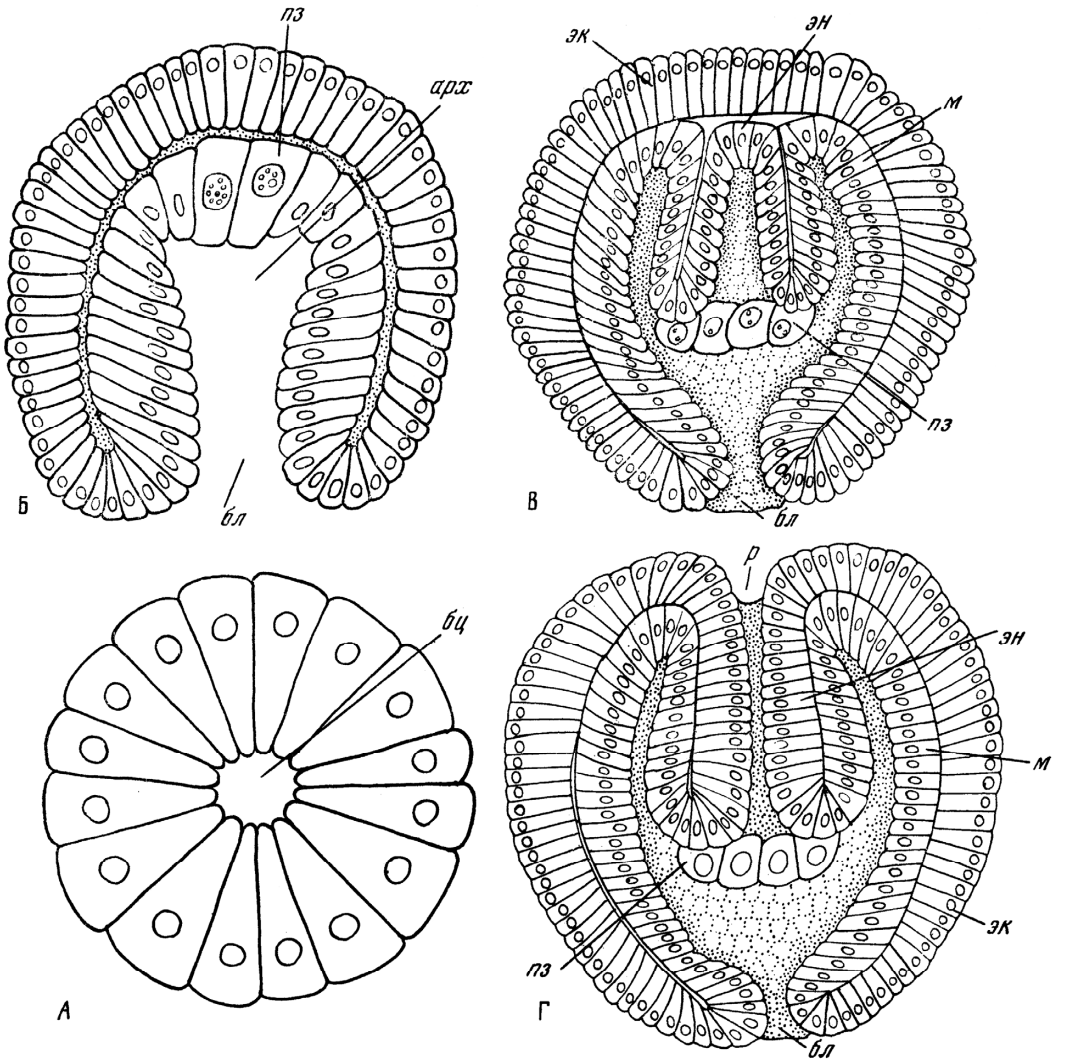


Рис. 189. Развитие *Sagitta* (по Ивановой-Казас, 1977): *А* – бластула; *Б* – поздняя гаструла; *В* – образование мезодермы и обособление полового зачатка; *Г* – образование вторичного рта. *арх* – архентерон; *бл* – бластопор; *бц* – бластоцель; *м* – мезодерма; *пз* – половой зачаток; *р* – ротовое отверстие; *эк* – эктодерма; *эн* – энтодерма

Считается, что по характеру эмбрионального развития щетинкочелюстные наиболее близки к плеченогим. Некоторые особенности развития щетинкочелюстных возникли в результате эволюционных изменений онтогенеза плеченогих. Если у плеченогих эти особенности выражены ещё в неясной форме, то у щетинкочелюстных они приобретают чёткую и твёрдо установившуюся форму.

6.2. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ METAZOA

Жизненные циклы отличаются большим разнообразием и определяются многими факторами: генетическими, особенностями эмбрионального развития, приуроченностью к среде обитания и её сменой в ходе онтогенеза, характером межвидовых связей и др. Жизненный цикл – это видовой признак, сформировавшийся в ходе эволюции. Своеобразной особенностью жизненных циклов является то, что они могут включать один онтогенез, т.е. жизненный цикл соответствует онтогенезу, или несколько онтогенезов, которые можно назвать промежуточными.

Жизненные циклы, включающие один онтогенез, протекают следующим образом: яйцо – взрослый организм или яйцо – личинка – взрослый организм. Такие жизненные циклы наиболее распространены у животных, развитие которых проходит в одной или двух средах обитания.

Развитие, протекающее в одной среде обитания, характерно для губок, кишечнополостных, гребневиков, цефалоринхов, немертин, аннелид, большинства членистоногих, моллюсков, погонофор, онихофор, мшанок, плеченогих, иглокожих, а также хордовых. Развитие, протекающее в двух разных средах обитания, характерно для паразитических организмов – геогельминтов (нематоды, цефалоринхи, волосатики), которые из внешней среды (почва, вода, предметы) попадают в организм окончательного хозяина, являющегося единственным в их жизненном цикле, и проходят в нём постэмбриональное развитие. В ходе онтогенеза может быть и два хозяина. Например, у скребней имеется промежуточный (ракообразные или насекомые) и окончательный хозяин.

Жизненные циклы, включающие несколько онтогенезов, характерны для организмов, в развитии которых имеет место чередование поколений, например, полового и бесполого (метагенез) или полового и партеногенетического (гетерогония). В том и другом случае у каждого поколения по-своему проходит и постэмбриональное развитие.

Постэмбриогенез может протекать с метаморфозом или без метаморфоза в случае прямого развития, во время которого происходит только рост и половое созревание организма. Постэмбриогенез с метаморфозом характерен для животных с глубоко дезэмбрионизованным развитием, например для полихет, раков, насекомых; без метаморфоза – для олигохет, многоножек, моллюсков.

Наиболее сложными жизненными циклами обладают паразитические организмы. Выделяют шесть главных типов жизненных циклов у паразитических животных, причём пять из них встречаются у гельминтов.

I тип – паразиты без чередования поколений и без смены хозяев (*Hymenolepis nana, Archigetes*);

II тип – паразиты с чередованием поколений, но без смены хозяев (простейшие, кокцидии);

III тип – паразиты со сменой хозяев, но без чередования поколений (большинство цестод, некоторые нематоды, скребни);

IV тип – паразиты с чередованием поколений и с однократной сменой хозяев (цестоды *Multiceps, Echinococcus*; нематоды *Rhabdias bufonis*, *Strongyloides stercoralis*);

V тип – паразиты без чередования поколений, но с двукратной сменой хозяев (цестоды родов *Diphyllobothrium, Ligula, Schistocephalus* и др.);

VI тип – паразиты с чередованием поколений и двукратной сменой хозяев (большинство видов трематод, например *Opisthorchis, Paragonimus, Dicrocoelium*).

Рассморим жизненные циклы основных групп беспозвоночных животных с акцентом на постэмбриональном развитии.

Кишечнополостные (Cnidaria) характеризуются многообразием различных способов развития. Так, у гидрозоев (Hydrozoa) на основании особенностей жизненных циклов можно выделить три их группы: гидрообразные, отчётливо метагенетические и гипогенетические.

Гидрообразные преимущественно гермафродиты, но некоторые раздельнополы, например *Pelmatohydra oligactis*. Размножаются бесполым и половым путём (рис. 190). Бесполое размножение – почкование, которое обычно происходит летом. Особи, образующиеся путём почкования, ближе к осени формируют половые железы – стадия, аналогичная стадии медузы. В результате оплодотворения формируется зародыш, эмбриональное развитие которого протекает в теле материнской особи, которая отмирает, а зародыш гидры, покрытый двумя оболочками, падает на дно, где перезимовывает. Весной он освобождается от оболочек и прикрепляется к субстрату тем местом, которым был связан с материнским организмом. На противоположном полюсе зародыша прорывается ротовое отверстие, окружённое венчиком щупалец, и он превращается в полипа.

Таким образом, у гидры наблюдается смена поколений, которые морфофизиологически не связаны между собой. Размножающаяся половым путём особь погибает, оставляя зародышей во внешней среде, из которых весной разовьются гидры (полипоидная стадия), размножающиеся бесполым путём, т.е. давая бесполых особей. Бесполые особи в определённый момент (к осени) становятся половозрелыми, продуцируют оплодотворённые яйца, из которых после зимовки, весной, вновь образуются бесполые особи. Таким образом, бесполое и половое размножение свойственно одной особи и приурочено к разным временам года, что является адаптацией. Постэмбриогенез заключается в формировании бесполой особи – полипа (гидры), т.е. наблюдается прямое развитие.

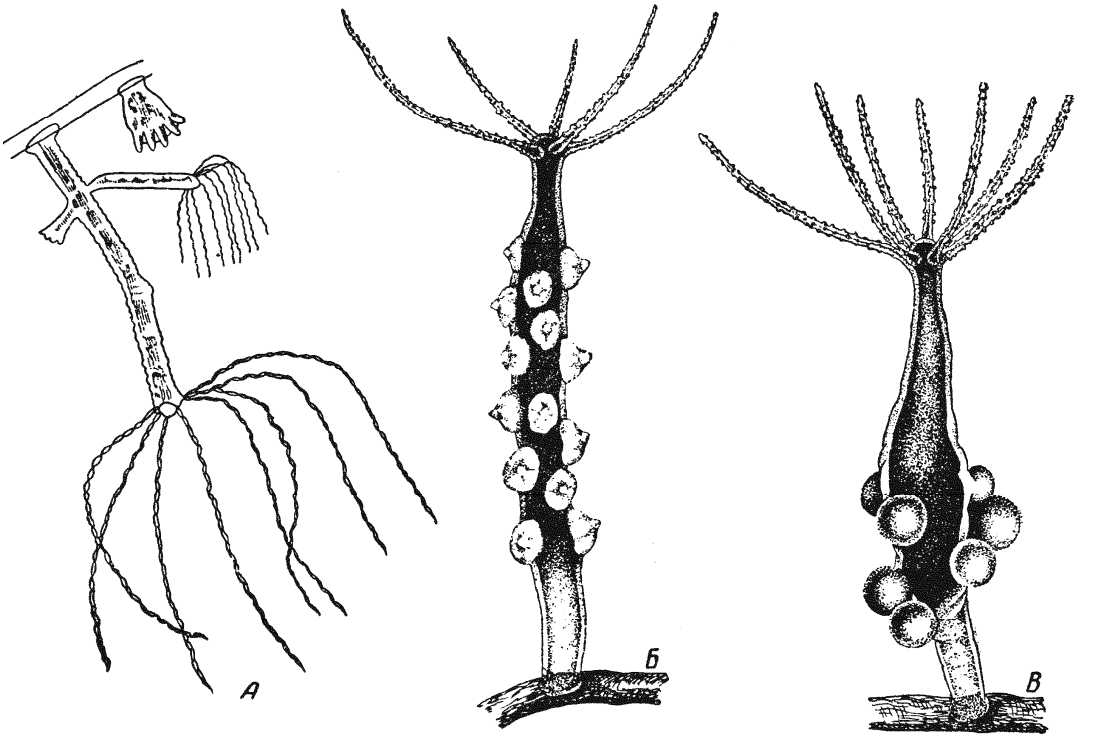


Рис. 190. Бесполое и половое размножение гидры *Pelmatohydra oligactis* (по Шмидту, 1953): *А* – гидра с дочерними гидрами, образовавшимися почкованием; *Б* – гидра с мужскими половыми железами; *В* – гидра с женскими половыми железами

У отчётливо метагенетических гидрозоев наблюдается смена в жизненном цикле бесполого (полипоидного) и полового (медузоидного) поколений (рис. 191). Медузоидное поколение развивается на колонии гидроидных полипов, причём оно может быть как свободным, так и несвободным.

Свободное медузоидное поколение, сформировавшись в гонангии на бластостиле (до 50 экземпляров), отделяется, переходит к свободному образу жизни и формирует половые продукты. Из оплодотворённого яйца формируется планула, которая прикрепляется к субстрату и преобразуется в гидрополипа (см. рис. 191). В случае несвободных медуз развитие яиц вплоть до образования маленького полипа происходит на колонии внутри споросака, т.е. материнскую колонию покидает дочерний полип, называемый актинулой.

Первичный полип покрыт тонкой кутикулярной оболочкой (перисарк). Вырастая, полип разрывает перисарк, а вокруг рта развивается венчик щупалец. Этот полип-основатель даёт начало другим полипам, которые могут отличаться морфофизиологически.

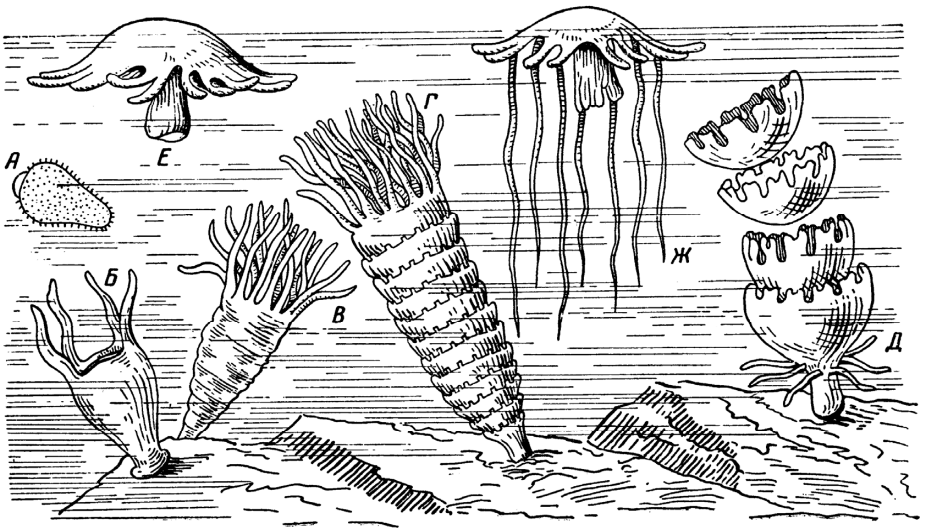


Рис. 191. Жизненный цикл сцифомедузы *Aurelia aurita* (по Шмидту, 1953): *А* – планула; *Б* – сцифистома; *В–Д* – различные стадии стробиляции; *Е* – эфира; *Ж* – молодая медуза

Классическим примером метагенеза является развитие сцифомедуз (Scyphozoa). Вышедшая из яйца личинка планула после некоторого периода свободного плавания прикрепляется к субстрату и превращается в полипа – сцифистому или сцифополипа. Сцифистома размножается бесполым путём: почкованием – с помощью покоящихся клеток, называемых полоцистами, или поперечным делением – стробиляцией. Результаты этих разных способов бесполого размножения различны.

Почкование приводит к образованию дочерних полипов, отделяющихся от сцифистомы и превращающихся в молодые особи. В случае раннего отделения почки, т.е. до образования из неё полипа, на её поверхности появляются реснички, и она становится свободноплавающей личинкой, из которой развивается сцифополип. То есть сцифистомы представляют собой бесполое поколение. Постэмбриогенез в данном случае включает превращение личинки планулы в сцифистому и выпочковывание ею молодых сцифистом (см. рис. 191).

При стробиляции образуются эфиры – личинки полового поколения (медуз). Превращение эфиры в сцифомедузу сопровождается увеличением объёма диска, изменением его очертаний, дифференциацией гастроваскулярной системы, развитием краевых телец, половых органов желудочных рук. Усложнение метаморфоза происходит в тех случаях, когда некоторые органы личинки (лопасти эфиры) не переходят в организацию взрослой медузы, а образуются заново. То есть при бесполом размножении – стробиляции – постэмбриогенез бесполой особи сцифистомы заключается в формировании личинок (эфир) полового поколения – медуз, со-

провождающемся сложными морфофизиологическими перестройками, приводящими к её росту и половому созреванию. Таким образом, для развития Scyphozoa характерен типичный метагенез с чередованием медузоидного и полипоидного поколений.

У Scyphozoa встречается вторичное упрощение жизненного цикла. Полное подавление полипоидного поколения описано у *Pelagia*, у которой планула без прикрепления и стробиляции непосредственно превращается в медузу. Некоторые личинки, например у *Haliclystus*, *Tripedalia cystophora*, прикрепляются к субстрату и без стадии стробиляции превращаются в половозрелый организм. Взрослое животное сохраняет прикреплённый образ жизни, совмещая в своей организации черты полипоидного и медузоидного характера. У *Tesseroscyphus eumedusoides* при стробиляции вместо эфир образуется цепочка медузоидов, которые не отделяются от полипа и не питаются. В медузоидах формируются гонады и созревают половые клетки. Оплодотворение яиц и развитие до стадии планулы протекает в их гастральной полости. После выхода планул цепочка медузоидов распадается. У *Stephanoscyphus planulophorus* в результате стробиляции образуются эфиры, которые развиваются не в медузы, а в планулообразные организмы, которые после некоторого периода планктонной жизни оседают и превращаются в полипы. Половая стадия в жизненном цикле этого вида не обнаружена.

Гипогенетические гидрозои характеризуются тем, что у них подавляется или половое (медузоидное), или бесполое (полипоидное) поколение, и из планулы развивается или полип, или половая особь – гидромедуза (Narcomedusae).

Примером редуцированного полового поколения является *Tubularia larynx*. Образовавшиеся на колонии медузы перестают отрываться и, оставаясь на бластостиле, формируют половые продукты – это недоразвитые медузы (медузоиды). Подавление медузоидного поколения может идти ещё дальше, когда медузоиды превращаются в простые мешки (гонофоры), набитые половыми клетками.

Но чаще у гидрозоев имеет место подавление полипоидного поколения, когда планула превращается сразу в медузу, что сопровождается сложными морфофизиологическими перестройками. При подавлении того или иного поколения жизненный цикл совпадает с онтогенезом соответствующих поколений.

У некоторых специализированных паразитических Narcomedusae сохраняются оба поколения, и происходит их смена, а в некоторых случаях имеется три поколения – два половых и одно бесполое. Так, у *Cunocantha octonaria* короткая паразитная стадия – двущупальцевая личинка, возникшая из планулы, поселяется на краю зонтика лептомедузы (*Turritopsis*), а затем на её желудочном стебельке. У личинки развивается два щупальца и длинный хоботок, который проникает в гастральную полость хозяина и извлекает оттуда пищу. Позднее развивается ещё 6 щупалец, и окончательное число щупалец достигает восьми. В этом эктопаразитическом состоянии личинка размножается бесполым путём, отпочковывая на

аборальном полюсе несколько новых личинок. После этого эктопаразитическая фаза заканчивается и как личинка-мать, так и личинки-дочери превращаются в половозрелых свободноплавающих медуз. В данном случае в сложном жизненном цикле происходит смена двух форм – одной, размножающейся бесполым путём, и другой – половым.

У паразитической наркомедузы *Cunina proboscidae* имеется два половых поколения – редуцированных и нередуцированных медуз, связанных в жизненном цикле бесполым поколением паразитических полипоидных личинок. Первое медузоидное поколение продуцирует яйца, из которых в теле матери формируется второе сильно упрощённое поколение медуз. При этом имеется стадия колоколообразной личинки со слабыми зачатками щупалец. От аборального полюса личинки отделяется несколько почек, развивающихся в такие же личинки. Затем личинки уплощаются и превращаются в медуз. Редуцированные медузы второго поколения проникают в гастральную полость медузы *Geryonia,* где продуцируют яйца, из которых развиваются личинки, прикрепляющиеся к стенке желудка хозяина. Личинки имеют форму неправильного мешка, на котором формируются многочисленные почки, развивающиеся в свободноплавающих медуз первого поколения.

У сифонофор (Siphonophora) из яиц, развившихся в медузоидных особях колонии, формируется личинка планула. В результате сложной морфофизиологической перестройки тело планулы подразделяется на три отдела: верхний, дающий пневматофор; средний, превращающийся в столон, на котором путём почкования формируются все остальные особи колонии; нижний, дающий первичный полип – гастрозоид.

Таким образом, в постэмбриогенезе сифонофор с подавленным половым (медузоидным) поколением формирование колонии происходит из планулы путём трансформации отделов тела личинки в соответствующие части колонии, а образование особей, фактически низведённых до состояния органа, на основной её части (столоне) происходит бесполым путём.

У коралловых полипов (Anthozoa) преобладает бесполое размножение, характеризующееся разнообразием (почкование, лацерация, продольное и поперечное деления) и приводящее к образованию полипов. У некоторых (Fungia) из яйца развивается полип – антополип, рассматриваемый как бесполое поколение. Антополип размножается путём монодискной стробиляции и, таким образом, даёт начало половому поколению, т.е. просматриваются черты метагенеза. Многие коралловые полипы – живородящие, раздельнополые. Развитие потомства происходит внутри мезентериальных перегородок, где развиваются яйца. Сформировавшаяся личинка попадает в гастральную полость и выплывает наружу. В некоторых случаях такой зародыш имеет вид полипа. У 8-лучевых кораллов зародыш попадает в гастральную полость на стадии планулы.

Гребневики (Ctenophora) размножаются половым путём, развитие в основном прямое без формирования личинки, хотя у некоторых представителей появляется так называемая цидиппидная личинка.

Отдельным видам ктенофор свойственно явление диссогонии, когда одна и та же особь обладает двумя периодами половозрелого состояния, разделёнными метаморфозом, во время которого половые органы атрофируются. Так, у ктенофор *Eucharis multicornis* и *Bolina hydatina* из яйца вылупляется личинка, которая вскоре становится половозрелой и откладывает яйца. После этого её гонады атрофируются и возникают вновь после превращения личинки во взрослую форму.

В целом для постэмбриогенеза Книдарий характерен метагенез, т.е. выраженность половых и бесполых поколений, а следовательно, и соответствующих онтогенезов, объединённых в сложных жизненных циклах. При разной степени выраженности (подавлении) того или иного поколения их онтогенезы оказываются соответствующими жизненному циклу: один онтогенез – один жизненный цикл.

Согласно Г.А. Шмидту (1953), исходное состояние онтогенеза, типичного для многоклеточных, следует усматривать в метагенезе низших кишечнополостных. В ходе эволюции отдельные части жизненного цикла становились частями единого онтогенеза развивающегося организма. Следы метагенеза просматриваются во всех группах кишечнополостных. У некоторых (прикреплённых, паразитических) форм метагенез, вероятно, мог возникнуть вторично. При возникновении единого цикла развития, проходимого одной и той же особью, в нём соединяются особенности бесполого и полового поколений.

Плоские черви (Plathelminthes) обладают сложными жизненными циклами с несколькими онтогенезами. Среди них есть как свободноживущие, так и паразитические представители, которым свойственны различные способы размножения – бесполое, половое, партеногенез.

Так, **свободноживущие ресничные черви** (Turbellaria) размножаются бесполым и половым путём. Классическим примером бесполого размножения поперечным делением является прямокишечная турбеллярия *Microstomum lineare*. Поперечной перетяжкой тело турбеллярии делится на две части, на которых, в свою очередь, ещё до их разделения тоже возникают перетяжки. В результате возникают цепочки из 8 и более (до 16) особей. Такое бесполое размножение длится всё лето, а к осени оно прекращается и начинается период формирования половых органов. После откладки яиц взрослые черви погибают.

У турбеллярий различают два основных способа развития – личиночное, связанное с образованием свободноплавающей личинки, и неличиночное (прямое развитие).

При личиночном развитии (некоторые Polyclada) из яйца выходит мюллеровская личинка, адаптированная к свободному образу жизни (наличие восьми лопастей, покрытых ресничками, служащими для движения). Претерпев эволю-

тивный метаморфоз (изменение формы тела, уменьшение размеров мерцательных лопастей, покрытие всего тела ресничками), мюллеровская личинка превращается во взрослого червя.

При неличиночном развитии из яйца выходит сформированный зародыш, у которого развивается половой аппарат, и происходит превращение в половозрелого червя. Такое развитие характерно для бескишечных турбеллярий (Acoela). У трёхветвистых (Triclada) формирование молодой особи происходит в коконе, куда червь откладывает яйца.

Таким образом, постэмбриогенез у свободноживущих плоских червей протекает по-разному. При метагенетическом развитии имеет место онтогенез бесполых особей, образующихся в результате поперечного деления, являющегося и окончанием онтогенеза конкретной особи. А также имеет место онтогенез половых особей: либо формируются свободноживущие личинки, далее в результате метаморфоза образуются взрослые особи, либо происходит прямое развитие без формирования личинки. Отмечается приуроченность каждого типа размножения к сезонам года: бесполое размножение происходит летом, половое – осенью и зимой.

Паразитические представители плоских червей – сосальщики (Monogenea, Trematoda) – отчётливо представлены двумя группами в зависимости от особенностей их жизненного цикла. Моногенеи развиваются без смены хозяев, а дигенетические сосальщики – со сменой двух и более хозяев.

У **моногенетических сосальщиков** (Monogenea) из яйца развивается личинка, которая некоторое время ведёт свободный образ жизни, а затем, попадая в своего хозяина (тело, жабры головастика или рыбы), становится половозрелой, например *Polystoma integerrimum* (рис. 192). То есть постэмбриональный период начинается с момента выхода онкомирацидия из яйца, включает свободноживущую стадию личинки и её метаморфоз при переходе особи к паразитизму. Метаморфоз состоит в изменении морфологических структур, иногда в миграции и переходе к эндопаразитизму, а также в половом созревании. Таким образом, в данном случае постэмбриогенез – это период смены образа жизни свободного на паразитический и встреча с хозяином, на котором или в организме которого моногенея совершает метаморфоз и половое созревание.

У *Gyrodactylus elegans* – живородящего паразита рыб – известен партеногенез, когда внутри единственного зародыша, находящегося в матке материнской особи, развивается второй зародыш, а во втором – третий и т.д., вплоть до пятого поколения зародышей, «вложенных» один в другой. Эти поколения находятся на различных стадиях развития, т.е. из одного яйца может развиться до четырёх вложенных один в другой зародышей. Когда первый зародыш выходит из тела матери, он уже содержит в себе второй и должен «родить» его прежде, чем сам достигнет половозрелого состояния.

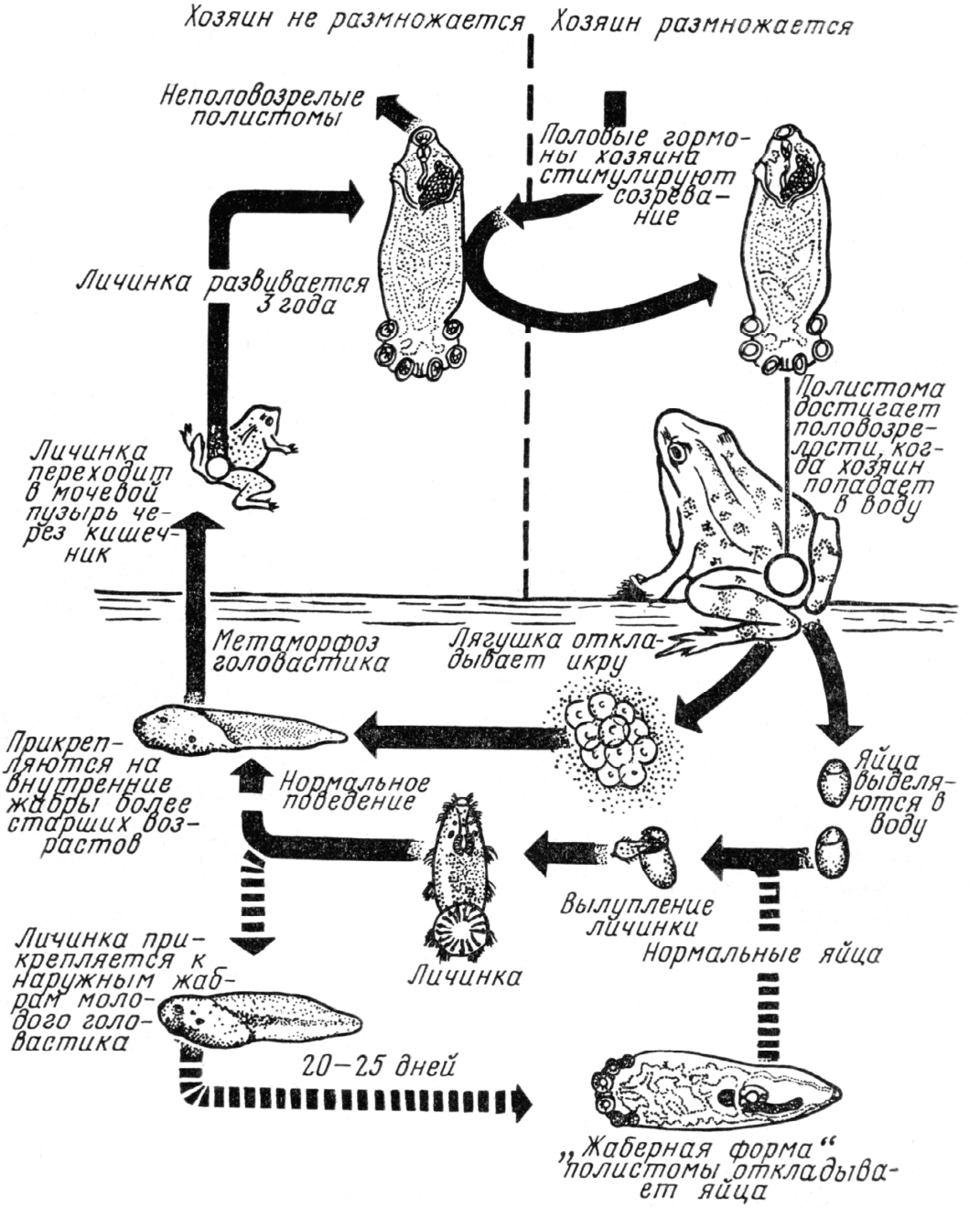


Рис. 192. Схема жизненного цикла лягушачьей многоустки *Polystoma integerrimum* (по Шульцу, Гвоздеву, 1972)

При партеногенетическом развитии в данном случае зародыши рассматриваются как разные поколения, формирующиеся из «остаточных» бластомеров, приравненных к партеногенетическим яйцам, а само явление – как педогенез, т.е. размножение на незрелых стадиях развития (Иванова-Казас, 1975). Некоторые авторы полагают, что зародыши формируются из бластомеров одного яйца и, следовательно, являются «братьями», а размножение *Gyrodactylus* представляет собой своеобразную полиэмбрионию. Однако педогенетическая трактовка размножения *Gyrodactylus* считается более обоснованной.

При признании любой из двух теорий развития (партеногенетического или полиэмбриони) получается, что рождающиеся зародыши Gyrodactylidae имеют свою «судьбу» – свой онтогенез, завершающийся формированием половозрелых гермафродитных особей. Можно, вероятно, говорить, что в их жизненном цикле имеет место чередование разных поколений: живородящее гермафродитное паразитическое поколение (особь), производящее оплодотворённые яйца; формирование в особи разных партеногенетических яиц из различных бластомеров; рождение личинок свободноживущих онкомирацидиев (гермафродитные особи → партеногенетические особи → свободноживущие особи). Одна гермафродитная особь рождает около пяти разновозрастных личинок – онкомирацидиев, дающих гермафродитных особей и представляющих собой постэмбриональные фазы онтогенеза, которых в жизненном цикле получается до пяти.

Дигенетические сосальщики (Trematoda) характеризуются сложными жизненными циклами. Как типичный жизненный цикл (Догель, 1947) рассматривается цикл, в котором присутствуют два промежуточных хозяина, например жизненный цикл *Opisthorchis felineus* (рис. 193). Вместе с тем именно паразито-хозяинные системы, образованные с участием второго промежуточного хозяина, являются самыми молодыми в эволюционном плане.

Общая схема типичного жизненного цикла трематод следующая: из яиц, откладываемых маритой и далее развивающихся во внешней среде (реже в материнской особи), выходят первые личинки – мирацидии, покрытые ресничным эпителием. Личинки проникают в тело первого промежуточного хозяина – моллюска, где сбрасывают ресничный покров. В моллюске развивается спороциста, в ней – одно или два поколения редий, в которых формируются церкарии. Судьба церкарий различна: личинки выходят из моллюска, с помощью хвоста передвигаются в воде и инцистируются во внешней среде, превращаясь в адолескарии (например, у фасциол), или внедряются в организм второго промежуточного хозяина и становятся метацеркариями (например, у *Opisthorchis felineus*); адолескарии и метацеркарии служат для заражения окончательного хозяина (рис. 193, 194).

Отдельные стадии (особи) жизненного цикла резко отличаются друг от друга (гермафродитные, партеногенетические) и развиваются в разных условиях – во внешней среде или в организме различных хозяев. Половое гермафродитное по-

коление (марита) продуцирует яйца, развивающиеся в мирацидии – первую постэмбриональную стадию, которая, с одной стороны, является исходной для партеногенетических поколений (спороцист, редий, церкарий), а с другой – завершает онтогенез гермафродитной особи. В партеногенетической части жизненного цикла сменяется три поколения: спороциста с личинкой мирацидием; редия с личинкой спороцистой; церкария с личинкой редией. Церкария является личинкой мариты – основательницы обоеполого поколения. Следовательно, жизненный цикл трематод включает несколько онтогенезов: марита → яйцо → мирацидий; мирацидий → спороциста → партеногенетическое яйцо → редия; редия → партеногенетическое яйцо → церкария; церкария → марита.

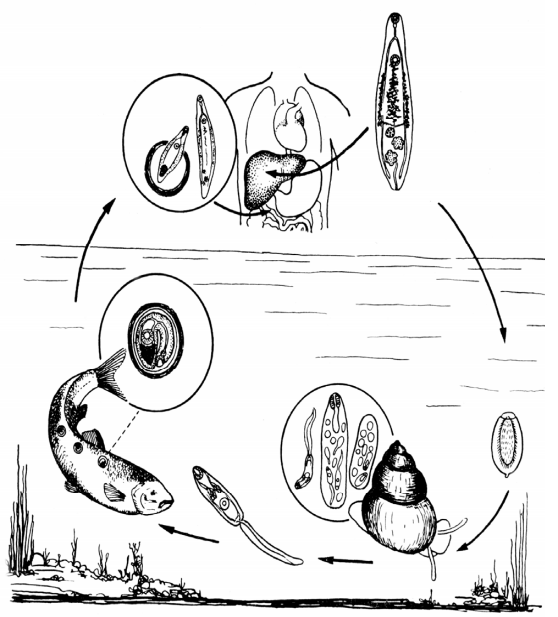


Рис. 193. Схема жизненного цикла кошачьей двуустки *Opisthorchis felineus* (по Шульцу, Гвоздеву, 1972)

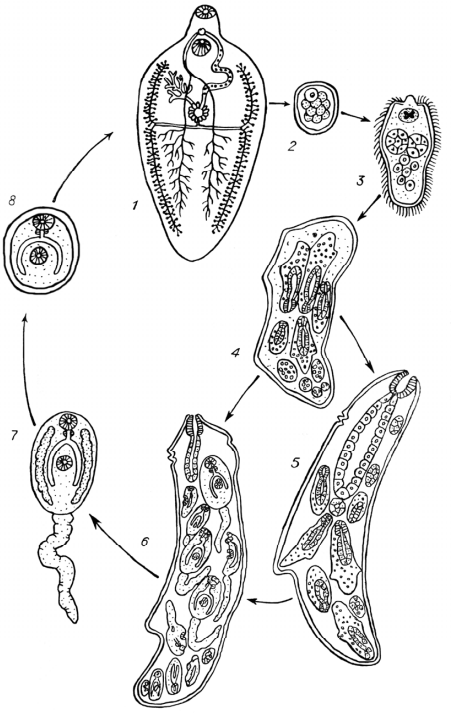


Рис. 194. Схема жизненного цикла печёночной двуустки *F. hepatica* (по Ивановой-Казас, 1975): *1* – марита; *2* – яйцо; *3* – мирацидий; *4* – спороциста; *5* – редия 1-го поколения; *6* – редия 2-го поколения; *7* – церкария; *8* – адолескария

Первый онтогенез: из оплодотворённого яйца, отложенного маритой, в воде выходит мирацидий – свободноплавающая личинка, которая, проникнув в моллюска, развивается в спороцисту. Второй онтогенез: спороциста в виде бесформенного мешка – это половозрелая особь, способная к размножению. Заключён-

ные в спороцисте партеногенетические яйца начинают развиваться, давая начало дочернему поколению – редиям, в которых также содержатся партеногенетические яйца, дающие второе поколение редий. Так, внутри спороцисты образуется несколько поколений редий, после чего спороциста лопается, а редии выходят из неё, но остаются в теле моллюска. Третий онтогенез: в редиях из отдельных зародышевых клеток развивается новое поколение (особи) – церкарии, которые инкапсулируются и превращаются в метацеркарии или адолескарии. Развитие партеногенетических поколений (спороцист, редий и церкарий) сильно изменено: отсутствует мерцательная личинка, исчезли желточники, питание зародыша происходит за счёт матери; возникает личиночное размножение – педогенез.

Таким образом, развитие трематод включает несколько стадий (мирацидий, спороцисту, редию, церкарию и мариту) и характеризуется следующими особенностями: мирацидий – результат обоеполого размножения, а спороциста, редия, церкария – результат партеногенеза; в спороцисте половые клетки разного происхождения; каждое последующее партеногенетическое поколение становится более сложным; стадии экологически различны, а именно две из них – свободноживущие (мирацидий, церкария), а остальные – паразитические (в моллюске – спороциста и редия; в окончательном хозяине – марита).

Становление первичных жизненных циклов трематод могло происходить разными путями, но собственно паразитизм возник на основе факультативного комменсализма. Развитие постоянного паразитизма, вероятно, происходило при переходе факультативного комменсализма к облигатному или путём возникновения временного паразитизма (факультативного, затем облигатного).

Первыми хозяевами, которых освоили трематоды в процессе перехода к паразитизму, были Gastropoda. Вероятно, сначала взрослые черви трематод осваивали моллюсков и постепенно перешли к постоянному существованию в их мантийной полости. Ресничные личинки также могли проникать в тело моллюска, становясь сначала временными гемоцельными, а потом и тканевыми паразитами (Гинецинская, 1963). Вышедшие из моллюска личинки (или яйца) развивались во внешней среде во взрослых червей (свободноживущее амфимиктическое поколение). Так, древние трематоды перешли к постоянному паразитизму в брюхоногих моллюсках, и сформировался примитивный жизненный цикл, включающий чередование паразитического и свободноживущего поколений.

Такие жизненные циклы описаны у паразитических нематод, например *Strongyloides stercoralis* и *Rhabdias bufonis.* Так, нематода *S. stercoralis* живет и размножается в почве. Из яиц выходят рабдитиформные личинки, которые могут развиваться как во взрослых почвенных червей, так и в филариформных личинок (инфекционную форму), которые через кожу проникают в организм человека и превращаются в половозрелых особей. У нематоды *Rh. bufonis* существует закономерная смена раздельнополого свободноживущего и гермафродитного парази-

тического поколений. То есть жизненные циклы *St. stercoralis* и *Rh. bufonis* могут рассматриваться как последовательные этапы перехода от простого жизненного цикла к сложному с факультативным паразитизмом и далее к сложному циклу с облигатным чередованием паразитического и свободноживущего поколений.

Далее в ходе эволюции в жизненном цикле трематод появляется второй хозяин: обычно размножавшиеся во внешней среде особи перешли к обитанию и размножению в организме другого животного. В основе освоения второго хозяина исходно лежало его активное питание личинками трематод. Так, с появлением позвоночных личинки трематод, вышедшие из моллюска, стали осваивать новых хозяев, прежде всего рыб. Личинки поедались, но не переваривались и развивались во взрослых червей в организме рыб. Формировалась двухххозяинная схема с участием первого промежуточного и окончательного хозяев, так называемый диксенный жизненный цикл (рис. 195, *А*): в первом хозяине трематоды перешли к партеногенезу, во втором размножались амфимиктически.

Изначально диксенный цикл осуществлялся только в воде: моллюск → водное позвоночное, например рыба. При появлении насекомых с водными личинками цикл мог сильно измениться: церкарии попадали в личинку, а после её метаморфоза оказывались во взрослой особи, обитающей на суше и являющейся пищей для насекомоядных птиц и др. Появление в жизненном цикле трематод второго промежуточного хозяина, который являлся объектом питания для нескольких разных видов организмов, привело к замене и/или расширению спектра окончательных хозяев. Например, комары являются вторым промежуточным хозяином некоторых представителей семейства Lecithodendriidae и поедаются самыми разными животными, в том числе лягушками, насекомоядными птицами и летучими мышами. В результате представители очень удалённых таксономических групп оказываются заражёнными родственными группами паразитов.

Таким образом, последним в жизненный цикл трематод «вклинился» второй промежуточный хозяин, в результате сформировался триксенный жизненный цикл (рис. 195, *Б*). Внедрение дополнительного хозяина в жизненный цикл трематод произошло по пищевым цепям, и трёххозяинный цикл мог сформироваться на основе двухххозяинного за счёт «надстройки». Так, с появлением рыбоядных птиц, а затем и млекопитающих, окончательные хозяева – рыбы, могли превратиться во вторых промежуточных, если паразит выживал и переходил к размножению в новом хозяине. Такой жизненный цикл характерен, например, для *Alaria*.

Первичные жизненные циклы осуществлялись в морской среде. В пресные водоёмы трематоды попадали из моря двумя способами: с некоторыми брюхоногими через эстуарные районы или с помощью птиц, питавшихся в море, но залетавших вглубь континентальных территорий. Исключительно сухопутные циклы сформировались вторично путём выхода некоторых (вторичноводных) пульмонат на сушу и характеризуются рядом особенностей, позволяющих паразитам некото-

рое время существовать в воздушной среде. Так, у трематоды *Leucochloridium paradoxum*, развитие которой протекает в организмах наземных улиток-янтарок и насекомоядных птиц, яйца способны в течение длительного времени находиться в воздушной среде в ожидании хозяина. У паразита *Dicrocoelium lanceatum*, развивающегося с участием трёх хозяев (наземные улитки → муравьи → крупный и мелкий рогатый скот), такой стадией являются церкарии, которые либо не покидают яиц, либо выводятся наружу, будучи окружёнными слизистым чехлом. Наземные млекопитающие приобретали трематод, в основном, из пресных водоёмов и лишь некоторые заражались морскими паразитами, питаясь на литорали.

Наиболее сложные тетраксенные жизненные циклы, включающие четырёх хозяев, описаны у трематод, относящихся к семействам Strigeididae, Diplostomatidae и Hemiuridae. У пресноводных представителей (Strigeididae, Diplostomatidae) вышедшие из моллюска церкарии проникают в головастиков и преобразуются в мезоцеркарии (рис. 195, *B*). Головастики развиваются в лягушек, являющихся добычей околоводных грызунов, например ондатры. В их организме мезоцеркарии преобразуются в метацеркарии. Грызунов поедают хищные птицы, например болотные луни, в организме которых развиваются мариты. Для представителей рода *Alaria* (Strigeididae) цикл завершается в организме псовых, которые поедают лягушек, при этом мезоцеркария сразу развивается в мариту. Если лягушка становится жертвой змеи, ежа или хищной птицы, то мезоцеркарии паразита трансформируются в метацеркарии. Дальнейшее развитие паразита произойдёт только в том случае, если появившийся третий хозяин будет съеден, например, лисицей. У морских трематод (Hemiuridae) развитие происходит с участием морских организмов: брюхоногий моллюск → ракообразное → рыба → крупная рыба.

Упрощение жизненных циклов трематод в процессе эволюции происходило за счёт сокращения числа животных-хозяев или выпадения отдельных фаз развития паразита (рис. 196). Триксенный цикл мог измениться за счёт выпадения второго промежуточного и/или окончательного хозяев. Так сформировался жизненный цикл кровяной двуустки, в котором участвуют два хозяина – моллюск и позвоночное, и церкария сразу проникает в окончательного хозяина.

Для большинства трематод семейства Microphallidae характерен триксенный цикл: брюхоногий моллюск → бентосное ракообразное (гаммарусы, молодые крабы) → водоплавающие птицы. Тогда как развитие микрофаллид из группы «pigmaeus» осуществляется в организме гастропод (*Littorina*). Моллюски поедаются птицами, а ракообразные из жизненного цикла паразита выпали.

Выпадение дефинитивного хозяина в жизненном цикле трематод могло быть связано с прогенетическим размножением метацеркариев. Промежуточный хозяин в этом случае начинает практически выполнять роль окончательного. Так, у *Paralepoderma brumpti* церкарии, вышедшие из моллюска, инцистируются под кожей головастика. Через две недели у метацеркариев развивается половой аппа-

рат, и они начинают продуцировать яйца. Яйца выводятся в воду только в том случае, если заражённого головастика проглотит уж, в кишечнике которого метацеркарии переварятся, а яйца пройдут через пищеварительный тракт. Роль дефинитивного хозяина (ужа) сводится только к распространению яиц. Жизненный цикл трематоды *Ratzia parva* ещё более сокращён и включает двух хозяев – моллюска и амфибию. С возникновением прогенеза метацеркариев амфибии, изначально являющиеся вторым промежуточным хозяином, становятся дефинитивным хозяином.

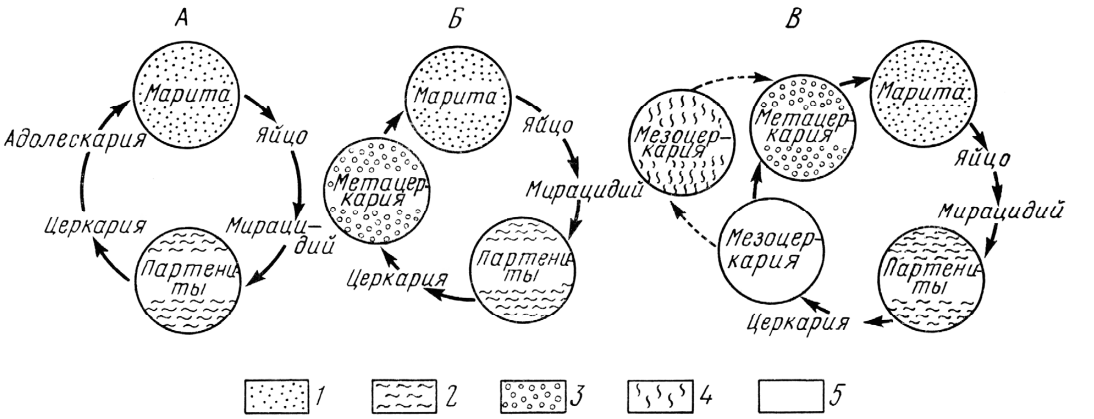


Рис. 195. Пути усложнения жизненного цикла трематод (по Шульцу, Гвоздеву, 1972): *А* – примитивный жизненный цикл фасциолоидного типа; *Б* – замена свободной фазы адолескарии паразитической метацеркарией и включение в жизненный цикл второго промежуточного хозяина; *В* – усложнение жизненного цикла за счёт фазы мезоцеркарии и включения вставочного и резервуарного хозяев. *1* – дефинитивный хозяин; *2* – 1-й промежуточный хозяин; *3* – 2-й промежуточный хозяин; *4* – резервуарный хозяин; 5 – вставочный хозяин

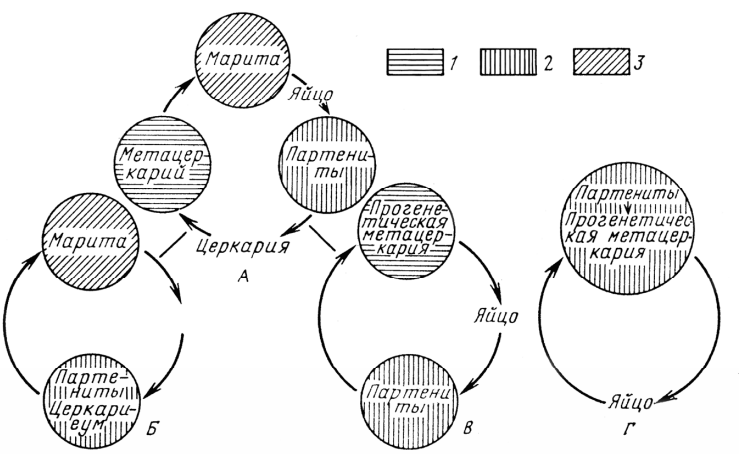


Рис. 196. Пути упрощения жизненного цикла трематод и выпадения свободных личиночных фаз (по Шульцу, Гвоздеву, 1972): *А* – выпадение свободного мирацидия; *Б* – выпадение свободной церкарии и 2-го промежуточного хозяина; *В* – выпадение мариты и дефинитивного хозяина; *Г* – вторично с одним хозяином. *1* – 2-й промежуточный хозяин; *2* – моллюск; *3* – позвоночное

Максимальное укорочение жизненного цикла наблюдается у паразитов, всё развитие которых совершается в одном хозяине – моллюске, а второй промежуточный и дефинитивный хозяева выпадают. Такой однохозяинный цикл характерен для *Bunocotyle progenetica* (Bunocotylidae) – паразита моллюсков рода *Hydrobia.* Мариты развиваются из церкарий, находящихся в дочерних спороцистах, которые пребывают в материнской спороцисте. Внутри дочерней спороцисты происходит копуляция. Заражение следующего моллюска осуществляется при поедании им погибшей гидробии, в кишечнике которой мирацидии выходят из яиц. Аналогичный моноксенный цикл известен для *Asymphylodora progenetica*, паразитирующего в пресноводных моллюсках рода *Bithynia*, и *Paralepoderma progenetica*, развитие которого происходит в организме моллюска *Planorbis planorbis*.

Сокращение жизненного цикла возможно также при изменении времени протекания или выпадении отдельных стадий развития паразита. Например, при смещении эмбриогенеза мирацидия на более ранний этап развития (период пребывания яйца в матке мариты) во внешнюю среду попадает яйцо, уже содержащее вполне сформированного мирацидия, который выходит из яйцевых оболочек только в промежуточном хозяине. Упрощение жизненного цикла наблюдается при утрате фазы материнской спороцисты, редии или церкарии, что характерно для трематод, паразитирующих у птиц. Так, у трематоды *Parorchis acanthus* отсутствует стадия спороцисты, а внутри мирацидия сразу образуется одна-единственная редия (рис. 197). У трематод *Leucochloridium*, развитие которых проходит в улитке-янтарке (Succinea), наоборот, отсутствует стадия редии, а спороциста сразу развивается в мариту. Яйца трематод из кишечника птиц попадают на траву, заглатываются улиткой, в организме которой развиваются сначала мирацидии, затем длинные разветвлённые спороцисты и, наконец, молодые двуустки.

Совершенствование жизненных циклов сопровождалось эволюцией их стадий. Наиболее примитивными признаками рассматриваются крупные размеры яиц и мирацидиев, большое количество эпителиальных пластинок у мирацидиев, не подвергшихся процессу олигомеризации, соответствие количества зародышевых клеток мирацидия числу развивающихся в них редий, отсутствие у церкариев желёз проникновения, стилетов, крючьев и других ценогенетических адаптаций к проникновению в хозяев. Мирацидий специализировался на расселении, поиске и проникновении в моллюсков. Переход мирацидия к педогенезу значительно ускорил процесс размножения в первом хозяине. Дальнейшая эволюция заключалась в увеличении количества потомства за счёт преобразования мирацидия в материнскую спороцисту, а спороцисты – в редии и разделении функций между ними. Так, функция расселения осуществлялась мирацидием, а функция размножения – спороцистами и редиями. Эволюция церкарий шла по пути увеличения времени существования личинки в воде. Церкарии стали оседать на донные субстраты и инцистироваться, в результате чего возникла покоящаяся стадия – адолескария.

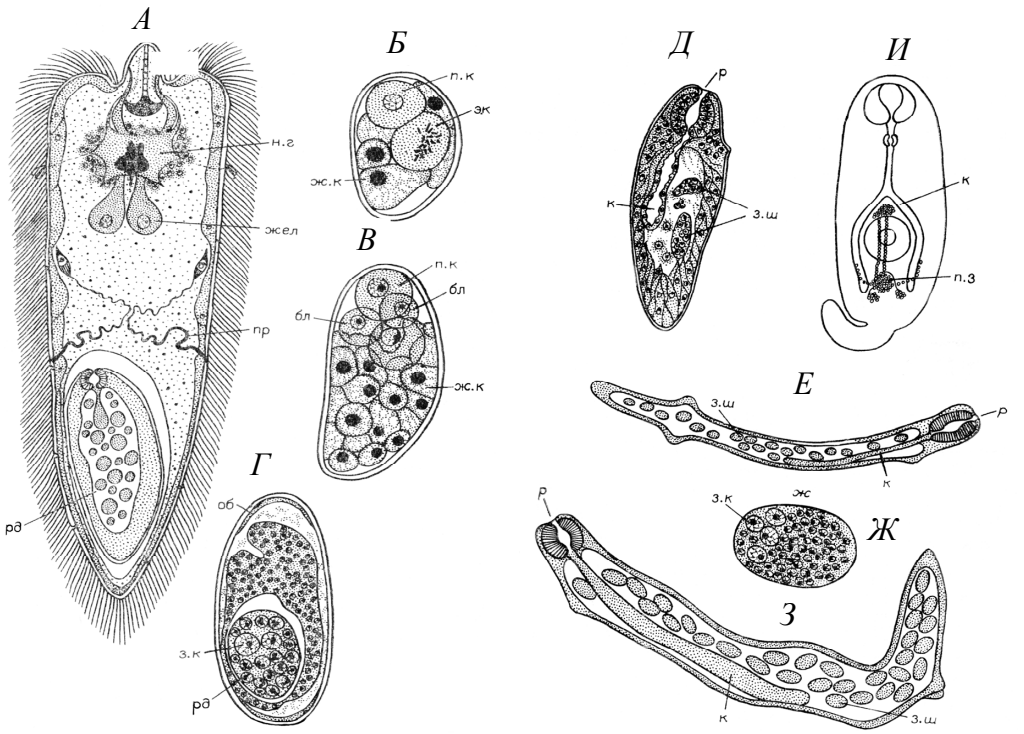


Рис. 197. Развитие *Parorchis acanthus* (по Ивановой-Казас, 1975):
а – мирацидий; *б* – стадия 2 бластомеров; *в* – стадия 4 бластомеров; *г* – зародыш мирацидия, содержащий зародыш редии; *д, е* – молодая и развитая редии первого поколения соответственно; *ж, з* – зародыш редии и развитая редия второго поколения с зародышами церкарий соответственно; *и* – церкария. *бл* – бластомер, *жел* – железы проникновения; *ж.к* – желточная клетка; *з.к* – зародышевая клетка; *з.ш* – зародышевый шар; *к* – кишка; *н.г* – нервный ганглий; *об* – эмбриональная оболочка; *п.з* – половой зачаток; *п.к* – пропагаторная клетка; *пр* – протонефридий; *р* – рот; *рд* – зародыш редии; *э.к* – эктодермальная клетка

Причина появления покоящейся стадии кроется в противоречии между недолговечностью эндотрофной личинки и малой вероятностью обнаружения хозяина в течение этого времени. Инцистирование позволило пролонгировать жизнь церкарии. Чем сильнее менялось поведение церкарий в плане поиска хозяина, тем эффективнее было заражение. Осевшие на водные растения или животных и инцистировавшиеся личинки могли быть случайно заглочены бентофагом – новым резервуарным хозяином, первоначально выполняющим функцию транзитного субстрата. Используя складки, щели и естественные отверстия, оседающие личинки забирались внутрь организма, не нарушая целостности покровов. Так, церкарии некоторых видов трематод отыскивают личинок крупных стрекоз, после чего током воды засасываются в их ректальный отдел, где и инцистируются. Для окончания цикла личинка стрекозы должна быть съедена до очередной линьки.

В ходе дальнейшей эволюции возникло инцистирование церкарий внутри тканей хозяина, вырабатывались различные приспособления к внедрению в хозяев и миграции в его тканях. Цисты, формирующиеся вокруг метацеркариев высших трематод, всё более утончаются, редуцируются до тонкой плёночки, например у Plagiorchidae, или исчезают полностью, например у Diplostomidae. В случае перехода метацеркарии к неотении окончательным хозяином становится вновь приобретённый дополнительный хозяин.

Таким образом, в процессе эволюции жизненные циклы трематод усложнялись за счёт появления промежуточных и резервуарных хозяев, упрощались за счёт выпадения некоторых стадий, а также совершенствовались отдельные фазы развития паразита, в том числе путём приспособлений к биологии хозяев.

Жизненные циклы **ленточных червей** (Cestodes) также сложны, разнообразны и чаще протекают со сменой хозяев. Из яиц, выделенных окончательным хозяином (например, человеком), в воде выходит свободноплавающая личинка – корацидий, который заглатывается циклопом и в его организме превращается в процеркоид; во втором промежуточном хозяине (рыбе) из заглоченного им рачка выходит процеркоид и превращается в следующую стадию – плероцеркоид. При поедании инвазированной рыбы человеком в его кишечнике развивается ленточная взрослая стадия. У некоторых ленточных червей большого разнообразия достигают преювенильные формы, и в некоторых случаях можно говорить о бесполом размножении в личиночном состоянии, а значит, о вторичном метагенезе.

Таким образом, в постэмбриогенезе лентецов, развивающихся со сменой хозяев, происходящие морфогенетические процессы заключаются в преобразовании личиночной фазы корацидия путём прохождения трёх стадий: онкосферы – процеркоида (в циклопе), плероцеркоида (в рыбе). То есть имеют место четыре личиночные стадии (корацидий, онкосфера, процеркоид, плероцеркоид), из которых одна (корацидий) – свободноживущая. Например, у широкого лентеца *Diphyllobothrium latum* развитие включает прохождение нескольких личиночных стадий как во внешней среде, так и в организме промежуточного хозяина.

У некоторых лентецов, развивающихся со сменой хозяев, свободноживущая личинка отсутствует. В этих случаях яйцо (например, свиного солитёра), вышедшее из организма окончательного хозяина (человека), должно быть проглочено промежуточным хозяином (свиньёй). В организме свиньи из яйца выходит 6-крючная личинка – онкосфера, которая разносится кровью в различные органы и далее превращается в пузырчатую позднюю личинку – финну. Человек заражается свиным солитёром (*Taenia solium*) при потреблении термически плохо обработанного свиного мяса, и в его кишечнике развивается взрослая стадия паразита – ленточный червь, продуцирующий яйца. То есть весь постэмбриогенез (онкосфера и цистицерк) проходит в организме промежуточного хозяина (свиньи). Подобное же происходит в развитии бычьего солитера (*Taeniarhynchus saginatus*),

у которого постэмбриогенез осуществляется в организме крупного рогатого скота, а заканчивается в организме человека, съевшего поражённую и не обработанную соответствующим образом говядину.

У некоторых цестод, например *Taenia elliptica*, у которой окончательным хозяином является собака, а промежуточным – собачьи вши или блохи, онкосфера в теле промежуточного хозяина претерпевает более сложные морфогенетические перестройки. В частности, онкосфера удлиняется, делится на туловищный и хвостовой отделы; в туловищном отделе формируется головка с хоботком и четырьмя присосками; возникает пара протонефридиев, открывающихся у основания хвоста; зачаток головки впячивается внутрь зародыша. В результате формируется своеобразная личинка цистицеркоид, которая, попав вместе с промежуточным хозяином (блохой, вошью) в кишечник собаки, снова претерпевает изменения. Они заключаются в том, что хвост с шестью крючьями отбрасывается, и зародыш становится шаровидным с полостью, внутри которой находится головка.

В ряде случаев постэмбриогенез усложняется появлением в нём бесполого размножения в фазе личинки – на её поздней пузырчатой стадии финне. У некоторых цестод (эхинококка, альвеококка, полицерка) финна, образовавшаяся из онкосферы, имеет не одну головку, а несколько десятков и даже сотен: по всей поверхности пузыря формируются углубления, на дне которых развиваются головки. Эти углубления с головками представляют собой цистицеркоиды, которых в финне получается много, и такая пузырчатая стадия называется полицерк. Такие полицерки встречаются у некоторых лентецов – паразитов овец, промежуточным хозяином которых является собака.

У исключительно опасного для человека лентеца – мелкой цестоды эхинококка (*Echinococcus granulosus*) – постэмбриональное развитие очень продолжительное. Из яйца, заглоченного промежуточным хозяином (крупным рогатым скотом, свиньёй, некоторыми дикими зверями, человеком), выходит 6-крючный зародыш онкосфера, проникающий через стенки кишки по кровеносной системе в различные внутренние органы, где образует финны, развивающиеся годами. Финны достигают больших размеров и сложности. В стенках пузырчатой стадии формируются дочерние пузырьки, соответствующие ценуру, в стенках которых возникают внучатые особи, в результате чего может развиться несколько тысяч головок (рис. 198). Такая пузырчатая стадия, внутри которой имеются дочерние и внучатые пузыри, называется эхинококк. Взрослый червь развивается в кишечнике окончательного хозяина – хищников (собаки, лисицы, волка), поедающих инвазированных промежуточных хозяев.

У близкого вида – альвеолярного (многокамерного) эхинококка – *Alveococcus multilocularis* – личиночная фаза состоит из множества микроскопических пузырьков, составляющих один плотный узел. Пузырьки заполнены густой желтовато-темной массой и содержат сколексы. Личиночная стадия альвеококка развива-

ется в организме грызунов, иногда у человека, взрослая фаза – в кишечнике лисиц, песцов, реже волков и собак. Хищники заражаются при поедании грызунов, а грызуны заглатывают онкосферы (яйца), выделенные с экскрементами окончательного хозяина.

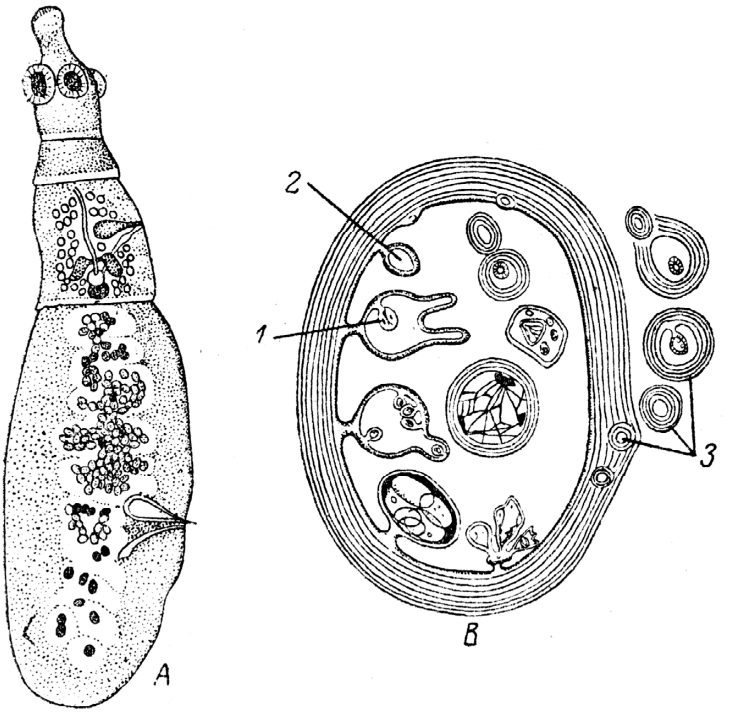


Рис. 198. Развитие эхинококка (по Шмидту, 1953)

У некоторых ленточных червей жизненный цикл вторично изменён. Так, карликовый цепень (*Hymenolepis nana)* развивается без смены хозяев, и всё постэмбриональное развитие проходит в организме человека. Из попавших из внешней среды яиц в его кишечнике выходят личинки, которые внедряются в кишечные ворсинки и превращаются в финны, выпадающие затем в просвет кишечника и превращающиеся во взрослую стадию – стробилу, продуцирующую яйца.

У *Archigetes* жизненный цикл укорочен, и всё своё развитие паразит проделывает в единственном хозяине – олигохетах, причём не образует стробилы.

Таким образом, постэмбриональное развитие ленточных червей сопряжено со сменой хозяев и сложными морфогенетическими процессами, приводящими к формированию взрослой стадии червя. Бесполое размножение в постэмбриогенезе цестод свойственно личиночной фазе, находящейся в промежуточном хозяине, и способствует значительному увеличению числа потомства.

Имеют место онтогенез половой гермафродитной особи и несколько онтогенезов особей, размножающихся бесполым путём, в результате которого образуются различные типы финн (пузырчатой стадии) – цистицерк, цистицеркоид, ценур, эхинококк (гидатида) и полицерк (пузырь с цистицеркоидами).

Образование проглоттид путём стробиляции происходит так, что первая проглоттида оказывается на заднем конце тела и обычно лишена половых органов. Новые проглоттиды обособляются от основания головки и являются самыми молодыми.

Таким образом, постэмбриональное развитие Plathelminthes характеризуется большим разнообразием форм личиночной фазы. В самом общем понимании личинка – это фаза онтогенеза: личинка развивается из яйца или выходит из материнской особи; далее она претерпевает различные морфогенетические преобразования, определяемые как внутренними (генетическими) факторами, так и внешними.

В случае прямого развития (большинство Turbellaria) преобразования вышедшего из яйца зародыша заключаются в увеличении его размеров и половом созревании. Если же из яйца выходит личинка (мюллеровская), то превращение её во взрослую фазу сопровождается сложными и разнообразными перестройками организации.

Для паразитических видов Plathelminthes характерна одна или несколько форм (стадий) личинок. Прежде всего, это свободноживущие и паразитические стадии, резко отличающиеся по своей организации.

Свободноживущими стадиями паразитических плоских червей являются: онкомирацидий (Monogenoidea), корацидий (Cestodes), мирацидий и церкария (Trematoda). Онкомирацидий имеет все системы органов, кроме половой, и покрыт ресничным эпителием. Метаморфоз связан с переходом к паразитизму и заключается в исчезновении ресничного покрова, усилении прикрепительного аппарата и половом созревании. Иногда имеет место миграция и переход от экто- к эндопаразитизму. Корацидий (Pseudophyllidea) – стадия сильно упрощённая и характеризуется отсутствием глаз и зачатка кишки у личинки. У Cyclophyllidea онкосферы утрачивают и протонефридии, а ресничный покров не образуется, так как его клеточный материал превращается в дополнительную оболочку – эмбриофор. Поэтому при превращении личинки регрессивные изменения минимальны. Мирацидий, развивающийся из оплодотворённых яиц (Trematoda), более сложно устроен, у него отсутствует только кишечник, поэтому его превращение сопровождается большим регрессом. Церкария – это свободноплавающая личинка нового типа, появляющаяся у паразитических червей.

Довольно разнообразны несвободноживущие (паразитические) личинки (спороциста, редия, процеркоид, плероцеркоид, цистицерк, ценур, эхинококк). Происходит усложнение жизненных циклов, связанных с появлением бесполого размножения и чередования его с половым (метагенез), и партеногенеза, также чередующегося с половым размножением (гетерогония).

Брюхоресничные черви (Gastrotricha) отличаются прямым развитием, которое протекает внутри яйцевой оболочки.

Коловратки (Rotatoria) также характеризуются прямым развитием без метаморфоза. У сидячих форм из яйца выходит свободноплавающая личинка более примитивной организации, чем у планктонных коловраток.

Круглые черви (Nematodes) развиваются с образованием рабдитисовой личинки, отличающейся от взрослого червя, главным образом, неполным развитием некоторых органов. Постэмбриональное развитие нематод обычно сопровождается четырьмя или более линьками.

Особенностью постэмбриогенеза нематод является то, что во многих органах он не сопровождается размножением клеток, составляющих орган, в силу постоянства их числа (эутелии). У разных видов в различных органах эутелия выражена неодинаково. Вероятно, с эутелией у нематод связаны полное отсутствие бесполого размножения и очень слабая регенерационная способность.

Постэмбриональное развитие со сменой сред обитания протекает у таких круглых червей, как свайник двенадцатиперстной кишки человека (*Ancylostoma duodenale*), аскарида человеческая (*Ascaris lumbricoides*), острица детская (*Entherobius vermicularis*) и др. Так, вышедшие из яйца в воде личинки анкилостомы дважды линяют и становятся способными активно проникать через кожу (перкутанно) человека, в организме которого мигрируют по крови в лёгкие и дыхательные пути, затем попадают в ротовую полость и при проглатывании проникают в тонкую кишку, где локализуются взрослые половозрелые особи.

Постэмбриональное развитие аскариды начинается с заглатывания человеком яиц с готовыми личинками, которые также мигрируют по организму: полость кишки – стенки кишки – кровеносная система – кровеносные сосуды малого круга кровообращения, лёгкие – лёгочные пузыри – бронхи – дыхательное горло – ротовая полость – вторичное заглатывание и попадание в кишечник – место локализации половозрелой стадии.

Постэмбриогенез острицы детской проходит в кишечнике человека, где из механически занесённых из внешней среды (чаще с поверхности тела самого же человека) в ротовое отверстие и проглоченных яиц довольно быстро развиваются половозрелые особи.

В организме одного хозяина без выхода во внешнюю среду весь жизненный цикл, в том числе и постэмбриогенез, проходят, например, трихины (*Trichinella spiralis*). Трихины яйцеживородящие. В тонкой кишке хозяина (человека, свиньи, крысы) трихины растут, взрослеют, рождают личинок, которые мигрируют по организму: лимфатическая и кровеносная системы, разные органы, преимущественно мышцы, где они обызвествляются, т.е. становятся мускульными трихинами, способными при попадании в кишечник хозяина развиться снова в кишечную взрослую форму.

Таким образом, одна и та же особь хозяина может быть одновременно окончательным хозяином в случае наличия «кишечной» формы и промежуточным – для «мускульной».

Для круглых червей, развивающихся со сменой хозяев, например ришты (*Dracunculus medinensis*), характерно прохождение постэмбрионального развития в воде, куда попадают личинки, рождённые самкой, паразитирующей в подкожных нарывах соединительной ткани человека. Для дальнейшего развития личинка (микрофилярия) должна проникнуть в полость тела рачка-циклопа, где развивается, увеличиваясь в размерах. Развиться во взрослую стадию личинка может только при попадании содержащего её циклопа в организм человека (окончательного хозяина), что происходит при питье воды из природных водоёмов. Миграция личинок в теле окончательного хозяина тоже имеет место: кишечник – кровеносная и лимфатическая системы – соединительная ткань.

Своеобразно постэмбриональное развитие у нитчатки Банкрофта (*Wuchereria bancrofti*). Личинки, рождённые самкой, обитающей в лимфатических железах и кровеносных сосудах человека, очень мелкие и многочисленные. Они способны мигрировать как в теле окончательного хозяина (человека), так и промежуточного – кровососущего комара. В теле человека личинки на ночь мигрируют в периферическую кровь («ночные микрофилярии»), а на день уходят «вглубь» тела и собираются в лёгочных сосудах, сердце, почках. Такая миграция является адаптацией к распространению вида с помощью кровососущих комаров – промежуточных хозяев, нападающих на человека для кровососания ночью. Миграция личинок в теле промежуточного хозяина (комара) обеспечивает попадание личинок нитчатки из желудка кровососа через полость тела к основанию его колющего хоботка, а следовательно, передачу личинок при укалывании, которые активно вбуравливаются и попадают в кровь окончательного хозяина, где развиваются половозрелые особи.

Некоторые паразитические нематоды, например паразит шмелей (*Sphaerularia bombi*), проходят постэмбриональное развитие в почве, куда попадают личинки, появляющиеся из яиц самки, паразитирующей в организме шмеля. В почве они развиваются в половозрелых копулирующих нематод.

Круглые черви, являющиеся паразитами растений, в постэмбриональный период в основном связаны с почвой. Некоторые из них, например галловая нематода (*Meloidogyne incognita*), живущая в опухолевых разрастаниях – галлах на корнях растений, откладывает яйца, из которых личинки уходят в почву, где линяют, растут и проникают в растения. Подобным же образом постэмбриональное развитие протекает у свекловичной нематоды (*Heterodera schachtii*), личинки которой живут в почве и проникают в тонкие корешки свекловицы, закупоривают ходы, не образуя галлов. Таким образом, у них миграция совершается в почве, и они поражают корневую систему растений.

У пшеничной угрицы (*Anguina tritici*) личинки живут в галлах на колосе пшеницы. Личинки угрицы выходят из галлов, попавших вместе с семенным материалом в почву, находят молодые проростки пшеницы и забираются в пазухи листьев, где ведут себя как эктопаразиты. При закладке колоса пшеницы личинки проникают в завязь цветка, где питаются, растут, завершают половое созревание. Здесь миграция личинок происходит из почвы на наземные части растения; постэмбриональное развитие пшеничной угрицы сопряжено с развитием растения-хозяина.

Скребни (Acanthocephala) характеризуются развитием с метаморфозом и сменой хозяев: промежуточными хозяевами обычно являются ракообразные или насекомые, окончательными – позвоночные.

В организме промежуточного хозяина из заглоченного яйца скребня выходит вполне сформированная личинка. Она пробуравливает стенку кишки, оседает в соединительной ткани или жировом теле хозяина и проделывает метаморфоз, сопровождаемый сложными морфогенетическими перестройками. Так, сначала исчезают личиночные структуры (крючки, шипики, мышцы), личинка питается за счёт хозяина, растёт и становится шаровидной. Эта стадия называется акантеллой. Затем начинаются разграничение зачатков органов и морфогенез. Форма личинки опять становится удлинённой. К концу развития многие органы снова становятся синцитиальными, характерными для взрослых скребней.

Вполне сформированный скребень (стадия цистаканта) может долго оставаться пассивным в теле промежуточного хозяина, дожидаясь, пока не будет заглочен окончательным хозяином. В его кишечнике скребень завершает своё развитие и достигает половозрелости.

Волосатики (Nematomorpha) большую часть жизни паразитируют в организме различных членистоногих (насекомые, многоножки, паукообразные). Из яиц выходят личинки, которые некоторое время живут свободно, а затем или активно вбуравливаются с помощью хоботка в тело хозяина, или инцистируются, окутываясь слизистой оболочкой, состоящей из выделений «коричневой железы». В последнем случае заражение хозяина происходит при заглатывании этих цист.

Немертины (Nemertini) отличаются разнообразным постэмбриональным развитием. Основных типов постэмбриогенеза у немертин три: свободный личиночный, неличиночный и несвободный личиночный.

Свободный личиночный тип существует в виде двух форм: примитивный личиночный (палео- и голонемертины), при котором метаморфоз выражен слабо; сложный личиночный (пилидийный) с образованием планктонной личинки – пилидия (гетеронемертины). Пилидий развивается из свободноплавающей бластулоподобной личинки через промежуточную форму колоколообразной личинки. Пилидий имеет форму шлема или шляпы с передними и задними лопастями.

В теле свободноплавающей бластулоподобной личинки проходят сложные морфогенетические процессы, после чего она меняет форму, появляется ресничный шнур, обозначаются лопасти. Вполне развитые пилидии обладают теменным органом.

Сложное личиночное пилидийное развитие сопровождается резко выраженным некробиотическим метаморфозом. Тело немертины строится из находящихся в пилидии восьми зародышевых дисков и энтодермального отдела кишечника. Почти весь шлем, теменной орган и значительная часть личиночной мезенхимы гибнут, не участвуя в образовании молодой формы.

Такое сложное постэмбриональное развитие обусловлено малыми размерами яиц, содержащих недостаточное количество питательного материала. Пилидий в ходе метаморфоза питается детритом и водорослями. Только после получения этой дополнительной пищи возможно формирование молодой особи.

Неличиночное развитие характерно для немертины *Lineus desori*. Считается, что оно возникло из свободного личиночного пилидийного развития в результате поселения предка этой немертины в прибрежных зонах, на местах, подвергающихся периодическому обсыханию. В этих условиях вместо откладки яиц поодиночке появилась способность откладывать всю массу яиц сразу в виде кладки сложного строения. Кладка представляет собой студенистую основную массу, окружённую оболочкой и содержащую пузырьки с заключёнными в них довольно крупными яйцами. Большое количество питательного материала позволяет зародышу развиваться в яйце до состояния молодой немертины.

При неличиночном развитии в отличие от свободного пилидийного у зародыша отсутствуют такие органы, как плавательные лопасти и теменной орган, глотка рудиментарна, мезенхимные клетки вздутые и переполнены желтком, а мышечные элементы отсутствуют.

Несвободный личиночный тип развития проявляется в двух формах: инкапсулированного личиночного развития (*Lineus ruber*) и живорождения, сохраняющего много черт, свойственных неличиночному типу развития (*Malacobdella grossa, Prosorhochmus viviparus*).

Инкапсулированное личиночное развитие характерно для немертины *Lineus ruber*. Она откладывает всю массу яиц в виде кладки. Замечательной особенностью развития *L. ruber* является то, что только 10% яиц развиваются, а 90 % яиц не способны к нормальному развитию и представляют собой примитивную форму желточных клеток. Эти гибнущие «желточные» яйца заглатываются нормально развивающимися (инкапсулированными) личинками, которые имеют для этого определённые приспособления (тонкую эктодерму, обширную полость глотки, превращение мезенхимных клеток в элементы личиночной мускулатуры). Такая личинка может заглатывать до 20 яиц. Некоторые структуры, например хоботок, у таких личинок задерживаются в развитии. Эти особенности органогенеза и пита-

ние «желточными» яйцами способствуют формированию молодой немертины и снижению гибели молоди после выхода из кладки. Инкапсулированное личиночное развитие *L. ruber* – это адаптация, связанная с обитанием только на литорали, обнажаемой во время отлива.

Таким образом, у немертин неличиночное развитие вторичного характера, возникающее из свободного личиночного (пилидийного) развития, которое утрачивается в результате переселения животных в пресные воды (р. *Prostoma*) или при возникновении живорождения (*Prosorhochmus viviparus*). Живорождение наблюдается в том случае, когда немертина развивается в полости материнской гонады, питается или за счёт яйцевого желтка, или за счёт осмотического питания соками гонады. Сформированная личинка покидает тело матери через поры гонад.

Кольчатые черви (Annelida) характеризуются, в основном, двумя типами развития: свободным личиночным, более характерным для многощетинковых (Polychaeta), и неличиночным, характерным для малощетинковых червей (Oligochaeta). У большинства многощетинковых из яйца выходит личинка, которая ведёт свободный образ жизни, питается бактериями, водорослями и претерпевает метаморфоз. У немногих представителей многощетинковых из яйца выходит уже сформировавшийся молодой червь (*Capitella, Amphicora, Manayunkia*).

При свободном личиночном развитии из яйца выходит личинка трохофора, которая имеет сложную организацию и обладает рядом органов (теменной пластинкой, глазами, кишечником, мезодермальными полосками, выделительными органами – протонефридиями, личиночной мускулатурой и т.д.), без следов метамеризации. После некоторого периода свободной жизни личинка претерпевает метаморфоз. Метаморфоз трохофоры заключается в прохождении ею нескольких стадий – метатрохофоры и нектохеты. Метатрохофора – это стадия, характеризующаяся появлением сегментации (ларвальных сегментов) на заднем конце тела. Это так называемые передние сегменты, которые лишены закладок половых желёз и некоторых других образований, характерных для туловищных сегментов тела червя. Ларвальные сегменты формируются сразу одновременно. В отличие от них задние сегменты тела червя формируются постепенно: на заднем конце тела располагается зона нарастания клеточной массы, из которой образуется мезодерма постларвальных сегментов. Эти сегменты развиваются последовательно от переднего конца к заднему, и, таким образом, более старыми постларвальными сегментами оказываются лежащие ближе к переднему концу тела. Кроме того, идут сложные процессы образования внутренних органов.

Метаморфоз многощетинковых носит эволютивный характер. Внешне он выражается в удлинении нижнего полушария, которое приобретает червеобразную форму. Затем начинается редукция верхнего полушария, из которого формируется головная лопасть – предротовой отдел тела червя.

В эволютивном метаморфозе многощетинковых некоторые органы и ткани трохофоры прогрессивно развиваются и переходят в организацию молодого червя; другие уничтожаются. В организацию молодого червя переходят кишечник, значительная часть кожного покрова, вся закладка мезодермы, теменной нервный узел и часть личиночной мускулатуры. В процессе метаморфоза уничтожаются часть личиночной мускулатуры, экваториальное нервное кольцо, личиночные органы чувств и протонефридии. Личиночное развитие характерно для таких близких к Annelida групп, как **эхиуриды, сипункулиды, мизостомиды.**

Неличиночное развитие, например у малощетинковых червей и пиявок, характеризуется отсутствием личиночной фазы. Из яйца выходит молодой организм, постэмбриогенез которого заключается в росте и половом созревании.

Насекомые (Insecta) отличаются разнообразными жизненными циклами, характеризующимися значительными вариациями стадий от яйца до половозрелого состояния (поколения=генерации) и сроками существования отдельных фаз. У одних видов весь цикл развития укладывается в один год, т.е. получается одно поколение в году. У других – развитие протекает значительно быстрее, и за год успевает смениться несколько поколений. У третьих, например у американской цикады, жизненный цикл может протекать в течение нескольких лет (17 лет), т.е. за несколько лет – одно поколение.

В жизненных циклах насекомых встречается **гетерогония** – чередование обоеполых и партеногенетически размножающихся поколений. Например, у тлей в течение лета друг за другом следуют несколько поколений самок, которые партеногенетическим путём дают начало только самкам. Партеногенез в этом случае сопровождается живорождением: самка отрождает активную личинку, а не откладывает яйца, что характерно для большинства насекомых. Последнее поколение партеногенетических самок, так называемое поколение полоносков, производит как самцов, так и самок. Оплодотворённые самки откладывают зимние яйца, из которых весной выходят самки, и цикл начинается снова. У некоторых насекомых, например орехотворок, тлей, самцы вообще неизвестны, так что у них, вероятно, партеногенез является единственным способом размножения.

У насекомых наблюдается довольно строгая приуроченность разных фаз развития к определённому сезону года – явление, называемое **сезонным циклом**. Важную роль в сезонных циклах играет явление **диапаузы** – состояния временного глубокого физиологического покоя, сопровождающегося задержкой роста и развития.

Диапауза – достаточно широко распространённое явление у насекомых, проявляющееся на разных фазах жизненного цикла. Явление возникло как приспособление к переживанию неблагоприятных условий, особенно в местах с сезонно-периодическим климатом. Встречается диапауза **эмбриональная** (или в фазе яйца), например у саранчовых, тутового шелкопряда; **личиночная** – у

боярышницы, соснового шелкопряда; **куколочная** – у капустной и репной белянок и др.; **имагинальная** – у клопов, колорадского жука, свекловичного долгоносика, малярийного комара.

По времени года диапауза может быть зимней, летней, двухлетней или многолетней. Встречается диапауза обязательная (облигатная) и необязательная (факультативная), причём один вид насекомого может иметь разные типы диапаузы.

В состоянии диапаузы жизнестойкость организма значительно повышается. Переход насекомых от активного состояния к покою контролируется сложными нейрогуморальными механизмами. Нейросекреторные клетки контролируют работу желез внутренней секреции, которые вырабатывают гормоны, тормозящие или активизирующие процессы развития. Сигналом для включения этих механизмов служат факторы внешней среды. Наиболее важную роль играет длина светового дня (фотопериод), которая постоянна для каждого дня в году в отличие от других факторов, таких как температура, влажность и др. Поэтому сокращение продолжительности светового дня независимо от конкретных погодных условий – сигнал насекомому о приближении неблагоприятных условий.

Как правило, диапауза наступает в тот момент, когда дальнейшее активное существование организма ещё вполне возможно. Однако такой ранний перерыв в развитии насекомого биологически оправдан, так как в конце сезона на окончательное завершение жизненного цикла может не хватить времени.

Приуроченность диапаузы у каждого вида насекомого к определённой фазе (яйцу, личинке, куколке, имаго) приводит к тому, что особи к началу зимы оказываются в сходном физиологическом состоянии. Происходит постепенное накопление однородного и устойчивого к низким температурам запаса зимующих особей. Сигналом для выхода из состояния диапаузы насекомому служат также факторы окружающей среды, например температура, влажность. При наступлении благоприятных условий развитие насекомых возобновляется. Таким образом, диапауза является важным регулирующим и синхронизирующим механизмом, определяющим ход сезонного цикла каждого конкретного вида насекомого.

ГЛАВА 7. ТИПЫ ПОСТЭМБРИОГЕНЕЗОВ И ИХ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Среди многоклеточных животных выделяют три главных типа постэмбрионального развития, которые отличаются друг от друга по своей характеристике, экологическим особенностям и по распространению среди представителей животного мира:

1) свободный личиночный (первичный);
2) неличиночный;
3) вторичный личиночный.

7.1. СВОБОДНЫЙ ЛИЧИНОЧНЫЙ ТИП РАЗВИТИЯ

Свободные личинки характеризуются значительным разнообразием и более или менее отличаются от молодых форм. Личинка приспособлена к самостоятельной жизни, имеет специальные органы для плавания (ресничные кольца, венчики, плавательные лопасти и др.), нервную систему и органы чувств, часто органы питания и выделения, обычно живёт долго. Исходной формой, характерной для этого типа, считается бластулоподобная личинка. Некоторые личинки не питаются самостоятельно, а живут за счёт запаса питательных веществ, накопленных в яйцах. Такая личинка выполняет только расселительную функцию и живёт недолго.

Свободный личиночный тип характерен для животных, откладывающих во внешнюю среду мелкие яйца с небольшим количеством желтка. Через некоторое время личинка подвергается метаморфозу и превращается в молодую форму.

Более широко свободное личиночное развитие распространено у морских животных: кишечнополостных, губок, морских плоских червей (Polyclada), почти у всех немертин, полихет, многих морских моллюсков, мшанок, ракообразных, плеченогих, иглокожих, кишечнодышащих. У пресноводных животных такой тип встречается редко. Известен у недавнего переселенца из моря – пластинчатожаберного моллюска *Dreissena polymorpha*. Сохраняют кратковременную личинку пресноводные губки, мшанки, низшие ракообразные (веслоногие).

В некоторых случаях у одного и того же вида морских животных образуются две последовательно развивающиеся формы личинок. Например, у кишечнополостных (сифонофор) бластулоподобная личинка превращается в планулу, которая затем развивается в сифонулу. У губок бластулоподобная личинка может превратиться в амфибластулу или в паренхимулу.

Бластулоподобная личинка встречается в развитии ресничных червей и немертин. У ресничных червей она превращается в мюллеровскую личинку, а у немертин – в пилидий. У кольчатых червей пелагическая личинка трохофора имеет различные формы: метатрохофора с ларвальными сегментами, нектохета с тремя парами параподий со щетинками (рис. 199).

У моллюсков стадия трохофоры представлена видоизменённой личинкой велигер (парусник), которая дифференцируется в нимфальную личинку с отчётливо выраженными закладками дефинитивных органов взрослого моллюска.

У ракообразных сначала формируется личинка науплиус, которая считается гомологичной нектохете – личинке полихет. Из науплиуса у высших морских ракообразных развивается вторая личиночная форма – зоеа, а затем мизидий.

У вторичноротых животных первичной личинкой рассматривается диплеврула. В развитии изменяется план строения организма из билатерально-симметричного в радиально-симметричный. Например, у иглокожих жгутиконосная бластула, ведущая свободный образ жизни, претерпевает гаструляцию и дифференцируется в личинку, которая специфична для каждого класса. У морского ежа образуется личинка эхиноплутеус, у голотурий – аурикулярия, у змеехвосток – офиоплутеус, у морских звезд – бипиннария и брахиолярия, у морских лилий – коматула (рис. 200).

У кишечнодышащих из диплеврулы развивается вторая форма личинки – торнария. Личинка обладает сквозным кишечником, снабжена мерцательными шнурами, теменным органом и энтероцельными целомами. Торнария имеет непарный целом хобота, парные целомы воротника и туловища.

Формирование личинки может быть связано с морфогенезом дефинитивных закладок. Например, у немертин зачатки дефинитивных органов располагаются в соответствии с плоскостными и осевыми особенностями личинки пилидия. Среди личинок имеются промежуточные формы (например, велигер, зоеа), у которых наряду с хорошо развитыми личиночными органами имеются закладки дефинитивных органов.

Экологическая роль свободноживущих личинок заключается в содействии развитию молодой формы путём получения дополнительного питания, расселении и расширении границ ареала.

Личинки животных, например усоногих раков (р. *Balanus* – морские жёлуди), ведущих во взрослом состоянии прикреплённый образ жизни, до превращения в молодую форму могут проходить в своём развитии 6–8 стадий.

У планктонной личинки *Balanus* различают 3 науплиальные, 3 метанауплиальные и 1 циприсовидную стадии. После прохождения этих стадий наступает метаморфоз циприсовой личинки: она прикрепляется к субстрату и превращается в молодого балануса. Характерно, что вылупление личинок балянусов происходит в то время, когда для них много корма (развитие жгутиковых).

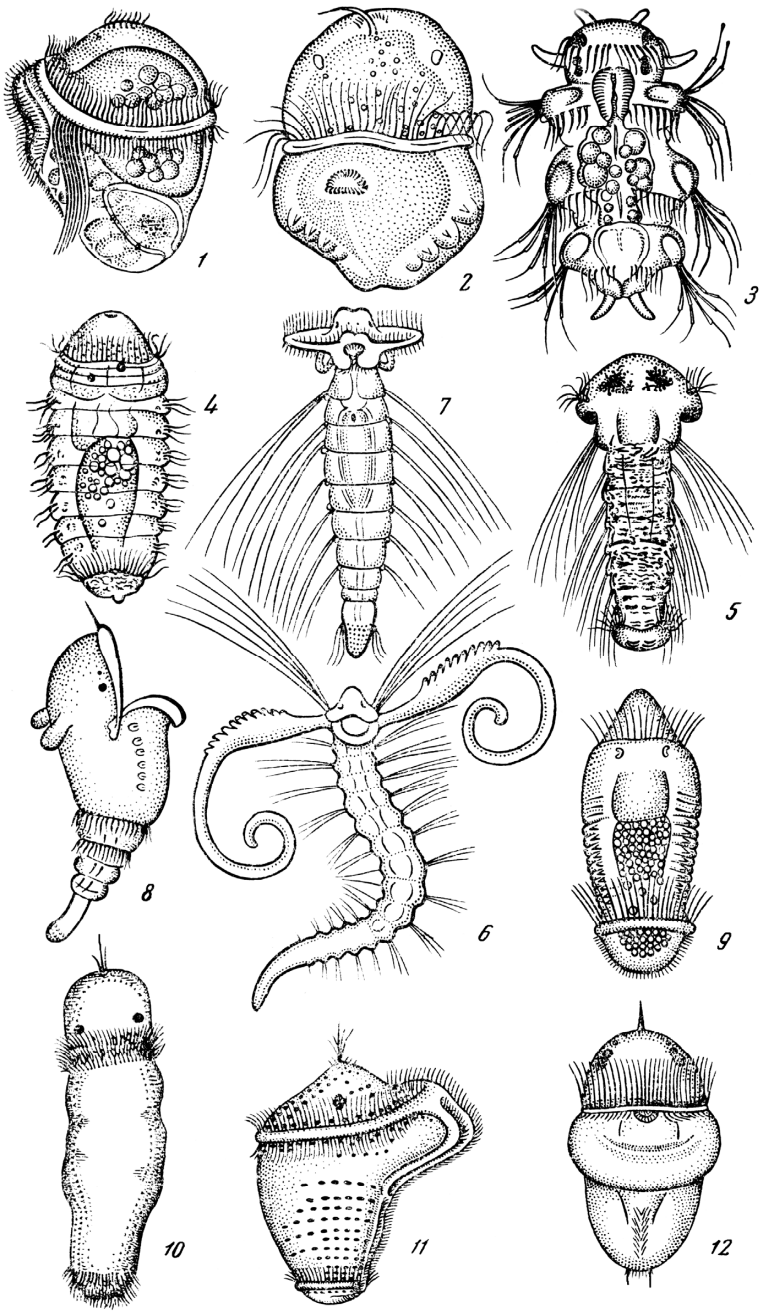


Рис. 199. Различные формы трохофор многощетинковых кольчатых червей некоторых семейств (по Шмидту, 1968): *1* – Aphroditidae; *2* – Phyllodocidae; *3* – Nereidae; *4* – Nephthydidae; *5* – Spionidae; *6* – Magelonidae; *7* – Disomidae; *8* – Chaetopteridae; *9* – Capitellidae; *10* – Arenicolidae; *11* – Pectinariidae; *12* – Serpulidae

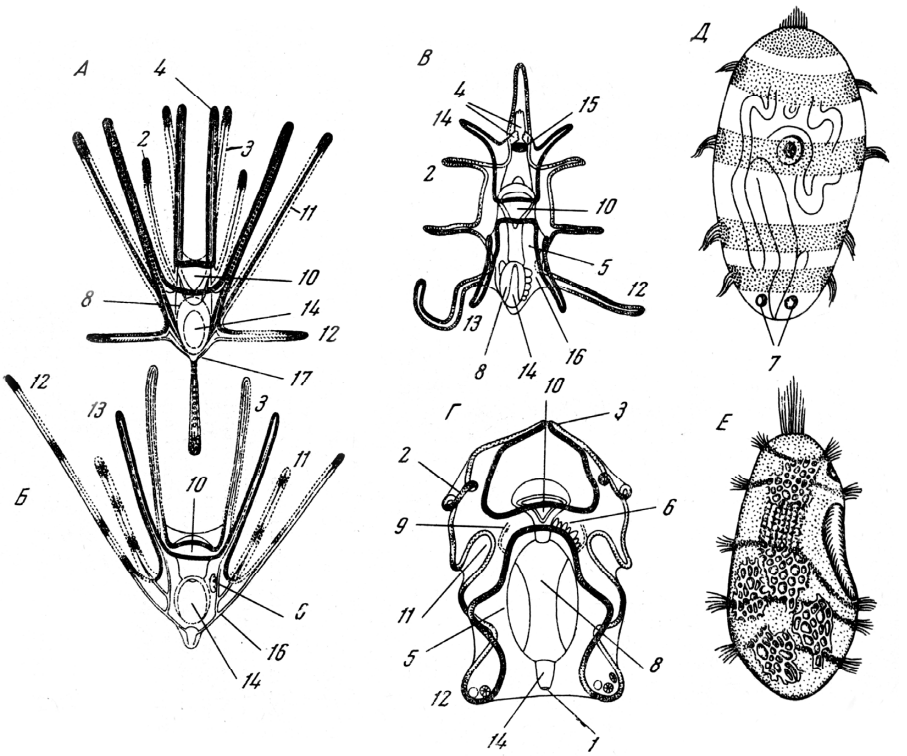


Рис. 200. Планктонные личинки иглокожих (по Шмидту, 1968): *А* – эхиноплутеус морского ежа; *Б* – офиоплутеус змеехвостки; *В* – бипиннария морской звезды; *Г* – аурикулярия голотурии; *Д* – долиолария голотурии *Leptosynapta inhaerens*; *Е* – бочкообразная личинка морской лилии *Antedon rosacea*. *1* – заднепроходное отверстие; *2* – передняя спинная рука; *3* – передняя боковая рука; *4* – рука брахиолярии; *5* – энтероцельный пузырёк; *6* – гидроцель; *7* – два известковых шарика; *8* – желудок; *9* – нервная система; *10* – рот; *11* – задняя боковая рука; *12* – попереч-нолатеральная рука; *13* – ротовая рука; *14* – прямая кишка; *15* – присасывательный диск; *16* – скелет

Свободноживущие личинки паразитических видов

Свободноживущие личинки встречаются у многих паразитов, и они, в основном, миграционного типа. Например, мирацидий, церкария – у сосальщиков; корацидий – у широкого лентеца; велигер – у эндопаразитических моллюсков. Так, мирацидий сосальщиков выполняет функцию миграции в промежуточного хозяина. В полости мирацидия находятся одиночно или группами яйцевые клетки, из которых партеногенетически развиваются эндопаразитические личинки – спороцисты и редии. Встретив моллюска, мирацидий печёночного сосальщика внедряется в его дыхательную систему, откуда мигрирует в печень. Мерцательный покров личинки исчезает и вместо него образуется кутикула. В печени моллюска развиваются спороцисты.

Личинка представляет собой не только промежуточную стадию между зародышем и молодой формой, но примечательно то, что в её строении всегда отражены приспособительные изменения к условиям существования во внешней среде, т.е. вне яйцевых оболочек. Эти приспособления выражены в развитии органов осязания, плавания, захвата и переваривания пищи, а также в развитии специальных органов парения. В строении личинки как бы сконцентрирован целый ряд структур в виде приспособительных дифференцированных и функционирующих органов и тканей.

Последующая судьба личиночных органов может быть различной. Различают эволютивный и некробиотический метаморфозы. При эволютивном метаморфозе происходит лишь частичное уничтожение личиночных органов. Например, при превращении трохофоры в молодого червя исчезают органы движения (ресничики) и выделения. При некробиотическом метаморфозе большая часть личиночных органов оказывается уничтоженной. Крайним примером является пилидий немертин, у которого разрушаются теменной орган, шлем с плавательными лопастями и ресничными шнурами, глотка, предположительно почти вся мезенхима. Но, несмотря на исчезновение, они значимы для дефинитивного морфогенеза молодой и половозрелой форм.

Таким образом, среди первичных свободноживущих личинок выделяют две основные формы: личинки, обладающие органами захвата и переваривания пищи, и личинки, лишённые таковых и имеющие лишь органы расселения. Наряду с личинками, сходство которых носит случайный характер, существуют и гомологичные личинки, например трохофора кольчатых червей и моллюсков или диплеврула иглокожих и кишечнодышащих. Определённые признаки строения гомологичных личинок позволяют говорить об их филогенетическом родстве.

7.2. НЕЛИЧИНОЧНЫЙ ТИП РАЗВИТИЯ

Неличиночный тип свойствен животным, откладывающим крупные, с большим количеством желтка яйца. Зародыши длительно развиваются под защитой яйцевых оболочек (первичных, вторичных, третичных). Молодая форма покидает яйцевые оболочки (стенки кладки, кокона и т.д.) уже сформированной так, что способна сама добывать пищу или после вылупления нуждается в дополнительном питании, получаемом от материнского организма.

Неличиночный тип тоже широко распространён в различных группах животных, но своеобразен и характеризуется двумя особенностями. Во-первых, в течение всего периода зародышевого развития организм находится в яйцевых оболочках. Во-вторых, в течение всего эмбрионального развития питание зародыша, как правило, происходит за счёт желтка.

Неличиночный тип встречается у морских животных, таких как кишечнополостные (некоторые гидроиды и актинии), плоские черви (Polyclada, сем. Leptoplanidae), иглокожие (несколько видов), видимо, все погонофоры, все головоногие. Среди пресноводных форм неличиночный тип описан у всех круглых червей, коловраток, некоторых немертин (*Prostoma*), кольчатых червей (малощетинковых, пиявок, некоторых полихет), ракообразных (некоторых низших – ветвистоусых, ракушковых, многих высших).

Среди обитателей почвы и суши неличиночное развитие встречается почти у всех плоских и круглых червей, паукообразных, многоножек, бескрылых и крылатых насекомых с неполным превращением.

Прямое развитие встречается у эктопаразитов, например малощетинкового червя *Branchiobdella astaci*, обитающего на жабрах речного рака, у пиявок.

В целом неличиночное развитие более распространено среди пресноводных организмов, в отличие от организмов с личиночным развитием, и ещё более широко – у наземных организмов. У морских форм прямое развитие – исключение.

Преимуществами неличиночного типа развития являются следующие моменты: зародыш защищён оболочками, питание происходит за счёт желтка, иногда выделений желёз материнского организма.

7.3. ВТОРИЧНЫЙ ЛИЧИНОЧНЫЙ ТИП РАЗВИТИЯ

Вторичный личиночный тип развития разнообразен у организмов, но тем не менее можно выделить общие черты для всех форм. Во-первых, вышедшие личинки обладают подвижностью, хотя и в разной степени. Во-вторых, все личинки питаются, но способы питания разнообразны. В-третьих, яйца обычно мелкие, за редким исключением, например Holometabola, у которых яйца могут быть крупными, но личинки перед окукливанием всё равно нуждаются в дополнительном питании.

Различают четыре формы вторичного личиночного типа развития: 1) инкапсулированное развитие; 2) вторичное свободное личиночное развитие; 3) вторичное личиночное развитие при живорождении; 4) развитие с паразитической личинкой.

Инкапсулированное личиночное развитие

Инкапсулированное развитие характеризуется рядом особенностей:

1) яйца мелкие, бедные желтком, откладываются в белковую массу, заключённую в плотную капсулу – кокон с жёсткой хитиновой оболочкой;

2) раннее формирование личинки, способной к активным движениям и заглатыванию окружающей её белковой жидкости;

3) движение и питание влекут возникновение у личинки провизорных органов (нефридиев, глотки, кожи);

4) специализирован способ закладки дефинитивных органов (нервной системы, кожно-мускульных мешков).

Особенности инкапсулированного развития хорошо описаны у кольчатых червей, например у дождевого червя (рис. 201) и пиявок (рис. 202). В коконе под хитиноидной оболочкой находится белковая масса – продукт выделения клителлярных желёз и 1–10 яиц (см. рис. 201). Вышедшие личинки питаются этой белковой массой, иногда желточными клетками желточников или отмершими яйцами.

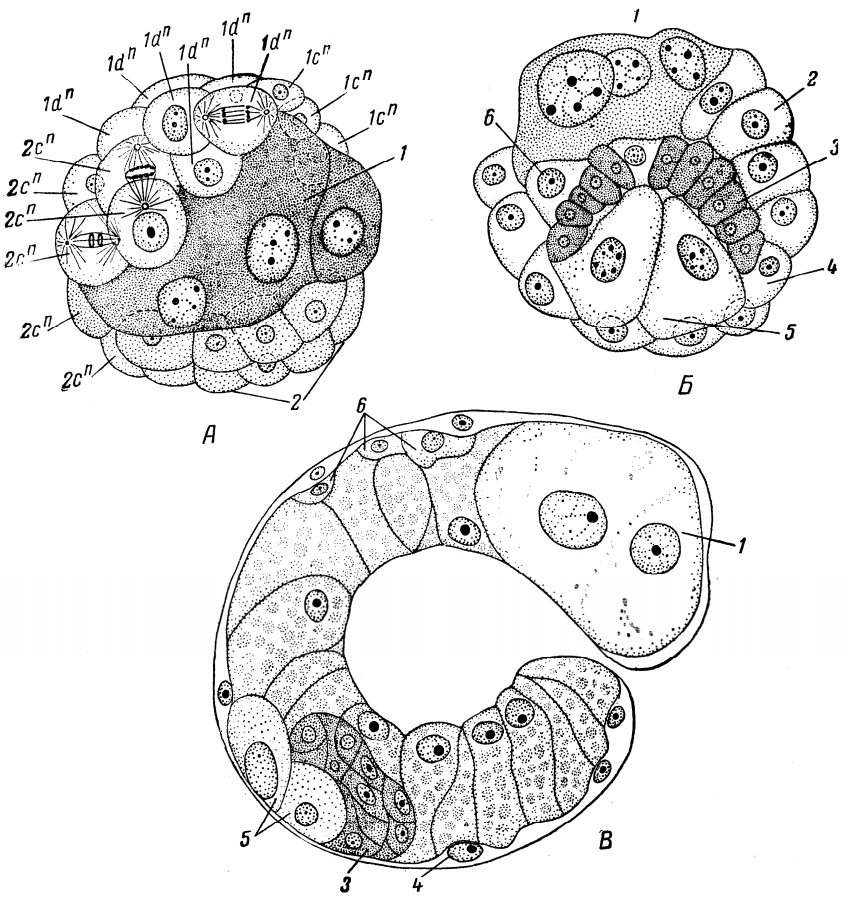


Рис. 201. Развитие инкапсулированной личинки дождевого червя *Bimastus constrictus* (по Шмидту, 1951): *А* – зародыш, состоящий из 50 клеток (обозначены цифрами и буквами), сверху бластомеры личиночной эктодермы, снизу – энтодермальная пластинка; *Б* – плакула в оптическом разрезе, *В* – сагиттальный разрез ранней личинки. *1* – экскреторные бластомеры; *2* – энтодермальные бластомеры; *3* – мезодермальные полоски; *4* – эктодерма; *5* – мезодермальные телобласты; *6* – закладка личиночного нефридия

Инкапсулированное развитие свойственно планариям (Triclada), немертинам (*Lineus ruber*), брюхоногим моллюскам.

Обычно это почвенные организмы или вторично перешедшие к пресноводному образу жизни.

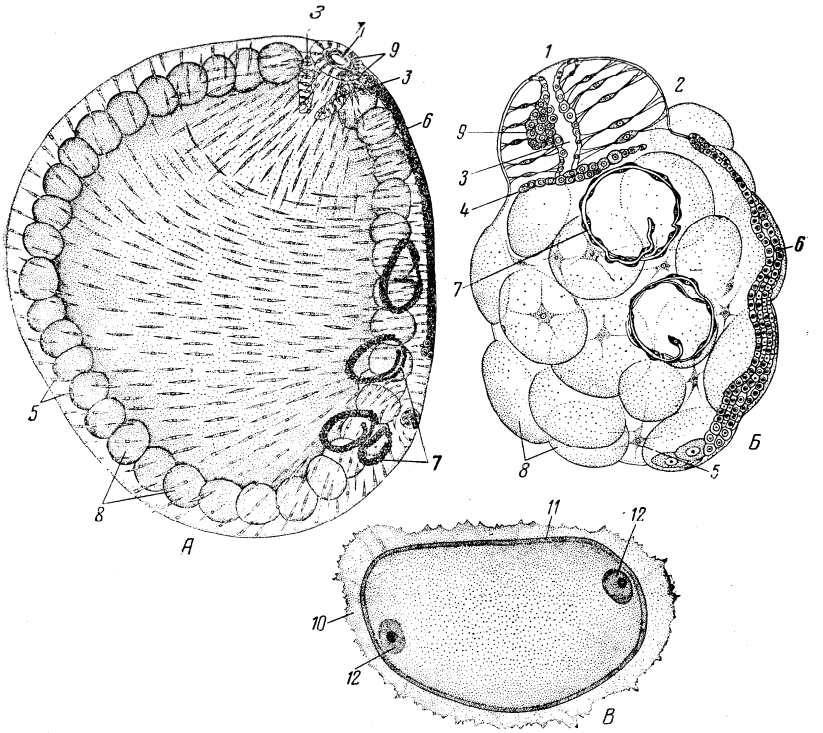


Рис. 202. Инкапсулированные личинки челюстной (*А*) и глоточной (*Б*) пиявок и кокон глоточной пиявки *(В*) (по Шмидту, 1951): *1* – рот; *2* – личиночная головная лопасть; *3* – личиночная глотка; *4* – головные зачатки; *5* – личиночная мезенхимная мускулатура; *6* – зародышевые полоски; *7* – личиночные нефридии; *8* – клетки кишечника с белком; *9* – железистые клетки личиночной глотки; *10* – хитиноидная пластинка; *11* – стенка кокона; 12 – закрытые пиявкой отверстия кокона

Вторичное свободное личиночное развитие

Вторичное свободное личиночное развитие встречается у насекомых Holometabola. Для этого типа развития характерно, во-первых, наличие личинки, питающейся различными субстратами и являющейся более длительной фазой в жизненном цикле. Основная функция личинки – питание. Во-вторых, характерно наличие куколки – фазы, в которой происходят сложные морфогенетические перестройки, подобные таковым в яйце. Основная функция стадии – формообразующая. Наконец, имеется взрослая фаза с функциями размножения и расселения.

Вторичное личиночное развитие при живорождении

Вторичное личиночное развитие при живорождении отличается некоторыми особенностями. Так, отмечаются малые первоначальные размеры зародыша, который долго задерживается в материнском организме. Возникают взаимные приспособления между материнским организмом и зародышем для выполнения развивающимся зародышем необходимых физиологических функций – питания, дыхания, выделения. Развитие продолжается в материнском организме до молодой формы. Но вне материнского организма молодая форма часто нуждается в питании, например, как у плацентарных животных, – в молоке материнского организма. У беспозвоночных животных такой тип развития встречается у мшанок, членистоногих (тропических скорпионов).

Развитие с паразитической личинкой

Паразитические личинки описаны у кишечнополостных, плоских червей, скребней, волосатиков, моллюсков, ракообразных, перепончатокрылых насекомых и т.д. В ходе онтогенеза личинки могут несколько раз менять свою форму. Например, у представителей Trematoda в ходе жизненного цикла описано несколько форм личинок, что сопровождается возникновением бесполого размножения или педогенеза на личиночных стадиях. У сосальщиков известны две формы мигрирующих личинок: мирацидий, проникающий в моллюска, в котором развиваются спороцисты и редии; церкария, проникающая в тело второго промежуточного хозяина или инцистирующаяся в адолескарию.

Классическим примером такого развития является личиночный паразитизм *Anodonta* – глохидия (рис. 203). Для глохидия характерно усиленное развитие раковинной железы, из которой образуются крупные лопасти мантии, формирующие две створки раковины. Глохидии развиваются в жаберной полости материнской особи в течение зимы и только весной выбрасываются наружу. Лежа на дне водоёма, глохидий раскрывает и закрывает створки раковины, а его подвижный и клейкий арканчик служит для предварительного приклеивания к коже рыбы. Затем зубцами створки глохидий прочно укрепляется на теле рыбы, где окружается разрастающейся тканью, питается межтканевой жидкостью с помощью клеток мантии, т.е. имеет место внутриклеточное пищеварение. Паразитизм глохидия длится до трёх месяцев, после чего личинка отделяется от рыбы и снова падает на дно. Здесь происходит метаморфоз глохидия в свободноживущего половозрелого животного. При этом личиночная мантия, арканчик, чувственные щетинки и личиночные замыкательные мышцы дегенерируют. Вместо этих органов развивается окончательная мантия моллюска и два мускула, замыкающих раковину, а также

образуются жабры, сердце, околосердечная сумка, половые железы, т.е. глохидий превращается в молодую взрослую форму.

Интересным примером данного типа развития является саккулина *Sacculina carcini*, относящаяся к ракообразным. Личинка, перешедшая к паразитизму, многократно изменяется в различные формы, пока не превратится в сильно редуцированный взрослый организм, паразитирующий на крабе.

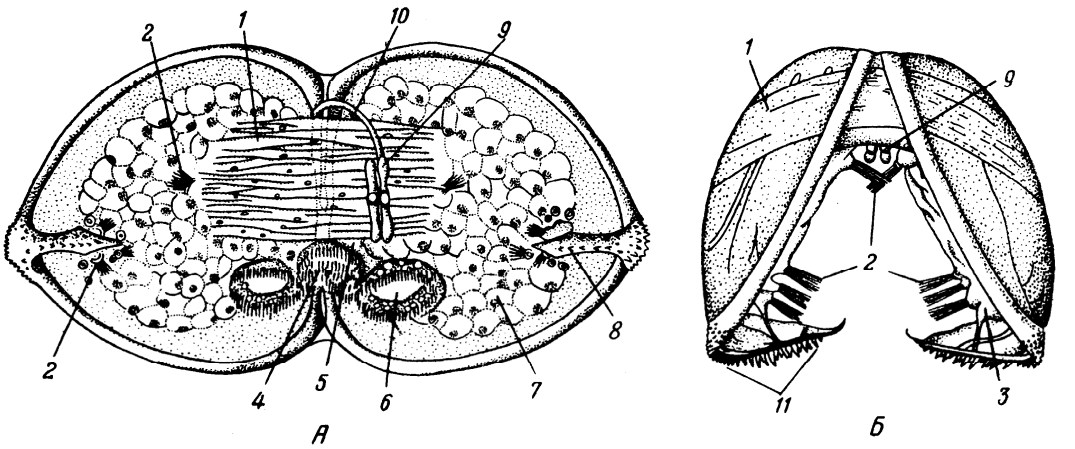


Рис. 203. Глохидий беззубки *Anodonta cellensis* (по Шмидту, 1953):
А – глохидий с раскрытыми створками; *Б* – глохидий с полураскрытыми створками, вид спереди.
1 – личиночный мускул, замыкающий раковину; *2* – пучки чувствительных щетинок;
3 – замыкательная клетка краевого зубца; *4* – ножной бугорок; *5* – энтодермальный мешочек;
6 – боковая ямка; *7* – клетки личиночной мантии; *8* – краевой зубец мантии; *9* – личиночная биссусовая железа; *10* – нить биссуса; *11* – зубчики на краевом зубце

Среди насекомых паразитические личинки встречаются у перепончатокрылых, например у наездников. Яйца наездники откладывают в яйца других насекомых. У паразитирующего эмбриона сохраняется только сероза – орган, питающий эмбриона и защищающий от соприкосновения с тканями хозяина. Сероза образуется ещё до начала дробления: бластомеры группируются небольшими кучками, между которыми врастает сероза (трофамнион). Такие «морулы» могут подразделяться вторично и третично. Из каждой «морулы» возникает полноценная личинка. Таким образом, из одного яйца наездника может развиться до тысячи особей – явление полиэмбрионии. Полиэмбриония – это высшая форма адаптации к паразитизму и характеризуется максимальным использованием пищевого субстрата. Полиэмбриония свойственна более специализированным паразитам, откладывающим яйца в строго определённые части тела хозяина. Полиэмбриония, вероятно, возникла от моноэмбрионального развития, и этот переход был связан с исчезновением желтка в яйце и появлением вследствие этого тотального дробления.

* * *

В разных систематических группах беспозвоночных животных рассмотренные выше типы постэмбриогенеза представлены по-разному.

Так, у низших Metazoa (губки, кишечнополостные) исходный тип развития свободный личиночный, причём первоначально формировалась бластулоподобная личинка, а затем появились более сложные формы – паренхимула и планула; в отдельных случаях свободный личиночный тип развития сменялся неличиночным.

У плоских червей исходным типом развития является свободный личиночный, представленный бластулоподобной личинкой и более развитыми формами, вплоть до сложной планктонной «мюллеровской» личинки многоветвистых турбеллярий (Polyclada). У прямокишечных (Rhabdocoela) – неличиночное развитие, у бескишечных (Acoela) – упрощённое свободное личиночное, у трёхветвистых (Triclada) – инкапсулированное личиночное, происхождение которого пока неясно.

У мирацидия дигенетических сосальщиков и у личинок моногенетических сосальщиков сохранившийся ресничный покров – возможное свидетельство их происхождения от форм, обладавших свободным личиночным развитием.

У немертин рода *Lineus* известно три типа развития: свободное личиночное развитие с пилидием, свойственное большинству представителей этого рода; неличиночное развитие у одного вида в связи с резким изменением условий существования; инкапсулированный личиночный тип у *Lineus ruber*, связанный со специфическими условиями существования в приливно-отливной зоне.

У кольчатых червей также имеется три типа постэмбриогенеза: свободный личиночный (трохофора) у многощетинковых; неличиночный – у представителей многощетинковых, вторично утративших свободную личинку, а также примитивных представителей малощетинковых (Enchytraeidae) и у примитивных пиявок (Glossiphonidae) и, возможно, также у *Acanthobdella pelidina*; инкапсулированный личиночный тип встречается в четырёх группах Annelida: у дождевых червей (Oligochaeta – Megadrili), у пиявок – челюстных, глоточных, хоботных (Ichtyobdellidae).

У моллюсков существует две свободные личиночные формы – трохофора и велигер. Специфической особенностью личиночного развития моллюсков является появление ещё на стадии планктонной жизни личинки зачатков органов молодой формы – печени, раковины, ноги, а также покрытого ресничками паруса – велума.

Велигер – это преювенильная форма – свободная личинка, которая у многих моллюсков становится несвободной, т.е. велигер из планктонного становится инкапсулированным, питающимся белковой жидкостью (например, некоторые морские брюхоногие) или отмирающими яйцами. И только в одном случае (головоногие моллюски) отсутствует свободное личиночное развитие, а имеется неличиночное.

Тенденция к возникновению неличиночного развития просматривается у некоторых брюхоногих моллюсков. У таких моллюсков (*Nassa*, *Fusus*, *Natica*, *Fulgur*, *Crepidula*) с крупными богатыми желтком яйцами трохофора исчезает, но сохраняется вторая личиночная форма – более или менее сильно изменённый велигер. То есть у моллюсков существование велигера вносит специфику в ход постэмбриогенеза. Выпадение стадии свободной личинки связано с большим запасом желтка в яйцах, инкапсулированием или переходом к живорождению.

У членистоногих типы постэмбриогенеза особенно различны. Так, характерное для ракообразных неличиночное развитие представляет вторичный тип, возникший из свободного личиночного в результате переполнения яйцевой плазмы желтком.

У паукообразных, наоборот, исходный тип развития неличиночный, дающий вторичный личиночный (например, у клещей), причём, из яйцевых оболочек вылупляется не молодая, а ранняя молодая форма (преювенильная, или поздняя, личинка). Подобное наблюдается у мечехвостов, морских пауков, многоножек (Diplopoda), а также у насекомых с неполным превращением (Hemimetabola).

У насекомых личиночное развитие аннелидных предков сменилось неличиночным в связи с переходом к наземному образу жизни. Неличиночное развитие характерно для первичнобескрылых (Apterygota).

Вторичные личиночные формы свойственны насекомым Hemimetabola. У насекомых с полным превращением (Holometabola) имеются совершенно своеобразные, отличающиеся от взрослых насекомых, вторичные свободные личиночные формы, среди которых выделяют три основных типа:

1) камподеовидные – похожие на низших бескрылых насекомых (Campodea);

2) эруковидные – гусеницеобразные;

3) червеобразные.

Вторичный свободный личиночный тип развития в условиях сухопутного образа жизни тем не менее сохраняет некоторые черты неличиночного развития предков, например крупные богатые желтком яйца. Но запаса желтка в яйцах для развития сложноорганизованных имагинальных сухопутных фаз оказывается мало. С этим связано длительное личиночное развитие, сопровождаемое усиленным питанием, линьками и завершающееся периодом «покоя» – куколкой. В фазе куколки происходит формирование взрослого насекомого, имеющего по выходу из куколки окончательные размеры тела.

В общем, можно заметить, что в ходе эволюции имели место три основных типа постэмбриогенеза: личиночный, неличиночный и вторично личиночный. В разных систематических группах они выражены по-разному и определяются генетическими, а в ряде случаев экологическими факторами (смена условий существования). В отдельных группах (например, у насекомых) прослеживаются некоторые тенденции смены типов постэмбриогенеза в ходе эволюции в последовательности: личиночный – неличиночный – вторично личиночный.

ГЛАВА 8. ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ

Одними из первых теорий в биологии, пытающихся объяснить соотношение онтогенеза и филогенеза, была «теория параллелизма» Кильмейера (1765–1844) и «теория типов» Ж. Кювье (1769–1833) и К.М. Бэра (1792–1876).

Согласно теории параллелизма высшие животные и человек в своём развитии проходят стадии, напоминающие низших животных во взрослом состоянии. Теория параллелизма не связана с идеей эволюции, а только констатирует сходство одних животных с зародышами других.

Теория типов также была далека от эволюционных идей, а основывалась на имеющемся биологическом материале и фактах. Согласно теории Кювье животные делятся на 4 типа по строению: позвоночные, членистые (кольчатые черви и членистоногие), мягкотелые (моллюски и оболочники) и лучистые (губки, кишечнополостные, низшие черви и иглокожие). Эти типы не связаны между собой ни в прошлом, ни в настоящем и не имеют никаких промежуточных форм. Морфологические сравнения возможны только в пределах типов.

К.М. Бэр ввёл в характеристику типов эмбриологический принцип, согласно которому каждый главный тип организации животных следует особому плану развития. План развития есть становящийся тип, и тип есть результат плана развития. Каким бы значительным изменениям не подвергался зародыш в процессе своего развития, его организация не выходит за рамки данного типа. Причём основные признаки типа развиваются в первую очередь.

Основная идея Бэра, так называемый «закон зародышевого сходства», состоит в том, что признаки животного закладываются у зародыша в определённой последовательности – от наиболее общих, соответствующих более крупным таксономическим категориям, к более частным. Этот закон также называют «законом эмбриональной дивергенции», так как по мере развития сходные первоначально зародыши становятся всё более различными.

Явление параллелизма между зародышами высших животных и взрослым состоянием низших, эмбриональное сходство и последующая дивергенция получили новый смысл с точки зрения эволюционного учения Ч. Дарвина.

Ч. Дарвин в своем труде «Происхождение видов» указывает на то, что по строению зародыша можно судить о предках животного; сходство зародышей связано с общностью происхождения; эмбриональная дивергенция отражает дивергенцию в эволюции видов; индивидуальное развитие – не просто копия исторического, но тоже изменяется в процессе приспособительной эволюции.

Идеи Ч. Дарвина получили развитие в трудах Ф. Мюллера (1822–1897) и Э. Геккеля (1834–1919).

Мюллер, основываясь на исследовании эмбрионального и личиночного развития ракообразных, утверждал, что в процессе индивидуального развития животные как бы повторяют ход эволюции, причём это историческое свидетельство, сохранившееся в развитии, постепенно стирается и искажается. Кроме того, Мюллер считал, что новые признаки, благодаря накоплению которых возникают новые виды, роды и т.д., могут появляться и в более раннем, и в более позднем возрасте.

Ф. Мюллером и Э. Геккелем был сформулирован так называемый общий **биогенетический закон** (закон органического сходства), согласно которому онтогенез (индивидуальное развитие) есть краткое повторение филогенеза (исторического развития). Причём Геккель достаточно категорично подчёркивал, что филогенез есть механическая причина онтогенеза.

Однако Геккель не отрицал и возможность приспособительных изменений развития. В индивидуальном развитии он различал процессы палингенетические и ценогенетические.

Палингенетические процессы и признаки – это все те особенности развития, которые в силу наследственности повторяют признаки взрослых предков. Или, иначе, палингенезы – это признаки отдалённых предков, проявляющиеся в период зародышевого или личиночного развития их потомков. Примером палингенетических признаков является появление в развитии высших позвоночных животных хорды и жаберных щелей, хотя во взрослом состоянии этих органов они не имеют.

Ценогенетические процессы и признаки – это такие особенности развития, которые не унаследованы от далеких предков, а приобретены сравнительно недавно как приспособление к конкретным условиям существования зародыша или личинки. Иначе ценогенезы – это вторичные приспособления. К ценогенетическим органам относятся различные провизорные органы (желточный мешок, амнион, сероза и аллантоис при развитии рептилий и птиц, различные личиночные органы). К ценогенезам относятся такие приспособления, как филаменты на яйцевых оболочках нематод, защитное поведение личинок насекомых, трахейные жабры водных личинок насекомых.

К ценогенетическим процессам Геккель также относил гетерохронии и гетеротопии. **Гетерохронии –** это приспособительные изменения во времени закладки и скорости развития отдельных органов. Различают два вида гетерохроний: ретардацию и акселерацию. При **ретардациях** закладка и развитие органов запаздывают, при **акселерациях,** наоборот, ускоряются. Акселерации характеризуют прогрессивно развивающиеся в процессе эволюции органы, например нервную систему высших позвоночных, тогда как ретардации характерны для органов, утративших своё значение, находящихся на пути редукции. Причём в случае сильной ретардации орган может остаться недоразвитым и у взрослого организма.

Например, у рабдитид (Rhabditida), живущих в быстро изменяющихся условиях сапробиотической среды, гетерохрония выражена в очень высоких скоростях формирования и развития половой системы и, наконец, созревания яйцеклеток.

Гетеротопии – изменение места закладки органа, а также сокращение развития за счёт выпадения отдельных стадий. Гетеротопии выражаются в том, что месторасположение органа изменяется, и вследствие этого возникают изменения архитектоники организма. Иногда гетеротопии могут быть источником возникновения новых признаков организации. Например, смещение вперёд химических органов (амфид) у нематод (подкласс Secernentea) усиливает их функцию.

Для правильного и критического применения биогенетического закона необходимо учитывать обе стороны онтогенеза: и палингенетические, и ценогенетические особенности.

Большое количество исключений из биогенетического закона сильно ограничило возможность его применения. Впервые на крайнюю односторонность биогенетического закона указал А.Н. Северцов. В основу своей теории он положил тот факт, что изменения в окончательном строении органов могут происходить только путём изменения развития этих органов. В ходе развития животных наблюдаются как регулирующиеся, так и нерегулирующиеся вариации. Регулирующиеся особенности к концу развития устраняются и не отражаются на окончательном строении животного. Те признаки, которые оказались полезными зародышу, могли дать начало ценогенетическим признакам. Нерегулирующиеся изменения в развитии отражаются на окончательном строении животных и являются материалом для эволюции взрослых форм. Такие изменения хода развития, приводящие к изменению строения взрослых животных, А.Н. Северцов назвал **филэмбриогенезами**.

Основные типы онтогенетических изменений (филэмбриогенезы, палингенезы, ценогенезы, гетерохронии, гетеротопии) имеют некоторые общие признаки в плане их значения для онтогенетического формообразования, а именно: все изменения рекапитулируют, они включены в морфогенетический процесс онтогенеза, имеют адаптивное значение (прямое или косвенное) на конкретных стадиях онтогенеза, они взаимопроникают и нечётко разграничены. Таким образом, онтогенез не только предпосылка филогенетического развития, но и его результат, поскольку изменения в филогенезе могут возникнуть лишь посредством изменений в онтогенезе.

Теория филэмбриогенезов А.Н. Северцова рассматривает такие модификации онтогенезов, которые порождают эволюционные изменения: «Филогенетические изменения строения взрослых органов происходят путём изменения хода эмбрионального развития этих органов. Филогенез является, таким образом, функцией онтогенеза».

Классификация филэмбриогенезов основана на том, в каком периоде онтогенеза произошли эволюционные перестройки, и включает: анаболии, девиации и архаллаксис.

А н а б о л и и, или «надставки» развития, или гиперморфозы, – это изменения развития, возникающие на поздних сроках эмбриогенеза. Происходит добавление новой стадии в конце морфогенеза какого-либо органа с соответствующим удлинением его онтогенетического развития.

Классическим примером анаболии является развитие ракообразных. Так, высшие раки в своём развитии на личиночных стадиях в большой степени повторяют онтогенез низших раков. Затем к телу личинки достраиваются торакальные или абдоминальные сегменты, отсутствующие или недоразвитые у низших раков. Другим примером анаболии является развитие боконервных моллюсков и кольчатых червей. Так, у боконервных моллюсков сначала формируется трохофора – типичная личинка кольчатых червей, а затем у неё развиваются нога на вентральной стороне и раковинная железа – на дорзальной.

Прекрасный пример эволюции путём анаболии представляет собой краб-разбойник, или пальмовый вор (*Birgus latro* – сем. Coenobitidae, отр. Decapoda), близкий к ракам-отшельникам (Paguridae). Это хорошо приспособленное к наземному образу жизни и воздушному дыханию ракообразное. Ближайший родственник пальмового вора – *Coenobita*, как настоящий сухопутный отшельник, прячет ещё брюшко в пустую раковину брюхоногого моллюска. В отличие от него, *Birgus* использует раковину только в молодости.

Самки *Birgus*, несущие яйца на брюшке, живут очень скрытно в сырых норах, но покидают их для миграции в море в период вылупления личинок. В воде из яйца выходит планктонная личинка зоеа, похожая на такую же личинку *Coenobita* и раков-отшельников. Затем следует ряд пелагических личиночных стадий, в том числе мизидная личинка, и растущее животное переходит к жизни на дне. Там оно превращается в рака-отшельника, прячущего асимметричное брюшко в раковину моллюска. Стадия отшельника короткая и протекает в море, после чего животное выходит на сушу и переходит в стадию *Coenobita*. После одной из ближайших линек молодой *Birgus* оставляет раковину, далее с каждой линькой он утрачивает внешность рака-отшельника и постепенно приобретает характерные морфологические, физиологические и экологические особенности взрослого пальмового вора. Таким образом, у *Birgus* видна полная рекапитуляция филогенетического развития. Повторяются не только онтогенетические особенности предков (развитие в море, серия планктонных личинок), но и ряд взрослых анцестральных состояний, отвечающих организации и образу жизни современных Paguridae, – стадия *Coenobita*. В течение длительного времени эволюция *Birgus*, несомненно, заключалась в добавлении к первоначальному онтогенезу последовательных надставок: после стадии Paguridae – стадия *Coenobita*, после нее – стадия

Birgus. Характерно, что каждый из этих этапов был связан с очень существенными изменениями образа жизни, поведения, морфологии и физиологии, но не повлиял на ранние и средние стадии онтогенеза.

Биогенетический закон Геккеля–Мюллера полностью применим только к тем случаям, когда эволюция данного вида (или органа) совершалась по типу анаболий, и впервые Э. Геккель указал на значение анаболий в эволюционном развитии. То есть филогенетический потомок обязан пройти (рекапитулировать) все стадии развития предка и только потом «пристроить» к ним что-то новое. Кроме анаболий, Ф. Мюллер допускал возможность отклонений (девиаций) от пути развития предка на более ранних стадиях.

Девиация, или отклонение, – такой тип филэмбриогенеза, при котором ход развития органа изменяется на какой-то средней стадии. Например, какое-то животное проходит в своем развитии стадии *a*, *b*, *c* и *D*, а у потомков этого животного на стадии *c* ход развития изменился, и получился ряд *a*, *b*, *c′* и *D′*. Стадии *c′* и *D′* уже не будут похожи на соответствующие стадии исходного вида, и никакой рекапитуляции на этих стадиях уже не будет.

Примером девиации может служить развитие конечностей ракообразных. На ранних стадиях развития они имеют ещё характер примитивных двуветвистых плавательных ножек, но позднее изменяют свое развитие в сторону дефинитивного состояния. Таковы, например, мандибулы и максиллы личинки науплиус.

В целом категория анаболий и девиаций представляет собой некоторое упрощение, не соответствующее наиболее глубоким эволюционным перестройкам, к которым, прежде всего, относятся архалласкис и гетерохронии.

Архаллаксис – глубокие перестройки на самых ранних стадиях развития данной закладки, например возникновение в процессе эволюции третьего зародышевого листка – мезодермы.

Примером архаллаксиса является развитие лёгких у скорпионов и пауков, которые сначала закладываются как зачатки типичных конечностей, несущие зачаточные жаберные лепестки на задней поверхности. Но на очень ранних стадиях их эмбриогенеза развитие резко меняет своё направление в сторону формирования лёгкого.

Понятия архаллаксиса, девиации и анаболии характеризуют только те стадии онтогенетического развития, на которых начинают фенотипически проявляться и наследственные изменения. Причиной же морфологической эволюции являются отнюдь не перестройки в онтогенезе сами по себе, а мобилизованные естественным отбором генотипические изменения. Поэтому необходим анализ соотношений между мутациями и филэмбриогенезами, и освещение проблемы филэмбриогенезов должно иметь генетические аспекты. Тогда теоретически обоснованным будет положение о ведущей роли онтогенеза в филогенетическом развитии.

Первой попыткой применить учение о филэмбриогенезах к решению конкретных вопросов филогении беспозвоночных животных была трактовка проблемы происхождения многоклеточных животных А.Н. Северцовым (рис. 204).

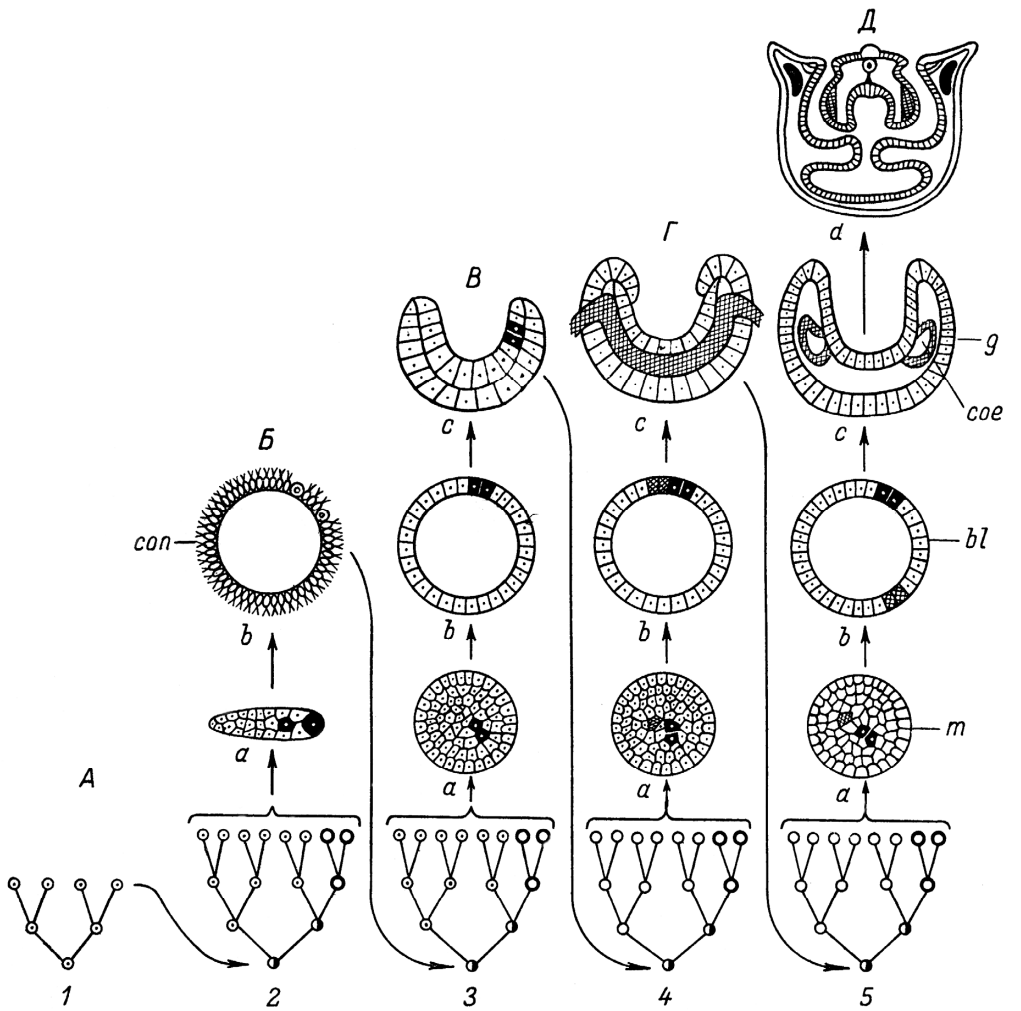


Рис. 204. Гипотетические этапы (*1–5*) эволюции онтогенеза многоклеточных Bilateria (по Иванову, 1968): *А* – размножение свободноживущих одноклеточных животных, дочерние клетки после каждого деления расходятся; *Б* – онтогенез колонии одноклеточных типа *Volvox*, материнская клетка многократно делится, но дочерние клетки не расходятся и образуют колонию; *В* – онтогенез низших многоклеточных типа *Hydra*; *Г* – эволюция онтогенеза первичного билатерального животного, у которого путём архаллаксиса развилась мезодерма; *Д* – онтогенез высшего билатерального животного, у которого эмбриональное развитие удлинилось путём надставок. *a–d* – последовательные стадии онтогенеза; *bl* – бластула; *coe* – целом; *con* – колония простейших; *g* – гастрея; *m* – морула. Черным цветом обозначены половые клетки, штриховкой – мезодерма

Исходным состоянием, с которого началась прогрессивная эволюция онтогенезов, приведшая к формированию онтогенезов самой совершенной группы беспозвоночных животных – насекомых, рассматривается онтогенез низших многоклеточных (губок и кишечнополостных).

Преобразования исходных эмбриогенезов, которые сводятся практически к процессу дробления, включают два основных момента: преобразование форм дробления яйца и установление соответствия в ориентации оси полярности яйца и оси полярности бластулы. Преобразование форм дробления яйца заключается в уменьшении типов дробления, характерных для низших многоклеточных определённостью и совершенством (у кольчецов). Раннее проявление полярности обеспечивает дроблению участие в сегрегации ооплазмы, в ходе которой различные компоненты яйца распределяются по разным бластомерам и определяют их последующую судьбу.

Теория филэмбриогенезов рассматривает, главным образом, внешние видимые изменения в ходе развития, но не отвечает на вопрос о причинах этих изменений. Теория А.Н. Северцова и теории его предшественников объясняли соотношение индивидуального и исторического развития с точки зрения морфологического подхода.

Генетический и физиологический подходы не противоречат морфологическому, а дополняют его, позволяя глубже понять соотношение онто- и филогенеза.

Генетический подход позволил установить, что наследственные изменения в строении и развитии организмов имеют своей причиной изменения на самой ранней стадии развития – в половых клетках. Реализация заложенных в зиготе наследственных факторов может происходить на разных стадиях развития. Если реализация нового наследственного фактора происходит достаточно поздно, то все предшествующие стадии развития протекают по-старому и полностью сохраняют своё рекапитуляционное значение (анаболия). Ранняя реализация нового наследственного фактора означает и раннее изменение хода развития (архаллаксис или девиация). Изучение сложной цепи биохимических реакций, связывающих наследственный фактор с дефинитивным морфологическим признаком, поможет понять механизм рекапитуляции, дополнит существующие морфологические представления, но не изменит их по существу. Согласно И.И. Шмальгаузену, в процессе эволюции изменяется весь онтогенез от организации яйца до взрослого состояния, и эволюция происходит путём отбора целых онтогенезов. Однако некоторые признаки, давно утраченные взрослыми животными как ненужные, вновь рекапитулируют в развитии. Вероятно, такие зачатки играют важную роль в самом процессе формообразования, служат в качестве индукторов и не могут выпасть из онтогенеза даже в том случае, если соответствующие органы взрослого организма потеряли своё значение и редуцируются. При этом физиологические отношения между зачатками истори-

чески сложились ещё у предков современных животных, когда соответствующие органы функционировали и у взрослых животных.

Таким образом, эволюция организмов есть эволюция их онтогенезов и совершается на основе наследственности и изменчивости. Благодаря наследственности как консервативному фактору онтогенез идёт по пути наиболее полного повторения хода развития предков (формирования отдельных зачатков и установления определённых физиологических отношений между ними), тогда как изменчивость обеспечивает различные отклонения от исходного типа развития. Некоторые из этих отклонений имеют характер филэмбриогенезов и связаны с изменениями в окончательном строении организма. Другие отклонения приводят к образованию временных провизорных органов, которые в конце эмбриогенеза исчезают.

Однако эмбриология предохраняет от упрощённых представлений, что эволюционные перестройки есть более или менее прямые реакции организма на изменения внешних условий обитания. Онтогенез концентрируется вокруг устойчивых архетипов, и лишь в рамках этих обязательных внутренних ограничений может приспосабливаться через посредство отбора к условиям среды. Эмбриология указывает на эволюционные возможности, а порядок и факт их возникновения зависели от конкретных, чаще неповторимых событий истории планеты.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М. : Наука, 1964. 432 с.

Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. М. : Изд-во МГУ. 1993. 301 с.

Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. М. : Наука ; Изд-во МГУ, 2005. 368 с.

Гилберт С. Биология развития. М. : Мир, 1993. Т. 1. 228 с.; 1994. Т. 2. 235 с.; 1995. Т. 3. 352 с.

Гиляров М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М. : Наука, 1970. 276 с.

Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология. М. : Академия, 2004. 219 с.

Догель В.А. Общая паразитология. Л. : Изд-во ЛГУ, 1962. 463 с.

Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М. : Советская наука, 1949. 328 с.

Захваткин Ю.А. Эмбриология насекомых. М. : Высшая школа, 1975. 328 с.

Иванов А.В. Происхождение многоклеточночных животных. Филогенетические очерки. Л. : Наука, 1968. 287 с.

Иванов П.П. Общая и сравнительная эмбриология. М. ; Л. : ОГИЗ-БИОМЕДГИЗ, 1937. 812 с.

Иванов П.П. Руководство по сравнительной эмбриологии. Л. : Учпедгиз, 1945. 352 с.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Новосибирск : Наука, 1975. 372 с.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, Щупальцевые, Щетинкочелюстные, Погонофоры. М. : Наука, 1977. 312 с.

Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л. : Изд-во ЛГУ, 1977. 240 с.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М. : Наука, 1979. 224 с.

Иофф Н.А. Курс эмбриологии беспозвоночных. М. : Высшая школа, 1962. 267 с.

Островерхова Г.П. Зоология беспозвоночных. Томск : Изд-во ТГУ, 2005. 660 с.

Островерхова Н.В. Биология индивидуального развития. Общие закономерности органогенеза. Сравнительная эмбриология. Томск : Изд-во ТГУ, 2009. 152 с.

Токин Б.П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., 1959. 268 с.

Токин Б.П. Общая эмбриология. М. : Высшая школа, 1970. 507 с.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. : Изд-во АН СССР, 1939.

Шмидт Г.А. Эмбриология животных : в 2 т. Т. 1 : Общая эмбриология. М. : Советская наука, 1951. 355 с.; Т. 2 : Частная эмбриология. 1953. 404 с.

Шмидт Г.А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М. : Наука, 1968. 232 с.

Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии : в 3 т. Т. 2 : Биология гельминтов. М. : Наука, 1972. 515 с.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ И ТЕРМИНОВ*

А

Автогамия 26
Автолиз 122
Автономизация 48, 348
---- онтогенеза 12
Агамета 50, 63, **64**, 65
Агамогония 16, 50, 55, 63
Агамонт 50, 55, 63, **64**, 65
Агломерация эндогенная 58
Адаптация 15, 37, 173, 179, 236, 364, 385, 388, 400
---- ценогенетическая 378
Аддуктор **268**
---- дефинитивный **268**
---- задний **240**, **241**
---- личиночный 242, 243
---- передний **240**
Адолескария 372, **373**, 374, **377**, 378, 399
Акантелла 197, **198**, 386
Акантор 196
Акрон **119**, 276, 282, 347
Акселерация 404
Актиния 31, 32, 104, 109, 152, 154, 396
Актинула 365
Аллантоис 404
Альвеококк 381
Амёба 16, 54
---- кишечная 51
---- дизентерийная **53**
---- раковинная **17**
Амёбоциты **132**, 134, **135**
Амнион 36, 37, 115, **117**, 118, **119**, 120, 284, **285**, 287, 299, 325, **331**, 339, **340**, 341, 348, 404
Амниопор 325, **326**, **331**
Амфибии 89, 377
Амфибластула **131–134**, 135–137, 391
Амфиды 405
Анаболии 406, 407, 409
Анаморфоз 251, 263, 272, 278, 282, 297, 299, 300, 305, 309, 310, 321, 323, 347
---- остаточный 298, 320
---- скрытый 299
Анапротаспис 277, **278**, 282
Анизогамия 24, 53
Анкилостома 384
Аннелиды 99, 110, 204, 207, 301, 360, 363
Антенна **117**, **119**, **123**, 259, **260–262**, **264**, 265, 266, **267**, **268**, 269, **270**, 271, 272, **273**, **274**, 276, **303**, **304**, 305, **306**, 307, 309, 318, **319**, 328, **329**, 331, **336**, 337, 341, 343
Антеннула 264–266, 270, 271
Антополип 368
Аподерма 297, 298
Аппарат 35, 259
---- аэростатический 329
---- локомоторный 236, 239
---- копулятивный 42, 325
---- плавательный 209
---- половой 110, **123**, 179, 324, 327, 328, 341, 344, 370, 376
---- прикрепительный 169, 186, 242, 383
---- ресничный 221
---- ротовой 332, 343
---- совокупительный 42
---- ядерный 25
Аппендикс 287
Аптериготы 42, 313
Арканчик 145, **146**, 399
Ароморфоз 332
Арренотокия 44
Артроподы 347
Архаллаксис 406, 407, **408**, 409
Архентерон 81, 84, 352, 361, **362**
Археоциты 87, 129
Архетипы 410
Архитомия 27, 31, 32, 204, 215
Аскарида 78, 189, 192, 384
---- лошадиная 187, 191
---- человеческая 384
Асцидии 78, 100, 104, 248
Аттрактанты половые 311

* Полужирным шрифтом выделены номера страниц, на которых термины (названия) приведены в подрисуночной подписи.

Аурикулярия 357, 392, **394**
Аутбридинг 47
Афагия 321
Ацефалоциста 184

Б

Бабочка **117**, 118, 121, 126, 311, 312, 344, 346
Бабочки-мешочницы 45, 318
Бадяга 27
Бактерии 12, 357, 388
Баланус 392
Бахромчатокрылые 337
Беззубка **400**
Белокрылки 338, **342**, 343
Белянка 390
---- капустная 390
---- репная 390
Бентофаг 379
Беспоясковые 204
Бессяжковые 321, 323
Биогеоценоз 8, 12, 13
Биоценоз 12
Бипиннария 357, 392, **394**
Биссус 239
Бифуркация 14
Бластема **167**, 168
---- регенерационная 33
Бластодерма 76, 100, 116, **117**, 118, 195, 250, 254, **255**, 256, 258, 288, **289**, **290**, 294, **295**, 298, 299, 302, **303**, 305, 308–310, 315, 317, 321, 330, 333, 334, 338–340, 345
---- вентральная 305
---- внезародышевая 250, 302
---- дорзальная 306
---- зародышевая 302
---- равномерная 324
---- синцитиальная 76
---- экстраэмбриональная 302, 321, 324, 325, 333, 339, 340
---- эмбриональная **303**, 333, 339, 340, 345
Бластодиск 115, 245, **246**, 247, 283, **284**, **285**, 299, 302, **304**, 308, 310, 325
Бластокинез 115, 116, **117**, **247**, 291, **292**, 296, 317, **326**, **331**, 334, **335**, 339, **340**, 346, 348
Бластоконы 245
Бластомеры **46**, 74, 76–78, 82–84, 93, 94, **95**, **96**, 97, **98**, 99, 100, 108, 114, 131, 134, 136, 139–141, 145, **148**, 150, 154, 156, 159, **160**, **161**, 163, **164**, 166, **167**, 168, 169, **170**, 171, **172**, 173, **174**, 179, **180–182**, 185–187, **188**, 189, **190**, **191**, 192, 193, **194**, 195, 196, **197**, 206, 207, **208**, 211, 216, **217**, 220, **221**, 222, 226, 229, **230**, 231, **232**, 237, 245, 248, **253**, 254, **256**, **257**, 278, 294, **295**, 302, 305, **306**, 312, **358**, 360, 372, **379**, **397**, 400, 409
Бластопор 81, 83, 86, 89, 105, **106**, 145, 149–151, **152**, 156, **202**, 207, 216, 218, 220, 225, 228, 231, 237, 239, 242, 245, 258, **259**, **260**, 334, 352, **354**, **359**, 361, **362**
Бластостиль 28, **29**, 365, 367
Бластоцель 78, 81, 82, 90, 100, 102, 132, 133, 148, 150, 151, **152**, 164, 207, **209**, 230, 237, **257**, 305, 361, **362**
Бластула 78, 80, 81, 85, 90, 100, **102**, **103**, 104, 130, 133–136, 141, **142**, 145, **148**, 150, **151**, 152, **165**, 211, 213, 220, 223, 231, 255, 305, **306**, 356, **362**, 392, **408**, 409
Блоха водная 254
Блохи 344, 381
Блошки земляные 312
Богомол 36, 42, 337
Богомоловые 332
Бокоплавы 251, 263
Большекрылые 344
Бородавки паутинные 293
Борозда 322
---- вентрального изгиба 307, 308, 328, 330, 334
---- дробления 139, 193, 196
---- латеральная **306**
---- межсегментная 325
---- продольная 308
Бороздка
---- вентральная **261**, **292**
---- вторичная 334
---- кольцевая 352
---- медианная 286, 296
---- медиовентральная 291
---- мезодермальная **317**
---- нервная **119**
---- первичная **304**, **316**, 334
---- поперечная 296, 325
---- ресничная 220
---- срединная продольная 315
Борозды
---- латеральные 307

---- межсегментные 291
---- поперечные 317
---- продольные 276
Борозды дробления 34, 75, 77, 78, 93, 99, 100, 220, 244, 278, 357
---- врезающиеся 93, 139, 156
---- кольцевые 93, 131
---- центробежные 93
---- центростремительные 93
Боярышница 390
Бражник 125
---- табачный **127**
Брахиолярия 357, 392, **394**
Брахиоподы 353, **354**
Бродяжка 18, **19**, 21, 27, **71**, 72, 343
Брюхоногие 99, 224, 228, 229, 231–233, 235, 249, 274, 375
---- морские 401
---- паразитические 233
Бульбусы 287
Бурса 356

В

Вакуоль 139
---- сократительная **17**, 18
Веерокрылые 46, 312, 344
Велигер 224, **227**, 228, 231, **232**, 233–235, 237, **238**, 239, 248, 249, 392, 394, 401, 402
Велум **227**, 401
Венчик 391
---- ресничек **106**, **238**
---- щупалец 350, 364, 365
Верблюдки 42, 314, 344
Веретено деления 71, 93, 97, 140, 150, 193, 196, **253**
Веслоногие 251, 263, 391
Веснянки 313, 332, 333, 335, 337
Веснянкообразные 333
Ветвистоусые 251, 254, 396
Видообразование 9, 45
---- аллопатрическое 10
Вилка хвостовая 263, **264**, 272, **273**
Вислокрылки 42, 314, 346
Вителлофаги **119**, **164**, 165, 166, 256, 258, 283, 287, 288, 333, **340**, 345
Вителлярий 158, 252, 313
Влагалище 287, 350
---- хоботка **198**, 199
---- щупалец 350
Водоросли 12, 387, 388
---- диатомовые 357
Волк 381, 382
Волосатики 363, 386, 399
Волоски чувствительные 177, 293
Вольвокс **23**
Вор пальмовый 406
Воронки половые 205
Врастание полярное 104, **105**, 255, 350
Вторичноротые 82, 83, **88**, 89, 106, 109, 110, 114, 115, 359–361, 392
Вши 337–339, 341, 381
---- собачьи 381

Г

Галлы 344, 385, 386
Гаметогенез 73, 85
Гаметофит 8
Гаметоцит **60**, **62**
Гаммарус 376
Гамогония 50, 55
Гамонт 50, **57**, 58, **62**, 63, **64**
Ганглии 110, 204, 214, 231, 234, 239, 250, 269, **286**
Ганглий **198**
---- брюшной **202**
---- висцеральный **240**, **241**
---- мандибулярный 266
---- надглоточный 112, **113**, 204, **219**, 266
---- нервный 112, 161, **170**, 174, 198, 269, 286, **379**
---- ножной **238**
---- педальный **240**, **241**
---- подглоточный 195
---- спинной **202**
---- торакальный **268**
---- церебральный **240**, **241**, **286**
Гастрея **408**
Гастрозоид 145, **146**, 147, 368
Гастроподы 229, 376
Гастротрихи 99, 252
Гастроцель 81, 141, **143**, 151
Гаструла 80, 104, 109, 148, 150, **152**, **208**, **222**, **227**, **354**, **359**, 361, **362**

Гаструляция 74, 78, 80, **81–83**, 84, 86, 88–90, 94, **95**, 100, 101, **102**, **103**, 104, **105**, 130, **131**, 133–137, 141, **142**, **143**, 145, **148**, 149, 150, **151**, **152**, 153, 161, 163, 186, 189, **190**, 199, 202, 205, 207, **208**, **209**, **219**, 220, 225, 226, 229, 230, 237, 245, 248, 250, 255, **256**, **257**, 258, **259**, **260**, 262, 278, 279, 283, 288, **289**, 294, 298, 300, 315, 334, 346, 350, 352, 356, **359**, 361, 392
---- инвагинационная 103, 104
---- эпиболическая 156, 169, 195, 239
Гектокотиль 244
Гельминты 363
Гемимериды 311, 332, 333
Гемиметаболия 320
Гемиптероидные 332, 337–340
Геммула 16, 27, **28**
Гемолимфа 250, 293
Гемоцель 250
Гемоциты **119**, 122
Генеалогия **182**
Генотип 6, 9, 11, 13, 16, 47
Генофонд 9, 48
Геобионты 41
Геогельминты 363
Гермарий 158, 252, 313, 314
Гермафродитизм 24, 44, 47, 129
---- последовательный 44
Гермафродиты 44, 47, 129, 155, 158, 173, 179, 215, 228, 251, 350, 361, 364
---- протерандрические 23, 187
Гетерогамия 24
Гетерогония 173, 178, 187, 252, 363, 383, 389
Гетероквадратность 99, 159, 193, **206**, 207, 222, 223
Гетеронемертины 199, 202, 386
Гетерономность 110, 111, 347
Гетеротопия 404, 405
Гетерохронии 137, 237, 247, 404, 405, 407
Гидатида 383
Гидра 28, 137, 139, 145, 154, 364, **365**
Гидрант 28, 144, 145
Гидробия 378
Гидрозои 138, 139, 149, 364
---- гипогенетические 364, 367
---- метагенетические 364, 365
Гидроидные 138, 147, 152
Гидроиды 28, 92, 102, 139, 141, 159, 396
---- морские 28, 154
Гидрокаулюс **144**
Гидромедуза **103**, **142**, 367
---- метагенетическая **97**, 102, 103, **140**, 141
---- свободноплавающая 138
Гидрообразные 364
Гидрополип 102, 365
Гидрориза 145
Гидроцель **394**
Гиперметаморфоз 318
Гиперморфоз 406
Гиподерма 196, **198**, 292, 346
Гипоморфоз 327
Гипопус 297, 298
Гипосфера 112, 209
Гистиобласты 123, 124
Гистогенез 74, 85, 108, 122, 123, 298, 320
Гистолиз 122, 123, 297, 298, 320, 343, 351
Глабелла 276, 277
Глазок 272
---- медиальный 259
---- науплиальный 266, **267, 268**, 269, **270, 273**
Глохидий 237, **241**, 242, 243, 249, 399, **400**
Гнатобазы мандибулярные **267**
Гнатохилярий 309
Голаспис 277
Голобластичность 307
Головастик 169, 370, 376, 377
Головоногие 35, 38, 74, 75, 78, 98, 99, 115, 224, 225, 235, 244, 245, 248, 249, 396
Голометаболия 320
Голонемертины 199, 386
Голотурии 234, 357, 392, **394**
---- безногие 31
Голубь **62**
Гомеостаз 14
Гомоквадратность104, 248
Гомономность метамеров 328
Гонангий 28, **29**, 365
Гонидии 23, **69**, **70**, 71
Гонотека **29**
Гонохоризм 24
Гонофор **29**, 43, 139, **146**, 367
Гоноциты 73
Гормон 121, 126
---- линьки 125
---- нейросекреторный 126
---- проторакотропный 126
---- ювенильный 126, 128

Гормоны 120
---- эффекторные 126
Гребневики 38, 88, 108, 154, **155**, 157, 223, 363, 369
Грегарины 50, 63, **64**
---- настоящие 63
Грибы 12, 16
Гриллоблаттиды 332
Грызуны 376
Губки 16, 27, **28**, 33, 38, 73, 80, 85–88, 92, 96, 105, 129, 130, **133**, 134–137, 363, 391, 401, 403, 409
---- известковые 129, **130**, **131**, 136
---- кремнероговые 129, 134
---- неизвестковые 129, 134, 137
---- пресноводные 391
---- стеклянные 129
Губоногие 40, 300–302
Гусеница 120, 121, 125

Д

Дафния 47, 100, 252, 263
Двукрылые 42, 58, 118, 311, 312, 314, 315, 330, 344–346
Двупарноногие 300, 308, 309
Двустворчатые 38, 236, 237, 241, 243
Двуустка 378
---- кровяная 376
---- кошачья **373**
---- печеночная **373**
Двухвостки 321, 324
Девиация 406, 407, 409
Дезимагинизация 321, 348
Дезэмбрионизация 85, 178, 213, 318, 348, 349
Дейтовум 297
Дейтонимфа 297, 323
Декаподит 272
Деламинация 81, **82**, 84, 149, 153, 245, 250, 283, 288, 295, 298, 300, 308, 359, 361
---- бластульная 103, 104
---- вторичная 135, 137, 141
---- клеточная **102**, 103, 104, **105**, 141, 145, 254
---- морульная **102**, 104, **105**, 141, 145, 150, 278, 281
---- паренхимная 104
---- синцитиальная 141
---- смешанная 90, 104, **105**, 141
Деление 16, 17, 21–23, 25, **26**, 27, 29–31, **32**, 49, 51, 52, 55, 69, 76, 78, 83, 93, 94, **96**, 97, 99, 112, 124, 131, 139, **148**, 150, 155, 156, 171, **172**, 182, 191, 195, 206, 225, 226, 252–254, 294, 345
---- аборально-оральное 29, 30
---- амёбы раковинной **17**
---- асинхронное 194, 196
---- билатеральное **217**
---- бластомеров **95**, 148, **161**, 196, 216
---- гонидии **69**
---- дексиотропное 93, 94, 96, 99, 159, 229
---- диагональное 156
---- дробления 77, 78, 134, 140, 159, **160**, 173, 187, 206, 255, 302, 345
---- зиготы 50, 53, **56**, 93
---- леотропное 93, 94, 96, 99, 159, 163, 229
---- макрозоида 72
---- мейотическое 25, **64**
---- метагамное **56**
---- митотическое 45, 63, 74
---- множественное 19, 20, 55, 63
---- монотомическое 20, **52**, 65
---- надвое 15, 52, 63, 356
---- неравномерное 29, 30, 93, 182, 195, 196
---- орально-аборальное 29
---- палинтомическое **20**, 23, 52, 53, 65, 69, **71**
---- паратомическое **32**
---- плазмы 100
---- поперечное 27, 29, **31**, 32, 204, 215, 366, 368–370
---- продольное 27, 29, 32, 368
---- простое 54, 63
---- равномерное 29
---- редукционное **61**
---- синтомическое 20, **21**
---- синхронное 196, 345
---- созревания **26**, 34, 45, 52, 139, 148, 150, 155, 177, 179, 187, 193, 204, 205, 215, 229, 252
---- табличное 141
---- тангенциальное 141
---- экваториальное 187, 192, 194
---- ядер 49, **61**, 100, 141, 150, 302
Десятиногие 38, 100, 251, 253, 265
Детрит 357, 387
Диапауза 126, 319, 389, 390
Дивергенция 214, 249, 321, 349, 403
---- эмбриональная 403
Дивертикул 287, 355

Диминуция хроматина 78, 192
Диморфизм половой 311, 343
Динофилиды 215
Диплеврула 356, 357, 392, 395
Диплометамерия 308, 310
Диплосегмент 308, 309
Диплуры 37
Диск **125**, 248, 284, 352, 366
---- генитальный 124
---- глаза-антенны 124
---- головной 199, **201**
---- жужжальца 124
---- имагинальный **124**
---- зародышевый 75, 166, 199, **201**, 202, 203, 247, 250, 258, 262, 263, 265, 284, 288, 289, **291**, 294, 299, 315, 324, 334, 345
---- крыла 124
---- ноги **124**, **125**
---- оральный 32
---- педальный 30, 32, 195
---- прикрепительный 169, **170**, **172**, **268**
---- присасывательный **394**
---- проторакальной ноги **124**
---- спинной 199
---- туловищный 199, **201**
---- хоботка 199
---- церебральный 199, 201
Диски
---- зародышевые 387
---- имагинальные **123**, 124, 125, 128, 343
---- прикрепительные 269
Дискобластула **102**
Дисперсия 58, 63
Диссипация 13
Диссогония 157, 369
Дифференциация 11, 23, 72, 90, 112, 120, 134, 136, 137, 143, 214, 245, 258, 276, 307, 321, 322, 327, 330, 333, 334, 337–340, 366
Дифференцировка 8, 11, 24, 48, 85, 86, 95, 108–110, 113, 115, 123, **133**, 218, 310, 313, 315, **317**, 332, 336, 345
Долгоносик 345
---- клубеньковый 312
---- свекловичный 312, 390
Доли
---- головные 302, **303**, **306**, 308, 324, 325, **326**, 327, 328, 330, **331**, 335, **336**, 338–340, 345, 346
---- цефалические 207, 223
Долиолария **394**
Древнекрылые 42, 327
Дробление **46**, **67**, 72, 74, 75, 78. **79**, 80, 82, 86, 92, 93, 95, **96**, 97–99, **101**, 114, 116, **130**, 132, **135**, **140**, 141, 143, 150, 153, 156, 159, 164, **167**, **174**, **175**, 177, 180, **181**, **182**, **188**, 189, **191**, 192, **194**, 196, **197**, **200**, 202, 205, 207, **208**, 211, 216, **217**, 220, **221**, 222–224, 226, 229, 237, 242–245, 248, 250, 252, 254, **255**, **260**, 294, **295**, 299, 302, **303**, 307–310, **316**, 327, 333, 334, 338, 344, 345, 357, **358**, 400, 409
---- адэквальное 253
---- анархическое 76, **77**, 166, 169
---- асинхронное 131, 173, 179, 237, 294
---- беспорядочное 76, 98, 153
---- билатеральное 76, 78, 98, 100, 141, 248, 254
---- билатерально-симметричное 187
---- гастротрих 99
---- гетероквадратное 93, 99, 185, 206, 229, 237, 310
---- гидроидов 141
---- гидромедуз **140**, 141
---- гидромедузы **97**
---- голобластическое 74, **75**, 294
---- гомоквадратное 93, 96, 99, 199, 205, 207, 225, 229, **230**
---- губок 130
---- двусимметричное 155
---- двулучевое 157
---- дексиотропное 69, 93
---- детерминированное **99**, 155, 157, 193, 253
---- дискоидальное 75, **76**, 98–100, 225, 248, 283, **284**, 287, 300
---- дуэтное 97, 159, 168, 171, 180, 185
---- инэквальное 253
---- квартетное 97, 98, 159, 168, 185
---- коловраток 99
---- леотропное 93, 193
---- мелобластическое 74, 75, 294
---- моллюсков 237
---- насекомых **101**
---- недетерминированное 254
---- нематод 99
---- неполное 74, 75, 92, 99, 100, 141, 150, 153, 252, 254
---- неправильное 134, 137, 163, 196
---- неравномерное 78, 100, 137, 141, 156, 169, 193, 205, 225, 253, 350, 356

---- поверхностное 74–76, **77**, 92, 93, 98, **99**, 100, 141, 150, 250, 252, 254, 256, 258, 288, 294, **295**, 302, 305, 308, 310, 315, **316**, 321, 324, 325, 330, 344, 348
---- полихет 205
---- полное 74, 75, 92, 98, **99**, 100, 130, 134, 139, 145, 148, 150, 156, 166, 169, 179, 187, 193, 201, 248, 252–255, 277, 278, 281, 287, 294, 298, 302, 305, 308, 310, 312, 315, 321, 344, 345, 350, 352, 356, 361
---- правильное 145
---- псевдоспиральное 150, 154
---- равномерное 78, 97–100, 130, 139, 145, 150, 166, 187, 229, 248, 253, 287, 305, 310, 312, 350, 352, 356, 361
---- радиальное **75**, 76–78, 89, 98, 100, 109, 130, 140, 141, 150, 153, 163, 254, 352
---- ракообразных **99**
---- синхронное 94
---- скребней 99
---- спиральное 69, 76, 78, **79**, 89, 92–94, **95**, **96**, 97–100, 104, 134, 140, 141, 150, 153, 159, 163, 166, 168, 180, 185, 186, 192, 193, 199, 202, 205, **206**, 207, 220, 222, 225, 226, 229, 237, 248, 252, **253**, 254, 310, **358**, 361
---- сцифоидных 148
---- тотальное 400
---- турбеллярии **98**
---- хаотичное 92
---- частичное 74, 254
---- эквальное 253
Дрозофила 45, 124, **125**, 345
Дупликатура 284
Дыхальце **117**, **119**

Е, Ё

Естественный отбор 6, 10, 11, 13, 48, 407
Ёж 376
---- морской 74, 78, 121, **356**, 357, 392, **394**

Ж

Жабродышащие 251, 276
Жаброногие 251, 265
Жгутиковые 392
Жгутиконосцы 16, 23, 49, 50, **52**, 65, 68, **71**, 90
---- воротничковые 136
---- моноэнергидные **67**
---- кишечные 51
---- кровяные 51
---- растительные 65
Жгутоногие 39–41, 299
Железа 287
---- антеннальная **268**
---- биссусовая 239, 242, **400**
---- головная **202**
---- кожная **268**
---- коричневая 386
---- личиночной нити 242, 243
---- максиллярная **267**
---- педальная 239
---- половая 73, 155, 226, 229, 236, 293
---- проторакальная 126, 128
---- раковинная **227**, 228, 231, 233, 237, 239, **240**, 242, **246**, 247, 399, 406
---- цементная 266, **268**, **270**
Железы 396
---- антеннальные 266, 269
---- внутренней секреции 390
---- восковые 341, 343
---- головные **172**
---- желудка 195
---- клителлярные 397
---- лимфатические 385
---- максиллярные 266, 269
---- пищеварительные 80
---- педальные 234
---- половые 110, 129, 147, 155, 157, 158, 187, 193, 201, 214, 224, 236, 364, **365**, 388, 400
---- придаточные 311, 333
---- проникновения **178**, 378, **379**
---- слюнные **54**, **57**, 58, **62**, 195, 293, 343
---- цементные 269, 361
Желточник 158, 173, 193, 195,
Желточники 374, 397
Жёлуди морские 392
Жёсткокрылые 118
Живорождение 37, 73, 150, 155, 169, 193, 199, 282, 287, 294, 311, 338, 355, 387–389, 402
---- ложноплацентарное 311
Живородящие 34, 37, 120, 129, 154, 158, 187, 231, 283, 338, 341, 344, 347, 350, 368, 370
Жидкость целомическая 293

Жизненный цикл 7, 8, **18**, 21, 22, 25, 45, 48–55, 58, **61**, **62**, 63, 65, 68, 129, 138, 173, 186, 363–365, 367, 369, 370, 372, 373, 375, 376, 378, 382, 383, 389, 390, 398, 399
---- амёбы дизентерийной **53**
---- грегарин 63
---- двуустки кошачьей **373**
---- двуустки кровяной 376
---- двуустки печёночной **373**
---- диксенный 375
---- дифференцированный 50
---- жгутиконосцев **52**
---- кокцидии 55, **59**
---- коловраток 195
---- корненожки **64**
---- лентеца 184
---- ленточных червей 380, 382
---- многоклеточных 51
---- многоустки лягушачьей **371**
---- моноксенный 378
---- насекомых 389
---- нематод 374
---- паразита 58, 172
---- первичный 374, 375
---- примитивный 374, **377**
---- простейших 24, 48, 50–53, 55, 65
---- простой 50, 375
---- сложный 50, **51**, 55, 343, 368, 369, 372, 375, 376
---- сосальщиков 372
---- споровика 55, **56**
---- стрекающих 138
---- сцифомедузы **366**
---- тетраксенный 376
---- трематод 373–376, **377**, 380
---- триксенный 375, 376
---- трипаносом 54
---- трихины 384
---- фасциолоидного типа **377**
---- фораминифер 63
---- циклофиллид 184
Жужелица 36
Жук колорадский 390
Жук-щитоносец 35
Жуки 42, 121, 311, 314, 318, 344–346
Жуки-листоеды 345

З

Заднежаберные 228
Закон
---- биогенетический 404, 405, 407
---- зародышевого сходства 403
---- органического сходства 404
---- эмбриональной дивергенции 403
Зачаток **259**, 296, 327, 410
---- амбулакральных каналов 357
---- зародышевой полоски 302
---- зародышевых оболочек 327
---- крыльев 332, 344
---- мезодермальный 89, 233, 258, 279
---- мезэнтодермальный 298
---- половой **178**, 187, 189, **190**, 192, 194, 204, 219, **256**, **257**, 258, **259, 267**, 283, **304,** 333, 345, **362**, **379**
---- торакоабдоминальный 358, **260**
---- энтодермальный **317**, 346
Звёзды морские 357, 392, **394**
Златоглазки 42
Змеехвостки 356, 357, 392, **394**
Змея 376
Значение
---- палингенетическое 135
---- проспективное 92, 159, 192, 195, 248
Зоеа 86, 265, 271–273, **274**, 275, 392, 406
Зона нарастания 110, 112–114, 263, 302, **304**, 307, 308, 322, 330, **336**, 337, 339, 388
Зона роста 113, 115, 185, 207, 211, 212, 214, 216, 251, 262, 266, **267**, **273**, 276–279, **286**, 299, 348
Зооспора 17, 18, 90
Зораптеры 332
Зубец краевой **400**

И

Иглокожие 27, 29, 38, **75**, 78, 81, 84, 89, 98, 100, 104, 106, **107**, 109, 114, 355–357, 363, 391, 392, **394**, 395, 396, 403
Изогамета 65
Изогамия 24, 53
Изоляция 10
---- географическая 10
Имаго 46, 121–123, 293, 297–299, 312, 320, 323, 329, 332, 341, 344, 390

Иммиграция 81, 82, 84, 91, 102, 104, 136, 141, 145, 149, 153, 186, 245, 250, 255, 256, 258, 279, 298, 299, 346
---- биполярная 81
---- гипотропная 103, 104
---- многополюсная 103, 104
---- множественная 130, **131**
---- мультиполярная 81, **82**, 90, **102**, 104, **105**, 135, 145, 148, 161
---- однополюсная **103**, 104
---- униполярная 81, **82**, **102**, 104, **105**, 130, 135
Импрегнация 158
Инбридинг 44, 47
Инвагинация 81, **83**, 84, 90, **102**, 103, 104, **105**, 109, 148, 149, 151, 153, 199, 225, 226, 230, 237, 255, 258, 338, 339, 346, 352, 356
Инверсия
---- зародышевых листков 135
---- дробления 236
Ингрессия 81
Индуктор 409
Инкапсулирование 402
Инкапсуляция 198, 243
Инкурвация **70**, 71
Инфузории 18, 21, 24, 25, **26**, 49, 63, 65, 72, 90
---- сосущие 18, **19**
Инцистирование 177

К

Каликонула 146
Калиптостаз 297, 298
Кальмар 244
Камера
---- выводковая 199, 251
---- инкубационная 287
---- половая 283
---- трофическая 314
---- яйцевая 313, 315
Каналы
---- амбулакральные 357
---- выделительные **178**
---- меридиональные 157
---- микропилярные 315
---- радиальные 149
Канатик пупочный 118
Капсула **165**, 166, 173, **178**, 179, 198, 233, 308, 311, 396
---- генитальная 323
---- головная 328
---- стрекательная 49
---- яйцевая 162, 163, 179, 249
Капсулы 228
---- яйцевые 159, 169
Карапакс 259, **261**, 265, **267**, **268**, 272, **273**, **274**
Карбон 282, 327
Кардиобласты **119**
Кариогамия 25
Касты 337
Квадрант 93, 94, **96**, 99, 156, 193, **194**, 195, 196, 206, 216, 220, 222
Квартет основной 93, 159, 164, 206
Кентрогон **270**, 271
Кентрон 271
Кивсяк 309
Кинобласт 90–92, 136, 137
Кистевики 40
Кишечнодышащие 109, 391, 392, 395
Кишечнополостные 27–29, 32–34, 38, 73, 76, 80–82, 88–92, 103–105, 108, 109, 138, 139, 141, 154, 363, 364, 369, 391, 396, 399, 401, 403, 409
Клещ 58, **59**
Клещи 39, 45, 282, 293, 294, 296–299, 347, 402
---- аргазовые 298
---- водные 298
---- гамазовые 39
---- иксодовые 36, 37, 39
---- кровососущие 293
---- паразитические 294
---- тироглифоидные 294, 297
Клещи-краснотелки 298
Клоп 36
---- постельный 43
Клоп-водомерка 339
Клопы 121, 311, 314, 337–341, **342**, 390
Клопы-черепашки 312
Книдарии 369
---- колониальные 154
Кожистокрылые 332
Колеоптероидные 344
Кокон 37, 39, 158, 162, 163, 168, 216, 220, 222, 228, 231, 244, 282, 288, 292, 293, 338, 370, 395, 396, **397**, **398**
---- яйцевой 204, 215
---- паутинный 36, 287
---- студенистый 158
Кокцидии 20, 55, 58, **60**, 63, 364

Кокциды 311
Коллемболы 36, 37, 41, 323
Колленциты 134
Коловратки 45, 98, 99, 193–196, 384, 396
Колокола плавательные145, **146**
Колонии 8, 23, 27, 28, 31, **68**, 71, 72, **142**, 149, 154, 365
---- временные 22, 65
---- жгутиконосцев **67**
---- монотомические 22, 65
---- палинтомические **22**, 65, 68, 69, 96
---- полиморфные 138
---- постоянные 22, 65
---- простейших 6, 65, 71
Колония 23, 67, **68**, 69, **70**, **71**, 72, 90, 91, 133, 144, 145, **146**, 147, 368, **408**
---- древовидная 72
---- жгутиконосцев 91
---- монотомическая 68
---- палинтомическая 69
---- пальмообразная 72
---- полипов гидроидных 365
---- полиэнергидная 72
---- простейших **408**
---- шаровидная 68, 91
Колхицин **124**
Кольцо
---- нервное 177, 389
---- ресничное 209, **225**, 391
Кольчецы 78, 212, 301, 347, 409
Комар 55, **57**, 345, 375, 385
---- кровососущий 385
---- малярийный 390
Комары-кровососы 312
Коматула 392
Комиссуры 177, 224
Комменсализм 374
Комплекс
---- мантийный 224, 228, 235, 236, 247
---- осевых структур 84
---- перикардиальный 243
Конария 147
Коннективы 107
---- окологлоточные 266
Конъюганты 24, 25, **26**
Конъюгация 24, **25**, **26**, 45, 50
Координация 11, 50
Копеподит 263, **264**
Копуляция 23, 24, 38, 39, 50, **52**, 53, 55, **57**, **64**, **66**, 204, 378
Кораллы 149, 151, 152
---- восьмилучевые 150–152, 368
---- шестилучевые 150–152
Корацидий **183**, 186, 380, 383, 394
Кормидий 145, **146**
Кормусы 6
Корнеголовые 263, 269, 271
Корненожка 50, **64**
Корреляция 11
Костянка 41
Краб 58, **61**, **99**, 263, 269–272, 274, 376, 400
Краб-разбойник 406
Креветки 265
---- высшие 272
---- низшие 272
Кровепаразитизм 55, 58
Крыса 384
Крышечки половые **286**
Крючки
---- личиночные 196
---- хитиноидные 169
Ксифидиоцеркария **178**
Ктенофора 369
Кузнечики 333
Куклорождение 311
Куколка 86, 121, 123, 126, 128, 130, **132**, 269, 311, 318, 343, 344, 346, 348, 390, 398, 402
Кумулюс 289, **291**
Кутикула 36, **117**, 120, 124, 126, 176, 184, 192, 196, 269–271, 281, 292, 297, 325, 332, 337, 349, 351, 394
---- личиночная 297
---- эмбриональная 279, 308, 322, 324, 328, 330, 331, 337

Л

Лабрум **123**, **261**, **304**, **336**
Лангусты 275
Ланцетник 109, 360
Лацерация 27, 32, 154, 368
Лемниски **198**
Лентец широкий **183**, 380, 394
Лентецы 179, 380, 381
Лепестки жаберные 407
Лептомедуза 367

Лигамент 196, **198**, 313
Лилии морские 357, 392, **394**
Линька 120, 121, 123, 126, **127**, 128, 192, 263–266, 269, 270, 272, 274, 277, 283, 293, 297–300, 307, 309, 318, 322–325, 327–329, 332, 337, 341, 347, 349, 379, 384, 402, 406
---- имагинальная 123
---- личиночная 126, 272
---- метаморфозная 121, 126
---- периодическая 251, 277
---- регулярная 299
---- эмбриональная 265, 281, 282, 292, 297, 325
Лиоцитоз 122
Лисица 376, 381, 382
Листки зародышевые 80, 84, 86–92, 103–105, 107, 108, 135–137, 141, 156, 173, 186, 289, 295, 298, 308, 315, **317**, 324, 325, 327, 334, 346, 407
Листоблошки 338, 341
Литораль 376, 388
Личинка **29**, 39, 46, 83, 86, 93, **111**, **117**, 120, 121, 123, **124**, 125, 126, **128**, 130, 131, **132**, 133–137, 141, 143, 145–147, 149, **151, 152**, 157, 161, 162, 169, 171–173, 177, 182–184, 192, 196–199, **201**, **202**, 209, **210**, 211, 212, 216, 222, 224, 225, 227–229, 231, 233–236, **238**, 239, **240**, 242, 243, 249, 258, 259, 263, 265, 266, 269, 270, 275, 277, 278, 282, 293, 294, 297, 299, 309, 311, 318–323, 325, 328, **329**, 331, 332, 337, 341, 344, 346, 348, 349, 351, 352, **353**, 355, 357, 359, **360**, 361, 363, 366, 369, 370, 373, 380, 381, 383, 385–390, 392, 394–397, 399–401, 404, 406
---- бластулоподобная 130, 131, 136, 137, 141, 203, 356, 386, 387, 391, 392, 401
---- бочкообразная **394**
---- губок 136
---- двусторонне-симметричная 356
---- двущупальцевая 367
---- дифференцированная 94
---- жгутиковая 356
---- жгутиконосная 143
---- желточная **167**
---- инкапсулированная **397**
---- колоколообразная 203, 368, 386
---- копеподитная 265, 266
---- кратковременная 391
---- мерцательная 172, 374
---- мизидная 272, 275, 406
---- морского ежа 121
---- мюллеровская **160**, **162**, 168, 186, 369, 370, 383, 392, 401
---- насекомого 312
---- несвободная 163, 168, 221, 401
---- несегментированная 212
---- нимфальная 392
---- олигохет 221
---- паразитическая 237, 399
---- пелагическая 360, 392
---- первичная 310, 392
---- первичнополостная 212
---- пилидий 199, **201**, 203, 386, 387, 392
---- планктонная 195, 231, 248, 350, 386, 392, 401, 406
---- планула 29, **142**, 143, **144**, 145, **148**, 149, 152, 154, 157, 368
---- подёнок 121
---- поздняя 402
---- преювенильная 402
---- протрохофорного типа 186
---- пузырчатая 380
---- рабдитисовая 192, 384
---- радиально-симметричная 147
---- ресничная 169
---- свободная 249, 265, 401, 402
---- свободноживущая 380
---- свободноплавающая 74, 130, **132**, 134, 144, 145, 186, 199, **225**, 350, **354**, 360, 366, 369, 373, 380, 383, 384, 386, 387
---- сегментированная 212
---- скребней 197
---- скрытая 163, 221, **222**
---- стрекозы 379
---- типичная 406
---- трилобитная **281**, 282
---- трохофорная 249
---- цидиппидная 369
---- цидиппоидная 155, 157
---- циприсовая 265, 266, **268**, 269, **270**, 271, 275, 392
---- червовидная 120
---- шестикрючная 380
---- шестиногая 297, 298, 309
---- эмбрионизованная **206**
---- эндотрофная 378
---- ювенильная 120
Личинки 18, 89, 121, **131**, 178, 185, 186, 192, 197, 209, 234, 237, 241, 265, 297, 299, 311, 320,

332, 344, 349, 351, 355, 357, 366–368, 372, 379, 382, 384–386, 391, 392, 395–397, 399, 401, 406, 407
---- анкилостомы 384
---- брахиопод 351
---- водные 375, 404
---- гомологичные 395
---- дезэмбрионизованные **319**
---- иглокожих 357, **394**
---- имагообразные 332
---- инкапсулированные 387, **398**
---- кишечнополостных 92
---- лецитотрофные 214
---- мигрирующие 399
---- многоножек 323
---- мшанок 350, **351**
---- насекомых 332, 346, 404
---- настоящие 332
---- неимагообразные 344
---- несвободноживущие 383
---- паразитические 368, 383, 399, 400
---- педогенетические 312
---- первичные 395
---- планктонные **394**, 406
---- полипов коралловых **153**
---- полипоидные 368
---- рабдитиформные 374
---- ресничные 186, 374
---- свободноживущие 370, 392, 394, 395
---- свободноплавающие 214
---- свободные 391
---- специализированные 275
---- трематод 375
---- филариформные 374
---- червей кольчатых 351
---- эктопаразитические 237
---- эндопаразитические 394
Личинкорождение 333
Личиночка 328, **329**
Ложнокуколка 318
Ложноскорпионы 39–41, 282
Лопасти 369, 387
---- головные 166, 258, **262**, 285, **286**
---- мантии 399
---- мерцательные 370
---- плавательные 387, 391, 395
Лопасть 386
---- анальная **290**
---- апикальная 354, 355
---- головная **119**, 250, **259**, **260**, **290**, 292, 296, **316**, 317, **354**, 355, 388, **398**
---- дорзальная 355
---- мантии 353
---- мантийная 352
---- полярная **226**, 229
---- предротовая 112, 355
---- хвостовая 112, 263, 292, 296, 307, 308, 324, 328, 330, 331, 346
---- эфиры 366
Лопатоногие 226, 249
Лофофор 350, 352, **353**, 355
Лошадь 192
Лужанка живородящая 104
Луни болотные 376
Лучистые 403
Люминесценция 126
Лягушка 58, **60**, 89, 169, 375, 376

М

Магнум **203**
Макрогаметоциты 15, 21, 55, 63
Макрогаметы 23, 24, 53, 55, **56**, **57**, **59**, **61**
Макрогамонт **57**
Макрозоид 72
Макроконъюгант 72
Макронуклеус 18, 21, 24, 25, **26**, 49
Макростомиды 159, 168, 185, 186
Макросфера 65
Максилла **119**, 263, **264**, 266, 269, **273**, **303**, 305, **306**, 307–309, 318, **336**, 407
Максиллипед 263, **264**
Малощетинковые **82**, 104, 107, 111, 114, 215, 222, 388, 389, 396, 401
Мандибула 40, **117**, **119**, **123**, 259, **260–262**, **264**, 265, 266, **267**, **268**, 269, **270**, 271, **273**, **303**, 305, 307–309, 318, **319**, **336**, 407
Мантия 224, 226, 228, 231, 233, 235, 237, **246**, 352, **353**, 354, 355, 399
---- личиночная **240**, **241,** 242, 243, 399, **400**
---- ложная 234
---- окончательная 399
---- ресничная 183
---- эктодермальная 179
Марита 173, 177, 372, **373**, 374, 376, **377**, 378
Матрикс студенистый 88

Мегалопа **274**, 275
Медузоиды 139, 367
Медузы 28, 29, **77**, 138, 139, 145, 147, 149, 154, 364, **366**, 367, 368
---- корнеротые 149
---- нередуцированные 368
---- несвободные 365
---- редуцированные 368
---- свободноплавающие 368
---- сцифоидные 81, 147, 148, 153
Мезентерий 32, 89
Мезенхима 107, 108, 112, **155**, 156, 199, 201, 203, 208, 229, 309, **359**, 387, 395
Мезобласты 83, 186
---- первичные **99**, 230
Мезоглея 27, 129, 131, 137, 145, **147**, 148, 151, 157
Мезомеры **182**
Мезосома 276, 279, **281**, 282, 283, 286
Мезотелобласты 83, **259**, **262**
Мезоцеркария 376, **377**
Мезэктодерма 163
Мезэнтодерма 91, 245, 250, **255**, 258, 288, **289**, 291, 299, 321, **359**
Мекоптероидные 344
Мераспис 277
Миробластичность 223, 305, 308, 310, 345
Мерогония 20
Мерозоит 20, 21, 55, **56**, **57**, 58, **61**, 63
Метагенез 138, 139, 153, 154, 215, 363, 366–369, 383
---- вторичный 380
Метазоеа 273, **274**, 275
Метамеризация 114, 115, 388
Метамерия 109–112, 114, 115, 223, 224, 249, 250, 296, 323, 325, 346
Метамерные 110
Метамеры 110, **111**, 112, 114, 115
Метаморфоз 18, 21, 112, **113**, 120, 121, 124–126, **127**, **128**, **132**, **134**, 135–137, 149, 154, 157, 161, **162**, 168, 169, **171**, 186, 195, 197, 198, 201, 205, **210**, 212, **213**, **225**, 228, 231, **232**, 233, 235, 239, **240**, 243, 249, 251, 265, **267**, **268**, 269, **270**, 272, 275, 299, 312, 318, 320, 321, 341, 343, 348, 352, 355, 357, 363, 366, 369, 370, 375, 383, 386–389, 391, 392
---- гемиметаболический 121
---- гистолический 341, 346
---- глохидия 399
---- иглокожих 357
---- краба **274**
---- креветок 272
---- куколки 130, 131
---- личинки 125, 172
---- метатрохофоры **113**
---- многощетинковых 388, 389
---- насекомых 120, **122**, 125, 126
---- некробиотический 168, 203, 351, 387, 395
---- неполный 320
---- полный 320
---- постепенный 121
---- регрессивный 174, 318
---- скрытый 232
---- трохофоры 112, **213**, 388
---- циклофиллид 185
---- шелкопряда тутового **128**
---- эволютивный 370, 389, 395
Метанауплиус 86, **261**, 263, **264**, 265, 266, **267**, **268**, 269, 271, 272, 275
Метанефридии 109, 218
Метанимфа 323
Метапротаспис 277, **278**
Метасома 276, 282, **286**, 299, **360**
Метатрох **210**
Метатрохофора 86, **111**, 112, **113**, **210**, 212–214, 251, 347, 388, 391
Метацеркария 372, 374, 376, **377**, 380
Мечехвосты 39, 40, 74, 250, 276, 278, 279, 282, 299, 402
Мешки
---- целомические 109, **119**, 279, **280**, 296, 307–309, 315, 352, 357, 360, 361
---- щетинконосные 360
---- яйцевые **264**
Мешок 373
---- белковый 231
---- внутренний 351
---- внутренностный 224, 228, 234–236, 244
---- желточный 115, **116**, 245, **246**, 247, 248, 256, 404
---- кожно-мускульный 199, 201, 397
---- лёгочный **286**
---- студенистый 244
---- целомический **359**
---- щетинконосный **219**
---- эктодермальный 351
Мешочек энтодермальный 242, 243, **400**

Мешочки хитиноидные 215
Мизидий 86, 265, 271, 272, 275, 392
Мизостомиды 389
Микрогаметоциты 15, 21, 55, **57**, **59**, **61**, 63
Микрогаметы 23, 24, 53, 55, **56**, **57**, **59–62**
Микрогамонт **57**
Микроконъюгант 72
Микронуклеус 17, 18, 21, 25, **26**, 49
Микропиле 228, 236, 247
Микрофиламенты 125
Микрофилярия 385
Миксоспоридии 49
Миофибриллы 195
Мирацидий 173, **174–176**, 177, 178, 186, 372, **373**, 374, **377**, 378, **379**, 383, 394, 399, 401
Мицетом **340**
Млекопитающие 183, 184, 338, 375, 376
Многоножки 36, 40, 41, 43, 120, 250, 300, 301, 304, **306**, 308–310, 323, 324, 363, 386, 396, 402
---- губоногие 40, 300–302
---- двупарноногие 300, 308, 309
Многоустка лягушачья 169, **371**
Многощетинковые **111**, 112, 204, 205, 209, 216, 388, 389, **393**, 401
Мокрицы 36, 43, 263
Моллюск 58, **61**, **76**, **116**, **226**, **230**, **232**, 373, 374, **377**, 378, 391, 392, 394, 399, 406
Моллюски 16, 35, 78, 86, 89, 93, 95, 99, 104, 108, 115, 174, 176, 224, 227–229, 233–235, 239, 243, 244, 248, 249, 347, 363, 372, 375–378, 392, 395, 399, 401–403
---- боконервные 38, 249, 406
---- брюхоногие 99, 228, 229, 231–233, 235, 249, 274, 374, 398, 402
---- головоногие 35, 38, 74, 75, 78, 98, 99, 115, 224, 225, 235, 244, 245, 248, 249
---- двустворчатые 38, 236, 237, 241, 243
---- лёгочные 44
---- лопатоногие 226, 249
---- морские 224, 391
---- паразитические 233, 234
---- переднежаберные 38, 104, 228
---- пластинчатожаберные 236, 237, 249
---- примитивные 224, 245, 248
---- эндопаразитические 394
Моногенеи 169, 172, 185, 186, 370
Монотомия 16, 17, 21, 52
---- метазойная 16, **17**, 20
---- протозойная 16
Морула 82, 137, 141, 150, 163, 278, 308, 312, 358, 400, **408**
---- неравномерная 134
---- равномерная **102**
Морфаллаксис 33
Морфогенез 33, 34, 320, 321, 348, 386, 392, 406
---- восстановительный 34
---- дефинитивный 395
Мошки 45
Муравьи 37, 344, 376
Мускул колумеллярный 235
Мутации 11, 45, 407
Муха цеце 311
Муха-кровососка **62**, 311
Мухи 116, 121, 311, 317, 334
---- скорпионовые 344
Мшанки 16, 104, 350, **351**, 363, 391, 399
Мыши летучие 375
Мягкотелые 403

Н

Надставка 33, 406, **408**
Наездники 42, **46**, 74, 312, 400
Наркомедуза 102
---- паразитическая 368
Насекомые 34–37, 41–43, 45, 46, 58, 74, **77**, 86, 93, **101**, 116, **117**, **119**, 120, 121, **122**, 123–126, 128, 250, 298, 300, 301, 311–313, **314**, 315, **316**, 318–321, 323, 324, 332, 334, 337–339, 341, 343, 344, 346, 348, 363, 375, 386, 389, 390, 398, 400, 402, 404, 409
---- бескрылые 118, 321, 396
---- высшие 37, 114, 315, 324, 327
---- гемиметаболические 121
---- голометаболические 121
---- двукрылые 42, 58, 118, 311, 312, 314, 315, 330, 344–346
---- древнекрылые 42, 327
---- древние 327
---- крылатые 37, 42, 121, 318, 320, 327, 328, 332, 396
---- низшие 36, 118, 120, 315, 321, 322, 324, 334, 346
---- низшие бескрылые 318, 402
---- новокрылые 327, 332
---- паразитические 74

---- первичнобескрылые 41, 319–321, 327, 328, 402
---- перепончатокрылые 37, 42, 116, 311, 314, 315, 317, 344–346, 399, 400
---- равнокрылые 314, 337, 338, 343
---- сетчатокрылые 116, 314, 317, 344
---- симфилоподобные 301
---- с неполным превращением 42, 318–320, 332, 346, 396, 402
---- с полным превращением 42, 121, 314, 318, 319, 332, 344–346, 402
Наследственность 6, 15, 410
Науплиус 86, 251, 258, 259, **260**, **261**, 263, 265, 266, **267**, **268**, 269, **270**, 271, 272, 275, 392, 407
Нейробласты **119**
Нейроптероидные 42, 344
Нейротрохоид **210**
Нектосома 212
Нектохета 112, 212, 388, 392
Нематгельминты 192
Нематода **79**, 374
---- галловая 385
---- свекловичная 385
Нематоды 45, 99, 187, **191**, 192, 363, 364, 385, 404, 405
---- паразитические 192, 374, 385
---- растительные 187
---- сапрофитные 187
Немертины 78, 95, 99, 104, 108, 199, **201**, **203**, 252, 363, 386–388, 391, 392, 395, 396, 398, 401
Неотения 297, 380
Нефридии 204, 205, **219**, 352, 355, 397
---- личиночные 221, 233, **397**, **398**
Нимфа 121, 293, 297, 299, **329**, 332, 337, 341, 343, 347
Нити
---- гастральные 147
---- паутинные 40, 41
Нитчатка Банкрофта 385
Нить
---- биссуса 239, **400**
---- биссусовая 242
---- концевая **314**
---- личиночная 242
---- хвостовая 328, **329**
Новокрылые 327, 332
Ногохвост **101**
Ногохвостки 121, 321, **322**, 327
Ногочелюсть 272, **273**, **274**, **303**, **304**
Ножка овариальная 313
Нуклеус 271

О

Области презумптивные 211
Область
---- бластопоральная 258, **260**, 299
---- пигидиальная **209**
Оболочка 19, 20, 27, 28, 35, 37, 49, 52, 53, 58, 69, **71**, 137, 138, 155, 161, 164, 169, 179, **181**, 187, 193, 229, 233, 245, 252, 281, 284, 287, 288, 294, 313, 315, 335, 340, 341, 352, 364, 383, 387, 396
---- белковая 187
---- внезародышевая 36, 37, 89, 348
---- внутренняя 36, 118, **181**
---- волокнистая 187
---- вторичная 35, 395
---- глянцевитая 187
---- желточная 35, 205, 225, 226, 228, 236, 284, 288, 315, 352, 357, 359
---- зародышевая 115, **117**, 118, **119**, 120, 283, 284, **285**, 300, 327, 328, 331, 334, 335, 339–341, 345, 346
---- защитная 35, 74
---- клеточная **176**
---- кожистая 215
---- кутикулярная 365
---- наружная 36, 37, 118, **181**
---- оплодотворения 196
---- первичная 35, 153, 158, 159, 187, 395
---- плацентарная 129
---- прозрачная 148
---- серозная 118
---- скорлуповая 36
---- слизистая 54, 386
---- сперматофора 41
---- студенистая 23, 52, 236
---- третичная 35, 187, 244, 395
---- хитиновая 298, 396
---- хитиноидная 145, 350, 397
---- эмбриональная 120, **164**, **165**, 166, 173, **174**, **175**, 179, **180**, **181**, 182, 184, 186, 222, 283, 287, 299, 323, **379**
---- яйцевая 35, 73, 129, 137, 139, 153, 157, 163, **175**, 184, 187, 192, 193, 195, 196, 199, 213, 232,

238, 251, 258, 259, 288, 292, 297, 299, 304, 318, 320, 347, 361, 378, **379**, 384, 395, 402, 404
Оболочники 403
Овариолы 313, 324, 333, 338, 341, 344
Овицелла 350
Овод 311
Овуляция 229, 313
Овца 381
Огурец морской 78
Олигомеризация 301, 378
Олигоморфоз 322
Олигохеты 31, 99, 107, 114, 215, 221, 363, 382
---- водные 215, 216, 220
---- наземные 215, 220
Омарообразные 275
Ондатра 376
Онихофоры 37, 43, 347, 363
Онкобласты 179
Онкомирацидий 169, **170**, 172, 186, 370, 372, 383
Онкосфера 182, **183**, 184, 186, 380–382
Онтогенез 6–11, 13, 19, 21, 33, 37, 48–50, 52, 54, 55, 63, 65, 72, 73, 85, 86, 90, 92, 129, 136, 137, 168, 195, 223, 236, 248, 250, 267, 305, 310, 343, 347–349, 360, 363, 367, 369–373, 383, 403–407, **408**, 409, 410
---- агамонта 65
---- антропоидный 347
---- бесполый 22, 53–55, 63
---- бесполых особей 370
---- грегарин 20
---- губок 136
---- колонии 23, 69, 71, 72, **408**
---- кольчатых червей 223
---- личинки 399
---- многоклеточных 72, 73, 129, **408**
---- низших многоклеточных **408**, 409
---- низших раков 406
---- паукообразных 299
---- плеченогих 362
---- половой 53–55, 63,
---- половых особей 370
---- примитивный 347
---- простейших 49, 52, 63, 65, 72
---- факультативный 53
---- членистоногих 223, 251, 299, 310, 348, 349
Оогамия 24
Оогенез 236, 252, 293, 324
---- нуриментарный 293, 324
---- солитарный 293
Оогонии 138, 139, 187, 196, 252, 313
Оокинета **57**, **62**
Ооплазма 345, 409
Оотека 35–37, 333
Ооциста 20, 55, **57**, 58, **59**, **60**, **62**, 63
Опалина 65
Описстосома 276, 282, 296
Орган 33, 107, 108, 224, 234, 311, 350, 352, 353, 368, 384, 400, 405–407
---- аборальный 155, 157
---- апикальный 112, **210**, 212
---- временный 115
---- выделительный **176**
---- грушевидный **351**
---- движения 109
---- дорзальный 36, **119**, 322, 324, 325
---- железистый 351
---- копулятивный 43
---- личиночный **176**, 177
---- непарный 293
---- передвижения 355
---- половой 42
---- постантеннальный 323
---- прикрепления 145
---- провизорный 233, 245, 248
---- Рибага 43
---- свечения 126
---- совокупительный 173, 179
---- теменной **201**, **203**, 224, 225, 228, **351**, 387, 392, 395
---- трохофоры 95
---- чувств 155, 157
Органоанаморфоз 305, 323
Органогенез 74, 84–86, 107, 108, 136, 199, 202, **219**, 237, 246, 247, 258, 305, 322, 331, 356, 387
---- личиночный 235, 248
---- телобластический 107
---- эпителиальный 107
Органы 11, 31, 33, 54, 84–86, 91, 92, 104, 107, 112, 115, 120, 123, 158, 159, 166, 169, 172, 173, 177, 192, 196, **198**, 221, 224, 233–236, 244, 259, **268**, 269, 293, 318, 320, 343, 346, 357, 380, 384, 386–389, 391, 399, 404, 405, 409, 410
---- вентральные **286**
---- внезародышевые 115, 281, 299

---- внутренние 80, 110, 122–124, 171, 176, 234, 271, 351, 381, 388
---- выделения 109, 110, 204, 214, 221, 232, 266, 391, 395
---- выделительные 211, **213**, 388
---- головные 204
---- гребневидные **286**
---- движения 114, 395
---- дефинитивные 168, 214, 224, 225, 233, 243, 392, 397
---- дифференцированные 395
---- дыхания 110, 276
---- желудочных рук 366
---- зародышевые 89
---- захвата пищи 395
---- зрения 247
---- имагинальные 341, 343
---- копулятивные 287
---- латеральные **262**
---- личинки 93, 271, 366
---- личиночные 121, 122, **213**, 214, 221, 222, 224, 232, 239, 243, 341, 389, 392, 395, 404
---- локомоторные 266, 341
---- наружные 332
---- насекомого 121
---- науплиальные 265, 266
---- нефридиальные 109
---- нимфальные 343
---- осморегуляции 222
---- осязания 177, 395
---- парения 395
---- передвижения 212
---- перикардиального комплекса 243
---- питания 391
---- плавания 391, 395
---- половые 39, 315, 320, 360, 366, 369, 383
---- прикрепительные 360
---- провизорные 115, 163, 168, 221, 397, 404, 410
---- расселения 395
---- ротовые 321, 343
---- светочувствительные **170**
---- свечения 126
---- совокупительные 42
---- соматические 192
---- тождественные 110
---- трохофоры 211, 223
---- функционирующие 395
---- химические 404
---- химического чувства 233
---- ценогенетические 404
---- церебральные 199, 201
---- чувств 80, 137, 149, 201, 212, 272, 389, 391
---- элементарные 92
Орехотворки 389
Ортонауплиус **261**, 263, **264**
Ортоптероидные 332–334, **335**, **336**
Оса 37
---- паразитическая **101**
Осеменение 37–39, 41, 43, 86, 173, 305
---- внешнее 199, 224
---- внутреннее 38–40, 42, 43, 187, 199, 205, 224, 287, 294
---- избирательное 38
---- ложновнутренне-наружное 43
---- наружно-внутреннее 38–41, 43
---- наружное 38, 39, 43, 205, 224, 228, 278
---- неизбирательное 41
---- перекрёстное 38
---- сперматофорное 38, 39, 42, 43, 333
Оскулум **132**, 134
Осморегуляция 220, 222
Основной квартет 93, 159, 164
Острица детская 384
Отбор естественный 6, 9–11, 13, 48, 407
Отверстие микропилярное 244
Открыточелюстные 321
Офиоплутеус 392, **394**
Офиуры 29, 356, 357

П

Палеонемертины 199, 201, 386
Палингенезы 404, 405
Палинтомия 16, 19–21, 52, 71
Палочки сосательные 18
Палочники 42, 312, 332, 333
Панцирные 225
Парадигма синергетическая 14
Паразит малярийный **57**
Паразитизм 186, 234, 299, 338, 370, 374, 375, 383, 399, 400
Паразиты 55, 58, **61**, **62**, 63, 65, 186, 197, 337, 364, 370, 375, 376, 378, 381, 385, 394, 400
Параллелизм 310, 403

Параподии 110, 112, 204, 205, 212, 214, 215, 392
Паратомия 27, 31, 32, 204, 215
Паратрох 209
Паренхима 90, 108, 158, 161, 168, 169, 171, 173, 174, 184
Паренхимелла 91
Паренхимула 130, 131, **135**, 136, 137, 141, **142**, **143**, 145, 146, 149, 161, 391, 401
Партеногенез 8, 24, 44–47, 187, 193, 252, 294, 308, 311, 312, 333, 338, 369, 370, 374, 375, 383, 389
Парус 145, 224, 228, 231, **232**, 233–235, 237, **238**, 239, 242, 243, 401
Парусник 249, 392
Пауки 40, 100, 116, 282, 288, 292, 293, 299, 407
---- высшие 291
---- настоящие 39
---- морские 100, 402
Паукообразные 36, 39, 40, 43, 120, 250, 276, 282, 283, 296–300, 310, 386, 396, 402
Пауроподы 300
Педипальпы 39, 40, 282, 285, **286**, 287, **290**, 296
Педогамия 26, 52
Педогенез 44, 46, 47, 63, 171, 178, 311, 312, 338, 372, 374, 378, 399
Пентастомиды 347
Первичнобескрылые 41, 319–321, 327, 328, 402
Первичнополостные 16, 187
Первичноротые 82, 83, **88**, 89, 104, 105, 108–110, 114, 115, 344, 360
Первичнотрахейные 43, 250
Перегородка мезентериальная 368
Переднежаберные 38, 104, 228
Перепончатокрылые 37, 42, 116, 311, 314, 315, 317, 344–346, 399, 400
---- общественные 311
---- одиночные 311
---- паразитические 37, 46, 118, 312, 315, 318, **319**, 344
---- эндобионтные 37
Перибластула 100, 116, 150, 250, 315
Перидерма 137, 138, **144**
Период
---- голасписный 277
---- зародышевый 73
---- мераспидный 277, 282
---- метагамный 50, 63, 65, 68
---- метапротаспидный 282
---- палеозойский 276
---- палинтомический 68
---- послезародышевый 85
---- постэмбриональный 73, 85, 86, 130, 173, 263, 281, 330, 348, 357, 370, 385
---- прогамный 50, 63, 65, 68
---- проэмбриональный 73, 85, 86
---- сингамный 68
---- эмбриональный 73, 74, 85, 86, 136, 259, 304
Периплазма 288, 330, 333
Перисарк 365
Перловица 241
Песец 382
Пигидий 211, 212, 276, 277
Пигидиум 112
Пилидий 199, **201**, 202, **203**, 209, 386, 387, 392, 395, 401
Пилильщик 36, 37, 344
Пинакоциты 131, **132**, **135**
Пирамиды желточные 100, **260**, 288, 302, **303**
Пиявка 58, **60**, **398**
---- глоточная **398**
---- рыбья 216
---- челюстная **398**
Пиявки 38, 43, 99, 107, 111, 222, 389, 396, 397
---- глоточные 216, 401
---- примитивные 401
---- челюстные 216, 401
---- хоботные 215, 401
Плавунец 42
Плагиаксония 310
Плазма
---- вегетативная 226
---- половая 216, 226
---- полярная 83, 205, **217**, 226
---- яйцевая 402
Плазмодий 63
Плазмотомия 20, 63
Плакула **102**, 199, 220, **397**
Планарии 163, 398
Планула 29, **142**, 143, **144**, 145, **148**, 149, 152, 154, 157, 220, 365, **366**, 367, 368, 391, 401
Пластинка 107, 346
---- боковая **316**
---- вентральная 207, 279
---- жаберная 243

---- клеточная 69, 239, 315
---- концевая 144
---- кроющая **146**
---- медиальная **316**
---- оральная 242
---- первичная 288, 289
---- соматическая 207, **208**, 237
---- теменная **209**, 211, **213**, 388
---- хвостовая 272
---- хитиноидная **398**
---- энтодермальная 149, 230, **397**
---- эпителиальная 245
Пластинки
---- головные 231
---- гребные 155, 157
---- жевательные 271
---- известковые 355
---- скелета 269
---- скелетные **17**
---- студенистые 159
---- эпителиальные 378
Пластинчатые 27
Плацента 74, 282, 287, 311
---- ложная 311
Плацентарные 399
Плевра 276, 277
Плероцеркоид 184, 186, 380, 383
Плеченогие 114, 352, 362, 363, 391
Плёнки кутикулярные 120
Плутеус 121, 357
Пневматофор 145, **146**, 368
Погонофоры 357, 359, 360, 363, 396
Подёнки 42, 121, 313, 327, 328, **329**, 330, 333, 347
Подоцист 233
Подуры 41, 321
Поликлады 159, 161, **162**, 168, 185, 186
Полип 29, 32, 138, **142**–**144**, 154, 364–368
---- гидроидный **82**, 365
---- одиночный 149
Полипид 350
Полиплоидия 45
Полипы 28, 29, 129, 365, 367, 368
---- гипогенетические 139
---- коралловые 27, 29, 81, 108, 149, 150, **153**, 154, 368
---- одиночные 154
---- сцифоидные 149
Полихеты 38, 86, 95, 110, 205, 206, **208**, **209**, 211–215, 220, 222, 231, 232, 248, 249, 363, 391, 392, 396
Полицерк 381, 383
Полиэмбриония 16, 44, **46**, 47, 51, 171, 311, 312, 372, 400
Полоноски 389
Полоска
---- зародышевая 116, **117**, 118, **119**, 168, 218, **219**, 223, 250, 258, **260**, **262**, 263, 284, 285, **286**, 287, **290**, 291, **292**, 294–296, 299, 302, **303**, **304**, **306**, 307–310, 315, **316**, 317, 318, 322, 324, 325, **326**, 328, 330, **331**, 334, 335, **336**, 338, 339, **340**, 345, 346, 348
---- мезодермальная 113, 235
---- первичная 279
---- продольная 359
---- ресничная 359
---- эктодермальная **218**
Полоски
---- зародышевые 216, 218, 222, **398**
---- мезодермальные 84, 105, **106**, 112, 189, 211, 216, **217**, 218, 220, **221**, **222**, 230, 235, 242, 259, 315, 324, 388, **397**
---- эктодермальные 216, **218**, 221, **222**
Полость 81, 84, 89, 105, 109, 110, 130, 184, 287, 293, 328, 334, 361, 381
---- амниона 325
---- амниотическая **117**, 118, **119**, 284, 325, 328
---- бластоцеля 81, 82
---- гастральная 91, 145, 147, 149, 150, 152, 154–156, 161, 230, 367, 368
---- глотки 387
---- гонады 356, 388
---- дробления 78, **101**, 305
---- жаберная 224, 249, 399
---- кишечная 141, **155**
---- кишечника 361
---- лигамента 196
---- ложномантийная 234
---- мантийная 224, 231, 233–235, **238**, 239, 242– 244, **268**, 269, 271, 352, 353, 355, 374
---- мирацидия 394
---- парагастральная 27, 131, **132**
---- перисоматическая 271
---- пищеварительная 135, 137
---- раковины 251
---- спороцисты 176

---- целомическая 106, 113, 114, 218, 250, 279, 296, 352, 355
Полость тела 11, 43, 84, 86, 89, **119**, 177, **183**, 196, 198, 239, 271, 283, 287, 293, 385
---- вторичная 84, 89, 204, 223
---- первичная 78, 196, 198
Полоциста 366
Полужёсткокрылые 116, 337
Популяция 8–10, 12, 13, 44, 45, 47, 48, 121, 123
Поры половые 199
Постадаптация 9
Постэмбриогенез 85, 86, 129, 204, 215, 216, 251, 267, 275, 299, 304, 305, 309, 319–323, 346–349, 363, 364, 366, 368–370, 380–382, 384, 386, 389, 391, 401, 402
Почкование 16, 17, **18**, **19**, 21, 27, **28**, 29, **30**, 32, 52, 65, 139, 144, 145, **146**, 204, 215, 364, **365**, 366, 368
Пояс ресничный 169
Поясковые 204
Поясок 204, 215
---- ресничный 359
Преадаптация 9
Преантенны **304**, **336**
Предкуколка 123
Предличинка 297, 331, 337
Преимаго 293, 323
Пренимфа 323
Придатки 39, 271, 287, 324, 331, 341, 355
---- пластинчатые 251
---- половые 40
---- ротовые 328
Придаток
---- хвостовой 184
---- хвостоподобный 184
Признаки
---- палингенетические 404
---- ценогенетические 404, 405
---- эмбриологические 250
Проамнион 325, **326**
Пробка
---- желточная 151
---- кутикулярная 325
Прогенез 377
Проглоттиды 179, 184, 383
Прогресс биологический 300
Прозопон 297
Проктодеум **117**, **119**, **202**, 237, 259, **260**, **303**, **317**
Пронуклеус 25, **26**, 163
Пропельтидий 282
Просома 276, 279, **281**, 282, 286, 296, 299
Простейшие 6, 16, 21, **22**, 24, 25, 48–52, 65, 90, 364
---- колониальные 49, 65, 71, 72, 86, 88, 96
---- многоклеточные 49
---- многоядерные 49
---- моноэнергидные 49, 52, 53, 63, 65, 68, 72
---- неколониальные 50
---- одноядерные 49
---- паразитические 53–55, 63
---- полиэнергидные 25, 49, 63, 65, 72
---- с полиплоидным ядром 49
Простомиум 112, 207
Пространство
---- перивителлиновое 155, 288, **290**
---- субхориальное 325
---- эктоперитрофическое **54**
---- эндоперитрофическое **54**
Протаксония 310
Протандрия 44
Протаспис 277, 278
Протелобласты эктодермальные **217**
Протерогения 44
Протисты 90
---- колониальные 90
Протозоеа 265, 271, 272, 275
Протоки
---- выводные 42
---- половые 35, 38, 39, 41, 42, 198
Протокорм 302, **303**, **306**, 307, 325, 327, 328, 330, **331**, 335, 338–340, 345
Протоморфоз 321
Протонефридии 94, **170**, 171, 173, 174, 176, 177, **178**, 179, 184, 186, 195, 198, 208, **210**, 211, 212, 232, 233, 239, **379**, 381, 383, 388, 389
Протонимфа 297, 298, 323
Протопигидий 277
Прототрох 112, **209**, **210**, 211, 212, **213**, 214, 223–225, 231, 239
Протрохофора 212, 213
Процеркоид **183**, 184, 380, 383
Процесс торсионный 235, 236
Прямокрылообразные 333
Прямокрылые 42, 313, 318, 332, 333, 337

Псевдогамия 163, 187
Псевдогаструла 133
Псевдогаструляция 136
Псевдоклетки 138, 139
Псевдоподии **17**, 134, 283
Псевдоскорпионы 100, 294, 298–300, 347
Псевдофиллиды 183, 186
Псовые 376
Птицы 298, 338, 375, 376, 378, 404
Пузырёк энтероцельный **394**
Пузыри лёгочные 384
Пузырь
---- анальный **210**
---- головной 233
---- ножной 233
Пульмонаты 375
Пупарий 343
Пухоеды 337–339, 341
Пчела 344
---- медоносная 42
---- одиночная 37
Пшеница 386
Пяденицы 318
Пятно зародышевое 256, 258, **259**, **260**, 279, **280**, 281, 302, **304**, 310, 325, 327, 334, 335, 339, 340, 345

Р

Рабдитиды 405
Равнокрылые 314, 337, 338, 343
Радиолярии 49
Радула 224
Развитие 6, 8, 12, 14, 15, 19, 24, 32, 33, 35–38, 44, 45, 48, 49, 52, 55, **61**, 65, 69, **71**, 72, 74, 84–86, 89, 90, 104, **111**, 114, 116–118, 120, 121, 123, 125, 129, **132**, **135**, 137–139, 145, **148**, 149, 150, **151**, 153–155, 157, 158, **162**, **165**, 166, 168, **170**, 171, **172**, 173, **174**, **175**, 178, **180**, **181**, 192, 199, 204, 207, 216, **218**, 220, 223, 231, 234–237, **238**, **241**, **246**, 248–251, **253**, **256**, **257**, 258, 259, **260**, **261**, 263, 271, 272, 279, 282, 287, **289**, **290**, 299–301, 305, 307, 309–311, 313, 319, 320, 333, 343, 344, 348–350, 352, 356, 357, 360, **362**, 363–365, 367, 368, 370, 372, 374, 376, 378, **379**, 382, 386, 389, 392, 396, 399, 403–405, 407, 409, 410
---- анаморфное 251, 307, 348
---- асимметрии 235
---- аскариды 384
---- без метаморфоза 161, 195, 213, 215, 248, 251, 318, 384
---- белокрылок 343
---- бессяжковых 323
---- вторичное личиночное 319, 396, 398, 399, 402
---- вторичноротых **88**
---- гемиметаболическое **122**
---- гемиптероидных 338
---- гидромедуз **142**
---- голометаболическое **122**, 123
---- гребневиков **155**, 157
---- грегарин **64**
---- губок 86, **133**, 134–137
---- дезэмбрионизованное 85, 202, 363
---- ежа морского **356**
---- жгутиковых 392
---- железы 399
---- зародыша 89, 138, 187, 232, 283
---- зародышевое 281, 350, 395, 404
---- зоеа 272
---- имагинального диска 124
---- индивидуальное 8, 10, 11, 13, 21, 33, 48, 72, 348, 349, 403, 404, 409
---- инкапсулированное 199, 216, 249, 396–398
---- историческое 11, 338, 403, 404, 409
---- кишечнополостных 139
---- клещей 293, 297, 298
---- кокцидии **60**
---- коловраток 195
---- колонии **70**, 72, **146**
---- конечностей 114, 407
---- кораллов 151
---- корацидия **183**
---- кровепаразитизма 58
---- лентеца широкого 380
---- личинки 39, 145, 330, **397**
---- личиночное 199, 201, 213, 216, 301, 304, 310, 369, 389, 391, 396, 401, 404
---- личиночное инкапсулированное 216, 387, 388, 401
---- личиночное пилидийное 387
---- личиночное при живорождении 396, 399
---- личиночное свободное 199, 203, 249, 319, 388, 391, 396, 397, 401, 402
---- метагенетическое 370
---- метамерии 110

---- мечехвостов 276, 281
---- микрофаллид 376
---- мирацидия **175**, **176**
---- многозародышевое 46
---- многоклеточных 73, 90, 91
---- многоножек 300, 310
---- моллюска **232**, 242, 243
---- моллюсков 225, 248, 249, 401, 406
---- моногеней 169
---- моноэмбриональное 400
---- наездника **46**
---- насекомых 114, 120, 121, **122**, 318–320, 332, 341, 344, 390
---- неличиночное 215, 216, 249, 304, 310, 319, 349, 369, 370, 387–389, 391, 396, 401, 402
---- нематод 384
---- немертин **201**, 202
---- онтогенетическое 10, 12, 14, 92, 214, 343, 404, 405, 407
---- органов 85, 92, 149, 384, 395, 405, 407
---- параллельное 310
---- партеногенетическое 372
---- пауков 287, 292, 293
---- паукообразных 282, 298–300
---- первичноротых **88**
---- перловиц 242
---- пилидийное 199, 203, 388
---- пиявок 222
---- погонофор 360
---- подёнок 327, **329**
---- полипа **144**
---- полихет 215, 222
---- постэмбриональное 74, 86, 120, 135, 154, 157, 172, 178, 186, 192, 198, 199, 213, 222, 231, 248, 249, 251, **260**, 263, **264**, 265–268, 272, **273**, 277, 278, 282, 283, 297–300, 305, 307, 309, 310, 318, 320, 323–325, **329**, 337, 341, 346, 347, 355, 361, 363, 364, 381–387, 391
---- примитивное 251
---- прогрессивное 42, 343
---- пролонгированное 85
---- простейших 72
---- прямое 85, 121, 154, 161, 168, 186, 195, 199, 204, 222, 225, 232, 233, 237, 243, 248, 249, 251, 265, 275, 283, 299, 300, 350, 363, 364, 369, 370, 383, 384, 396
---- раков высших **262**
---- ракообразных 263, 404, 406
---- редии **175**
---- ресничных червей 392
---- сифонулы 146
---- сколопендры **304**
---- скорпионов 283, 287, 300
---- скребней 198
---- с метаморфозом **122**, 154, 161, 162, 168, 201, 204, 224, 231, 237, 251, 265, 299, 318, 386
---- с неполным превращением 42, 121, 327, 332, 341, 343
---- солитёра 380
---- с паразитической личинкой 237, 396, 399
---- с полным превращением 42, 327, 343, 344
---- спорозоитов **57**, **64**
---- сцифомедуз 366
---- термитов 337
---- трематод 374
---- турбеллярий 158
---- филогенетическое 10, 90, 109, 405– 407
---- фораминиферы **66**
---- хитона **225**
---- целома 110
---- червей ленточных 382
---- червей малощетинковых 222
---- червей многощетинковых 209
---- червя дождевого **222**
---- членистоногих 347, 349
---- щетинкочелюстных 361, 362
---- щетинок 323, 359
---- эволюционное 10, 15, 250, 332, 407
---- эмбриональное 74, 86, 91, 115, 129, 155, 158, 161, 169, 179, 187, 196, 209, 216, 219, 220, 223, 231, 233, 242, 247, 259, 277, 278, 283, 292, 297, 301, 311, 330, 338, 347, 348, 357, 361–364, 395, 404, 405, **408**
---- эмбрионизованное 85
---- эпиморфное 251, 307, 325
---- эхинококка **382**
Размножение 6–9, 12, 16, 24, 38, 40, 41, 45, 47–49, 69, 85, 86, 110, 121, 153, 158, 171, 173, 315, 327, 348, 349, 372, 373, 375, 378, 389
---- бесполое 16, 20–24, 27, 32, 46, 47, 50–55, 58, 63, 65, 68, 69, 71, 72, 92, 149, 154, 185, 186, 192, 204, 215, 225, 271, 364, **365**, 366, 368–370, 380–384, 399
---- вегетативное 8, 27, 33
---- гонохористическое 24
---- детское 46

---- дифференциальное 9
---- избирательное 9
---- клеток 192, 195, 384
---- колоний 69, 72, 73
---- личиночное 374
---- насекомых 311, 312
---- обоеполое 312, 374
---- одноклеточных **408**
---- оогоний 313
---- паразита **62**
---- половое 6, 20–24, 29, 33, 34, 44–47, 50, 52, 53, 58, 63, 68, 71–73, 149, 215, 364, **365**, 369, 370, 383
---- прогенетическое 376
---- простейших 16, 21, 24
---- ракообразных 251
---- солнечника 52
Рак-отшельник 274, 406
Рак речной 258, 265, 396
Раки 254, 263, 266, 363
---- веслоногие 251, 263, 391
---- ветвистоусые 251, 254, 396
---- высшие 100, 253, 254, 258, 259, **262**, 265, 271, 272, 275, 406
---- десятиногие 38, 100, 251, 253, 265
---- жаброногие 251, 265
---- корнеголовые 263, 269, 271
---- низшие 252, 254, 258, 259, 262, 265, 266, 406
---- паразитические 265
---- равноногие 38, 251
---- ракушковые 251, 252, 263, 265, 396
---- свободноживущие 265
---- усоногие 251, 263, 266, 392
Раковина 228, 231, 234, **238**, 242, 251, 266, **353**, 355, 399, **400**, 401, 406
---- двустворчатая 265, 350, 352
---- личиночная 231
---- многокамерная 50
---- моллюска 243, 274
---- планоспиральная 235, 236
---- турбоспиральная 236
---- экзогастрическая 235
---- эндогастрическая 235
Ракообразные 36, 83, 86, **99**, 120, 250–252, 254–256, 258, 259, 263, 265, 272, 275, 310, 363, 376, 386, 391, 392, 396, 399, 400, 402, 404, 406, 407
---- водные 36
---- высшие 256, 266, 392, 396
---- морские 392
---- низшие 99, 100, 253, 265, 266, 391, 396
Ратария 147
Рахис 187
Рачки 251, 252
Рачок 265, 380
---- веслоногий 183
---- ракушечный 266
---- циклоп 385
Реверсия 116
Регенерация 9, 31–34, 214
Регресс 186, 301, 318, 383
Редия **175**, 177, 178, 372, **373**, 374, 378, **379**, 383, 394, 399
Редукция 112, 297, 338, 343, 404
---- антенн 276, 323
---- бластокинезов 345
---- гаметическая 65
---- глаз 323
---- желтка 344, 347
---- зиготическая 55, 65
---- кишечника 186
---- кишки 360
---- конечностей 271, 274, 323
---- метамерии 346
---- оболочек внезародышевых 37
---- оболочек эмбриональных 120
---- органов 149, 214, 223, 228, 235, 236, 243, 341
---- параподий 204
---- поколения 145
---- полушария 388
---- самцов 193, 234
---- сегмента 276
---- сегментов 324
---- серозы 37
---- системы пищеварительной 179
---- сомитов 346
---- трохофоры 223
---- целома 310, 346
---- числа хромосом 53, 63, 65
Редупликация конвариантная 6, 48
Рекапитуляция 10, 172, 406, 407, 409
Рекомбинация 45–47
Репликация 25
Репродукция 312
Рептилии 45, 404

Ретардация 404
Ретрактор 239
---- личиночный 235
Рецепторы 11
Ришта 385
Розетка 207
Розетки 288
---- желточные **290**
Рострум **268**
Рот первичный 81, 89
Ручейники 314, 344
Рыбы 89, 169, 184, 196, 241, 242, 370, 375, 376, 380, 399
---- карповые 173
---- костистые 45

С

Саккулина 269, 271, 400
Самооплодотворение 44, 47, 129, 173, 179
Саранча 121, 312
Саранчовые 36, 42, 312, 315, 333, 337, 389
Саркодовые 50, 52
Свайник двенадцатиперстной кишки 384
Сверчки 42, 333, 335
Светляк 126
Свинья 196, 380, 381, 384
Сегмент 113, 250, 263, 283, **286**, 302, 359, 360
---- анальный **304**, 307
---- антеннальный **257**, 317
---- брюшной 126
---- генитальный **304**
---- грудной 331
---- лабиальный **306**, 307
---- лопасти головной 317
---- максилл **306**
---- мандибул **303**, 322
---- мандибулярный **257**, **304**, 317, 331
---- нижнегубной **316**
---- ногочелюстной **304**
---- педипальп 296
---- постларвальный 262, 263, **304**
---- постмаксиллярный 308, 309
---- преанальный 307
---- преантеннальный 262
---- предгенитальный **304**
---- премандибулярный **304**, **336**
---- промежуточный **281**, **286**
---- туловищный 322
---- хвостовой 318
---- хелицер 285, 296
Сегментация 89, 110, 113–115, 204, 214, 265, 266, 272, 277, 285, **286**, 296, 299, 302, **303**, **304**, **306**, 307–309, 315, 318, 322, 324, 328, 330, 331, **336**, 337, 341, 360, 388
Сегменты 112–115, 126, 204, 212–215, **219**, 251, 259, 262–266, 269, 272, 274, 276, 277, 282, 285, 286, 291, 296, 299, 302, 305, 307–309, 317, 322–325, 331, **336**, 337, 339, 345, 347, 348
---- абдоминальные **290**, 318, 406
---- антенн 308
---- брюшные 318, 322, 323, 331, **336**, 339
---- вторичные 360
---- головные 302, 337
---- гомологичные 300
---- гомономные 276
---- грудные 318, 328, 330, 331, **336**, 339
---- задние 388
---- имагинальные 111
---- ларвальные **111**, 112, **113**, 114, 115, 214, 262, 263, 277–279, 282, 286, 296, 299, 302, 388, 392
---- личиночные 111, 113
---- максилл **303**, 308, 331
---- максиллярные **304**, 317
---- мандибул 308
---- мезодермальные 111, 296
---- метанауплиальные 263
---- науплиальные 263
---- ногочелюстей **303**
---- педипальп 296
---- постларвальные 110, **111**, 112, **113**, 114, 115, 214, 262, 263, 277–279, 282, 286, 296, 299, 302, 360, 388
---- постцефалические 277
---- тарзальные **125**
---- торакальные 277, **290**, 317, 406
---- туловищные 212, 276, 301, 302, **304**, 307, 309, 337, 388
---- хвостовые 302
---- челюстные 114, 307, 336, 337
---- щетинконосные 112
Сегрегация
---- ооплазматическая 205
---- ооплазмы 409
Семяприёмник 38–40, 43, 158, 173, 215, 287, 305

Сеноеды 314, 337, 338, 341
Сенокосцы 299
Септы 150, **151**, 152, 360
---- гастральные 152
---- мезодермальные 360
Сероза 36, 37, 115, **117**, 118, **119**, 120, 284, **285**, 287, 299, 325, 330, **331**, **340**, 341, 345, 348, 400, 404
Сетчатокрылые 116, 314, 317, 344
Симфилоподобные 301
Симфилы 300, 305
Сингамия 50
Синергетика 14
Синзооспора 90
Синкарион 25
Синтомия 20, 22
Синус половой **147**, 148
Синцитий 196, 305, 327
---- желточный 166, **167**, 245, 330, 331, 333, 344
Сипункулиды 95, 389
Система Дженнингса 193
Сифон 234
Сифонофоры 102, 138, 139, 147, 368, 391
Сифонула 145, **146**, 391
Складка 259, 352, 361
---- амниотическая 284, **285**, 325, 330
---- головная 118
---- кольцевая 234, 350, 354
---- круговая 118
---- мантийная 231, 239, 242, 243, 247, **354**, 355
---- плавниковая **246**
---- хвостовая 118, 330
Склеробласты 134, 151
Сколекс 29, **30**, 179, 184, 185, 381
Сколопендра 41, 300, 302, **304**, 308
Скорпион индийский 74, 282, 287
Скорпионницы 313, 314
Скорпионы 37, 39, 41, 120, 282, 283, **285**, 286, 287, 298–300, 347, 407
---- тропические 399
Скот крупный рогатый 376, 381
Скребни 99, 104, 196–198, 363, 364, 386, 399
Скрыточелюстные 321
Скутум **268**
Собака 381, 382
Солитёр
---- бычий 184, 380
---- свиной 184, 380
Солнечник 17, **18**, 26, 49, 52, 65, **67**
Сольпуги 39, 282
Соматобласт 94, 99, 105, 112–114, **206**, 207, 208, 216, **217**, 220, 222, 223, 237
Сомиты 84, 111, 113, 214, 218, 279, 296, 322, 325, 330, 337
---- ларвальные 279
---- мезодермальные 113, 114, 307, 328
---- постларвальные 279
Сосальщик печёночный **176**, 394
Сосальщики 104, 173, 177, 370, 394, 399
---- дигенетические 173, 370, 372, 401
---- живородящие 169
---- моногенетические 169, 370, 401
Спайник парадоксальный 173
Сперматофор 39–43, 215, 244, 252, 294, 305
Сперматоциста 130
Спермотека 42
Спикулы 129, **132**, 134, **135**
Спирохеты 293
Спорobласт 58, **61**
Споровики 20, 55, 63
Спорогония 20–22, 50, 55, 58, 63
Спорозоит 20, 55, **56**, **57**, 58, **59–62**, 63, **64**
Споросак 365
Спороциста **61**, 174, **175**, 176–178, 372, **373**, 374, 378, 383, 394, 399
Спороциты 19
Споруляция 16, 20
Способ
---- деламинационный **84**
---- инвагинационный 103
---- кавитационный 84
---- пролиферационный **84**
---- схизоцельный 352
---- телобластический 82, 83, **84**, 89, 105, **106**, 107, 186, 245, 262
---- шизоцельный 84, 89, 105
---- энтероцельный 82, **84**, 89, 106, **107**, 109, 359, 361
---- эпителиальный 107
Стадии 295, **326**
---- голасписовые 277
---- личиночные 178, 265, 277, **278**, 297, 346, 380, 399, 406
---- мерасписовые 277
---- метанауплиальные 272, 392
---- науплиальные 263, 272, 392
---- нимфальные 297, 298, 346

---- паразитические 383
---- пелагические 406
---- постэмбриональные 275, 292
---- преэритроцитарные **57**
---- пузырчатые 29
---- свободноживущие 178, 275, 383
---- эмбриональные **132**
---- эритроцитарные **57**
Стадия 135
---- амебоидноподвижная 229
---- анапротаспидная 277
---- бродяжки 71
---- декаподитная 274
---- имагинальная 123, 293
---- копеподитная 271, 274
---- личиночная 29, 86, 121, 177, 248, 265, 272, **281**, 297, 381
---- метапротаспидная 277
---- мизидная 265, 272
---- нимфальная 297
---- нимфы 293, 297
---- пелагическая 152, 212, 214
---- полипоидная 138, 364
---- пузырчатая 381
---- свободноживущая 380
---- циприсовидная 392
---- цистаканта 386
---- эмбриональная 86, 135
---- ювенильная 123, 212
Статобласты 16
Статоцист 234, 239, **240**, **241**, 243, **246**, 247
Створки оболочки 49
Стебелёк
---- желудочный 367
---- прикрепительный 72
---- сперматофора 41
Стернит 42, 43
Стерробластула **102**, 141, **143**, 196, 207, 220, **221**, 229, 237, 255
---- неравномерная **102**, 207, 255
Стилет **178**, 378
Столон 145, **146**, 147, 368
Стоматобластула 71
Стоматобласты 229
Стомобластула 131, **132**, **133**
Стомодеум **113**, **119**, 189, **190**, **202**, **209**, 211, 212, 216, **227**, 237, 239, **240**, 247, **257**, 259, **260**, **262**, **280**, 307, 309, **317**, 352, **353**, 355
Стрекающие 137, 138, 153, 154, 157
Стрекозы 42, 116, **117**, 311, 313, 318, 327, 330, **331**, 333, 379
Стробила 149, 382
---- монодискная 149
---- полидискная 149
Стробиляция 27, 29, **30**, 32, 149, 184, **366**, 367, 383
---- монодискная 368
Субимаго 328, 329
Султанчик чувствительный 162, 227, 355
Сумка
---- выводковая 243, 252, 350
---- инкубационная 269
---- околосердечная 400
Схизогония 20
Сцифистома 29, **30**, 149, **366**
Сцифозои 147
Сцифомедузы 29, 103, 104, 147, 148, **366**
---- одиночные 154
Сцифополип 366

Т

Тагма 296, 323, 324, 341, 343, 347
Тагматизация 301, 322, 347
Таракан 36, 42, 311, 313, 333, 335, 337
Тараканoвые 332
Тека 137
Телитокия 44, 45
Тело
---- жёлтое 313
---- жировое **119**, 126, 197, 305, 312, 346, 386
---- парануклеарное 345
---- плазматическое 52
---- прилежащее 126
Телобласты 83, 94, 105, **106**, 112, 208, 209, 216, 218–220, **221**, **222**, 223, 258, **262**, 263, **397**
Телопор 279, **280**
Телосома 359, **360**
Телотрох **209**, 211
Тельсон 272, **273**, 276, 282
Тельца
---- направительные 139
---- редукционные 139, **181**
---- светопреломляющие 211
Тельце
---- краевое 366
---- кровяное **59**, **62**, 122

---- полярное 345
---- редукционное 34, **164**
Теория
---- гастреи 90
---- гаструляции 102
---- гетерономности метамерии 110, 111
---- жизни 9, 15
---- зародышевых листков 89, 91, 92, 102
---- мультифазной гаструляции 334
---- онтогенеза 8
---- параллелизма 403
---- происхождения многоклеточных 90
---- развития 372
---- синзооспоры 90
---- типов 403
---- фагоцителлы 90, 102
---- филэмбриогенезов 405, 409
---- целлюляризации 90
---- целома 108, 109
Тергит
---- склеротизованный 307
Термиты 312, 313, 332–335, 337
Тизануровые 321
Тироглифоидные 294, 297
Тиф клещевой возвратный 293
Тихоходки 347
Тли 47, 311, 338, 339, 389
---- бескрылые 341
Торакоподы 269
Торакс **268**, **273**, 276
Торнария 392
Тотипотентность 73
Трахейнодышащие 276, 300
Трематоды 173, 186, 364, 372, 374–380
Трилобиты 250, 276, 277, **278**, 281, 282, 299
Трипаносомы 50, 54, 63
Трипсы 311–313, 337, 338, 340, **342**, 343
Тритонимфа 297, 298, 323
Трихина 384
Трихоцеркария **178**
Трофамнион 400
Трофозоит 19, 50, 55
Трохобласты 208, 220, 227, **359**
Трохофора 86, 93, 94, **95**, **111**, 112, 168, 172, 186, 205, **206**, 207–209, **210**, 211, 212, **213**, 214, 221–225, **227**, 228, 231, **232**, 233, 248, 249, 348, 388, 389, 392, **393**, 395, 401, 402, 406
Трубки
---- овариальные 287
---- хитиновые 357
---- яйцевые 324
Трутни 311
Турбеллярии 31, 78, 97, **98**, 108, 162, 172, 223, 369
---- бескишечные 91, 158, 159, 163, 168, 185, 186, 370, 401
---- многоветвистые 401
---- прямокишечные 369, 401
---- трёхветвистые 370, 401
Тяж
---- осевой 287
---- пупочный **117**
Тяжи
---- клеточные 107
---- плазматические 288, 294, 341
---- спонгиновые 129
---- цитоплазматические 250, 314

У

Угрица пшеничная 386
Уж 377
Узелок первичный **289**, **290**, **291**
Улитка-янтарка 376, 378
Улитки 228, 376, 378
Уроподы 272, **273**, 274
Утка домашняя 196
Уховёртка **117**, 314, 332–334
Учение
---- о филэмбриогенезах 408
---- эволюционное 403

Ф

Фагоцителла 90, 91, 102, 136
Фагоцитобласт 90–92, **103**, 136, 137
Фагоцитоз 122, 137, 138, 153
Фагоциты 108, 122
Фаза
---- гаплоидная 50, 63
---- диплоидная 50, 63
---- имагинальная 120, 122, 348, 402
---- имаго 332
---- крылатая 348
---- куколки 120, 123, 320, 343, 344, 402

---- куколочная 320
---- ларвальная 120
---- личинки 46, 331
---- личиночная 120, 321, **377**, 380–383, 389
---- онтогенеза 372, 383
---- онтогенетическая 321
---- постэмбриональная 320, 348, 372
---- преимагинальная 348
---- пупария 343
Фалангиды 282
Фасциола 372
Фенотип 9, 11, 13
Фиалопор **69**, 71, 131–133
Филамент
---- терминальный 313
---- фронтальный **268**
Филаменты 313, 404
Филлосома **275**
Филогенез 9–11, 403–405, 409
Филогения 408
---- беспозвоночных 408
---- хелицеровых 40
Филэмбриогенезы 10, 405–408, 410
Финна 29, 184, **185**, 380–383
Фолликул 229
---- яйцевой 283
Фораминиферы 21, 49, 63, 65, **66**
Формообразование 11, 108, 338
---- онтогенетическое 405
Форма
---- вегетативная **53**
---- личиночная 266, 392, 402
---- преювенильная 401
---- просветная 54
---- тканевая **53**
---- ювенильная 266, **267**, 272
Формы 395
---- аутбредные 47
---- ациклические 193
---- вегетативные 55
---- гермафродитные 199
---- гипогенетические 138, 141
---- гонохористические 44
---- гусеницеобразные 402
---- дициклические 193
---- живородящие 205, 213, 338, 344, 350
---- инбредные 47
---- камподеовидные 402
---- колониальные 49
---- личиночные 401, 402
---- макросферические 65, **66**
---- метагенетические 138
---- микросферические 65, **66**
---- моноциклические 193
---- паразитические 266, 271, 344
---- первичноводные 301
---- полициклические 193
---- червеобразные 402
---- эруковидные 402
Фотопериод 390
Фрагментация 27, 31, 32
Фуркоцеркария **178**

Х

Хальциды 312
Хелицеровые 40, 276, 299
Хелицеры **280**, 282, 285, **286**, **290**, 296
Хитон **225**
Хитоны 225
Хоаноциты 129, **132**
Хоботок **198**, 199, 234, 381, 385–387
Хорион 35, 36, **117**, **119**, 225, 244, 277, 278, 288, 293, 294, 297, 301, 305, 311, **314**, 315, 321, 322, 324, 328, 338, 344
Хрущи 36, 42
---- майские 312

Ц

Целобластула 100, 104, 130, 135, 141, 145, 148, 150, 164, 199, 202, 229, 237, 242, 255, 350, 352, 356
---- жгутиковая 109
---- неравномерная **102**, 207, 226
---- равномерная **102**, 207, 361
Целом 84, 89, 105, 108, 109, 204, 205, 212, 221, 223, 224, 310, 315, 346, 350, **354**, 355, 357, 360, 361, 392, **408**
Целомодукты 204, 355
Ценогенезы 404, 405
Центролецитальность яиц 310
Ценур 29, **30**, 184, **185**, 381, 383
Цепень карликовый 382
Церкария **175**, 177, **178**, 186, 372, **373**, 374–376, **377**, 378, **379**, 380, 383, 394, 399

Церки 307
Церкомер 184
Цестоды 179, 185, 186, 364, 381, 382
---- нерасчленённые 179
Цефализация 301, 347
Цефалоринхи 363
Цикада американская 389
Цикады 338
Цикл 54, 379
---- диксенный 375
---- жизненный 7, 8, **18**, 21, 22, 24, 25, 45, 48–50, **51–53**, 54, 55, 58, **61**, **62**, 63, **64**, 65, 68, 129, 138, 172, 173, 184, 186, 195, 343, 363–365, **366**, 367–370, **371**, 372, **373**, 374, 375, 378, 380, 382–384, 389, 390, 398
---- моноксенный 378
---- сезонный 389, 390
---- тетраксенный 376
---- триксенный 375, 376
---- ядерный 65
Цикл развития **54**, 369, 389
---- паразита малярийного **57**
---- простейших паразитических 54
Циклоп **183**, 184, 263, 380, 385
Циклофиллиды 179, 180, 184, 186
Циприс 269–271
Циста 16, 51, **53**, 54, 65, 72, 177, 242, 243, 380, 386
Цистакант 386
Цистид 350, 351
Цистицерк **30**, 184, **185**, 380, 383
Цистицеркоид 184, **185**, 381, 383
Цитогония агамная 69
Цитокинез 302
Цитостомы 24
Цифонаутес 350

Ч

Червецы 312, 338, **342**, 343
Черви 31, 35, 39, 78, 89, 112, **113**, 168, 177, 179, 183–185, 196, 197, 202, 204, 207, **210**, 212, **213**, 214–216, 219, 347, 369, 370, 374, 375, 381, 382, 388, 389, 395
---- брюхоресничные 384
---- дождевые 39, 43, 45, 216, 220, **222**, **397**, 401
---- звёздчатые 95
---- земляные 38
---- кольчатые 27, 31, 32, 83, 93, **95**, 104, 105, 108–111, 114, 168, 204, 223–225, 227, 237, 251, 252, 263, 300, 301, 305, 309, 347–349, 351, 360, 388, 392, **393**, 395–397, 401, 403, 406
---- круглые 35, 73, 78, 83, 98, 187, 192, 248, 384, 385, 396
---- ленточные 29, 104, 179, 184–186, 380, 382
---- малощетинковые **82**, 104, 107, 111, 114, 215, 222, 388, 389, 396, 401
---- многощетинковые **111**, 112, 204, 205, 209, 216, 388, 389, **393**, 401
---- морские 391
---- низшие 209, 403
---- паразитические 172, 383
---- плоские 27, 32, 73, 76, 89, 95, 97, 98, 104, 108, 158, 172, 185, 186, 211, 223, 369, 370, 383, 391, 396, 399, 401
---- почвенные 374
---- раздельнополые 196
---- ресничные 158, 161, 168, 369, 392
---- свободноживущие 95, 369, 370
---- эндопаразитические 196
Черепаха 89
Чешуекрылые 314, 344
Членистоногие 16, 35–39, 44, 75, 83, 89, 98–100, 104, 111, 114, 120, 198, 250, 251, 254, 263, 276, 294, 299, 300, 310, 347–349, 363, 386, 399, 402, 403
---- водные 43
---- высшие наземные 37
---- наземные 35, 38, 43, 276
---- низшие 41
---- низшие наземные 37, 39
---- почвенные 40
Членистые 43, 403

Ш

Шар
---- зародышевый **379**
---- студенистый 23
Шары
---- желточные 328, 330
---- зародышевые 177
---- овариальные 196
Шелкопряд
---- непарный 35

---- сосновый 390
---- тутовый **128**, 389
Шизогония 16, 20, 21, 55, **56**, **57**, 58, **59–62**, 63
Шизонты 21, 55, **56**, **57**, **61**
Шмель 385
Шнур ресничный 162, **201**, 357, 387
Шнуры
---- мерцательные 392
---- ресничные 395
---- студенистые 225

Щ

Щели жаберные 404
Щелкуны 36
Щетинки
---- головные 234
---- параподиальные 212
---- чувствительные **400**
Щетинкочелюстные 114, 361, 362
Щетинохвостки 321, 324, 325, 327, 335, 347
Щитки 35
Щитовки 338, 343
Щиток спинной 39
Щука **183**

Э

Эвглена 50
Эволюция 6, 8–12, 24, 35, 37, 43, 45, 48, 71, 89–91, 99, 100, 103, 135, 158, 179, 186, 214, 235, 248, 249, 251, 252, 254, 256, 263, 287, 300, 301, 310, 334, 347, 349, 363, 369, 375, 376, 378, 380, 402–406, 409
---- видов 12, 403, 407
---- гаструляции 89, 102, **105**
---- губок 137
---- дивергентная 168
---- дробления 89, 92, 99
---- мезодермы 115
---- морфологическая 407
---- независимая 287, 300
---- онтогенеза 6, 7, 11, 12, 48, 73, 85, 136, 137, 185, 223, 299, 300, 347, 349, **408**, 409, 410
---- паукообразных 36, 292
---- приспособительная 403
---- прогрессивная 409
---- сегментации 89
---- скорпионов 120
---- сравнительная 7
---- членистоногих 38, 120, 294, 348
---- эмбриогенезов 339
Эдеагус 42
Экдизон 126, 128
Экдистерон 125, 126, 128
Экзоскелет хитинизированный 349
Экзувий 270
Экосистема 9, 12, 13
Эксконъюганты 25
Экскурвация **70**, **71**, **132**, **133**
Эксцистирование **53**
Эктогнатные 321
Эктомезенхима 108, 112
Эктомезодерма 94, **160**, 161, 164, 186, 199, 211, 242
Эктопаразитизм 383, 386
Эктопаразиты 158,169, 386, 396
Эктоплазма 139, 155, 156
Эктосома 194, 195
Эктотелобласты 216, **259**, **262**
Эмбии 332, 333
Эмбриогенез 11, 32–34, 36, 73, 74, 86, 95, 129, 195, 215, 223, 233, 250, 259, 265, 271, 279, 282, 292, **306**, 307, 310, 321, 338, 339, 341, 345, 346, 378, 406, 407, 409, 410
Эмбриология 357, 410
---- сравнительная 89
Эмбрионизация 12, 48, 85, 207, 223, 231, 248, 251, 259, 265, 272, 275, 282, 292, 297–300, 305, 310, 347–349
Эмбриотека 145
Эмбриофор 179, **180**, 182, 183, 383
Эндомитоз 25, 49
Эндопаразитизм 370, 383
Эндопаразиты 158, 173, 234, 271
Эндоплазма 139, 155
Энергиды 288
---- дробления 76, **289**
Энтеробласты 208
---- вторичные 220
Энтобласты 99, 161
Энтогнатные 321
Энтомезенхима 108
Энтомезодерма 94, **119**, 159, 199, 208, 211, **316**
Энтомезостомодеум 189

Энтропия 14
Эпиболия **82**, **102**, 104, **105**, 134, **135**, 137, 145, 161, **172**, 186, 207, 220, 230, 237, 255, 334, 359
Эпидермис 124, **218**, 242
Эпиморфоз 33, 251, 265, 277, 282, 304, 324, 347, 348
Эписфера 112, 207, 209
Эпителий **57**, 58, 107, 243, 305, 309, 328, 334
---- воротничковый 131
---- герминативный 229, 283, 287
---- жгутиковый 134, **135**, 137, 141
---- желточный 115, **165**, 245
---- зачатковый 147, 236
---- кишечный **59**, 206, 234
---- мантии 243
---- покровный 137
---- ресничный 147, 372, 383
---- трубкообразный 124
---- фолликулярный 35, 244, 313, **314**
---- целомический 204, 350, 352, 355
---- эктодермальный 111
Эутелия 192, 384
Эфира 29, **30**, 149, **366,** 367
Эхинококк 29, **30**, 184, **185**, 381, 383
---- альвеолярный 381
Эхиноплутеус 392, **394**
Эхиуриды 389

Я

Яйцевые трубки 313, **314**, 315, 324
Яйцееды 37
Яйцеживорождение 37, 228, 311, 333
Яйцекладущие 35, 129, 158, 193, 228, 277, 287, 311, 338, 344, 350, 355
Ямка бластопоральная **257**, 288, 298
Ящерица **59**

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ И ТЕРМИНОВ

A

Acanthobdella pelidina 401
Acanthocephala 196, 386
Acanthocystis 17
---- aculeata **18**
Acari 293
Acariformes 294, 296, 297
Achatina 233
Aclitellata 204
Aclocia 129
Acmaea 228, 231, 235, 249
Acoela 91, 97, 98, 158, 161, 370, 401
Acoelomata 89
Acridoidea 42
Actinia equina 150
Actiniaria 154
Actiniidae 29
Actinophrys 52, 63
Actinopoda 52
Adamsia palliata 150, 152
Aedeagus 42
Aegineta 102
Aeginetidae 102
Aeginopsis 102
Aequorea 103
Agelena labyrinthica **291**, **292**
Aggregata 55, 58
---- eberthi **61**
Aglaophenia
---- helleri 141
---- pluma 141
Aiptasia **153**
Aiptasiidae 31
Alaria 375, 376
Alcyonidium 350
---- polyporum **351**
Allolobophora **222**
Alveococcus multilocularis 381
Ammophila 37
Amoeba 49, 52
Amphicora 205, 213, 388
Amphipoda 262, 275
Amphisbaenia 139
Amphitrite 208
Anacanthotermes **336**
Anaspides 253, 256
Ancylostoma
---- duodenale 384
Ancylus 236

Androctonus ornatus 284
Angitia 344
Anguina tritici 386
Annelida 27, 204, 223, 301, 388, 389, 401
Anodonta 237, **241**, 399
---- celensis **400**
Anostraca 266
Antedon rosacea **394**
Anthozoa 29, 31, 138, 149, 154, 368
Aphidius 37
Aphroditidae **393**
Apterygota 41, 321, 402
Arachnoidea 276, 282
Aranei 287
Araneina 39
Archigetes 363, 382
Archipsocus 341
Archoophora 158, 159, 168
Arenicola **111**, 207, 208
---- cristata 205, **208**
---- marina 205
Arenicolidae 111, **393**
Argas 293
Argasidae 293
Argonauta 244
Argyrotheca 352, 355
---- neapolitana **354**
Aricidae 111
Arion 229, 233
Artemia **261**, 266
---- salina **257**, 355
Arthropoda 16, 250, 271, 310
Ascaridia galli 191
Ascaridida 191
Ascaris lumbricoides 384
Ascothoracida 255
Asellus 262
---- aquaticus **262**
Asplanchna 193
---- sieboldi **194**
Astacus 258
---- fluviatilis **260**
Astrosiga radiata **67**
Asymphylodora progenetica 378
Ataxbonzi 297
Atelocerata 310
Atlanta 231
Aurelia 108, 149
---- aurita 103, **366**
---- flavidula 103
---- limbata **30**, 149
---- marginalis 103
Axinella 134

B

Baerietta diana **182**
Balanus 100, 392
---- balanoides **268**, 269
Bdelloidea 45
Beroë ovata 155
Bilateralia 88
Bilateria **408**
Bimastus constrictus 215, 220, **221**, **397**
Birgus 406, 407
---- latro 406
Bithynia 229, 232, 378
---- ventricosa 228
Bivalvia 236
Blackwelderia quadrata **278**
Bodo 49, 52, 63
Bolina 157
---- hydatina 369
Bolocera **151**
---- tuediae 150, 152
Boophilus 296
---- calcaratus 294
Boschmaella 271
Bothromesostoma 163
Bothryocephalus rugosus 179, **180**, 183
Brachiopoda 352
Branchiata 251
Branchiobdella astaci 396
Branchipus 254, 255
Bryozoa 350
Bugula plumose **351**
Bunocotyle progenetica 378
Bunocotylinae 378
Bunodactis stella 150
Bursa 233
Buthus quinquestriatus 284

C

Cadlina laevis 229
Calcarea 129

Callianira bialata **155**
Caloglyphus 293
Calycophorae 139, 146
Campanula **153**
Campanularia 102
Campodea 41, 402
Capitella 213, 388
Capitellidae **393**
Caprella 254
Caraphractus 37
Carausius **336**
Caridina 254
Caryophyllaeidea 179
Cassida 36
Cassiopeia 149
---- xamachana149
Cecropia 126
Cephalopoda 244, 248
Cephalothrix **201**
---- rufifrons 199
Ceratium 16
Cercaria astrachanica **178**
Cerebratulus marginatus **200**
Cereus pedunculata 150
Cerianthus
---- lloydi 150
---- membranaceus 150
Cestodes 29, 158, 179, 186, 380, 383
Cestus veneris 157
Chaetognatha 361
Chaetopteridae **393**
Chaetopterus 205
Chalicodoma 37
Chalinula 134
Charybdaea 148
Cheilostomata 350
Chelicerata 276, 299
Cheyletus eruditus 294, 295
Chilopoda 40, 300, 301, 305, 307, 310
Chiton 249
Chlamydomonas **52**, 53
---- nasuta **17**, 52
Chlorogaster 271
Chordata 16
Chrysaora 108
Chrysomonadina **67**
Chthamalophilus 271
Ciliophora 20
Cimex lectularius 43
Cirripedia 255, 259, 267
Cladocera 252, 254
Clamydobotrys
---- gracilis **22**
---- stellata **22**
Clathrina **130**, 135, 136
---- blanca **131**, **132**
---- reticulum **131**
Clava
---- multicornis **82**, 138
---- squamata 102
Cliona 129
Clitellata 204
Clitellum 215
Clumenella 213
---- torquata 212
Clytia **142**
---- flavidula **103**, **140**, **142**
---- viridicans **103**, **142**
Cnidaria 27, 96, 97, 137, 138, 153, 157, 364
Coccidiomorpha 20
Coelenterata 137, 223
Coelomata 89
Coeloplana 154, 155, 157
Coenobita 406
Coenobitidae 406
Coleopteroidea 344
Collembola 120, 318, 321
Collozoum inerme **68**
Convoluta
---- convoluta 158
---- roscoffensis 158, 159
Copepoda 255, 266, 271
Cornacuspongia 129
Corpora allata 126, **128**
Coryne 141
Cotonaspis **319**
Craspedomonadina **67**
Crepidula 229, 230, 232, 235, 402
---- adunca 229
Crisia
---- eburnean **351**
Crustacea 251
Crustaceomorpha 251
Ctenodrilus
---- branchiatus 213
---- serratus **32**

Ctenophora 154, 157, 369
Ctenophoraria 154
Ctenostomata 350
Culex 345
Culicoides nubeculosus 42
Cumacea 262, 275
Cunina proboscidae 368
Cunocantha octonaria 367
Cupiennius salei 288, **290**
Cyanea 149
---- capillata **147**, 148
Cyclophyllidea **30**, 179, **182**, **185**, 383
Cycloposthium **25**
Cyclops 99, 255, **264**
---- viridis **256**
Cyphonautes **351**
Cyprideis 254, 256, 259, **261**
Cypris 99, 251, 254, 255, 266
Cystonectae 146

D

Dacus 345, 346
Daphnia 254, 256
Decapoda 244, 262, 272, 406
Demospongia 129, 137
Dendrocoelum lacteum 163, 166, **167**
Dentalium **226**, **227**, 229, 249
Deuterostomia 89, 100, 360
Dibranchiata 244
Dicrocoelium 364
---- lanceatum 376
Dinobryon sertularia **67**
Dinophilus 205
Diopisthoporus 158
Diorchis diana **182**
Diotocardia 224, 235, 236
Diphyllobothrium 364
---- latum 183, 380
Diplodiscus subclavata **178**
Diplopoda 300, 301, 308–310, 402
Diplostomatidae 376
Diplostomidae 380
Diplozoon
---- paradoxum 173
Diplura 321, 324
Diptera 315
Dipylidium caninum 184
Disconanthae 147
Disomidae **393**
Distomum **174**
Dracunculus medinensis 385
Dreissena 237
---- polymorpha 237, **238**, 391
Drepanophorus spectabilis **202**
Dromia **99**, 100
Drosophila **123**, **124**, 346
Dynamena pumila 141

E

Ecardines 352, 353, 355
Echinococcus 364
---- granulosus 381
Echinodermata 27, 355
Ectopleura dumortieri 141
Edwardsia 150
Eimeria 49, 55, 65
---- schubergi **56**
Eimeridea 55
Eisenia foetida 215, 220

Electra
---- monostachys 350
---- pilosa 350
Embia **335**
Enchytraeidae 215, 401
Endopterygota 344
Enoplida 191
Enterobius vermicularis 384
Enteroxenos 234
Enterozoa 92
Entocolax 234
Entognatha 321
Ephemeroptera 327
Ephydatia 134, 135, 137
---- fluviatilis **28**
Epiactis prolifera 150
Epiophlebia 330, **331**
Eucharis 157
---- multicornis 369
Eudendrium 103
---- racemosus 141
Eudorina 69
Euglena 49, 52, 63
Euglypha 16, **17**

Eugregarinae 63
Eunice 38
---- cobiensis 205
Eupagurus 100
Euphausia **99**
Euphausiacea 253
Eupomatus **113**, 207
Eurytoma 37, 344
Euscorpius 284
---- carpathicus **284**, **286**
Exopterygota 332

F

Farella repens 350
Fasciola hepatica 173, **176**, **373**
Flustrella 350
---- hispida 350
Foraminifera 65
Forma magna **53**
Forma minuta **53**, 54
Fulgur 228–230, 232, 402
---- carica 229
Fungia 368
Funiculina 150
---- quadrangularis 150
Fusus 231, 402

G

Gammarus 254
---- pulex 258
Gasterosiphon 234
Gastropoda 224, 228–230, 232–236, 374
Gastrotricha 384
Geophilomorpha 41
Geophilus 41, 302, **303**
Geryonia 103, 368
---- proboscidalis 145
Giganthorhynchus gigas 196
Glomeridae 40
Glomeris 308
Glossiphonidae 401
Gonactiniidae 31
Gonionemus
---- murbachi 141
---- vertens 141, **143**
Gonothyrea loveni **29**, **144**
Gorgodera pagenstecheri **178**
Gregarinia 20
Gymnolaemata 350
Gymnophallidae **178**
Gyrodactylidae 372
Gyrodactylus 169, 171, 372
---- elegans **172**, 370

H

Haemoproteus columbae **62**
Haemosporidia 55, 58
Haematococcus **20**
Halcampa duodecimcirrata 150
Haliclona 134, 135
Haliclystus 148, 367
---- octoradiatus 148
Haliotis 228, 231, 235
Halisarca 135, 136
Hanseniella **306**
Harmothoë imbricate 212
Helix 229
Hemiclepsis marginata 58
Hemimetabola 42, 318, 327, 332, 344, 402
Hemimysis 262
---- lamornae 258, **259**
Hemioniscus 255
---- balani 254
Hemipteroidea 332, 337, **342**, 343
Hemiuridae 376
Heptacarpus 262
---- rectirostris **262**
Heterocoela 131, 136
Heterodera schachtii 385
Heterometrus 287
Hexacorallia 137
Hexactinellida 129
Hippospongia communis 130
Hirudinea 204
Holometabola 42, 318, 327, 344, 346, 396, 398, 402
Holopedium 254, 256
---- gibberum **253**
Holoplana **161**
---- inquilina **98**, 159, **160**
---- reticulata 159
Homocoela 130, 131

Hormurus 287
Hydra **408**
Hydrachnellae 298
Hydractinia echinata 141
Hydrida 138, 145, 154
Hydrobia 378
Hydroidea 138
Hydroides uncinatus **111**
Hydrophilus 344
Hydrozoa 29, 137, 138, 145, 153, 364
Hymenolepis
---- cantaniata **185**
---- nana 184, 363, 382

I

Ichtyobdellidae 401
Infusoria 24, 72
Insecta 301, 311, 389
Irona 258, 262
Ischnothele karschi 288
Ischnurus 287
Isopoda 43, 254, 262, 275
Isotoma cinerea 315
Ixodes 294
Ixodidae 293
Ixodides 36

J

Jaera 262
---- marina 254, **255**, 258
Janetosphaera aurea **23**
Julidae 309
Julus 308, 309

K

Kentron 270
Knemidocoptes 296
---- mutans 294

L

Lamellibranchia 236
Lamellibranchiata 237
Lampetia 155
Lankesterella minima 58, **60**
Latrodectus 288
Lecithodendriidae 375
Lecithoepitheliata 158, 162, 163
Leishmania 49, 54
Lema 345
Lepas 100
Lepidonotus 207
Lepocreadidae **178**
Leptodora 99
---- hyalina 254
Leptolida 103, 138
Leptoplanidae 396
Leptostraca 262, 275
Leptosynapta inhaerens **394**
Leucochloridium 378
---- paradoxum 376
Leucosolenia **131**
---- botryoides **28**, **132**
Ligula 179, 364
Limax 229, 233
Limicola 215, 216
Limnadia 266, **267**
Limulus **281**
---- moluccanus **280**
Linerges 148, 149
---- mercurius **148**
Lineus 401
---- desori 199, 387
---- ruber 199, 387, 388, 398, 401
Lingula anatina **353**
Liponyssus saurarum **59**
Liriope mucronata 145
Lithobius 305
Litomastix 344
Littorina 232, 235, 376
---- obtusata 232
---- saxatilis 228
Loligo 247
---- pealei **76**
---- vulgaris 244, **246**
Longidorus elongatus 187
Lophocalyx philippinensis **28**
Loricata 224, 225
Lumbricidae 38, 220
Lumbriconereis 212, 213
Lumbricus **222**

Lymnaea 229, 233
Lynchia maura **62**

M

Machilis **326**
Macracanthorhynchus hirudinaceus 196, **197**, **198**
Macrostomida 31, 97, 158, 159
Magelonidae **393**
Malacobdella grossa 387
Malacostraca 262
Manayunkia 388
Manduca 125
Margelopsis haeckeli 138
Marinogammarus 254
Mecopteroidea 344
Megadenus 234
Megadrili 401
Meloidogyne incognita 385
Membranipora membranacea 350
Mesostoma 163
Metazoa 18, 27, 29, 31, 38, 44, 69, 72, 73, 86, **87**, 88–90, 92, 93, **96**, 136, 223, 363, 401
Metridium dianthus 152
Miastor 312
Microphallidae 376
Microstomum lineare 369
Mitrocoma annae **140**
Mollusca 16, 224, 248
Moniezia 182
---- expansa **182**
Monocelis 163, 166
---- fusca 162, **164**, **165**
Monogenea 158, 370
Monogenoidea 158, 169, 186, 383
Monoplacophora 224
Monotocardia 234
Mucronalia 234
Multiceps 364
Murex 233
Mutelidae 241
Myriapoda 40, 300
Myriotrochus 234
Mysidacea 262, 275
Mysis 100, 272
Myxilla 134, 135
---- rosacea **135**
Myxotheca 65
---- arenilega 63, **64**

N

Naididae 104, 215
Narcomedusae 367
Nassa 229, 402
Natica 402
Nautilus 235, 244
Neanthes 206
Nemathelminthes 16, 99, 187
Nematodes 192, 384
Nematomorpha 386
Nemertini 199, 386
Neoechinorhynchus rutili 196
Neoophora 158, 162, 168, 185, 186
Neoptera 327, 332
Neorhabdocoela 158, 162, 163
Nephthydidae **393**
Nereidae 214, **393**
Neritina 232
Neuropteroidea 42, 344
Nothria 212
Nucella 233
Nucula 239

O

Oceania **77**, 145
---- armata **140**, 141
Octopoda 244, 247
Octopus **116**, **247**
---- vulgaris 247
Ocythoe 244
Odonatoptera 327, 330
Odostomia 233
Olenus **278**
Oligobrachia webbi 357
Oligochaeta 204, 215, 388, 401
Oligochoerus limnophilus 159
Opalinida 49
Ophiuridae 29
Opisthobranchia 228
Opisthorchis 364
---- felineus 372, **373**
Oribatidae 39, 41, 294

Ornithodorus 293, 296
---- moubata 294
Orthoptera 42
Orthopteroidea 332, 333
Ostracoda 266
Ostrea 237, 239

P

Pachiulus 309
Pachycerianthus **152**
---- multiplicatus 150
Paguridae 406
Palaeoptera 327
Pandorina 69, 71
Paracineta **19**
Paragonimus 364
---- kellikotti **175**
Paralepoderma
---- brumpti 376
---- progenetica 378
Paraneoptera 332
Parascaris equorum 187, **188**, **190**
Parasitiformes 294, 297, 298
Paravortex 163
---- cardii 162
Parenteroxenos 234
Paricterotaenia porosa **182**
Parorchis acanthus 378, **379**
Parthenope **274**
Patella 228, 229, 231, **232**, 233, 249
Pauropoda 300, 301
Pectinariidae **393**
Pediculopsis 294–297
---- graminum 294, 297
Pelagia 108, 367
Pelmatohydra oligactis 364, **365**
Peltogaster 271
Penaeus 265, 272, **273**
Pergamasus 294
Peritricha 65, 72
Petrobius **326**
Phylactolaemata 350
Phyllodecta 345
Phyllodocidae **393**
Phyllopoda 266
Phylontus 344
Physa 229, 233, 236
Physalia 146
Physophorae 139, 145, **146**
Phytomastigina 65
Phytomonadida **23**
Phytomonadina 20, 22, 65, 69, 71, 72
Pileolaria 205
Placozoa 27
Plagiorchidae 380
Plagiostomum 163
Planocera **161**
---- inquilina **98**, **160**
---- reticulata 159
Planoctena 154
Planorbis 236
---- planorbis 378
Plasmodium 49, 55
---- vivax 55, **57**
Plathelminthes 27, 158, 185, 369, 383
Platygaster **319**, 345
Platygastrini **101**
Platynereis 207, 212
---- dumerilii 205
Platyrhacus 308, 309
Pleurobrachia pileus 157
Plumularia 102
Podarke 207, **209**
Podura 315, 321
Pogonophora 357
Polychaeta 113, 204, **206**, 388
Polychoerus 159
Polyclada 97, 108, 158, 159, 208, 369, 391, 396, 401
Polydesmus 308, 309
Polygnotus minutus **46**
Polygordius 205, 211, **213**
Polymastigida 49
Polymorphus minutus 196
Polyneoptera 332
Polynoe 205
Polyorchis karafutoensis 141
Polyphemus 255
Polyplacophora 225
Polypodium 309
Polystoma integerrimum 169, **170**, **171**, 370, **371**
Polystomella 65
---- crispa 65, **66**
Polyxenia 102
Polyxenus 40, 41, 308

Pomatias elegans 228, 233
Pomatoceros **210**, 211
Pontania 36
Porifera 129
Porthetria dispar 35
Portunus 58
Prionchulus 191
Prolecithophora 158, 163
Prorhynchus stagnalis 162, 163
Proseriata 162, 163, 168
Prosobranchia 228, 229
Prosorhochmus viviparus 387, 388
Prostoma 388, 396
Protanthea **153**
---- simplex 150
Protodrilus 205
Protohydra 92
---- leuckarti **31**
Protomonadina **67**, 68
Protostomia 89, 100, 360
Protozoa 16, 20, 24, 48–50, **51**, 72, 73
Protura 321, 323
Pseudocybele nasuta **278**
Pseudophyllidea 179, 383
Psychidae 318
Pteronarcys **335**
Pterosagitta 361
Pterotrachea 231
Pterygota 327
Pulmonata 228, 231, 233, 235
Purpura 228

R

Radiata 88
Raphidiophrys elegans **67**
Rathkea 139
---- fasciculata **97**, **140**
Ratzia parva 377
Renilla 150
Rhabdias bufonis 187, 364, 374, 375
Rhabditida 191, 405
Rhabditis
---- brevispina 187
---- filiformis 187
Rhabdocoela 104, 401
Rhizocephala 269
Rhodnius 36
Rhynchelmis **82**
Rhysida 302, **304**
Rotatoria 384
Rotifera 193

S

Sacculina carcini 269, **270**, 400
Sagartia troglodytes 150, 152
Sagartiidae 29
Sagitta 361, **362**
Saltatoria 42
Scalpellum 100
Scaphopoda 226
Schellackia 55, 58
---- bolivari **59**
Schistocephalus 364
Schistocerca peregrina 312
Scolopendra 301, 302, 304
Scoloplos 207, **209**
---- armiger 212
Scorpiones 282, 283
Scorpionidae 287
Scutigerella 40
---- immaculate 307
Scutigeridae 41
Scyllarides astori **275**
Scyphozoa 29, 103, 138, 147, 154, 366, 367
Secernentea 405
Sepia 58, **61**, 247
Seriata 158, 162, 163
Serpulidae 214, **393**
Sialis 346
Siboglinum
---- caulleryi 357, 358, **359**
---- fiordicum 357, **358**, 359, **360**
Simocephalus 256
---- vetulus 254
Siphonanthae 145
Siphonophora 138, 145, 368
Solenogastres 224, 239
Solifugae 39
Solmundella 102, 145
Spadella 361
Sphaeriidae 237, 243
Sphaerium 236, 237
Sphaeroeca 68
Sphaerularia bombi 191, 385

Spionidae 214, **393**
Spiralia 83, 93, 95, 97, 98
Spirorbis 205
Spondylomoridae **22**
Spongia 27, 86, 129
Spongilla 134, 137
Sporozoa 20
Spumellaria **67**
Stephanoscyphus 149
---- planulophorus 367
Stilifer 234
Stomatopoda 251, 262
Strigeididae 376
Strongyloides stercoralis 364, 374, 375
Strongylosoma 308
Stylochus uniporus 159
Stylops 344
Succinea 378
Suctoria 18, 21
Sycandra **130**
Sycon 27, 129, 131, 135, 136
---- raphanus **130**, **133**, **134**
Syllidae 204
Symphila 40, 300, 301, 305, 307, 310
Sympodium coralloides 150, 152
Synapta digita **75**, 78
Synopeas **319**
---- rhanis **101**
Synura uvella **67**

T

Tachypodojulus 309
Taenia
---- elliptica 381
---- serrata 180, **181**
---- solium 380
Taeniarhynchus saginatus 380
Tanaidacea 262
Tegulorhynchia 355
Temnocephalida 158
Terebratella 352
Teredo 237
Terricola 215, 220
Tesseroscyphus eumedusoides 367
Testicardines 352, 354, 355
Tethya 129
Tetrabranchiata 244
Tetranychus urticae 294
Tetrastemma lacustris 199
Tetraxonida 129
Thecocarpus myriophyllum 141
Theridium 288
---- maculatum **289**
Thompsonia 271
Thysanura 41, 321, 324, **326**
Thysanurata 321
Tiara pileata **140**
Timarcha 344
Tjalfiella 157
---- tristoma 155
Tokophrya **19**
Tomocerus **101**
Tomopteris helgolandica 212
Toxoptera 339, **340**
Tracheata 300
Trachylida 138, 145
Trematoda 158, 173, 186, 370, 372, 383, 399
Trichinella spiralis 384
Triclada 104, 370, 398, 401
Tricladida 162, 163, 166, 168, 186
Trilobita 276
Tripedalia cystophora 367
Triphora 231
Trochozoa 43
Trochus **79**, 228, 229, **230**, 231, 235
Trombiculidae 41
Trombidiidae 298
Trypanosoma 49, 54
---- brucei gambiense **54**
---- lewisi **21**
Tubifex 215, 216, **218**, **219**
---- rivulorum **217**
Tubificidae 219
Tubularia 102, 138
---- ceratogyne 141
---- larynx 367
Turbellaria 158, 168, 369, 383
Turritopsis 141, 145, 367
---- nutricula 141
Tylenchida 191
Tyroglyphidae 294
Tyroglyphoidea 294
Tyroglyphus 296
---- noxius **295**

U

Unio 236, 237
Unionicola 297
Unionidae 241, 249
Urticina 150

V

Vallicula 154
Velella 147
Veloplacenta maculata 232
Velum 224
Virbius 253
Viviparus 229, 231, 232, 235
---- viviparus 104, 228, 229
Volvocidae 65, 68, 69
Volvocoidea 96
Volvox 22, 23, **68**, 69, **70**, 71, 96, 133, **408**
---- aureus **70**
---- globator **70**, **96**
---- minor **69**, 71
---- rousseletti **71**

W

Wuchereria bancrofti 385

X

Xiphosura 276, 278
Xylocopa 344

Y

Yoldia 239, **240**

Z

Zoanthella **153**
Zoanthina **153**
Zoobothryon 350
Zoothamnium arbuscula 72

ПРИЛОЖЕНИЕ

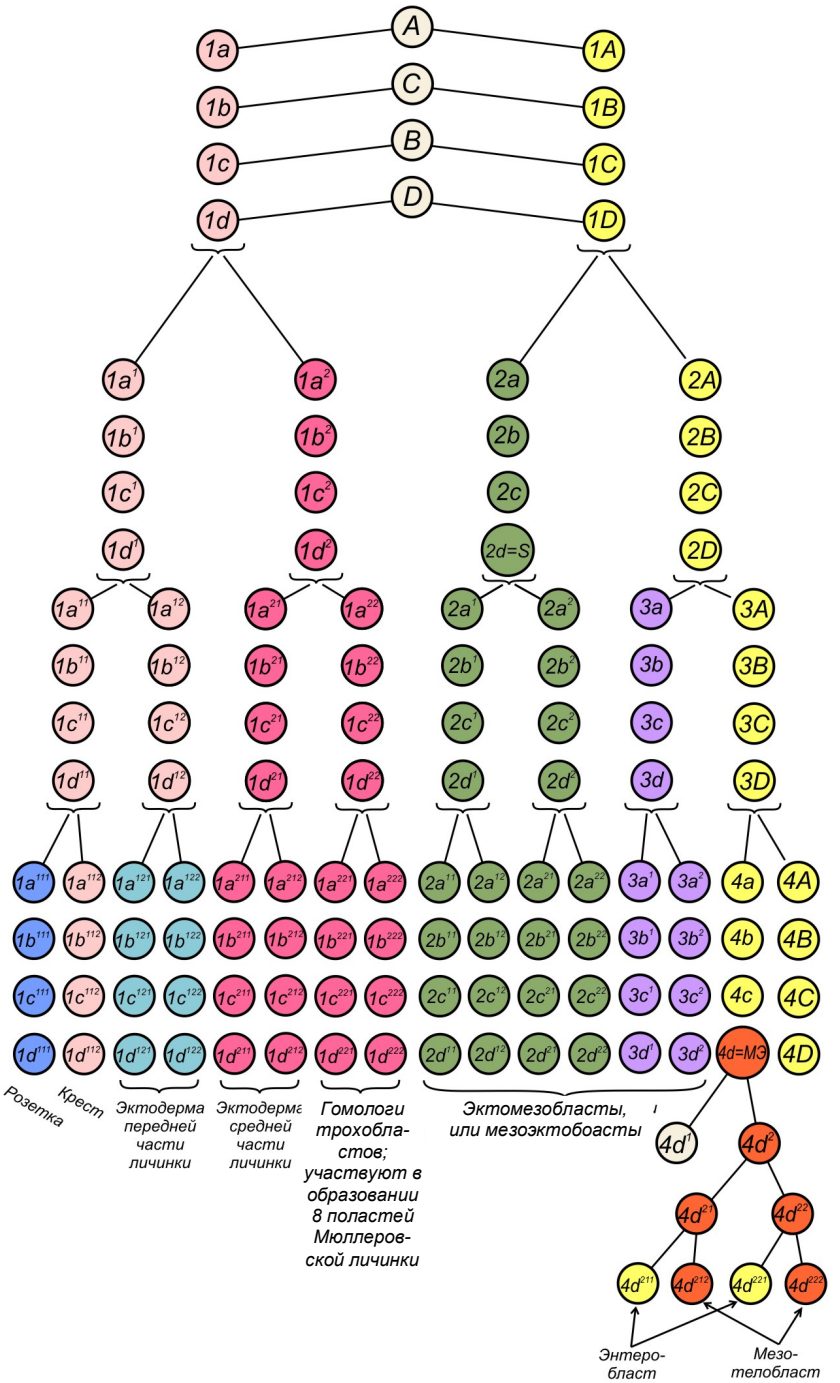
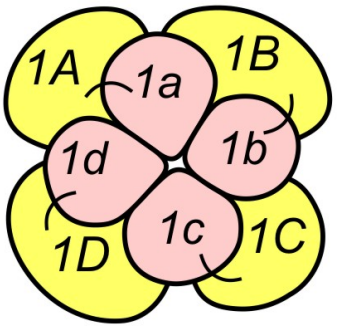
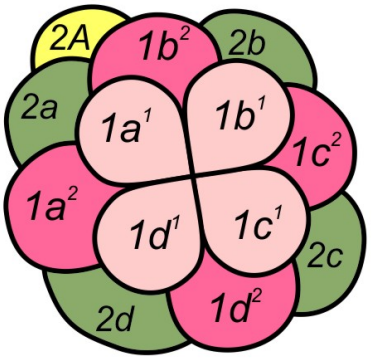


Таблица I. Схема дробления яйца Polyclada. $2d = S$ – I соматобласт, зачаток всей ларвальной эктомезодермы; *4a, 4b, 4c, 4A, 4B, 4C, 4D* – «питающие» клетки; $4d = \boldsymbol{м}$ – мезентобласт (II соматобласт)

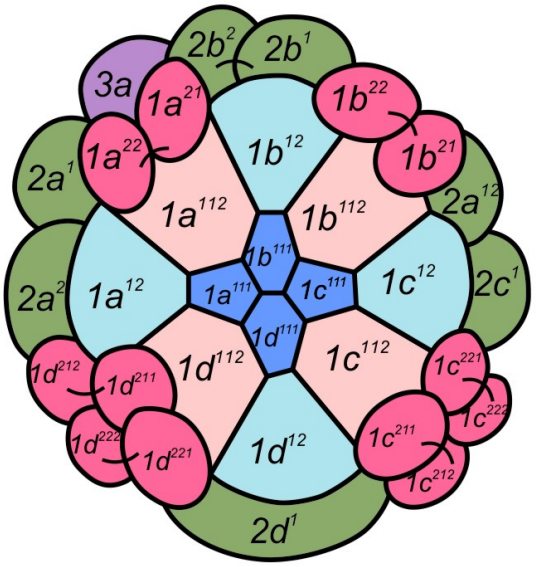
Стадия 8 бластомеров



Стадия 16 бластомеров



Стадия 32 бластомеров



Переход от стадии 32 до стадии 64 бластомеров с вегетативного полюса

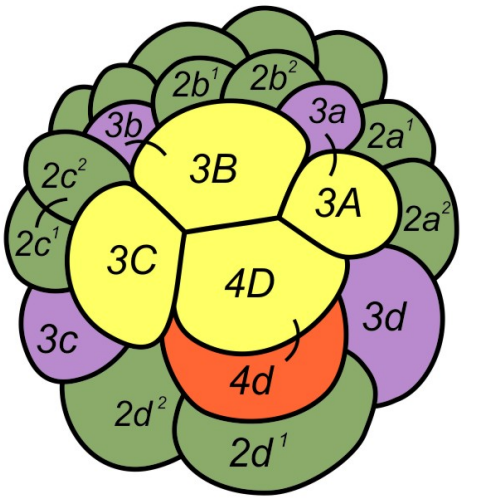


Таблица II. Дробление яйца Arenicola (Polychaeta)

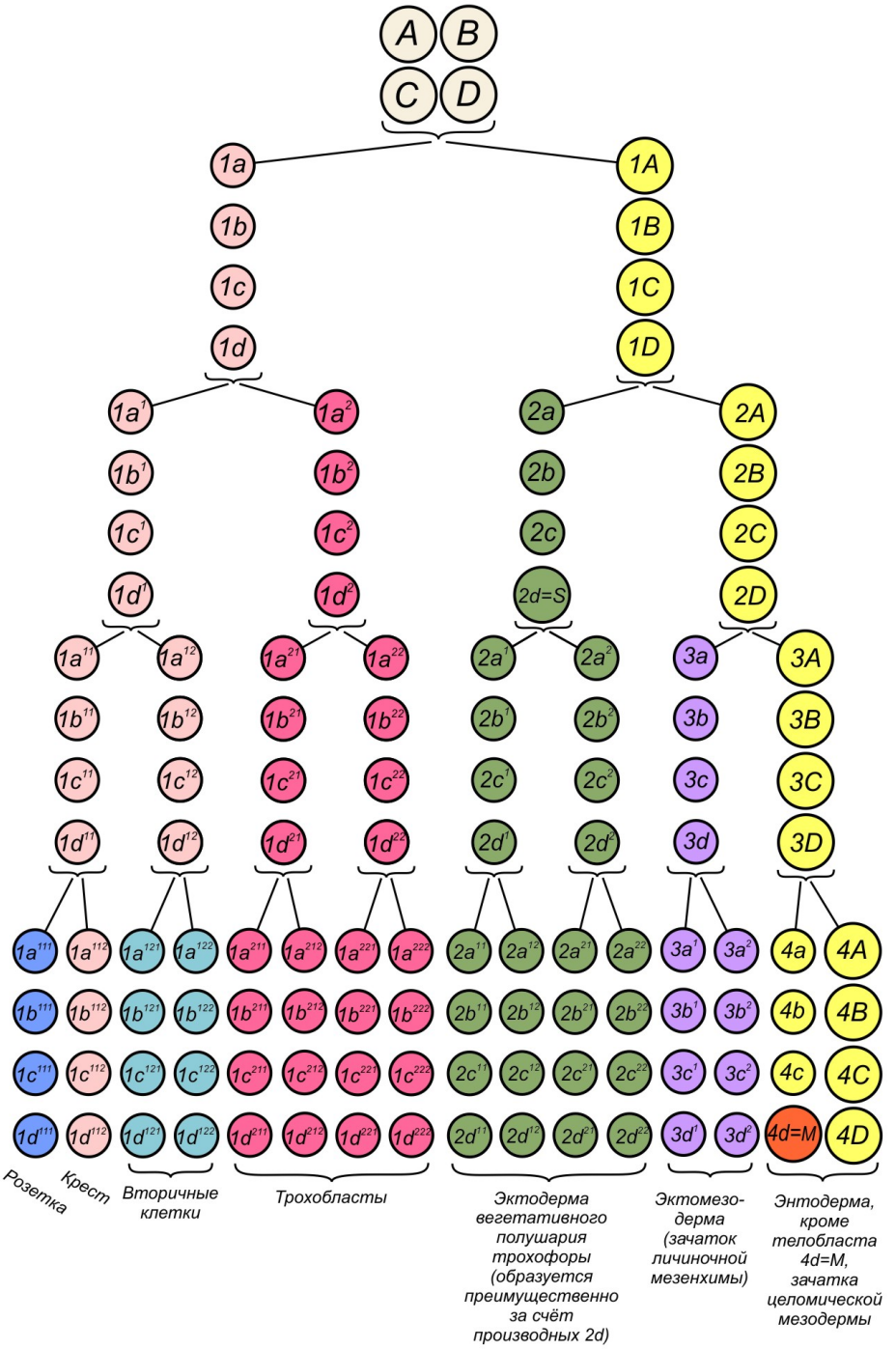


Таблица III. Схема дробления яйца Arenicola (Polychaeta)

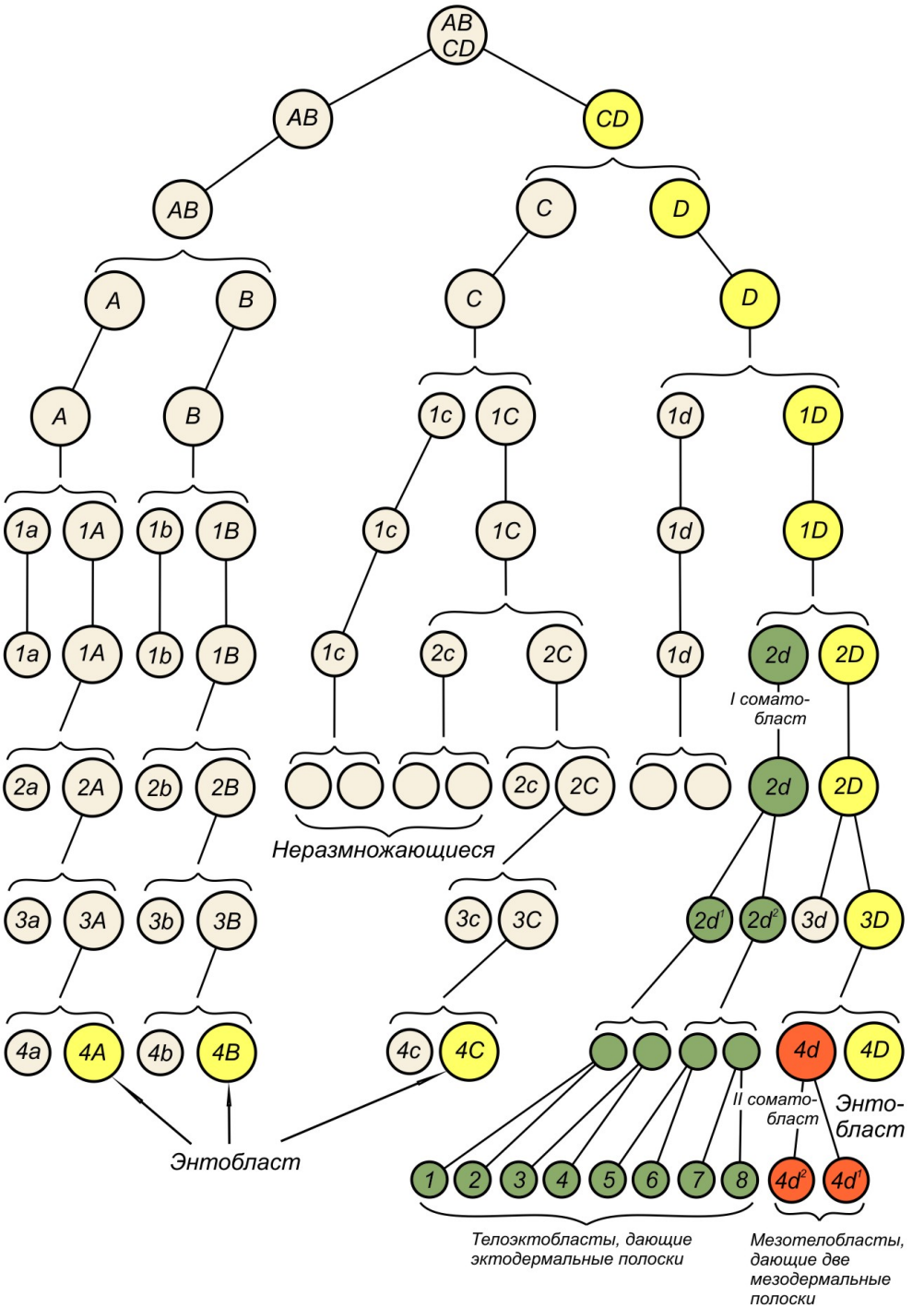


Таблица IV. Схема дробления яйца Tubifex (Oligochaeta)

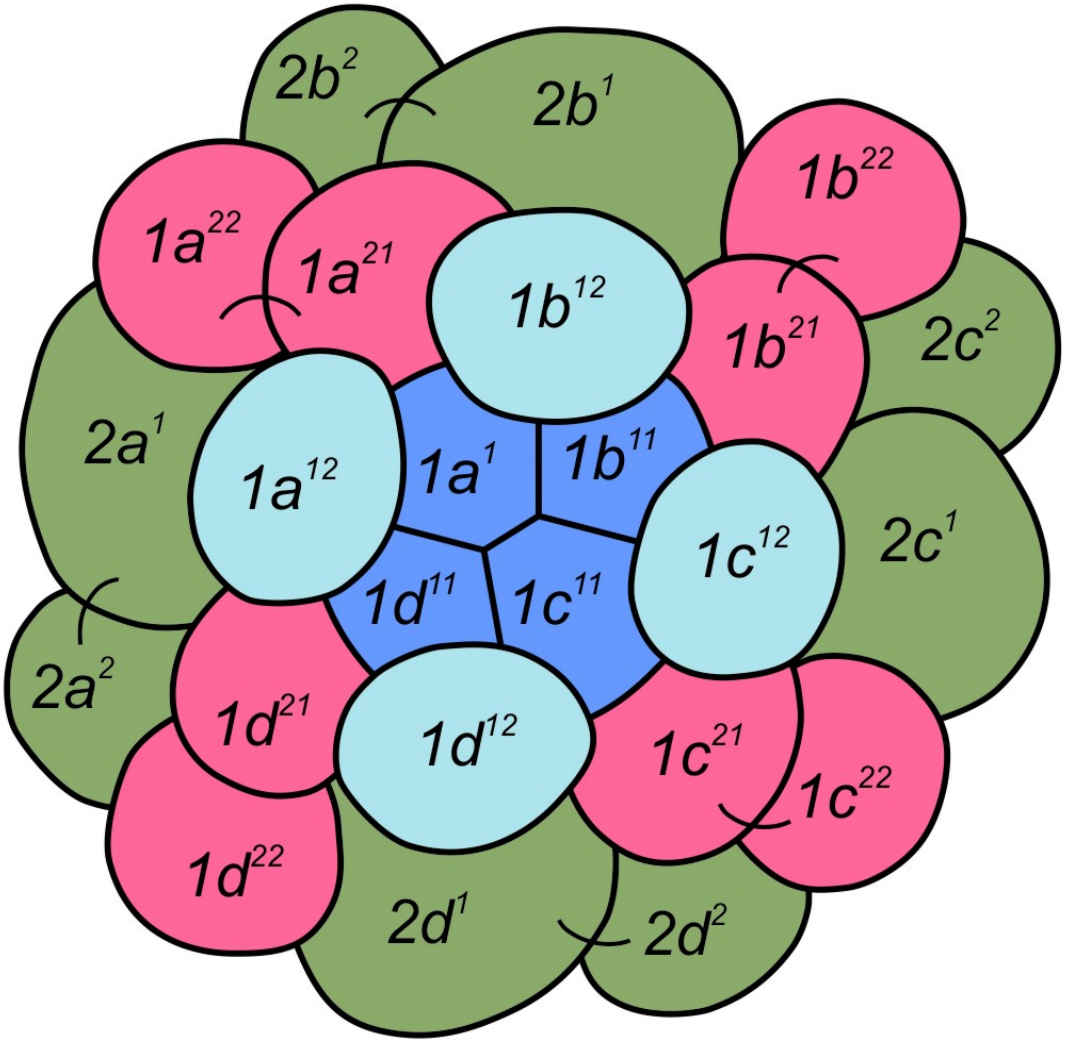


Таблица V. Дробление яйца Trochus (Mollusca)

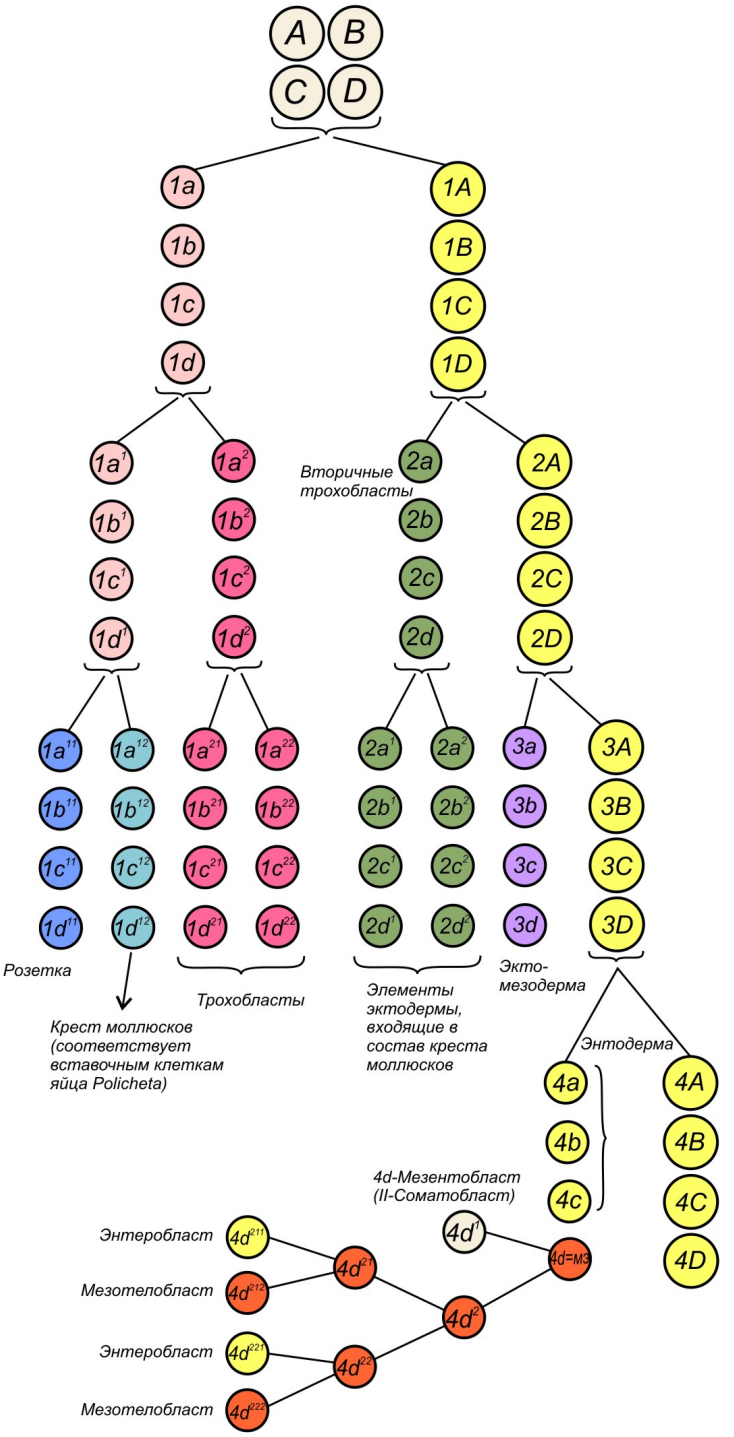


Таблица VI. Схема дробления яйца Trochus (Mollusca)

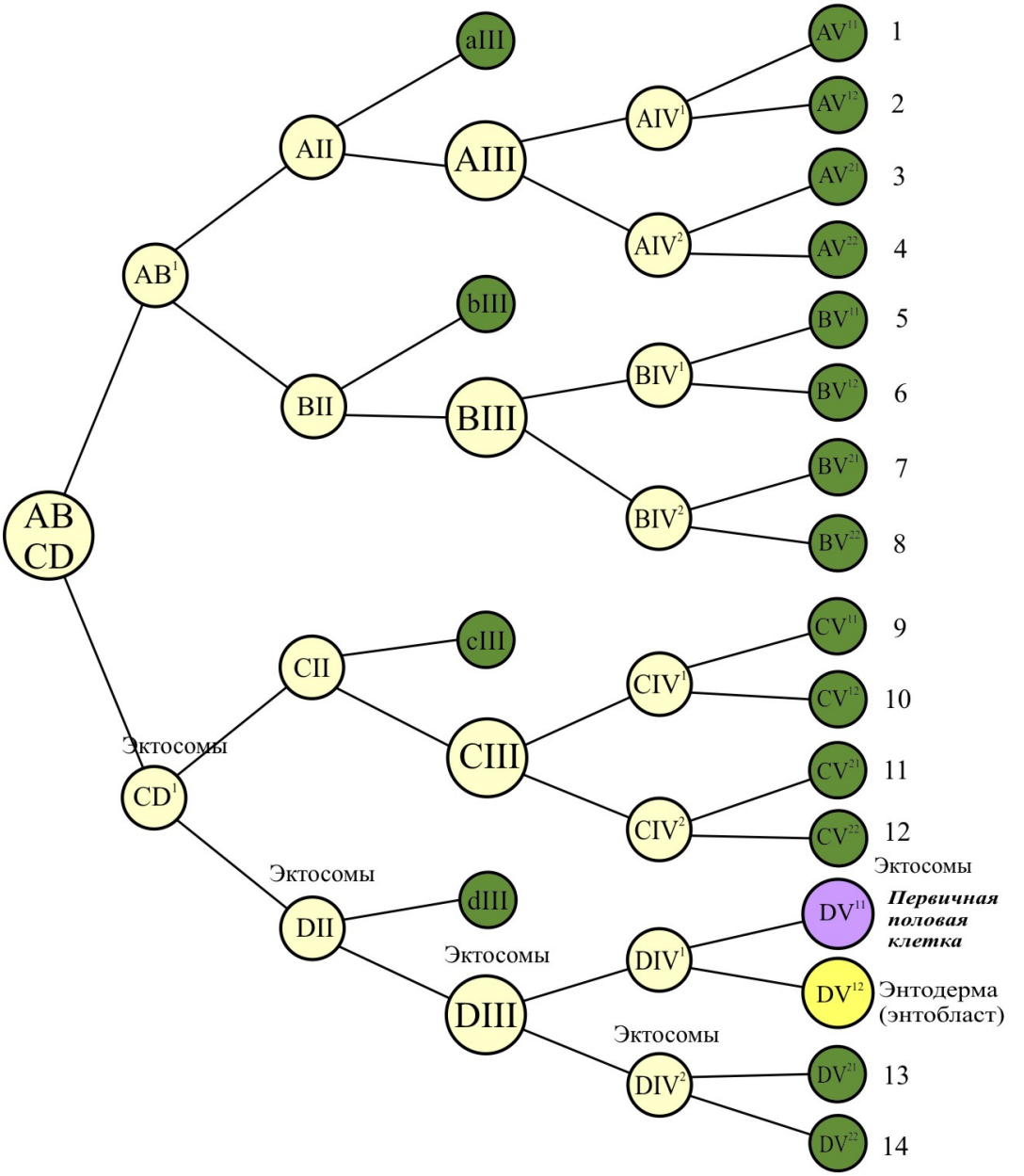


Таблица VII. Схема дробления яйца Cyclops. *a* III, *b* III, *c* III, d III – первичная эктодерма: клетки её располагаются двумя кругами над DV^{11} и DV^{12}; клетки наружного кольца дают вторичную эктодерму как таковую, клетки же внутреннего круга делятся на клетки эктодермы и клетки мезодермы

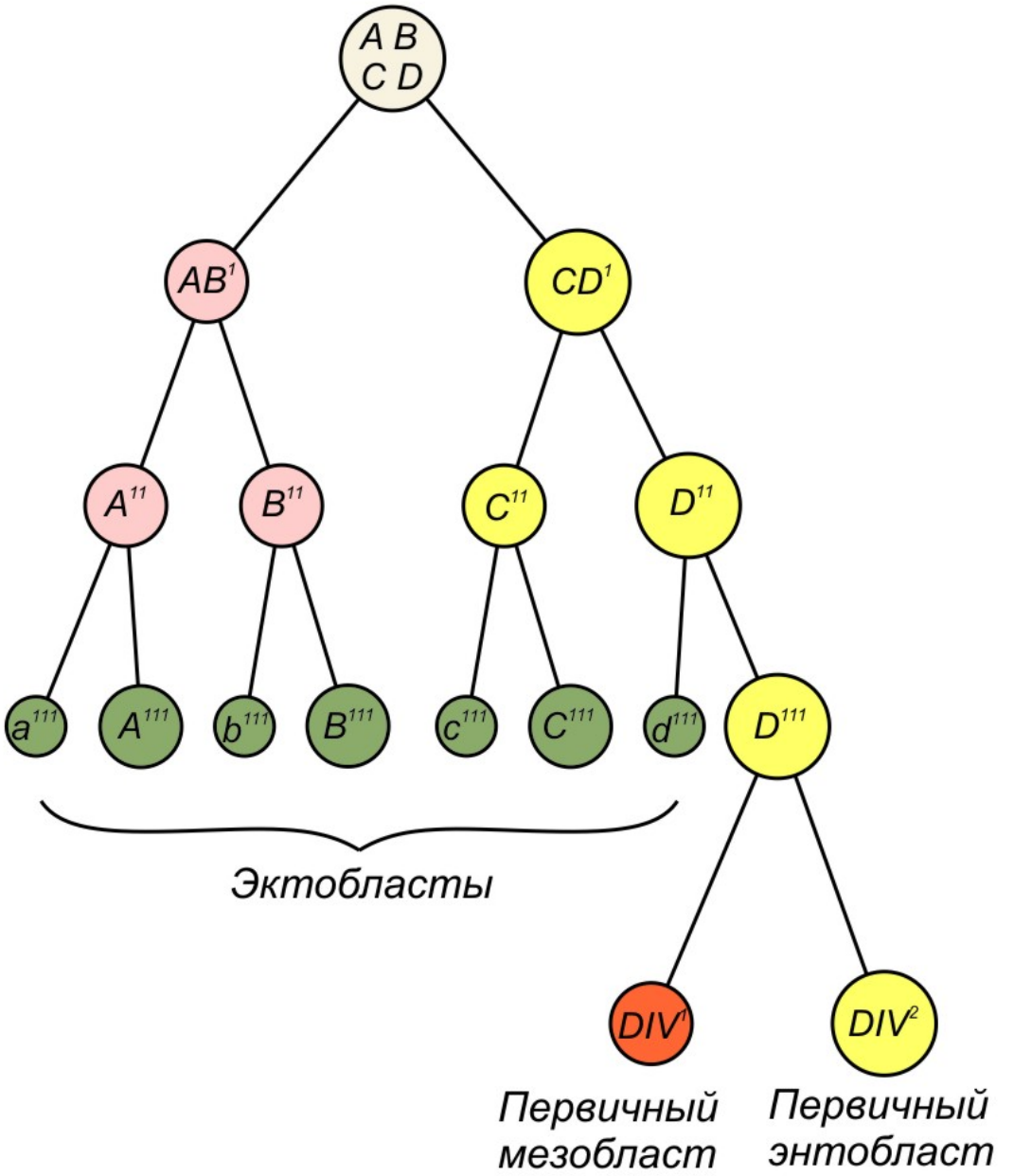


Таблица VIII. Схема дробления яйца Lepas (Cirripedia)

Учебное издание

Галина Петровна Островерхова
Надежда Васильевна Островерхова

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Учебник

Редактор К.Г. Шилько
Оригинал-макет А.И. Лелоюр
Дизайн обложки Л.Д. Кривцова

Подписано к печати 29.05.2015 г. Формат $70\times100^{1}/_{16}$.
Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Усл. печ. л. 37,7.
Тираж 100 экз. Заказ № 419.

Отпечатано на оборудовании
Издательского Дома
Томского государственного университета
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36
Тел. 8+(382-2)–53-15-28
Сайт: http://publish.tsu.ru
E-mail: rio.tsu@mail.ru

ISBN 978-5-94621-394-3

