

ДЕРЖАВНИЙ ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД
«ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»
МІНІСТЕРСТВА ОСВІТИ І НАУКИ, МОЛОДІ ТА СПОРТУ УКРАЇНИ

Н.В. Воронова, В. В. Горбань

Зоологія безхребетних

Навчально-методичний посібник
для студентів напрямку підготовки «Біологія»

Затверджено
вченою радою ЗНУ
протокол
№ 4 від 20 грудня 2011 р.

Запоріжжя, 2012

УДК: 562 (075.8)
ББК: Е 691/692 я 73
В 754

Воронова Н.В., Горбань В.В. Зоологія безхребетних: навчально-методичний посібник для студентів напряму підготовки «Біологія». – Запоріжжя: ЗНУ, 2011. – 120 с.

У посібнику в систематизованому вигляді подається зміст навчального матеріалу з курсу «Зоологія безхребетних», основні поняття, які необхідно засвоїти студенту при вивченні теми, питання для самоконтролю, перелік питань до іспиту, тематика презентацій для виконання індивідуальних завдань та рекомендована література для самостійного вивчення дисципліни.

Навчально-методичний посібник розрахований на студентів денної та заочної форм навчання, також він буде корисним викладачам, вчителям біології для поглибленого вивчення предмету.

Рецензент д.м.н., професор кафедри іммунології та біохімії Запорізького національного університету О. К. Фролов

Відповідальний за випуск к.б.н., доцент кафедри загальної і прикладної екології і зоології Запорізького національного університету Н.В. Воронова

ЗМІСТ

Вступ.....	3
------------	---

1 модуль. Найпростіші. Нецеломічні безхребетні.

Лекція №1. Зоологія безхребетних як наука. Підцарство Найпростіші, або Одноклітинні (<i>Protozoa</i>).....	4
Лекція № 2. Характеристика та походження багатоклітинних (<i>Metazoa</i>). Типи Пластинчаті тварини (<i>Placozoa</i>), Губки (<i>Spongia</i>), Кишковопорожнинні (<i>Coelenterata</i>) та Ребоплави (<i>Stenophora</i>).....	16
Лекція №3. Тип Плоскі черви (<i>Plathelminthes</i>).....	24
Лекція № 4. Тип Немертини (<i>Nemertini</i>). Тип Первиннопорожнинні (<i>Nemathelminthes</i>). Тип Скреблянки, або Колючоголові (<i>Acanthocephales</i>).....	35
Теми презентацій для індивідуальних завдань до 1 модулю.....	47

2 модуль. Целомічні, первинно- та вториннороті безхребетні.

Лекція № 5. Тип Кільчасті черви (<i>Annelida</i>). Загальна характеристика типу Членистоногі (<i>Artrropoda</i>).....	49
Лекція № 6. Підтип Зябродишні, або Ракоподібні (<i>Branchiata, seu Crustacea</i>). Підтип Хеліцерові (<i>Chelicerata</i>). Клас Павукоподібні (<i>Arachnida</i>). Підтип Трахейнодишні (<i>Tracheata</i>).	59
Лекція № 7. Клас Комахи (<i>Insecta</i>).....	71
Лекція №8. Типи Молюски або М'якуни (<i>Mollusca</i>), Оніхофори (<i>Onychophora</i>), Група Вториннороті (<i>Deuterostomia</i>). Типи Щупальцеві (<i>Tentaculata</i>), Напівхордові (<i>Hemichordata</i>), Погонофори (<i>Pogonophora</i>), Голкошкірі (<i>Echinodermata</i>), Щетинкощелепні, або Морські стрілки (<i>Chaetognatha</i>).....	91
Теми презентацій для індивідуальних завдань до 2 модулю.....	109

Питання до іспиту.....	111
------------------------	-----

Література.....	113
-----------------	-----

ВСТУП

Навчальна дисципліна «Зоологія безхребетних» відноситься до фундаментальних дисциплін біологічного профілю, які необхідно засвоїти студентам при отриманні кваліфікації бакалавр у галузі біології.

В навчально-методичному посібнику згідно навчального плану наведені лаконічні та точні характеристики основних типів, класів та рядів безхребетних тварин.

Мета навчальної дисципліни: вивчити основні поняття курсу зоологія, будову та функції органів, їх систем, філогенетичні зв'язки між великими таксонами безхребетних, відмінності в будові основних таксонів безхребетних тварин. Закріпити теоретичні знання шляхом практичних навичок.

Завдання навчальної дисципліни:

- вивчити характеристику, положення великих таксонів в еволюційному та філогенетичному плані;
- знати загальний план будови типів і класів безхребетних, особливості їх життєдіяльності, екології, поведінки, географічного розповсюдження; основні етапи філогенетичного розвитку найбільш великих груп тварин.
- вміти досліджувати зоологічні об'єкти в польових та лабораторних умовах,
- збирати, зберігати, консервувати, різноманітних представників безхребетних тварин,
- проводити розтин, виготовляти мікро- і макропрепарати безхребетних тощо.

Міждисциплінарні зв'язки. "Зоологія безхребетних" є базовою дисципліною для подальшого вивчення та успішного засвоєння таких дисциплін як "Методи польових досліджень", "Теорія еволюції", "Анатомія людини", "Фізіологія людини та тварин", навчально польової практики та спецкурсів спеціалізацій "Прикладна ентомологія", "Мисливствознавство", "Іхтіологія та аквакультура".

Запропонований посібник складено відповідно до навчальної та робочої програми навчального курсу. В ньому в систематизованому вигляді подається зміст навчального матеріалу з курсу зоологія безхребетних, основні поняття, які необхідно засвоїти студенту, теми презентацій для виконання індивідуальних завдань, питання для самоконтролю та іспиту, рекомендована література для самостійного та поглибленого вивчення навчальної дисципліни.

Навчально-методичний посібник розрахований на студентів денної та заочної форми навчання, викладачів навчальних закладів медичного, ветеринарного та біологічного спрямування, а також вчителів біології для поглибленого вивчення предмету.

МОДУЛЬ 1. Найпростіші. Нецеломічні безхребетні.

ЛЕКЦІЯ № 1

ТЕМА: ЗООЛОГІЯ БЕЗХРЕБЕТНИХ ЯК НАУКА.

ПІДЦАРСТВО НАЙПРОСТІШІ, АБО ОДНОКЛІТИННІ

(*PROTOZOA*).

План лекції:

1. Зоологія безхребетних як наука.
2. Підцарство Найпростіші, або Одноклітинні (*Protozoa*).
3. Тип Саркомастигофора (*Sarcomastigophora*).
4. Тип Апікомплексні (*Apicomplexa*).
5. Тип Мікроспоридії (*Muxozoa*).
6. Тип Мікроспоридії (*Microsporidia*).
7. Тип Інфузорія (*Ciliophora*).

Основні поняття:

Зоологія, тип, клас, родина, вид, класифікація, систематика, ектоплазма, ендоплазма, фібрилярні структури, псевдоподії, джутики, війки, черепашка, типи обміну речовин: автотрофний або голофітний, гетеротрофний, мікотрофний, палінтомія, монотомія, синтомія, типи копуляції гамет: ізогамія, гетерогамія або анізогамія, оогамія, інкурвація, апікальний комплекс, метагенез, коноїд, роптрія, спорозоїт, ооциста, спора, трофозоїт, шизонт, гамонт, гамети, епімерит, протомерит, дейтомерит, спорогамія, шизогонія, ендодіогенія, екзоеритроцитарна шизогонія, багатоклітинні спори, спороплазма, меронт, амебоїдний зародок, кон'югація, екстросома, мікронуклеус, макронуклеус, ядерний дуалізм, циррі, мембрана, мембранела, ціліатура, кінета, цитостом, порошиця, цитопрокт, синкаріон, автогамія.

ЗООЛОГІЯ БЕЗХРЕБЕТНИХ ЯК НАУКА

Безхребетні тварини є складовою біосфери, їх разом із хребетними тваринами вивчає наука зоологія (від грец. *zoon*—тварина та *logos* — учення). Поділ зоології на два великі розділи — Зоологію безхребетних і Зоологію хребетних зумовлений численністю та різноманітністю представників тваринного світу, ступенем вивченості окремих груп і специфічністю методик їх дослідження.

На Землі налічується п'ять-вісім мільйонів видів безхребетних, із яких описано тільки півтора мільйона. До початку XIX ст. було описано близько 50 тис. видів хребетних і безхребетних тварин, а протягом XIX ст. і у першій половині XX ст. стали відомі вже майже півтора мільйона видів безхребетних. Темпи описання різних груп безхребетних і нині залишаються досить високими.

Накопичення знань про тварин почалося дуже давно, проте формування зоології як науки стало можливим лише після появи праць

засновника сучасної систематики К. Ліннея (1707—1778), що розробив бінарну номенклатуру тварин у праці «*Systema naturae*» (1758). За цією номенклатурою кожний вид має власну назву, що пишеться латинською мовою й складається з двох слів — перше (з великої літери) — це назва роду, друге (з малої літери) - видовий епітет. Крім того, К. Лінней розробив ієрархію таксонів, зокрема таких, як клас, ряд, рід і вид. Потім Ж. Кюв'є (1769—1832) увів поняття «тип» як вищий таксон, у якому об'єднуються класи тварин, що мають однаковий план будови. Пізніше ієрархію було доповнено ще однією категорією — родиною.

Ці п'ять категорій: **тип, клас, ряд, родина та вид** є обов'язковими систематичними категоріями, під які підпадає будь-який організм, решта — наприклад триби та всі таксони з префіксами над-, під- тощо — є допоміжними й використовуються переважно в систематиці великих груп тварин.

Велика кількість знань про тварин зумовила диференціацію зоології на ряд окремих наук за об'єктами дослідження (наприклад, ентомологія вивчає комах, малакологія — молюсків, протозоологія — найпростіших, гельмінтологія — паразитичних червів тощо) та за предметом дослідження (морфологія тварин вивчає їх внутрішню й зовнішню будову, фізіологія — функції окремих органів і організму в цілому, філогенія — конкретні шляхи еволюції окремих груп тварин та їхні родинні зв'язки, зоогеографія — розподіл тварин на суходолі та в гідросфері тощо). Історію тваринного світу вивчає палеозоологія — наука про викопних тварин.

ПІДЦАРСТВО НАЙПРОСТІШІ, АБО ОДНОКЛІТИННІ (*PROTOZOA*), ТИП САРКОМАСТИГОРФОРА (*SARCOMASTIGOPHORA*)

Найпростіші - це еукаріотичні організми, що перебувають на клітинному рівні організації, повноцінні в морфологічному і фізіологічному відношеннях. Серед них є одноклітинні та колоніальні організми, багатоядерні плазмодії, багатоклітинні форми.

Назва «найпростіші» не відображає їх будову, яка є складною, однак складність організації стосується клітинних структур, а не багатоклітинних утворень, як у багатоклітинних (*Metazoa*).

Розміри найпростіших коливаються від 2 мкм до 5 см (у середньому — 5—250 мкм). Найменший вид - внутрішньоклітинний паразит великої рогатої худоби *Babesia bovi*, розміри якого не перевищують 2—2,5 мкм. Разом з тим розміри колоній радіолярій можуть досягати 25 см.

Для найпростіших характерна різноманітність форм симетрії. Серед них є сферичні та види з променевою й двобічною симетрією. Значна кількість найпростіших є асиметричними. Найбільш різноманітні форми симетрії трапляються у планктонних морських радіолярій: вони мають мінеральний скелет, який часто утворює складні правильні геометричні фігури. Джугиткові та війчасті, що швидко рухаються, мають особливий тип симетрії — п'ягипову.

Клітина найпростішого, як і будь-яка еукаріотична клітина, має такі загальноклітинні органоїди, як, ядро, мітохондрії (у деяких джгутикових їх немає), рибосоми, ендоплазматична сітка, апарат Гольджі, лізосоми тощо. Проте клітина найпростішого, оскільки вона є повноцінним організмом, має ще й специфічні органели, що різняться в різних типах найпростіших. Клітина найпростішого обмежена мембраною, або плазмалею, яка має мозаїчну будову, типову для біомембран. Зовні до цитоплазматичної мембрани прилягає глікокалікс, який складається з мукополісахаридів.

У цитоплазмі найпростіших можна виділити два шари — зовнішній, більш щільний, драглистий (стан геля) - *ектоплазму* та внутрішній, зернистий, рідкий стан золя) — *ендоплазму*. Ці шари мають здатність взаємно перетворюватися один на одиний.

Всі найпростіші мають ядерний апарат. Він складається здебільшого з одного ядра, проте часто трапляються й багатоядерні форми. В ядрі найпростіших, як і у багатоклітинних, відбувається синтез і-РНК, яка бере участь у синтезі білка.

Найпростіші містять різноманітні фібрилярні структури — *мікрофіламенти* та *мікротрубочки*. *Мікрофіламенти* (товщина 4—10 нм) — це скоротливі структури, що відповідають за рухливість клітин. Вони викликають скорочення тіла або окремих його частин (наприклад, стебельця коловійчастих інфузорій), беруть участь у поділі. *Мікротрубочки* - це відносно жорсткі елементи, які часто виконують роль цитоскелета, вони фіксують певне положення в клітині різних органел. Взаємодіючи з мікрофіламентами, мікротрубочки забезпечують рух найпростіших.

Найпростіші рухаються за допомогою тимчасових виростів цитоплазми — *псевдоподій* або особливих утворів — *джгутиків* і *війок*.

У цитоплазмі прісноводних найпростіших містяться скоротливі вакуолі, переважно одна, але іноді дві або 15-20. Основна функція скоротливих вакуолю - осморегуляція.

Розмноження найпростіших відбувається нестатевим та статевим шляхом. На відміну від багатоклітинних, для яких характерний *отногогенез* (індивідуальний розвиток), у найпростіших відбувається закономірна зміна окремих одноклітинних поколінь, що називається *життєвим циклом*.

КЛАС САРКОДОВІ (SARCODINA)

Форма тіла саркодових змінюється в певних межах, а кількість, будова і форма псевдоподій служать таксономічною ознакою. До класу Саркодіна належать 3 підкласи: *Корененіжки*, *Променяки* та *Сонцевіки*.

Роздивимось особливості підкласу *Корененіжки (Rhizopoda)*. До ряду *Амеби (Amoeba)* відносяться як вільно існуючі, так і паразитичні форми. В організмі людини мешкає 7 видів амеб. Відповідно сучасним поглядам, в просвіті кишечника людини паразитують дрібні, “просвітні” форми

Entamoeba histolitica. Живляться вони, імовірно, бактеріями, які містяться в невеликих травних вакуолях. Потім кишкові амеби переходять до еритрофагії, з'являється велика “тканева” форма – *F. magna*.

Виникнення великих еритрофагів *Entamoeba histolitica* не є причиною захворювання, як вважалося раніше, а лише наслідком руйнування слизової оболонки.

Дрібні просвітні форми періодично після декількох циклів безстатевого розмноження приступають до інцистування. Перед цим амеби перестають житись та рухатись. Механізм перетворення безпечної просвітної форми в небезпечного збудника важкого захворювання – амебіазу – виявлено не до кінця.

В останні роки все більше уваги приділяється вивченню взаємовідносин між дизентерійною амебою та кишковими бактеріями. З'ясувалось, що при відсутності бактеріальної флори у кишечнику, амеби не тільки не викликають захворювання, але й в не зможі прижитися в організмі хазяїна.

Представники ряду **Черепашкові амеби (*Testacea*)** мають скелет. У черепашкових амеб черепашка утворена органічними речовинами – псевдохітином. У деяких видів кремнеземом, який розчинено у воді, він поглинається найпростішими, а потім виділяється на їх поверхню у вигляді склоподібних лусочок в спеціальних вакуолях.

Багаточисельні представники ряду **Форамініфери (*Foraminifera*)** мають черепашку: органічну або вапнякову. Черепашка *Foraminifera* може бути відносно простою, складатися із одної камери або бути багатокамерною. Форма камер та їх взаємне розташування дуже різноманітне і є основою систематики форамініфер. Слід зазначити, що в їх циклі розвитку є ріст та ускладнення клітин. Життєві цикли форамініфер складні і супроводжуються чергуванням безстатевого та статевого покоління. Розглянемо цикл розвитку *Muxotheca arenilega*. Зигота росте, ядро її ділиться мітозом, при цьому утворюється багатоядерна особина – *агамонт*. Потім починається редукційне ділення агамонта, утворюється агамети, які мають гаплоїдний набір хромосом. Агамета росте та перетворюється на дорослу макросферичну форму – *гамонт*. Із гамонта мітотичним діленням ядра утворюються гамети, які зливаються в зиготу.

Для представників підкласу **Променяки (*Radiolaria*)**, які мешкають у планктоні морів та океанів, характерно наявність центральної капсули, яка складається із органічних речовин, та внутрішнього мінерального скелету різноманітної форми та будови. Ядро радіолярій поліплоїдне. Серед них є колоніальні та поодинокі організми.

Представники підкласу **Сонцевики (*Heliozoa*)** – мешкають у прісній або морській воді. Більшість з них організми, які вільно плавають і не мають

скелета; тільки деякі прикріплюються до субстрату за допомогою тоненької стеблинки. Їх псевдоподії мають фібрили – аксоподії.

КЛАС ДЖГУТИКОНОСЦІ (*MASTIGOPHORA*)

Характерною, але ж не обов'язковою рисою для джгутиконосців є наявність джгутика – органели руху. Джгутики відходять від базального тіла (кінетосоми), яка занурена в товщу ектоплазми. Кількість кінетосом та пов'язаних з ним джгутиків може варіювати від одного до декількох тисяч. У середині джгута знаходять правильно розташовані трубчасті фібрили, які сплетені з спіралей макромолекул.

У джгутиконосців зустрічаються три типи обміну речовин:

Автотрофний або голофітний – коли організми самі синтезують органічні речовини, вони мають хроматофори, які містять хлорофіл (вольвокс та інші представники підкласу рослинних джгутиконосців).

Гетеротрофний (анімальний та сапрофітний) – джерелом їжі є готові органічні речовини тверді та розчинені у воді відповідно (тваринні джгутиконосці: трипаносоми, лейшманії тощо).

Міксотрофний – співіснують як гетеротрофний, так і автотрофний тип обміну речовин разом (евглена зелена).

Для більшості джгутиконосців є характерним безстатеве розмноження, статеве розмноження зустрічається переважно у рослинних джгутиконосців, які мають **палінтомічні** колонії.

Процес послідовних ділень без стадії росту і збільшення об'єму клітин називається **палінтомісією**.

Мономісією називають такий спосіб безстатевого розмноження найпростішого при якому після акту ділення дочірні особини ростуть і відновлюють усі органоїди, які характерні для материнської клітини.

Синтомія – це коли вихідна клітина зразу, а не поступово розпадається на велику кількість дрібних клітин.

Серед джгутиконосців відомо три типи копуляції гамет:

Ізогамія - статеві клітини майже не відрізняються від вегетативних і між собою, вони рухомі та мають джгутики (*Polytoma uvella*).

Гетерогамія або анізогамія - існують мікро- та макрогамети, які зливають між собою, вони рухомі, мають джгутики (*Eudorina*, *Pandorina*).

Оогамія – жіноча статеві клітина велика та нерухома, чоловіча рухома та має джгутики (*Volvox globator*).

При вивченні цього класу на особу увагу заслуговують колоніальні вольвокси, які представляють еволюційний інтерес. Колонія *Volvox* складається з багатьох тисяч клітин і представляє собою кулю. Клітини розташовані в один ряд і у дорослої колонії звернені джгутама назовні. У середині кулі є порожнина, і таким чином, колонія вольвоксу має внутрішнє середовище. У вольвоксових спостерігається диференціація клітин колонії – наявність генеративних та соматичних клітин; наявність статевих процесів – копуляція; розвиток дочірніх колоній у середині материнських у стані

інкурвації (стан колонії з джгутиковими кінцями усередині тіла – материнського організму).

В підкласі **Тваринні джгутиконосоці** зустрічається значна кількість паразитичних найпростіших – збудників хвороб людини та тварин.

Ряд *Kinetoplastida* характеризується поліморфістю видів. Найпростіша стадія – промастіготна - коли тварини мають 1 джгут і кінетопласт. Трипомастіготна форма характеризується наявністю подовженого та загостреного на кінцях тіла, а кінетопласт розташований позаду ядра, ближче до заднього кінця тіла. Амастіготна форма має округлу форму. Серед кінетопластид найбільше значення мають трипаносоми (викликають Сонну хворобу людей, злучну хворобу коней тощо) та лейшманії (Кала-азар, Східну пендинку), у них чітко виражені життєві цикли без статевого процесу.

ТИП АПІКОМПЛЕКСНІ (*APICOMPLEXA*)

Цей тип об'єднує понад 6 тис. видів внутрішньоклітинних, рідше порожнинних паразитів різних тварин. Найхарактернішою рисою представників типу є особливий план будови активних фаз життєвого циклу -*мерозоїтів* і *спорозоїтів*. Це видовжені клітини, вкриті пелікулою, яка складається з плазматичної мембрани та з прилеглого до неї зсередини шару мікротрубочок, що тягнуться до заднього кінця клітини. На *передньому* кінці розташований **апикальний комплекс**, що містить специфічні органи для проникнення паразита всередину клітин хазяїна, які видно під електронним мікроскопом. До складу апікального комплексу входять *коноїд*, що має форму зрізаного конуса й складається із спіральне закручених, щільно прилеглих одна до одної фібрил; на верхівці є пара компактних *полярних (преконоїдальних) тілець*.

У передній третині тіла розташовані пляшкоподібні *роптрії* та ниткоподібні *мікронеми*. Коноїд є опорною структурою. Роптрії, ймовірно, заповнені лізуючими ферментами, які розкладають поверхню клітини хазяїна. Мікротрубочки, що тягнуться через усю клітину під пелікулою, виконують опорну функцію, надаючи клітині сталої форми. В одному або кількох місцях клітинна пелікула переривається, мембрана стає одношаровою — утворюється *мікропора*. Можливо, вона виконує роль клітинного рота, через який здійснюється піноцитоз. Оскільки мікропору видно лише під електронним мікроскопом, її часто називають *ультрацитостомом*. Деякі групи мають кілька ультрацитостомів.

Для всіх апікокомплексних характерний *метагенез* із зиготичною редукцією; у деяких статей процес невідомий. Інвазійною стадією представників цього типу є **спорозоїти**, що перебувають у захисній оболонці — *ооцисті*, всередині якої може налічуватися чотири, вісім і більше спорозоїтів, які в свою чергу можуть вкриватися додатковими оболонками, утворюючи *спори*. В організмі хазяїна спорозоїти виходять з оболонок спороцисти та *спори*, потрапляють всередину клітин, де живляться та ростуть. Це — стадія *трофозоїта*. Найчастіше вони розмножуються всередині клітини хазяїна шляхом багаторазового поділу, тобто *шизогонії*. У результаті поділу утворюються

мерозоїти, що виходять із клітини, уражують нові клітини, де повторюється шизогонія й формуються нові мерозоїти. Через кілька поколінь мерозоїтів утворюються *гамонти*, з яких розвиваються *гамети*.

У апікомлексних відомі всі типи статевого процесу, *ізо-, анізо- та оогамія*. Зигота оточується оболонкою (ооцистою), всередині якої відбувається мейоз, а інколи ще й кілька мітозів з утворенням спорозоїтів, часто вкритих оболонками (спори).

КЛАС СПОРОВИКИ (*SPOROZOA*)

Клас Споровики має типову для Апікомплексних у цілому будову й складається з рядів Грегарини та Кокцидієподібні.

Ряд Грегарини

Це своєрідна група порожнинних паразитів безхребетних. Більшість видів мешкає в кишечнику членистоногих, переважно комах. Деякі грегарини паразитують також у інших групах безхребетних — кільчаках, голкошкірих. Частина видів живе в порожнині тіла, в статевих органах тощо. Налічується близько 500 видів грегарин. Для багатьох видів характерний період внутрішньоклітинного паразитування.

Розмір грегарин коливається від 16 мкм до 16 мм. Найскладніше збудовані грегарини, що живуть у кишечнику членистоногих, їх тіло складається, як правило, з трьох частин: передньої — *епімерит*, середньої — *протомерит* і задньої — *дейтомерит*, що розділяються складками пелікули. Єдине ядро розташоване в дейтомериті. Епімерит призначений для прикріплення тварини до стінки кишечнику, на ньому часто містяться гачки чи відростки складнішої будови. Молода особина спочатку паразитує всередині клітини, живлячись через цитостом, розташований на епімериті. В процесі розвитку паразит потрапляє з клітини в порожнину кишечнику, залишаючись прикріпленням за допомогою епімериту до залишків клітини. Коли у грегарин починається статевий процес, епімерит відкидається.

Грегарини, які паразитують у порожнині тіла, статевих залозах та інших органах, характеризуються простішою будовою, їх тіло має червоподібну форму.

У грегарин спостерігається особливий плавний тип руху, природу якого досі не з'ясовано. Вважається, що грегарини виділяють слиз, який через численні пори виходить назовні, ззаду стікає й застигає, утворюючи стебельце, що підштовхує тварину. Інші вважають, що слиз із силою викидається з пор, створюючи реактивну тягу.

У життєвому циклі більшості грегарин шизогонії немає, чергуються статевий процес і спороутворення (спорогонія). Інвазійною стадією є ооциста зі спорозоїдами всередині.

Ряд Кокцидієподібні

Кокцидії — це внутрішньоклітинні паразити переважно хребетних, зокрема людини. Статевий процес у них відбувається у формі гетерогамії чи

оогамії, причому з жіночого гамонту розвивається макрогамета, а з чоловічого гамонту – кілька мікрогамет.

Представники підряду Кокцидії – переважно паразити птахів та ссавців, які уражують хазяїв переважно у молодому віці. Будова спорозоїдів та мерозоїдів є характерною для представників типу.

Кокцидії частіше за все мешкають у епітелії кишечнику хазяїна: *Eimeria stiedae* – паразитує у жовчних протоках кролика, *Eimeria truncata* – у ниркових каналах птахів. До організму хазяїна потрапляють спори. Під дією травних ферментів хазяїна, в першу чергу трипсину та жовчі, руйнується оболонка та спорозоїти проникають у епітелій клітини. Навколо їх утворюються паразитофорні вакуолі, які відіграють важливу роль у механізмі взаємодії клітини та паразита, що оселився у ній. Спорозоїт округляється, росте та перетворюється на молодого трофозоїта. Трофозоїт має велику кількість мікроспор та каналців, за допомогою яких відбувається живлення паразита. Трофозоїд швидко росте. Зрілий трофозоїд майже у 100 разів більший за молодого. Потім відбувається процес шизогонії. У просвіт кишечнику виходять мерозоїти. Мерозоїт має ультроцистосом, коноїд, два полярних кільця, роптрії. Мерозоїтам властивий аеробний тип обміну.

Шизогонія кокцидій відбувається асинхронно, і в зв'язку з цим в організмі ураженого хазяїна одночасно ростуть та розмножуються шизонти різних поколінь. Потім відбуваються процеси гаметогонії та спорогонії.

До кокцидій належить також паразит багатьох видів ссавців та людини – *Toxoplasma gondii*. Вважається, що 80% населення світу інвазовані цим паразитом, проте захворювання - токсоплазмоз розвивається не у всіх інвазованих.

Життєвий цикл відбувається зі зміною двох хазяїв. Основним або кінцевим хазяїном є представники родини котячих (кішка, леопард, тигр тощо), а проміжним – людина, різноманітні ссавці (гризуни, копитні тощо). Токсоплазма уражує клітини різних органів, насамперед мозку та ретикуло - ендотеліальної системи. Нестатеві стадії життєвого циклу мають серповидну форму й містять апікальний комплекс подібно до мерозоїдів інших видів: всередині клітин хазяїна вони розмножуються шляхом **ендодіогенії**.

До кокцидій належать також м'ясні споровики (*Sarcosporidia*) – широко відомі паразити м'язів ссавців. Їх життєвий цикл подібний до циклу токсоплазм. Розвиток відбувається зі зміною хазяїв: кінцевий – хижі ссавці та людина, проміжні – різноманітні ссавці та птахи.

При вивченні підряду кров'яні споровики треба зазначити, що стадії розвитку у зовнішньому середовищі відсутні, а у циклі розвитку є зміна хазяїв. Життєвий цикл видів роду *Plasmodium* складається з трьох головних етапів: шизогонії (екзоеритроцитарна шизогонія у клітинах внутрішніх органів і ендоеритроцитарна шизогонія у еритроцитах хребетних тварин); гаметогонії та спорогонії.

Підряд піроплазми об'єднує внутрішньоклітинних паразитів усіх класів хребетних й іксових кліщів. У тілі хребетних вони мешкають усередині еритроцитів і в клітинах лімфатичної системи, у кліщів в гемолімфі, яйцеклітинах тощо. Піроплазми – трансмісивні природно – вогнещеві

захворювання, кінцеві хазяї та переносники – іксодові кліщі, проміжні хазяї – хребетні тварини. Життєві цикли дуже складні і до кінця не з'ясовані (еритроцитарна шизогонія або поділ навпіл). В апікальному комплексі всіх фаз розвитку коноїду немає.

Клінічними проявами піроплазмозів є пропасниця, порушення діяльності внутрішніх органів, поява в крові сечі. Якщо не вжити лікувальних заходів тварина (ВРХ, коні, собаки та інші свійські тварини) гинуть.

ТИП МІКСОСПОРИДІЇ (*MYXOZOA*)

До цього типу належать виключно паразити риб та холоднокровних хребетних. Для них характерна наявність багатоядерних вегетативних стадій – плазмодіїв амебоїдного типу, диференціація їх ядер на вегетативні (соматичні) та генеративні й утворення багатоклітинних спор.

Життєвий цикл відбувається в організмі одного хазяїна, який заражується, проковтуючи спори (інвазійна стадія). Спори мають досить складну будову, зовні вкриті оболонкою з 2-х або більше стулок, всередині біля одного полюса або на обох полюсах спори містяться особливі утвори – полярні, або жалкі, капсули та амебоїдний зародок (спороплазма) з двома гаплоїдними ядрами.

ТИП МІКРОСПОРИДІЇ (*MICROSPORIDIA*)

Внутрішньоклітинні паразити різних тварин: від найпростіших до хребетних. Ряд видів паразитує у інших паразитів: грегарин, трематод, паразитичних нематод. Характерною ознакою є утворення в кінці життєвого циклу одноклітинних спор, вкритих єдиною оболонкою, що містять одно- або двоядерний зародок і апарат екструзії (проникнення в клітину хазяїна), обов'язковим компонентом якого є полярна трубка. На всіх стадіях розвитку мікроспоридії позбавлені власних мітохондрій та лізосом. Вегетативні стадії мікроспоридій (*спороплазма та меронт*) локалізуються в цитоплазмі клітин або ядрі. Спори вкриті тришаровою оболонкою, в середині містять одно- або двоядерний зародок (спороплазма), полярoplast, задню вакуолю, полярна трубку, полярний якірний диск. Усі органоїди, крім зародка, взаємопов'язані морфологічно та функціонально й утворюють апарат екструзії.

Зараження мікроспоридіями призводить до порушень таких фізіологічних процесів як линяння, метаморфоз, діапауза тощо. Свій життєвий цикл вони проходять в 1 або 2 хазяїнах (дрібних ракоподібних, личинках кровосисних комарів, в тугових шовкопрядах, медоносних бджолах, морських та прісноводних рибах). Відомо 5 видів, що уражують теплокровних тварин, які можуть заражати людину (найчастіше - це *Encephalitozoon cuniculus*). Виявлено, що 30% хворих на СНІД гинуть саме від мікроспородіозу.

ТИП ІНФУЗОРІЇ (*CILIOPHORA*)

Представники типу мешкають переважно у водному середовищі, серед них є також симбіотичні та паразитичні форми. Відомо близько 7,5 тис. видів інфузорій.

Це організми порівняно великих розмірів (50–300 мкм); окремі види (1–3 мм) **вкриті війками протягом усього життя або лише на певних фазах життєвого циклу**. Для них характерний **ядерний дуалізм** – одне вегетативне ядро великих розмірів (**макронуклеус**) і одне або кілька генеративних ядер (**мікронуклеус**). Інфузорії розмножуються поділом або брунькуванням, а також мають особливий тип статевого процесу – **кон'югація**. Ектоплазма (**кортекс**) інфузорій має дуже складну будову, яку вивчено за допомогою електронно-мікроскопічних методів. У кортексі містяться різноманітні структури, що забезпечують сталість форми тіла. Зовнішня частина, кортексу – пелікула – утворена плазматичною мембраною (плазмалеомою) та розташованими під нею сплющеними мішечками, які мозаїчно з'єднані між собою.

У пелікулі перпендикулярно до її поверхні містяться **екструсоми** – пухирцевидні утвори, всередині яких міститься особливий білок. Вони вистрілюються клітиною під час подразнення, багаторазово подовжуючись внаслідок розтягування білкових молекул. У більшості війчастих вони мають вигляд видовжених тілець, добре помітних під світловим мікроскопом і називаються **трихоцистами**. Викидаються трихоцисти назовні під час будь-якого сильного механічного чи хімічного подразнення, висихання тощо, їх функцію остаточно не з'ясовано. Припускається, що вони містять отруйні речовини, які вбивають ворогів або виконують функції осморегуляції, прикріплення тощо.

Війки інфузорій — органели руху — за тонкою будовою не відрізняються від джгутиків. У найпростіших інфузорій вони рівномірно вкривають усю поверхню тіла, проте часто концентруються на певних ділянках або спеціалізуються, утворюючи циррі, мембрани або мембранели.

Циррі — це пучочки або китиці з війок, завдяки яким найпростіші можуть «бігати» по субстрату чи «стрибати» в товщі води.

Мембрани — це ряди війок, з'єднані між собою. У мембранелах війки розташовані в ряд, однак не сполучені одна з одною. Мембрани та мембранели забезпечують рух води до ротового отвору. Сукупність усіх війок та їх похідних називається **ціліатурою**.

Війки рухаються узгоджено та розташовані рядами, що називаються **кінетами**. Більшість інфузорій, крім деяких ендopазитичних форм (ряд *Astomatida*), має клітинний рот — **цитостом**. Найпростішою формою ротового апарата є термінальний рот, що міститься на передньому кінці тіла й оточений звичайною соматичною ціліатурою (*Holophrya*, *Prorodon*). Рот більшості інфузорій розміщений на бічній частині тіла й заглиблений у вп'ячування, або перистом (вестибулум), на дні якого відкривається

клітинний рот. У деяких видів перистом веде до вузького каналу – глотки, або цитофаринксу, що закінчується в ендоплазмі.

Сисні інфузорії (*Suctoria*) цитостому не мають, у них є багато сисних щупалець. В кожному з них розвинена трубка, що складається з пучків мікротрубочок. За її допомогою цитоплазма здобичі, що прилипає до такого щупальця, всмоктується в тіло сисної інфузорії.

Перистом у неї переходить у цитофаринкс, який закінчується в ендоплазмі цитостомом – сліпою кишенею, відокремленою від ендоплазми однією мембраною. В цій кишені накопичуються часточки їжі й формується травна вакуоля, яка відшнуровується, а на її місці утворюється нова кишеня. Травна вакуоля переміщується в тілі інфузорії, проходячи шлях від місця утворення через усе тіло, й закінчує своє існування в клітинній **порошиці, або цитопрокті.**

Скоротливі вакуолі інфузорій, яких у однієї особини міститься одна або кілька, мають складну будову. Вакуоля — це скоротливий пухирець, що відкривається отвором (порою) назовні. В неї впадають зірчасте розташовані ампули, тобто кінці довгого тонкого каналу-провідника. Міцність та фіксоване положення цього комплексу в тілі зумовлюють стрічки з мікротрубочок, що починаються від стінок видільної пори та йдуть уздовж ампул і каналів. Ці стрічки в свою чергу укріплені спіралью розташованими мікротрубочками.

Нестатеве розмноження інфузорій має характер поділу. Під час поділу мікронуклеус ділиться мітотично, а макронуклеус перешнуровується навпіл. Якщо поділ клітини нерівномірний, він має характер брунькування.

Під час статевого процесу інфузорії злипаються бічними поверхнями, в області цитостому в них виникає цитоплазматичний місток. Статевий процес (кон'югація) не супроводжується утворенням гамет, замість них зливаються гаплоїдні ядра.

Кон'югація починається з того, що мікронуклеус збільшується, а макронуклеус розсмоктується. Мікронуклеус ділиться мейотично, з чотирьох гаплоїдних ядер, що утворилися, три розсмоктуються, четверте мітотичне поділяється на стаціонарне (жіноче) та мігруюче (чоловіче) ядра — пронуклеуси. Партнери обмінюються мігруючими ядрами, кожне з яких зливається зі стаціонарним ядром іншої особини з утворенням диплоїдного ядра (синкаріон), після чого особини розходяться.

Потім синкаріон шляхом послідовних мітозів утворює вісім ядер, з яких три гинуть, одне стає мікронуклеусом, а чотири – зачатками макронуклеусів. Внаслідок поділу мікронуклеуса ці протоплазми утворюють дві клітини з одним мікронуклеусом і двома зачатками макронуклеусів (цей процес повторюється). Зрештою, утворюються чотири клітини, кожна з яких містить по одному мікронуклеусу та одному зачатку макронуклеуса (обидва ядра диплоїдні). У зачатку макронуклеуса більшість хромосом гине, а ті, що залишилися, розпадаються на дрібні ділянки – окремі гени, більша частина яких також руйнується. Потім починається інтенсивний синтез ДНК, що веде до збільшення числа генів, що

залишилися, в сотні та тисячі разів. Отже, хоча макронуклеус поліплоїдний, в ньому залишається лише невелика частина (1,6 %) генома мікронуклеуса.

Цикл розвитку інфузорій проходить з гаметиною редукцією. Його особливості – відсутність гамет і ядерний дуалізм. Якщо інфузорія не має партнера для кон'югації, статевий процес відбувається **автогамно**, тобто мігруюче та стаціонарне ядра зливаються всередині однієї особини.

Питання для самоконтролю:

1. Основні систематичні категорії зоології.
2. Загальна характеристика підцарства Найпростіші (*Protozoa*), типу Саркомастигофора (*Sarcomastigophora*).
3. Характеристика та основні представники класів Саркодові та Джугитконосці.
4. Типи обміну речовин у найпростіших.
5. Характеристика типу Апікомплексні (*Apicomplexa*).
6. Цикли розвитку грегарин, кокцидій, токсоплазми, малярійного плазмодія.
7. Характеристика типу Мікроспоридії (*Muxozoa*).
8. Характеристика типу Мікроспоридії (*Microsporidia*).
9. Характеристика типу Інфузорія (*Ciliophora*). Безстатеве і статеве розмноження інфузорій, кон'югація.

ЛЕКЦІЯ № 2

ТЕМА: ХАРАКТЕРИСТИКА ТА ПОХОДЖЕННЯ БАГАТОКЛІТИННИХ (*METAZOA*).

ТИПИ ПЛАСТИНЧАТІ ТВАРИНИ (*PLACOZOA*).

ГУБКИ (*SPONGIA*), КИШКОВОПОРОЖНИННІ (*COELENTERATA*) ТА РЕБОПЛАВИ (*STENOPHORA*)

План лекції:

1. Характеристика Багатоклітинних (*Metazoa*).
2. Походження Багатоклітинних (*Metazoa*).
3. Надрозділ Паразоа (*Parazoa*). Тип Губки (*Spongia*).
4. Тип Кишковопорожнинні (*Coelenterata*).
5. Тип Ребоплави (*Stenophora*).

Основні поняття:

Генеративні і соматичні клітини, імміграція, деламінація, інвагінація, епіболія, гіпотези походження багатоклітинних, гастрєя, цистєя, морєя, бластєя, фагоцилєлла, целлюляризація, монофілія, аскон, сікон, лейкоц, парагастральна порожнина, зародкові листки, пороцити, пінакоцити, хоаноцити, археоцити, амєбоцити, коленцити, склеробласти, спонгіобласти, амфібластула, парєнхімула, гінпогенєз, метагенєз, цєносарк, мономорфність, поліморфність

ХАРАКТЕРИСТИКА БАГАТОКЛІТИННИХ (*METAZOA*).

Багатоклітинні характеризуються тим, що їх тіло складається з багатьох клітин та їх похідних. У тілі *Metazoa* клітини диференційовані й виконують різні функції та утворюють тканини: епітеліальну, сполучну, м'язову, нервову. Тканини в свою чергу утворюють складні органи та системи органів, які працюють в організмі узгоджено, й він функціонує як єдине ціле.

Особливістю багатоклітинних є багатошарове розташування їх клітин, за якого зовнішні клітини утворюють суцільний шар, що відокремлює тіло тварини від зовнішнього середовища. В такий спосіб виникає внутрішнє середовище організму, де містяться всі клітини його тіла й підтримується сталість фізико-хімічних параметрів.

Багатоклітинним тваринам властиве нестатеве та статеве розмноження, проте переважаючою формою, а в деяких групах і єдиною, є статеве.

Нестатеве (вегетативне) розмноження може відбуватися двома способами: поділом (поперечним, поздовжнім або неупорядкованим) та брунькуванням (внутрішнім або зовнішнім).

Усі багатоклітинні розмножуються статевим способом (інколи партеногенетично). Статеве розмноження у багатоклітинних здійснюється за допомогою *генеративних (статєвих)* клітин. Решта клітин — соматичні.

Соматичні клітини у них диплоїдні, а гамети, що утворюються з генеративних клітин, — гаплоїдні, тобто відбувається гаметична редукція.

Після зливання гамет утворюється зигота, яка згодом починає ділитись. Дробіння закінчується стадією бластули, яка може мати різну будову. Далі утворюються зародкові листки — ектодерма, ентодерма та мезодерма, з яких формуються певні тканини дорослої тварини. Зародкові листки формуються таким чином. Спочатку утворюється двошаровий зародок — гастрולה. Вона складається з ектодерми та ентодерми, яка встилає порожнину сліпо замкненої первинної кишки, що відкривається первинним ротом (бластопор) на вегетативному полюсі. Процес утворення гастрولي — гастрულляція — у різних тварин відбувається неоднаково. Розрізняють кілька типів гаструлляції.

Імміграція характеризується тим, що частина клітин бластодерми мігрує в бластоцель, де утворює шар ентодерми. Імміграція буває мультиполярна, коли проходить по всій бластулі, та уніполярна, коли клітини мігрують на вегетативному полюсі. При цьому бластопор часто не виражений.

Деламінація полягає в тому, що клітини бластули поділяються навпіл паралельно поверхні бластули, утворюючи одразу екто- та ентодерму.

Інвагінація характеризується тим, що на вегетативному полюсі стінка вп'ячується й гастрולה набуває вигляду двошарового мішка з бластопором і первинним кишечником, порожнина якого має назву гастроцель.

Епіболія полягає в тому, що великі клітини вегетативного полюса обростають дрібними клітинами анімального, при цьому гастроцель не утворюється, а бластопор має вигляд западини на вегетативному полюсі, куди не проникли дрібні клітини ектодерми.

Розрізняють прямий постембріональний розвиток і з перетворенням. Під час прямого розвитку з яйця виходить особина, що відрізняється від дорослої за розмірами та недорозвиненими статевими органами. Розвиток з перетворенням характеризується різноманітними личинковими фазами, які відрізняються від дорослих за будовою та способом життя.

Багатоклітинні тварини різняться між собою за рівнем організації, наявністю та кількістю зародкових листків, ступенем клітинної та органологічної диференціації, розвитком певних систем органів.

ПОХОДЖЕННЯ БАГАТОКЛІТИННИХ (METAZOA).

Походження багатоклітинних досі остаточно не з'ясоване. *Ще в минулому столітті вчені дискутували з приводу походження багатоклітинних, висуваючи різні, інколи навіть фантастичні, гіпотези. До нашого часу зберегли своє значення лише кілька з них, насамперед ті, де визнається, що предками багатоклітинних були найпростіші.*

Ці гіпотези можна розділити на дві групи.

До першої групи належать гіпотези про походження багатоклітинних від колоній найпростіших. Так, у 70-х роках минулого століття відомий німецький біолог Е. Геккель розвинув систему поглядів на походження багатоклітинних від колоніальних джгутикових — гіпотезу *гастрей*. Згідно з

цією гіпотезою предками багатоклітинних були кулясті колонії джгутикових, подібні до сучасних.

Геккель спирався на дані ембріології й надавав основним етапам ембріонального розвитку організму філогенетичного значення. Подібно до того, як у онтогенезі багатоклітинний організм утворюється з однієї заплідненої яйцеклітини, що в результаті дробіння перетворюється на багатоклітинні стадії — морулу, потім бластулу та гастралу, так і в історичному розвитку — спочатку виникли одноклітинні амєбоподібні організми — **цитеї**, потім від таких організмів розвинулися колонії з кількох особин — **мореї**, які згодом перетворилися на кулясті одношарові колонії — **бластеї**, що мали на поверхні джгутики та плавали в товщі води. Нарешті, вп'ячування стінки бластеї всередину (інвагінація) привело до виникнення двошарового організму — **гастреї**. Зовнішній шар її клітин мав джгутики й виконував локомоторну функцію, а внутрішній вистилав первинний кишечник і виконував функцію травлення. Так, за гіпотезою Геккеля, одночасно виникли первинний рот (бластопор) і замкнена первинна кишка. Оскільки за часів створення цієї гіпотези єдиним способом гастралації вважалася інвагінація, властива більш високоорганізованим тваринам (ланцетник, асцидії, шетинкошелепні), Геккель твердив, що й у філогенезі утворення багатоклітинних гастрей відбувалося саме таким чином. З двошарового плаваючого організму — гастреї, яка осіла на субстрат на аборальний полюс, почався розвиток кишковопорожнинних, що є, на думку Геккеля, найпримітивнішими багатоклітинними, від яких виникли всі інші багатоклітинні.

На свій час гіпотеза гастреї була достатньо обгрунтованою. Геккель висунув її ще до відкриття І. І Мечниковим внутрішньоклітинного травлення. Тоді вважалося, що їжа перетравлюється виключно в порожнині кишечника, тому й первинну ентодерму уявляли у вигляді епітелію первинної кишки.

Гіпотеза гастреї відіграла велику роль у розвитку еволюційної зоології. В ній вперше було обгрунтовано єдність походження усіх багатоклітинних тварин. Гіпотезу підтримав ряд зоологів, з певними доповненнями її приймає й чимало сучасних вчених, зокрема в Західній Європі, вона викладена також у багатьох зарубіжних підручниках зоології.

Однак ще сучасники Геккеля зазначали **недоліки гіпотези**. Одним із найважливіших є відсутність обгрунтування, яке б пояснювало фізіологічні причини вп'ячування стінки бластеї всередину - під час утворення гастреї. Гіпотеза гастреї не пояснює також існування в нижчих багатоклітинних личинки типу *паренхімули* (губки, нижчі кишковопорожнинні), яка не має епітелізованої ентодерми.

Нині найбільш обгрунтованою й альтернативною гіпотезі гастреї можна вважати **гіпотезу вітчизняного вченого І. І. Мечникова**, розроблену в 1877—1886 рр. Вивчаючи ембріональний розвиток нижчих багатоклітинних — губок і кишковопорожнинних, Мечников встановив, що в процесі утворення двошарової стадії в них відбувається не впинання, а здебільшого імміграція — вповзання окремих клітин стінки бластули до її порожнини. Цей примітивний процес утворення гастралули Мечников вважав первинним, а

інвагінацію — наслідком скорочення та спрощення розвитку, що мали місце в процесі еволюції.

Предками багатоклітинних, за гіпотезою Мечникова, були кулясті колонії гетеротрофних джгутикових, які плавали у воді, живилися, фагоцитуючи дрібні частки окремими клітинами колонії. Прототипом такої колонії можуть бути пелагічні кулясті колонії комірцевих джгутикових (*Sphaeroeca volvox*). Окремі клітини, захопивши поживну часточку, втрачали джгутик, перетворюючись на амебоїдних, і занурювалися вглиб колонії, заповненої безструктурною драглистою речовиною. Потім вони могли повертатися на поверхню. Таке явище спостерігається в сучасних губок, джгутикові клітини хоаноцити яких можуть, заповнившись їжею, перетворюватися на амебоїдні й мігрувати до паренхіми, де відбувається травлення, а потім повертатися на місце. З часом клітини диференціювалися на ті, що забезпечували переважно рух колонії, й ті, які живилися та годували інших. Колонія вже не мала вигляду порожньої кулі — всередині містилося скупчення фагоцитів. З сучасних тварин до організмів такого типу найближчими є комірцеві джгутикові (ряд *Choanoflagellida*), що утворюють колонію, в зовнішньому шарі якої містяться комірцеві джгутикові, а у внутрішньому — амебоїдні клітини. Поступово тимчасове диференціювання клітин набуло постійного характеру й колонія одноклітинних перетворилася на багатоклітинний організм, який мав два шари клітин: зовнішній (джгутиковий) — кінобласт і внутрішній (амебоїдний) — фагоцитобласт. Живлення такого організму відбувалося за рахунок захоплення джгутиковими клітинами кінобласта органічних часток із товщі води й передачі їх амебоїдним клітинам фагоцитобласта. Цей гіпотетичний багатоклітинний організм Мечников назвав *фагоцителою*, бажаючи підкреслити роль фагоцитозу в його виникненні.

Організація фагоцитела близька до будови личинок губок і гідроїдних — паренхімул. Саме під час формування цих личинок відбувається міграція клітин із поверхні бластули до її порожнини. Від таких фагоцителоподібних предків, на думку Мечникова, походять губки та кишковопорожнинні.

Гіпотеза Мечникова спиралася на великий ембріологічний матеріал і дослідження з фізіології. Над подальшим ствердженням і обґрунтуванням гіпотези фагоцитела працювали видатні російські зоологи О. О. Захваткін (1949), В. М. Беклемішев (1944, 1964), А. В. Іванов (1968), англійська дослідниця Л. Гайман (1940, 1951). Ці вчені збагатили її новими доказами, одержаними внаслідок цитологічних, ембріологічних і протозоологічних досліджень, перетворивши на науково обґрунтовану теорію.

О.О.Захваткін, який вивчав сучасних колоніальних найпростіших, показав принципову можливість перетворення колонії на цілісний багатоклітинний організм. Проте він вважав, що фагоцитела — це не дорослі організми, а вільноплаваючі личинки, які не живилися й не розмножувалися, а тільки розселялися. Дорослі стадії, на думку Захваткіна, були сидячими, прикріпленими до дна колоніальними організмами, схожими на сучасних губок і кишковопорожнинних. Первинні багатоклітинні мали складний

життєвий цикл, подібний до метагенезу (*Hydrozoa*) з чергуванням нестатевих поліпідних поколінь і статевого покоління медуз.

Багато нового вніс у теорію фагоцителі **А. В. Іванов**. Він не лише навів нові цитологічні та ембріологічні докази на її користь, а й показав, якими за будовою та життєвим циклом мали бути предки Metazoa. Розвиваючи теорію фагоцителі, А.В.Іванов описав зміни, які могли відбутися в фагоцителоподібних тварин у процесі їх подальшої еволюції у разі збереження плаваючого способу життя й переходу до сидячого або повзаючого способу життя. Одні нащадки фагоцителі перейшли від плаваючого способу життя до сидячого (саме від них походять губки, які ще не мають рота, кишечника, нервової системи та мускулатури), інші набули здатності повзати по дну, їх кінобласт диференціювався на вентральний і дорзальний епітелії. Від них походять Placozoa (*Trichoplax*) які, за сучасними поглядами, є реліктовими тваринами, що залишилися на рівні організації фагоцителі. Серед сучасних тварин на такому ж рівні організації перебувають *Dicyemida* та *Orthonectida*.

Частина фагоцителоподібних тварин зберегла плаваючий спосіб життя, й у процесі еволюції в них з'явилися рот, нервова система, м'язи. Від таких розвинених фагоцител виникли, з одного боку, первинні кишковопорожнинні, що перетворилися на сидячі поліпи, а з іншого — повзаючі по дну предки сучасних безкишкових турбеларій, які набули білатеральної симетрії, але ще не мали кишечника— від них походять плоскі черви.

До другої групи гіпотез походження багатоклітинних належать різні модифікації гіпотези целюляризації. Її прихильники виходять з того, що одноклітинне найпростіше відповідає не окремій клітині багатоклітинного, а цілому багатоклітинному організму. Целюляризація — це розпад на окремі клітини. Вперше ідею целюляризації ще наприкінці минулого століття висунули Г. Йерінг (1877), І. Деляж (1896). У ХХ ст. цю ідею розвивали, Й. Хаджі (1944, 1963) та інші вчені. На думку цих вчених, багатоклітинні походять від багатоядерних інфузорій. Перехід від одноклітинного стану до багатоклітинного відбувався в тілі інфузорій одночасно шляхом утворення клітинних меж навколо окремих ядер і прилеглих до них ділянок цитоплазми — енергід.

Складно побудована клітина інфузорій нібито перетворилася на досить високоорганізованого черва (турбеларію) або навіть коловертку, органи якого утворюються з її органел. Рот і глотка сформувалися з цитостома та цитофаринкса, кишка — з ендоплазми, анус — із порошиці, видільні органи — із скоротливих вакуолей, статеві системи — з мікронуклеусів. Ця концепція має своїх прихильників серед вчених різних країн. Проте важко уявити, як спеціалізовані, складно побудовані інфузорії, ядерний апарат (ядерний дуалізм), диференціація покривів (складний кортекс), особливості

статевого процесу (кон'югація) та життєвого циклу яких не мають нічого спільного з будовою та функціями інших тварин, могли дати початок багатоклітинним тваринам. Найбільше заперечень викликає припущення прихильників гіпотези целюляризації про можливість перетворення спеціалізованих органел і ділянок клітини на багатоклітинні тканини та органи з тими ж функціями. Ембріологічні відомості також суперечать гіпотезі целюляризації. Більше того, за цією гіпотезою, тварини, що стоять нижче коловерток і турбеларій, виникли внаслідок регресивної еволюції.

Усі наведені гіпотези виходять з того, що багатоклітинні мають *монофілетичне* походження, тобто усі вони тим або іншим шляхом виникли від однієї предкової форми (гіпотетичної гастреї, планули, білатерогастреї, фагоцители або інфузорії). Проте останнім часом з'являється дедалі більше доказів, що губки мають незалежне від інших Metazoa походження. В результаті електронно-мікроскопічного порівняльного дослідження будови хоаноцитів губок і хоанофлагелят виявлено майже повну їх ідентичність, з одного боку, та істотні відмінності від комірцево-джугутикових клітин інших багатоклітинних — з іншого. Такі клітини є, наприклад, у епітелії напівхордових, деяких голкошкірих тощо. Цей факт, а також велика своєрідність губок (відсутність у них рота, кишечнику, нервів, м'язів, зародкових листків) свідчать про те, що губки виникли від стародавніх хоанофлагелят або спільних з ними предків, а всі інші багатоклітинні — від якихось гетеротрофних колоніальних джугутикових, що до нашого часу не дожили. Якщо дотримуватися цієї точки зору, слід погодитися з тим, що предки губок і предки інших Metazoa — це різні тварини, але будова їх могла бути подібною. Адже паренхімули губок і кишковопорожнинних однакові, хоча, можливо, й мають різне походження.

ТИП ГУБКИ – SPONGIA

До губок відносяться найбільш низькоорганізовані багатоклітинні тварини. Які ведуть прикріплений спосіб життя. Характерні ознаки губок:

Форма тіла мішко- або бакаловидна. Основою вони прикріплюються до субстрату. Протилежний кінець утворює вустя, або оскулум;

Одиночні й колоніальні форми;

Двошарові тварини. Тіло їх складається із екто- і ентодерми. Між ними знаходяться мезоглея;

Відсутність тканин і органів: тіло складається з окремих клітин. Так ектодерма утворена пороцитами, або пінакоцитами. Ентодерма представлена комірцевими джугутиковими клітинами – хоаноцитами. В мезоглеї розташовані археоцити, амебоцити, коленцити, склеробласти, спонгіобласти;

Скелет органічний або мінеральний;

Три типи будови тіла: аскон, сикон, лейкон;

Кишкова порожнина – парагастральна;
Живлення пасивне, травлення внутрішньоклітинне;
Розмноження безстатеве (зовнішнє і внутрішнє брунькування та статеве);

Губки гермофродити. Під час ембріогенезу проходить перекичування зародкових пластів. Личинки двох типів: амфібластула і паренхімула.

ТИП КИШКОВОПОРОЖНИННІ – COELENTERATA

До кишковопорожнинних відносяться нижчі радіально симетричні тварини – мешканці морів і океанів; рідше вони зустрічаються в прісних водоймах.

Для кишковопорожнинних характерні такі ознаки:

Двошаровість будови; в онтогенезі у них формуються два зародкові листи – екто- і ентодерма, які розмежовані безструктурною мезоглеєю;

Тканевий рівень організації. Тобто в них є справжні, хоч і мало диференційовані, тканини, які складаються з різних клітин: епітеліально-мускульних, жалких. Статевих, нервових, проміжних;

Травна система примітивна. У поліпів гастральна порожнина мішкоподібна, а в медуз, у зв'язку з потужним розвитком мезоглеї, складається з системи радіальних і кільцевих каналів й називається гастро-васкулярною. Травлення внутрішньопорожнинне і внутрішньоклітинне;

Нервова система первісного дифузного типу, яка складається з розкиданих нервових клітин, що сполучаються між собою аксонами і утворюють нервові сплетіння. У плаваючих медуз спостерігається концентрація нервових клітин, які утворюють нервові кільця. Є органи зору і рівноваги;

Розмножуються брунькуванням і статевим шляхом. Багато з них роздільностатеві; розвиток у морських форм з вільно плаваючою личинкою – планулою, у прісноводних розвиток частіше прямиий.

В наслідок її метаморфозу може утворюватись:

1. поліп, який утворює колонії, на яких виникають медузи, вони відокремлюються, відпливають та утворюють гамети;
2. поліп, який утворює колонії з редукованими не відокремленими медузами, в яких виникають гамети;
3. поліп, який утворює гонади, в яких виникають гамети;
4. медуза, яка утворює гамети, іноді чергуються декілька медузоїдних поколінь.

Чергування поколінь називається метазенез, якщо покоління не чергуються, то має місце гінногенез.

Кишковопорожнинні - це хижакі, вони живляться личинками та яйцями різних тварин, мальками риби, дрібними ракоподібними, двостулковими та черевовійчастими моллюсками. У зв'язку з переходом до живлення великою здобиччю у них вперше з'являється нервовий апарат, основною функцією якого є узгодження усіх клітин, які приймають участь у ловлі та

проковтуванні здобичі. Вона складається із окремих нервових клітин, які сполучені між собою відростками та має дифузний характер.

Для Кишковопорожних характерні різні види безстатевого розмноження: ділення упоперек (у мадрепорових коралів), ділення уздовж (у більшості видів), брунькування, при цьому утворюються особини, які менші за розміром материнські, мацерація – відокремлення маленького шматочку, наприклад, підосви актинії, яка може дати початок новій особині, стробіляція – від брунькування особин (у сцифоїдних медуз).

Якщо утворюється колонія – це означає, що безстатеве розмноження не доведено до повного відокремлення особин. Особливо поширені колонії серед поліпів. Для колонії характерно, що вона складається не тільки із окремих особин, але й вільної території між ними. Це **ценосарк** – загальний тулуб колонії.

Необхідно зазначити мономорфність та поліморфність колоній, виконання різних функцій особинами колонії. Найбільш складно побудовані серед поліпів – коралові.

Питання для самоконтролю:

1. Характеристика Багатоклітинних (*Metazoa*).
2. Типи гастрюляції.
3. Гіпотези походження Багатоклітинних (*Metazoa*).
4. Характеристика типу Губки (*Spongia*).
5. Характеристика типу Кишковопорожнинні (*Coelenterata*).
6. Характеристика типу Ребоплови (*Stenophora*).

Лекція №3

ТЕМА: ТИП ПЛОСКІ ЧЕРВИ (*PLATHELMINTHES*)

План лекції:

1. Характеристика типу Плоскі черви (*Plathelminthes*).
2. Характеристика класу Війчасті черви (*Turbellaria*).
3. Трематода (*Trematoda*).
4. Цестода (*Cestoda*).

Основні поняття:

Білатеральна-симетрія тіла, вентральна сторона тіла, дорзальна сторона, паренхіма (мезенхіма), протонефрідії, циртоцисти, ортогон, сенсила, партеногенез, гетерогонія, рабдити, шкірно-м'язовий мішок, фагоцити, статоцист, статоліт, інвертоване око, жовткові клітини, мюллерівська личинка, марита, мірацидій, редія, церкарій, метацеркарій, адолюскарій, спороциста, проміжний хазяїн, остаточний хазяїн, сколекс, проглотида, стробіла, мікротрихія, тегумент, оотип, статева клоака, циррус, онкосфера, корацидій, процеркоїд, церкомер, плероцеркоїд, ларвоциста, цистицеркоїд, фіна, цистицерк, ценур, ехінокок, гельмінтози.

ТИП ПЛОСКІ ЧЕРВИ (*PLATHELMINTHES*)

Переважає більшість плоских червів веде паразитичний спосіб життя. Вільноживучі черви трапляються в морських і прісних водоймах, значно рідше на суходолі, у вологому ґрунті. Розміри плоских червів значно варіюють: дрібні види досягають 0,5 мм, але зустрічаються й тридцятиметрові паразити кишкового китів. Відомо близько 12 тис. видів плоских червів.

Плоскі черви — білатерально-симетричні тварини з чітко визначеним головним кінцем. У них розрізняють черевну (*вентральну*) та спинну (*дорзальну*) сторони. Їх тіло, як правило, сплюснене в дорзовентральному напрямку, що відображає назва типу.

За рівнем організації плоскі черви стоять дещо вище кишковопорожнинних і реброплавів. У процесі ембріонального розвитку в них закладаються не два, а три зародкових листки: - екто-, енто- та мезодерма. За рахунок мезодерми формуються мускулатура, статева система, а також недиференційована сполучна тканина — *паренхіма (мезенхіма)*, що заповнює всі проміжки між внутрішніми органами.

Характерною ознакою плоских червів є наявність у них *шкірно-м'язового* мішка. Він складається з одношарового шкірного епітелію, що має різну будову в представників різних класів, і кількох шарів м'язів — кільцевих, косих або діагональних, поздовжніх. Скороченням різних груп м'язів шкірно-м'язового мішка зумовлений червоподібний рух плоских червів.

Безпосередньо під шкірно-м'язовим мішком залягає **паренхіма**, що заповнює проміжки між внутрішніми органами. Плоскі черви належать до паренхіматозних тварин і не мають порожнини тіла. Паренхіма відіграє важливу роль у житті організму, її розглядають, перш за все, як **опорну тканину**. Електронно-мікроскопічні дослідження свідчать, що в ній інтенсивно розвинена міжклітинна речовина, пронизана численними фібрилами, які мають значення опорних утворів. Клітини паренхіми розташовані рихло, між ними залишаються щілиноподібні та лакунарні простори, заповнені рідиною. Завдяки такій будові паренхіма може виконувати роль **посередника в передачі продуктів травлення** між кишечником і внутрішніми органами. Водночас здійснюється й транспорт продуктів обміну з міжклітинної рідини до видільної (**екскреторної**) системи. Останнім часом це підтверджено результатами електронно-мікроскопічних досліджень. Виявилося, що клітини паренхіми мають нерухомі вирости, які проникають у шкірно-м'язовий мішок, епітелій кишечнику і видільні канали.

У такий спосіб здійснюється контакт між паренхімними клітинами та внутрішніми органами. Паренхіма також є **місцем накопичення поживних речовин (глікогену, ліпідів тощо)**. Нарешті, в паренхімі є особливі рухомі клітини, здатні до фагоцитозу: одні з них можуть виконувати **захисну функцію**, поглинаючи бактерії, сторонні частки, інші — екскреторну, накопичуючи тверді екскрети. Отже, **паренхіма — це багатофункціональна тканина**.

Травна система багатьох примітивних вільноживучих видів сформована не повністю, а в деяких паразитичних зовсім редукована. У більшості плоских червів вона складається з рота, ектодермальної передньої кишки — глотки та ентодермальної сліпо замкненої середньої кишки. Часто середня кишка розгалужена, її відростки пронизують усе тіло. Таким чином, цей відділ травної системи забезпечує не лише перетравлення їжі, а й її транспорт до всіх частин тіла. Існує пряма залежність між розмірами тварини та ступенем розгалуження середньої кишки.

У плоских червів уперше з'являється спеціальна **видільна система протонефрального типу**. У більшості груп є два деревоподібне розгалужених протонефрідальних канали з двома окремими або однією загальною порою, через які ця система каналів сполучається з зовнішнім середовищем. Внутрішні кінцеві ділянки каналів закінчуються спеціальними клітинами **циртоцитами**, що мають також назву **зірчастих**, або **миготливих** клітин.

Спеціальних органів дихання у плоских червів немає, як немає й кровоносної системи.

Нервова система має різну будову, але у більшості представників вона ортогонального типу — від мозкового ганглію, що розташований на передньому кінці тіла, відходять поздовжні стовбури, що з'єднуються між собою кільцевими перемичками - комісурами. Кількість поздовжніх і кільцевих нервових стовбурів варіює. У більшості плоских червів

нервова система розташована не під шкірним епітелієм, а занурена вглиб тіла.

Органи чуття представлені переважно шкірними *сенсилами*, до складу яких входять нервові чутливі клітини з однією або кількома війками. Сенсили сприймають механічні та хімічні подразнення. Деякі плоскі черви мають очі та статостисти - органи рівноваги. Місцем концентрації різних рецепторів є передній кінець тіла, де розташований *мозковий ганглії*, який керує їх діяльністю.

Плоскі черви за незначним винятком — **гермафродити**. У примітивних представників цього типу (нижчих турбеларій) немає оформлених гонад, статеві клітини розкидані в паренхімі; запліднення — внутрішнє. У більш високорозвинених форм є справжні гонади — яєчники та сім'яники, протоки для виведення сперми й зрілих яєць, а також ціла низка органів, що забезпечують внутрішнє запліднення й зберігання сперми іншої особини; формування шкаралупки яєць тощо. Деталі будови статевої системи у представників різних класів дуже різноманітні.

У більшості вільноживучих турбеларій розвиток прямиий, з яйця виходить особина, що відрізняється від дорослих лише за розмірами та недорозвиненою статевою системою.

Деякі морські полікладіди розвиваються з метаморфозом, у них є планктонна личинка.

У паразитичних форм, як правило, життєвий цикл дуже складний, він включає кілька поколінь, що мають різну будову. При цьому одне покоління утворюється внаслідок статевого, а друге — партеногенетичного (з незапліднених яйцеклітин) розмноження. Таке чергування поколінь називається *гетерогонією*.

Поряд із статевим розмноженням у деяких труп існує нестатеве.

КЛАС ВІЙЧАСТІ ЧЕРВИ (*TURBELLARIA*)

Війчасті черви — це переважно вільноживучі хижаки, що мешкають у воді й лише зрідка трапляються у вологому ґрунті. Частина турбеларій перейшла до різних симбіотичних відносин з голкошкірими, ракоподібними, сипункулідами, кільчастими червами, членистоногими та рибами, є й справжні паразити. Відомо близько 3 тис. видів війчастих червів.

У прісних водоймах України знайдено близько ста видів турбеларій, приблизно стільки ж відомо з Чорного та Азовського морів, але морські види вивчено недостатньо.

Форма тіла турбеларій листоподібна, стьожкоподібна або веретеноподібна. Більшість із них не має ніяких придатків, в деяких розвинені щупальцеподібні вирости на головному кінці. Розміри тіла війчастих червів не перевищують 1 сантиметра, великі форми мають розмір 5—6 см, а наземні представники тропічних турбеларій, наприклад р.*Bipalium*, можуть сягати навіть 60 см завдовжки. У більшості турбеларій, перш за все морських, тіло яскраво забарвлене.

Зовні тіло турбеларій вкрите одношаровим війчастим епітелієм, що й зумовило назву класу. В епітелії або під ним містяться багато шкірних залоз. Вони виробляють слиз, що змащує тіло турбеларій. За допомогою слизу турбеларії щільно прилягають до субстрату. Однією з різномовидностей шкірних залоз є *рабдитні клітини*, які виробляють *рабдити* — блискучі палички секрету, що розташовані в епітелії перпендикулярно до його поверхні. Базальна мембрана — продукт виділення епітеліальних клітин. Вона надає тілу певної форми та є місцем прикріплення м'язів.

Під базальною мембраною містяться три шари гладеньких м'язів (кільцеві, поздовжні та косі, або діагональні). Сукупність цих м'язів разом із епітелієм утворює шкірно-м'язовий мішок. Крім того, у всіх турбеларій є характерні для них спинно-черевні, або дорзовентральні м'язи, їх пучки прикріплюються до базальної мембрани на спинній та черевній сторонах. Таким чином, тварина може сплющувати тіло в дорзовентральному напрямку.

Будова травної системи у представників різних рядів неоднакова. У безкишкових турбеларій травної системи немає. Травлення в них відбувається в паренхімі центральної частини тіла. Під ротовим отвором є скупчення спеціальних клітин — *фагоцитів*, в яких відбувається травлення. У більшості турбеларій є добре розвинена травна система. Починається вона ротовим отвором, що міститься на черевній стороні. Ротовий отвір веде в глотку. Іноді глоток буває дві або більше. Вони відкриваються в ентодермальний кишечник різної будови. У найбільших за розміром багатогіллястих турбеларій глотка впадає у так званий шлунок, від якого в усі боки відходять розгалужені канали, сліпо замкнені на кінцях. У тригіллястих турбеларій від глотки відходять три розгалужені гілки кишечника, одна з яких йде вперед, а дві інші — по боках глотки — назад.

У багатьох турбеларій середня кишка має вигляд мішка, а в найдрібніших прямокишкових — прямої, замкненої на кінці трубки. У турбеларій, як і в інших плоских червів, ступінь розгалуженості кишечника значною мірою залежить від розмірів тіла.

У всіх турбеларій, крім безкишкових, є типова *протонефридіальна видільна система*. Основна функція протонефридів — осморегуляція, у багатьох турбеларій до цієї функції додається ще видільна.

Нервова система турбеларій характеризується різноманітністю будови. У безкишкових (ряд *Acoelida*) вона зберігає дифузну будову, але й у них дифузний плексус на передньому кінці зв'язаний із зануреним у паренхіму мозковим ганглієм, що утворився зі скупчення нервових клітин навколо органа рівноваги —статоциста.

Мозковий ганглії турбеларій стає інтегруючим центром нервової системи, який координує роботу всієї нервової системи, обробляє інформацію від рецепторів і здійснює взаємодію між організмом і зовнішнім середовищем.

У турбеларій добре розвинені органи чуття. Механо- та хеморецептори представлені поодинокими або зібраними до купи *сенсілами* — чутливими клітинами, які мають довгі нерухомі війки або джгутики й відростки, що йдуть до мозкового ганглію. У багатьох турбеларій є зв'язаний із мозком

орган рівноваги—*статоцист*, що має вигляд пухирця, всередині якого знаходиться одне або кілька вапнякових тілець - *статолітів*.

Очі турбелярій мають різну будову та розташування. Як правило, в турбелярій є пара очей, що містяться поблизу мозкового ганглію. Однак у деяких великих за розміром триклад і поліклад налічується до кількох сотень очей, розташованих по краях або на спинній стороні тіла. Очі містяться в паренхімі, рідше—в шкірному епітелії. Око найчастіше складається з пігментованого бокала, зверненого увігнутих боком до поверхні тіла. У порожнину бокала входять світлочутливі частини рецепторних клітин, тіла яких лежать перед входом до бокала, а їх протилежні кінці утворюють довгі відростки, що з'єднуються в пучок (зоровий нерв), який іде до мозку. Отже, світлові промені спочатку проходять через тіла рецепторних клітин і лише потім потрапляють на їх світлочутливі ділянки. Таке око називається *оберненим*, або *інвертованим*.

Гермафродитна статева система турбелярій має різну будову. У багатьох безкишкових є дифузна, розкидана в паренхімі гермафродитна залоза, що формує яйцеклітини та сперматозоїди, в інших є відокремлені яєчники та сім'яники.

У вищих турбелярій жіночі статеві залози диференціюються на *яєчники* та *жовтківники*, що виробляють *жовткові клітини* — видозмінені ооцити, які втратили здатність до запліднення й розвитку, а спеціалізуються на утворенні жовтка. Вони входять до складу складного яйця й призначені для живлення зародка, що розвивається. Від яєчників відходять *яйцепроводи*, в які впадають протоки жовтківників. Яйцепроводи зливаються позаду глотки в одну трубку — *піхву*, з нею часто зв'язана *копулятивна сумка*, в яку під час копуляції надходять сперматозоїди.

Чоловіча статева система теж має складну будову. Вона включає велику кількість *сім'яників*, розсіяних у паренхімі, від яких відходять *сім'явидні канали*, що з кожного боку тіла впадають у один поздовжній *сім'япровід*. Обидва сім'япроводи ззаду зливаються, утворюючи *сім'я-випорскувальний канал* всередині *копулятивного органа*, який відкривається в *статеву клоаку*.

Запліднення турбелярій звичайно перехресне, для них характерний спіральний тип дробіння яйцеклітини. Розвиток турбелярій прямих або з метаморфозом. У морських полікладід з яйця виходить так звана *мюллерівська личинка*.

КЛАС ПРИСИСНІ (*TREMATODA*)

Усі трематоди - ендопаразити. Форма тіла тварин найчастіше листоподібна. У дорослих черв'яків, що називаються *маритами*, є, як правило, два добре розвинені *присоски*. Один із них (*ротовий*) розташований на передньому кінці тіла й у центрі містить ротовий отвір, другий (*черевний*) функціонує як орган прикріплення. Ступінь розвитку присосків залежить від місця локалізації паразита.

Покрив трематод, як і всіх інших паразитичних червів, ті відміну від вільноживучих турбеларій, позбавлений -війок і є *тегументом*, побудованим за типом *зануреного епітелію*

Травна система трематод, як правило, добре розвинена подібна до травної системи турбеларій, проте в деяких дрібних форм спостерігається її рудиментація.

Видільна система протонефрідіального типу.

Нервова система типа ортогон, органи чуття розвинені слабо.

Статева система марити гермафродитна.

Усі трематоди мають дуже складний життєвий цикл, що супроводжується чергуванням поколінь паразитичних і вільноживучих фаз розвитку та зміною хазяїв.

Марити-паразити хребетних тварин. Їх яйця повинні потрапити у воду, де з них виходять рухливі личинки - мірацидії. Протягом короткого часу вони мають знайти І проміжного хазяїна і проникнути в нього, де вони перетворюються на спороцисту, яка розмножується партеногенетично. З цих яєць розвиваються редії, які дають початок наступному поколінню - церкарію. Церкарії деяких видів не потребують другого проміжного хазяїна та осідають на субстрат перетворюючись на адолескарії, а якщо ні – то на метацеркарії.

СТЬОЖКОВІ ЧЕРВИ (CESTODA)

У класі об'єднано близько 3500 видів ендопаразитів (в Україні відомо понад 500 видів), які на статевозрілій стадії паразитують у хребетних тварин (винятком є представники роду Archigetes, що живуть у порожнині тіла малоцетинкових червів), а на личинковій, як правило, в безхребетних, зокрема членистоногих. У деяких видів личинки паразитують також у хребетних, в тому числі й у людини.

Зовнішня будова тіла статевозрілих цестод різниться, але загальний план однаковий у всіх представників класу, їх тіло поділяється на *головку*, або *сколекс*, за ним йде непочленована *шийка*, що є «зоною росту», назад від неї відшнуровуються *членики*, або *проглотиди*, що утворюють *стробілу*. Є одночленикові цестоди, а є й такі, що мають їх два-чотири або тисячі.

Розміри цестод коливаються від кількох міліметрів до 10 м. Серед представників родини Diphyllbothriidae відомі гіганти, довжина яких перевищує 20 м. У зв'язку з тим, що дорослі черви паразитують переважно в кишковокишковому тракті й мають протистояти його перистальтиці, на сколексі є органи прикріплення, за допомогою яких паразит надійно закріплюється.

Форма головки може бути округлою, видовженою, плоскою тощо. Органи прикріплення в них такі, як у представників роду *Tetrarhynchus*, на чотирьох довгих хоботках. У деяких цестод розростається передня частина тіла, внаслідок чого утворюється складчаста розетка, за допомогою якої паразит фіксується на стінці кишки хазяїна.

Наступний відділ тіла — шийка. Вона коротка, досить вузька, на її задньому кінці розташована зона відшнуровування проглотид. Кількість

члеників у багаточленикових видів різна й залежить від фізіологічного стану паразита. Нові проглотиди формуються або певний короткий час, або протягом майже всього життя паразита. Найстаріші проглотиди, що входять до складу задньої частини стробіли, можуть відокремлюватися по одній або групами по п'ять-шість члеників. Вони можуть активно рухатися й ще деякий час перебувають у кишечнику, але потім виводяться в зовнішнє середовище.

Покриви цестод дещо відмінні від покривів інших плоских червів. Оскільки стьожкові черви не мають травної системи, їхні покриви виконують функцію живлення. Зовнішня поверхня тегумента густо вкрита мікрворсинками — *мікротрихіями* двох типів, конусоподібними та трубчастими. Конусоподібні розташовані в місцях стикання паразита із стінками кишки хазяїна. Виходячи з особливостей їх будови, можна вважати, що ці мікрворсинки беруть участь у прикріпленні та русі паразита.

Трубчасті мікротрихії виконують трофічну функцію, їх будова та розташування на поверхні стробіли нагадують щіточну облямівку кишкового епітелію хребетних тварин.

М'язова частина шкірно-м'язового мішка представлена кільцевими та сильно розвиненими поздовжніми м'язами. Крім того, у паренхімі цестод є внутрішній кільцевий шар, а у багатьох ще й пучки спинно-черевних м'язів.

У периферійних шарах паренхіми поряд із зануреними частинами клітин тегумента є вапнякові клітини, в яких формуються «вапнякові» тільця. До їх складу входять білки, вуглеводи, ліпіди та мінеральні компоненти (карбонат кальцію, карбонат магнію й невелика частка фосфору). У багатьох цестод «вапнякові» тільця формуються вже на личинкових стадіях (процеркоїд, плероцеркоїд). Вважається, що вони використовуються паразитом для нейтралізації дії кислого середовища, що особливо важливо у разі надходження личинок у шлунок.

У паренхімі розташовані видільна, нервова та статева системи. Видільна система цестод належить до протонефридального типу, численні циртоцити з'єднані через тонкі канали з чотирма головними каналами. Два канали починаються на задньому кінці стробіли, доходять по дорзальній стороні до сколекса, утворюють тут досить складну петлю й повертаються по вентральній стороні назад, де можуть зливатися в сечовий міхур. У видів, проглотиди яких не відокремлюються від стробіли, міхур залишається на все життя. У разі відторгнення члеників кожний канал (їх чотири) відкривається назовні власною порою. У багатьох видів поздовжні стовбури з'єднані поперечними.

Нервова система цестод належить до ортогонального типу, спеціальних органів чуття складної будови немає. Сенсори досить рідко розкидані по поверхні стробіли, й лише на сколексі утворюють значні скупчення.

Статева система цестод, як і більшості плоских червів, гермафродитна й має складну будову. Лише представники ряду гвоздичників (*Caryophyllidea*) мають один комплект статевих органів. У всіх інших

цестод є по одному, рідше по два комплекти в кожному членику. Ступінь розвитку статевих органів залежить від положення проглотида щодо шийки. У молодих члениках закладається та розвивається статева система, середня частина стробіли складається з члеників із добре розвиненою статевою системою. У задньому кінці стробіли розташовані перезрілі членики, в яких міститься сильно розгалужена матка, набита яйцями, та залишки редукованого статевих апарата.

Чоловіча статева система складається з сім'яників (їх може бути один або кілька сотень), від яких відходять сім'явиносні протоки. Об'єднуючись, вони утворюють сім'япровід, кінцева частина якого виконує роль копулятивного органа — цируса. Він розташований у мускулистому мішку, який відкривається в статеву клоаку. Жіноча статева система збудована ще складніше. Головною її частиною є яєчник, від якого відходить яйцепровід, що впадає в оотип. Сюди ж впадають протоки жовтківників і шкаралупної залози (тільце Меліса). В оотипі відбувається запліднення й завершується формування яєць, що надходять з яєчника. Від оотипу відходять матка та піхва, яка другим кінцем входить у статеву клоаку. В одних цестод (ряд *Pseudophyllidea*) матка має отвір назовні — відкрита матка, в інших (ряд *Cyclophyllidea*) матка отвору не має. У першому випадку яйця, дозріваючи, виводяться назовні, у другому — вони виділяються шляхом розриву стінок членика та матки. Цей процес, як правило, відбувається вже в зовнішньому середовищі, куди потрапляють зрілі членики.

Цестоди розвиваються зі зміною хазяїв, у одних є два хазяїни — остаточний та проміжний, у інших — три (крім остаточного, ще два проміжні). У цестод має місце перехресне запліднення або самозапліднення між різними проглотидами в одному членику, коли цирус вводиться в піхву того ж членика.

Личинка, що розвивається в заплідненому яйці, однакова в усіх стьожкових черв'яків, вона називається *шестигачковим зародком, або онкосферою*. Вона має кулясту або овальну форму, на задньому кінці містяться шість хітиноїдних гачків, які рухаються за допомогою м'язових клітин.

На передньому кінці тіла онкосфери є великі залозисті клітини, їх секрет полегшує рух онкосфери по тілу проміжного хазяїна, в передній півкулі містяться «ембріональні» клітини, за рахунок яких формується тіло наступних личинок стадій. Для подальшого розвитку онкосфера має потрапити в організм проміжного хазяїна, в якому розвиваються личинки різного типу, їх будову буде розглянуто далі на конкретних прикладах.

У класі стьожкових черв'яків різними авторами виділяється від чотирьох до одинадцяти рядів, розглянемо найтипівіших представників, зокрема види, що викликають важкі, а іноді й небезпечні для життя хазяїв захворювання — *цестодози*.

До родини стьожаків належить поширений у північній частині Євразії та Північній Америці *стьожак широкий* — *Diphyllobothrium latum*, на прикладі якого ми розглянемо більш детально життєвий цикл стьожаків. Його дорослі особини паразитують у багатьох хижих ссавців і людини. Звичайно в кишечнику людини паразитує один, рідше два екземпляри. Тіло стьожака

складається з кількох тисяч члеників і може досягати довжини 10—15 м (ширина 15 мм). Відрізнити *D. latum* від інших видів дуже легко за великою темною розеткоподібною маткою, що є в кожному зрілому членику. Матка відкрита, і яйця для розвитку мають потрапити у воду. З яєць вилуплюється вільноплаваюча личинка — *корацидії* — онкосфера, вкрита війчастим епітелієм. Якщо її проковтне веслоногим рачок ряду *Copepoda*, в порожнині його тіла онкосфера перетворюється на *процеркоїд*. При цьому личинка втрачає правильну сферичну форму і витягується в довжину, її задній кінець, що містить гачки, відокремлюється від тіла вузькою перетяжкою. Ця ділянка з гачками називається *церкомером*. Водночас починається складна перебудова покривів: війчастий епітелій скидається, замість нього утворюється тегумент, що зберігається протягом усього життя черва. Збільшується кількість протонефридів, на передньому кінці тіла процеркоїда розвиваються одноклітинні залози. В поверхневих шарах паренхіми з'являються численні «вапнякові» тільця.

Подальший розвиток паразита можливий тільки в другому проміжному хазяїні. Ним можуть бути різні види річкових риб, що поїдають рачків. Рачки перетравлюються, а процеркоїд мігрує в різні внутрішні органи та м'язи хазяїна, де перетворюється на *плероцеркоїд*. Перетворення супроводжується втратою церкомера й швидким ростом паразита, який іноді досягає довжини 1—5 см. На передньому кінці плероцеркоїда з'являються зачатки ботрій. Життєвий цикл може ускладнюватися за рахунок резервуарних хазяїв, якими стають великі за розміром хижі риби, що поїдають дрібніших, у їх тілі плероцеркоїди зберігають життєздатність і теж потрапляють у різні органи. Плероцеркоїди тривалий час зберігають життєздатність у другому проміжному та резервуарному хазяях. У остаточного хазяїна, яким, крім людини, може бути ще ряд свійських і диких тварин, вони потрапляють під час поїдання ним зараженої риби. Найбільш стійкі вогнища дифілоботріозу людини існують у районах, де їдять напівсиру, а іноді й сиру рибу, малосолонікру шуки тощо.

Ряд Ціп'яки (*Cyclophyllidea*)

До цього ряду належить більшість цестод — переважно паразитів птахів і ссавців. Кілька видів паразитують у людини. Розвиток відбувається переважно з одним проміжним хазяїном. Іноді в ціп'яків має місце нестатеве розмноження на личинкових стадіях, тобто метагенез — чергування двох поколінь — статевого та нестатевого. На відміну від сьбжаків ціп'яки втратили вільноплаваючу личинку. Їх яйце містить сформовану ще в матці онкосферу, вкриту ембріональними оболонками. Ця онкосфера тривалий час зберігає життєздатність під час перебування яєць у вологому ґрунті, підстилці або фекаліях тварин.

Проміжними хазяями ціп'яків можуть бути молюски, кільчаки, ракоподібні, комахи, а також представники всіх класів хребетних. У проміжному хазяїні онкосфера звільняється від оболонок, проникає через стінку кишечника в кров'яне русло хазяїна, а потім осідає в його органах. Тут

починається перетворення онкосфери на *ларвоцисту*. Будова цих личинок у межах ряду досить різноманітна. Найпримітивнішими ларвоцистами є *цистицеркоїди*, які мають пухироподібне тіло з довгим хвостовим придатком (*церкомером*), на якому містяться три пари ембріональних гачків. На передньому кінці пухиря формується сколекс, угорнутий у його середину.

Значно частіше у цип'яків трапляються ларвоцисти, що називаються фінками, або *фінами*. Вони мають різну будову й різняться ступенем розвитку пухиря та кількістю сколексів. Відокремленого церкомера в них немає. Найпростішою за будовою є личинка типу *цистицерк*. Зріла личинка, набуває кулястої або овальної форми, а всередині містить велику порожнину. На одному полюсі зберігаються три пари личинкових гачків, на протилежному з'являється глибоке впинання, на дні якого формується один сколекс. Складнішу будову мають фіни типу *ценур* і *ехінокок*. В першому випадку на внутрішній поверхні пухиря закладається не один, а багато сколексів. Отже, з однієї онкосфери розвивається більше паразитів. Ехінококи — це ларвоцисти, які іноді досягають значних розмірів. Зовні вони вкриті капсулою, що утворюється за рахунок тканин хазяїна, власне стінки пухиря складаються з кількох шарів. Внутрішній шар, розростаючись, утворює виводкові капсули, де закладаються сколекси, від цього шару відбруньковуються дочірні пухирі, на яких також формуються сколекси. Таким чином, усередині ехінокока розвивається величезна кількість сколексів. Цей процес розглядається як нестатеве розмноження на личинковій стадії.

У кишкового остаточного хазяїна під дією травних ферментів сколекс вивертається назовні, церкомер або частина пухиря, що несе личинкові гачки, відкидається.

Найбільше практичне значення мають цип'яки з родини теніід. У людини теніїди викликають небезпечні гельмінтози, що можуть завершуватися смертю хворого. Спричиняють хворобу дорослі особини та личинки.

Бичачий, або неозброєний цип'як — *Taeniarhynchus saginatus* паразитує в людині, а на личинковій стадії — у великої рогатої худоби. Дорослі цес-тоди досягають довжини 4—10 м. На їх голові, як і в усіх цип'яків, містяться чотири великі присоски. Характерною є будова сліпозамкненої матки в дозрілих члениках. Вона має вигляд поздовжнього стовбура, від якого в різні боки відходить до трьох десятків малорозгалужених відростків. Перезрілі членики *T. saginatus* відриваються по одному від стробіли й виводяться з фекаліями назовні. Деякий час вони рухаються по субстрату та розсіюють яйця. До проміжних хазяїв яйця паразита потрапляють разом із забрудненою травою. В кишкового хазяїна яйця виходить онкосфера, яка проникає в кровоносні судини та з кров'ю потрапляє до різних органів. У їх тканинах онкосфера перетворюється на фіну типу цистицерк (наступна личинкова стадія). Локалізуються фіни найчастіше в м'язах, проте їх знаходили й під шкірою, в очах, мозку та інших органах. Параитування личинок у великої рогатої худоби звичайно проходить малопомітно, але у разі локалізації паразита в очах, мозку та інших життєво важливих органах можливий падіж худоби, особливо

молодняка. Людина заражується ціп'яком, вживаючи недосмажену або недоварену яловичину. Хворі страждають безсонням, стають дратівливими, іноді починаються напади, схожі на епілептичні. Особливо страждають діти.

Питання для самоконтролю:

1. Характеристика типу Плоскі черви (*Plathelminthes*).
2. Загальна характеристика класу Війчасті черви (*Turbellaria*).
3. Загальна характеристика класу Трематоди (*Trematoda*).
4. Пристосування до паразитичного способу життя *Trematoda*.
5. Цикл розвитку *Opistorhis filineus*.
6. Цикл розвитку печінкового сисуна.
7. Цикл розвитку *Schistosoma haematobium*.
8. Цикл розвитку *Leicochloridium paradoxum*.
9. Філогенія класу *Trematoda*.
10. Загальна характеристика класу Цестоди (*Cestoda*).
11. Цикл розвитку *Taeniarhynchus saginatus*.
12. Цикл розвитку *Taenia solium*.
13. Цикл розвитку *Hymenolepis nana*.
14. Цикл розвитку *Echinococcus granulosus*.
15. Цикл розвитку *Dyphyllobotrium latum*.
16. Типи фін цестод.

ЛЕКЦІЯ № 4

ТЕМА: ТИП НЕМЕРТИНИ (*NEMERTINI*)

ТИП ПЕРВИННОПОРОЖНИННІ (*NEMATHELMINTHES*)

ТИП СКРЕБЛЯНКИ, АБО КОЛОЧОГОЛОВІ (*ACANTHOCEPHALES*)

План лекції:

1. Тип Немертини (*Nemertini*).
2. Тип Первиннопорожнинні (*Nemathelminthes*).
3. Філогенія циклів розвитку нематод.
4. Клас Кіноринхи (*Kinorhyncha*).
5. Клас Волосові (*Gordiaceae, seu Nematomorpha*).
6. Клас Коловертки (*Rotatoria*).
7. Клас Пріапуліди (*Priapulida*).
8. Тип Скреблянки, або Колочоголові (*Acanthocephales*).

Основні поняття:

Хоботна піхва, війчастий епітелій, схізоцель, фаринкс, рабдитовидні та філярієвидні личинки, біо- і геогельмінти, облігатний і факультативний паразит, дефінітивний хазяїн, міграція, пероральний, перкутанний та контамінативний шляхи зараження, резервуарний хазяїн, імагінальний і личинковий паразитизм, мікофілярії, ендеміки, зоніт, коловертальний апарат, мастакс, цикломорфоз.

ТИП НЕМЕРТИНИ (*NEMERTINI*)

Немертини — це переважно вільноживучі морські хижачки. Описано близько тисячі їх видів, із них у Чорному морі знайдено 33 види.

В них поєднуються риси, властиві плоским червам, і ознаки значно вищого ступеня організації. Особливістю немертин є довгий хобот на передньому кінці тіла, що вгортається в спеціальну хоботну піхву. Немертини мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок із війчастим епітелієм, порожнини тіла в них немає, а проміжки між внутрішніми органами заповнені паренхімою. Травна система в немертин наскрізна, крім передньої та середньої кишки є ще й задня, що відкривається анальним отвором. Видільна система належить до протонефридального типу. У немертин є добре розвинена замкнена кровоносна система. Нервова система представлена двома парами мозкових гангліїв, від черевної пари йдуть два бічні нервові стовбури, з'єднані поперечними комісурами.

Немертини — роздільностатеві тварини, що мають численні гонади простої будови. До типу немертин належить всього один клас із тією ж назвою.

ТИП ПЕРВИННОПОРОЖНИННІ (*NEMATHELMINTHES*)

Це переважно вільноживучі, рідше паразитичні організми, що пристосувалися до різних умов життя (морські та прісні води, ґрунт, паразити рослин, тварин та людини). Описано понад 20 тис. сучасних

видів, проте їх реальна кількість значно більша, оскільки ця група вивчена ще недостатньо.

Тіло тварин вкрите кутикулою. Війчастий покрив зберігається лише на черевній стороні або повністю редукований; шкірно-м'язовий мішок розвинений неоднаково, мускулатура переважно поздовжня. Нематгельмінти мають *первинну порожнину тіла (схізоцель)*, яка має вигляд щілин між внутрішніми органами, заповнених рідиною й не вистелених власним епітелієм. Кишечник тварин – це пряма наскрізна трубка, що поділяється на три відділи – ектодермальну передню кишку – глотку (*фаринкс*), як правило, з тригранним просвітом, ентодермальну середню кишку та ектодермальну задню, яка закінчується анальним отвором.

Видільна система належить до протонефридального типу або має вигляд видозмінених шкірних залоз.

Нервова система представлена навкологлотковим нервовим кільцем, від якого відходить різна кількість поздовжніх стовбурів. Справжніх нервових гангліїв у них немає. Органи чуття в первиннопорожнинних розвинені погано.

Первиннопорожнинні – переважно роздільностатеві тварини, їх статевий апарат має просту будову. Характерною особливістю ембріонального розвитку первиннопорожнинних є білатеральне, різко детерміноване дробіння. У них має місце прямий розвиток або вихід із яйця личинки, загалом подібної до дорослої тварини. Ріст личинки супроводжується линаннями; дорослі особини не линяють.

ФІЛОГЕНІЯ ЦИКЛІВ РОЗВИТКУ НЕМАТОД (*NEMATODA*)

У нематод наявною є відмічена ще В.О. Догелем тенденція до виникнення гермафродитизму у паразитів, які беруть свій початок від різностатевих вільноіснуючих предків. Значна кількість нематод стають фізіологічними гермафродитами, фенотипічно залишаючись при цьому самицями. В одних видів вони здатні продукувати чоловічі статеві клітини тільки упродовж відносно короткого часу, а саме, на початку своєї статевої активності (**протерандрічний гермафродитизм**). В інших, формування спермій відновлюється кілька разів протягом життя паразита. У виключних випадках нематоди переходять до партеногенетичного розмноження без запліднення.

Звичайно в організмі тварини-хазяїна оселяються самці та самиці нематод, які після досягнення статевої зрілості копулюють один з одним. Чоловічі статеві клітини - спермії - після копуляції потрапляють до органів жіночої статевої системи, де протягом певного строку (є характерним для кожного конкретного виду) зберігаються в просвіті матки. Особливістю сперматозоїдів нематод є відсутність джгутиків - їх рух по статевим жіночим шляхам здійснюється за допомогою псевдоподій.

Відразу після проникнення спермія у жіночу статеву клітину відбувається формування первинної захисної оболонки. З часом виділяється

ще одна оболонка, а на поверхні яйця за рахунок секреторної діяльності матки утворюється третій (зовнішній) білковий шар. Відсутність жовточних клітин обумовлює важливу особливість статевих клітин нематод. У більшості представників цієї групи яйцеклітина вже містить у собі поживні речовини, необхідні для розвитку майбутнього зародка.

Постембріональний розвиток нематод — це метаморфоз. Звичайно, є чотири личинкових стадії, перехід між якими супроводжується линяннями. Личинок, що послідовно змінюють одна одну, називають: Л-1, Л-2, Л-3, Л-4.

За своїм зовнішнім виглядом та внутрішньою будовою личинки нагадують дорослих черв'яків. Але є ряд суттєвих відмінностей, які стосуються як морфологічних, так і біологічних особливостей. Перша та головна риса личинок нематод - це відсутність сформованої статевої системи, яка представлена недиференційованим статевим зачатком, що розташований у задній половині тіла. За правило, недорозвиненою є також і травна система. Задня кишка переважно має вигляд простого клітинного тяжа, інколи просвіт відсутній навіть у середній кишці. Кутикула личинок має меншу кількість шарів і відрізняється від кутикули дорослих черв'яків особливостями обмінних процесів та фізіології.

Личинок нематод за особливостями будови поділяють на дві морфологічні групи - рабдитовидні і філярієвидні. До першої групи відносяться личинки з коротким і відносно товстим тілом; другі мають більш струнке та вузьке тіло. Деякі види нематод протягом їх індивідуального розвитку здатні до зміни типів личинок. Відношення личинок нематод із зовнішнім середовищем значно відрізняється. Як і в інших групах паразитичних організмів, у круглих черв'яків спостерігається тенденція до скорочення терміну перебування активних стадій в зовнішньому середовищі, навіть - до повного їх випадіння.

В найбільш примітивних випадках з яєць, що потрапили до зовнішнього середовища, виходить Л-1. Вона поводить себе як вільноіснуюча форма, проходить два линяння і перетворюється на Л-3, яка стає інвазійною для хребетних тварин. Але перше линяння, переважно, відбувається під захистом яйцевої оболонки і в зовнішнє середовище виходить вже Л-2. В свою чергу, вона линяє в зовнішньому середовищі і дає початок інвазійній Л-3. Обидва линяння можуть відбуватись в яйці і тоді в зовнішнє середовище виходить Л-3.

Значна кількість нематод зовсім втратила вільно існуючі активні стадії. Інвазійними для хребетної тварини-хазяїна стають яйця, які містять сформованих личинок. У багатьох видів зникають і вони, що стає можливим з появою у життєвому циклі паразита проміжних хазяїв, які й здійснюють передачу інвазійного початку від одного дефінітивного хазяїна до іншого. В багатьох випадках це супроводжується появою яйця живородіння (родини *Wuchereria*, *Trichinella* тощо).

Личинки нематод можуть зберігатись в зовнішньому середовищі тривалий час (до 2 років і більше), що обумовлюється запасами поживних

речовин, отриманих ними під час розвитку. У старих личинок кількість жиру та глікогену є значно меншою ніж у молодих.

Вільноіснуючі личинки нематод мають ряд біологічних адаптацій, спрямованих на зараження тварини-хазяїна. В першу чергу це здатність до міграції. На активність личинок значно впливає температура, світло, вологість оточуючого середовища. Потрапляння личинок в кінцевих хазяїв відбувається кількома різними способами.

В тих випадках коли інвазійним початком виступають яйця, що містять зрілих личинок, зараження тварин можливе тільки **пероральним шляхом**. У кишечнику хазяїна личинки звільняються від шкаралупових оболонок.

Тварини можуть заражатись й активними вільноіснуючими личинками. Цей процес в одних видів відбувається також **перорально**, а в інших личинки проникають у тварину через шкіру - **перкутанний** спосіб зараження. В цьому випадку вони проникають в товщу шкіри переважно через волосяні фолікули, рідше - через uszkodження ороговілого епітелію.

В інших випадках, зараження кінцевих хазяїв може відбуватись через проміжних та резервуарних хазяїв. Передача паразитів від однієї особини до іншої відбувається переважно за травними ланцюгами у системі хижак-жертва. Але можливим є інший шлях, коли проміжним хазяїном стає кровосисна комаха (кровосисні комарі, москїти, мошки тощо). В цьому випадку зараження відбувається **контамінативним** шляхом. Личинка виходить з хоботка комахи в той час, коли остання живиться кров'ю на хребтній тварині, та активно проникає крізь шкіру в її кров'яне русло.

Життєві цикли нематод характеризуються різноманіттям. Це пояснюється тим, що окремі групи нематод переходили до паразитизму в різний час та пристосовувались до існування у самих різних тваринах. Тому поряд зі спеціалізованими формами існує багато примітивних, які слід розглядати як факультативних паразитів, їх життєві цикли, за правило, є дуже нестійкими і, в залежності від умов, можуть відбуватись різними шляхами.

На цій еволюційній стадії зараз знаходяться багато представників ряду Rhabditida. Їх цикл розвитку включає декілька вільноіснуючих видів, які стали факультативними паразитами і навіть форми, що перейшли до облигатного паразитизму, але зберегли вільноіснуючі покоління.

До *факультативних паразитів* можна віднести широко розповсюджений вид вугрицю кишкову (*Strongyloides stercoralis*). При сприятливих температурі та вологості в ґрунті існують статевозрілі самиці й самці. З яєць, які вони відкладають, виходять рабдитовидні Л- 1, значна частина яких линяє 4 рази і дає початок вільноіснуючому поколінню. Менша частина після другого линяння перетворюється у філярієвидних личинок Л-3. Вони не можуть розвиватись нормально зовнішньому середовищі, оскільки їм необхідно проникнути до організму людини (переважно **перкутанно**). Личинки в організмі хазяїна мігрують наступним чином: кров'яне русло малий круг кровообігу легені. В легенях личинки линяють два рази і дають початок молодим самцям та самицям. Вони в свою чергу по дихальних

шляхом підіймаються у гортань і через неї проникають у травну систему. Там вони копулюють і самиці відкладають яйця.

Можливим є і **пероральний** шлях зараження людини. Але філярієвидні личинки, яких проковтнули, також проникають у слизову носоглотки і здійснюють міграцію кровоносною системою та легенями.

Із відкладених яєць у кишечнику вилуплюються рабдитовидні Л-1, які линяють. Доля Л-2 може бути різною. Частина цих личинок виводиться в зовнішнє середовище, де вони можуть дати початок вільноіснуючому поколінню або ж личинкам, які є інвазійними для людини. Частина з них друге линяння проходить у кишечнику і в цьому випадку можлива **аутоінвазія** хазяїна крізь слизисту кишечнику або шкіру перианальних складок. Далі відбувається вже описана вище міграція.

У паразитів легень, амфібій *Rhabdias bufonis*, які відносяться до того ж підряду, спостерігається певна стабілізація циклу. Вони є **облігатними паразитами**, які зберігають також вільноіснуюче покоління.

У легнях жаби мешкають гермафродитні черви. Яйця, що вони відкладають, потрапляють спочатку у глотку, а потім крізь кишечник виводяться в зовнішнє середовище. Личинки, які вилуплюються з яєць, після линяння дають початок особинам вільноіснуючого покоління (вони дрібні майже в двічі менші за попередні). Личинки, які вилуплюються з відкладених ними яєць, для подальшого розвитку повинні потрапити у хребетну тварину. Заражуються амфібії **перкутанно** - личинки мігрують кровоносною системою у легень, де після кількох линянь дають початок гермафродитним особинам. Тобто відбувається розвиток зі складним циклом за типом *гетерогонії* (відбувається закономірне чергування вільноіснуючих різностатевих та паразитичних гермафродитних поколінь).

Усі представники ряду *Rhabditida* повністю втратили здатність досягати статевої зрілості в зовнішньому середовищі. Вони є **облігатними паразитами**, у яких вільноіснуючий спосіб життя зберігають, в крайньому випадку, личинки.

Представники родини *Ancilostomatidae* мають дві вільноіснуючі личинкові стадії. Статевозрілі особини є паразитами людини та деяких інших тварин. У просвіт кишки вони відкладаються яйця, з яких у зовнішньому середовищі вилуплюються рабдитовидні Л-1, а через два линяння з'являються філярієвидні Л-3. Вони проникають переважно через шкіру хазяїна й здійснюють подальшу міграцію організмом майже так, як і личинки вугриці кишкової. Але в легнях личинки анкілостомід не линяють, а відразу мігрують до кишечника, де після двох линянь сягають статевої зрілості.

У деяких видів здійснення подібного циклу розвитку ускладнюється через появу проміжних хазяїв. Прикладом можуть бути представники підряду *Strongylata*. Самиці паразитують у легнях вівці, вони відкладають яйця, які не відразу виводяться у зовнішнє середовище, а дозрівають у бронхах. З них вилуплюються личинки, які проходять травним трактом і виводяться у зовнішнє середовище з фекаліями. Але подальший розвиток паразитів можливий тільки у проміжному хазяїні - сухопутних черевоногих моллюсках. В них личинки двічі линяють і на стадії Л-3 знову виходять в

оточуюче середовище. Вони концентруються на траві, разом з якою й потрапляють до травної системи вівці. З кишечника вони мігрують до лімфатичної системи, потім через кровonosну потрапляють до легенів. Тут відбувається ще два линяння й личинки перетворюються на дорослих особин.

Також можливим є й інший шлях скорочення строків перебування у зовнішньому середовищі активних стадій, що розселяються. Це зміщення частини линянь на період знаходження личинок в яйці, і навіть повне випадіння з циклу розвитку вільноіснуючих личинок, що притаманно багатьом спеціалізованим паразитам. Ембріональний розвиток та перше личинкове линяння у багатьох видів здійснюється тільки при доступі кисню у зовнішньому середовищі.

На цьому етапі пристосування до паразитичного способу життя знаходяться зараз представники ряд *Ascaridida*. Незважаючи на те, що зараження яйцями здійснюється переважно **перорально** і вилуплені личинки зразу ж потрапляють в травну систему, вони в деяких випадках (р. *Ascaris* тощо) зберігають характерну для багатьох більш примітивних форм складну міграцію організмом хазяїна. Личинки мігрують кровonosною системою до легенів де відбувається два линяння. Л-4, що утворились внаслідок линянь, підіймаються дихальними шляхами до носоглотки, звідки знову потрапляють до кишечника, де відбувається ще одне линяння і вони перетворюються на дорослих самиць і самців.

Подальша еволюція циклів розвитку нематод відбувалась кількома напрямками. З одного боку, личинки набували все більш яскраво виражену здатність безпосередньо оселятись в травному тракці хазяїна. Перші кроки в цьому напрямку спостерігаються у представників родини *Ancylostomatidae*, личинки яких в легенях не проходять ні якого розвитку (повністю відбувається у просвіті кишки). В цьому випадку при **перкутанному** зараженні хазяїна міграція забезпечує потраплення паразита до остаточного місця поселення і тому зберігається в процесі еволюції. У багатьох спеціалізованих форм, зараження яких відбувається **перорально**, така суто "транспортна" міграція втрачає своє біологічне значення і з часом випадає з циклу розвитку. Це є характерним для представників самих різних груп нематод: деяких стронгілят, аскаридат тощо.

Інший напрямок еволюційних змін пов'язаний зі скороченням терміну перебування яєць у зовнішньому середовищі, який є необхідним для досягнення ними інвазійного стану. Якщо у тих же аскаридат здатні заражувати хазяїна лише яйця що містять Л-2, то у *Trichocephalus trichurus*, які є, імовірно, давніми паразитами з підкласу *Adenophorea*, інвазійними стають яйця Л-1, які не пройшли жодного линяння.

Деякі нематоди зовсім втратили вільноіснуючі стадії, необхідні для розселення. В жодній фазі циклу розвитку паразити не виходять у зовнішнє середовище? Передавання інвазійного початку від одного дефінітивного хазяїна до іншого здійснюється за допомогою переносника або проміжних хазяїв. В цьому напрямку дуже далеко зайшла спеціалізація філярій (підряд *Filariata* ряду *Spirurida*). Велика кількість представників цієї групи (родина *Filariidae*) поселяються в органах і тканинах, які безпосередньо не пов'язані з

зовнішнім середовищем — підшкірна клітковина, нервова, кровоносна і лімфатична системи тощо. Самиці примітивних видів відкладають яйця, з яких відразу вилуплюються личинки, тоді як у більшості форм спостерігається справжнє живородіння. В цьому випадку самиці народжують велику кількість дрібних личинок-мікрофілярій.

Мікрофілярії переважно мігрують кровоносною системою, де зберігаються достатньо довгий термін. Кровосисні комахи поглинають личинок під час живлення на зараженій тварині або людині. Перебування паразитів у зовнішньому середовищі, таким чином, повністю виключається.

Усі наведені приклади ілюструють можливий шлях виникнення й подальшої еволюції імагінального паразитизму нематод. В той же час у них є можливим і ларвальний паразитизм, коли вільноіснуючими стають не личинкові стадії, а статевозрілі особини.

У нематод, що відносяться до родини *Mermithidae* (підклас *Adenophorea*) тимчасове перебування личинок в інших організмах стає обов'язковою умовою завершення всього циклу розвитку. Самиці й самці мермітид існують у водоймах або вологому ґрунті. Вони не живляться і виконують переважно генеративну функцію, а також функцію розселення. З яєць, які відкладають самиці, вилуплюються личинки. Зараження тварин-хазяїв, якими можуть бути різні водні та наземні безхребетні тварини (комахи, молюски, ракоподібні), здійснюється або перкутанно, або перорально. В іншому випадку паразити мігрують у порожнину тіла, пробуравлюючи стінку кишечника. В організмі хазяїна личинки швидко розвиваються. Морфогенетичні процеси супроводжуються накопиченням великої кількості запасних поживних речовин. Зрілі паразити залишають хазяїна, який при цьому гине. Після линяння вони дають початок самцям і самицям. Як і у багатьох інших паразитів, цикл розвитку мермітид пов'язаний з особливостями біології та розвитком тварин-хазяїв. Ці особливості мермітид привертають увагу спеціалістів із біологічних методів боротьби зі шкідливими комахами. В деяких країнах зараз мермітид використовують для зниження чисельності мошок та інших кровосисних *Diptera*.

КЛАС КІНОРИНХИ (KINORHYNCHA)

*Це морські бентосні тварини, що мешкають у морському мулі, піску та на водоростях. Вони трапляються в усіх морях і океанах, більша частина видів живе в субліторалі та літоралі. Відомо близько 100 видів кіноринх, у Чорному морі — 14 видів, із них три — є ендеміками, наприклад, *Centroderes spinosus*, *Semnoderes ponticus*.*

Кіноринхи мають видовжене тіло від 0,18 до 1 мм завдовжки, яке складається з короткого хобота та видовженого тулуба. У хоботному відділі можна виділити ротовий конус, на якому містяться напрямлені наперед кутикулярні вирости, середню частину, озброєну загнутими назад шипами-скалідами, та гладеньку шийну ділянку. Тулуб вкритий кутикулярним панцирем, що складається з окремих кілець — **зонітів**, найчастіше їх 11.

Кутикулярний покрив кожного зоніта утворений трьома пластинками твердої кутикули: спинною (дорзальною) та двома черевними (вентральними). Під кутикулою залягає клітинна гіподерма. Мускулатура не утворює суцільного м'язового мішка, вона розбита на окремі пучки. Кільцеві м'язи зберігаються тільки в хоботі, поздовжні утворюють дві стрічки спинних і дві — черевних м'язів. Вони складаються з окремих м'язів, що з'єднують передні краї сусідніх зонітів.

Між стінкою тіла та внутрішніми органами є порожнина тіла, заповнена темною зернистою масою. Жодних клітинних елементів у порожнині тіла не виявлено. Органи досить щільно прилягають один до одного, тому порожнина тіла невелика й має вигляд щілин між органами.

Травна система кіноринх починається ротовим отвором на кінці хобота, рот веде в мускулясту глотку, яка може втягуватися в глибину ротового конуса особливими м'язами. Глотка переходить в середню кишку, за якою розташована задня, що відкривається анальним отвором на задньому кінці тіла. *Живляться кіноринхи дрібними часточками детриту або одноклітинними водоростями. Тварина оточена слизистим чохлам, до якого прилипають часточки їжі. Під час скорочення поздовжніх м'язів слиз разом із часточками їжі рухається до заднього кінця тіла, кіноринх вигинається й пропускає хвостові шипи через скаліди хобота, поїдаючи частки їжі.*

Видільна система тварин представлена парою нерозгалужених протонефридальних каналів із одним миготливим полум'ям у кожному.

Нервова система складається з навкологлоткового нервового кільця, що лежить на межі між ротовим конусом і середньою частиною хобота, та вентрального нервового стовбура, на якому міститься скупчення нервових клітин (ганглії), по одному в кожному зоніті. Утворення метамерних гангліїв на нервовому стовбурі пов'язане з метамерією зонітів і м'язів.

Органи чуття представлені скалідами та групами чутливих щетинок на скалідах, до яких підходять чутливі клітини, та парою дрібних вічок, що лежать над навкологлотковим нервовим кільцем.

Кіноринхи — роздільностатеві тварини. Ембріональний розвиток кіноринхів не досліджений. Із заплідненого яйця виходить личинка з неповним числом зонітів, яка росте, линяє, нарощуючи зоніти один за одним.

КЛАС ВОЛОСОВІ (*GORDIACEA*, АБО *NEMATOMORPHA*)

*Волосові — порівняно невелика група паразитичних черв'яків, для яких характерний личинковий паразитизм. Описано понад 300 їх видів. У фауні України відомо два види — поширений прісноводний *Gordius aquaticus* і *Nectoneta agile*, що паразитує в ракоподібних Чорного моря. Вільний спосіб життя ведуть лише личинки, які щойно вийшли з яєць, і дорослі черви. Волосові мешкають у морях і прісних водоймах. Личинки паразитують у комах, а морські види — в ракоподібних.*

Тіло у волосових довге, ниткоподібне, 40—50 см завдовжки, у деяких видів;—до 1,5 м завдовжки (ширина 1—3 мм). Завдяки такій формі та темно-коричневому забарвленню *Gordiaceae* одержали назву «живий волос», або

«кінський волос». Дорослі волосові не мають хобота, він є лише в личинок. Передній кінець тіла закруглений, задній кінець у самців роздвоєний.

Покриви волосових утворені щільною багатошаровою кутикулою, під якою залягає тонкий шар гіподерми, що утворює лише одне поздовжнє потовщення — черевний валик. Під гіподермою залягає суцільний шар поздовжніх м'язів. Великий проміжок між кишечником і стінкою тіла заповнений паренхімою, в якій є значні лакунарні простори. Паренхіма складається з пухиреподібних клітин, між якими є добре розвинена волокниста міжклітинна речовина.

Травна система волосових рудиментарна. Ротовий отвір у більшості видів відсутній, передня кишка не має просвіту та не з'єднується з середньою. Задня кишка функціонує як статева клоака.

На жодній стадії розвитку волосових їх травна система не бере участі в поглинанні поживних речовин. Молоді личинки, які ще не перейшли до паразитизму, існують за рахунок енергетичних запасів, одержаних із яйця. Паразитичні личинки живляться, але їжа надходить через кутикулу, яка в цей період має велику проникність. Волосові, що залишили свого хазяїна, в зовнішньому середовищі не живляться, проникність їх кутикули помітно знижується. Вони живуть за рахунок енергетичних резервів, які накопичили під час паразитичного періоду розвитку.

Органів виділення у волосових немає, можливо, їх функцію виконує кишечник. видів на передньому кінці локалізовані скупчення темного пігменту, що нагадують очі.

Волосові — роздільностатеві тварини. Самець відрізняється від самиці меншими розмірами та будовою заднього кінця тіла.

Розвиток волосових відбувається в одному або рідше двох хазяях. Личинка потрапляє до свого хазяїна — найчастіше комаху — через тонкі місця покривів, пробиваючи їх хоботом. У інших випадках личинка проковтується хазяїном, далі з кишечнику мігрує в його порожнину тіла, а звідти — в мускулатуру або інші тканини. Якщо розвиток личинки відбувається у двох хазяях, другим хазяїном є, як правило, хиже членистоноге, яке поїдає першого хазяїна. Личинка розвивається протягом кількох місяців, виростаючи до розмірів дорослої стадії, але ніколи не досягає статевої зрілості всередині хазяїна. Личинка виходить у воду з організму хазяїна, який при цьому, як правило, гине. У воді волосові досягають статевої зрілості, копулюють, відкладають яйця й невдовзі гинуть.

КЛАС КОЛОВЕРТКИ (*ROTATORIA*)

Це водні, переважно прісноводні організми. Більшість коловерток — вільноживучі, рухливі тварини, частина видів веде прикріплений спосіб життя, нечисленні види є паразитами деяких безхребетних, зокрема найпростіших, наприклад сонцевиків. Багато видів коловерток утворює колонії, які формуються з кількох сотень, а іноді й тисяч молодих вільноплаваючих особин.

Тіло коловерток має дуже різноманітну форму — найчастіше воно

видовжене й у поперечному розрізі кругле або сплющене. Тіло коловерток більш-менш чітко поділене на три відділи — головний, тулуб і хвостовий, або ногу. Цей поділ зумовлений наявністю зовнішніх перетяжок покривів і не має відношення до справжньої сегментації тіла. Наявність потоншених покривів на окремих ділянках тіла забезпечує його гнучкість і здатність за допомогою окремих м'язів втягувати головний, а іноді й хвостовий відділи у тулуб.

Їх тіло вкрите синцитіальним шаром гіподерми, яка може виділяти *кутикулу* або потовщуватися, утворюючи *панцир*. Війки в покривах залишаються в *коловертальному апараті*, що є специфічним утвором коловерток. Базальної мембрани та м'язового мішка в коловерток немає, мускулатура утворена окремими диференційованими пучками, до складу яких входять гладенькі та поперечносмугасті м'язи. У коловерток є *первинна порожнина тіла* — *схізоцель*.

Первинною ця порожнина називається тому, що в процесі еволюції вона виникає замість паренхіми й утворюється, як вважають, внаслідок розходження та розпаду клітин паренхіми. Звідси її друга назва — схізоцель (порожнина розпаду).

Кишечник у коловерток наскрізний; крім передньої та середньої кишок, є задня кишка й анальний отвір. У глотці міститься особливий жувальний апарат — *мастакс*.

Видільна система коловерток належить до протонефридального типу.

Нервова система представлена головним ганглієм, від якого відходять кілька нервів, є також дрібні додаткові ганглії, з'єднані між собою нервами.

Коловертки — роздільностатеві тварини. У них є клоака, в яку відкриваються отвори травної, статевої й видільної систем.

КЛАС ПРИАПУЛІДИ (*PRIAPULIDA*)

Це морські бентосні (придонні) тварини, які поширені в помірних зонах і на великих глибинах у екваторіальній зоні Світового океану. Відомо 15 видів.

Приапуліди мають циліндричне тіло білуватого кольору довжиною від кількох міліметрів до 10—15 см. На передньому кінці тіла міститься великий, до 1/3 довжини всього тіла хобот, що може змінювати свою форму — витягуватися в тонкий клиноподібний виріст, вкорочуватися й розширюватися або втягуватися у порожнину тіла за допомогою особливих м'язів-ретракторів. Ротовий конус у приапулід не виражений. На хоботі містяться загнуті на зад шипи — скаліди, розташовані поздовжніми рядами, їх кількість кратна п'яти. У найбільш поширеного в північних морях виду *Priapulius caudatus* налічується 25 шипів. Поверхня тулуба вкрита численними кільцевими складками й боріздками, неправильно розкиданими короткими виростами-папілами й зрідка шипиками. У деяких видів на задньому кінці тіла міститься хвостова зябра — довгий гроноподібний придаток, що складається з численних - видовжених часточок, інколи трапляються дві зябри.

Шкірно-м'язовий мішок складається з тонкої еластичної кутикули, одношарового епідермісу, базальної мембрани та двох шарів м'язів —

кільцевого та поздовжнього.

Під шкірно-м'язовим мішком міститься велика порожнина тіла, яка продовжується в хобот і зяброві придатки. Вона заповнена рідиною, в якій плавають численні клітини двох типів. Клітини одного типу містять дихальний пігмент (гемеритрин) і призначені для запасання кисню, іншого — фагоцитують дрібні часточки (бактерій), а також утворюють скупчення, що закривають рани у разі механічного пошкодження тканин.

Травна система тварин починається ротовим отвором на кінці хобота, оточеним кутикулярними зубцями. Кишечник має вигляд прямої трубки та поділяється на глотку, стравохід (передня кишка), середню та задню кишку, що відкривається на задньому кінці тіла, а в разі наявності зябрового відростка — біля його основи. Мускуліста глотка має кутикулярні зуби, задня частина стравоходу утворює розширену ділянку з могутньою мускулатурою та кутикулярними шипиками для подрібнення їжі.

Приапуліди — хижаки, які полюють на багатоцетинкових черв'як, голотурій, офіур й інших безхребетних.

Вони дихають всією поверхнею тіла або через зябровий придаток, який має дуже тонкі покриви, що полегшує дифузію кисню через них до порожнинної рідини. Органи виділення представлені протонефридіями, з'єднаними із статевими органами в єдиний уrogenетальний (сечостатевий) комплекс. Нервова система складається з навкологлоткового нервового кільця та черевного стовбура. Від кільця відходять тоненькі поздовжні периферійні нерви, що тягнуться вздовж усього тіла й відгалужуються до м'язів. По всій довжині черевного стовбура галузяться тоненькі кільцеві нерви. Спеціалізованих органів чуття в приапулід немає, їх функції виконують скаліди та папіли, всередині яких виявлено чутливі нервові клітини. Імовірно, вони є механорецепторами.

Видільні та статеві органи приапулід об'єднані в загальну сечостатеву систему. Вона складається з двох довгастих органів, розташованих обабіч кишечника в задній частині тулуба й прикріплених до стінок тіла за допомогою тоненьких плівок-мезентеріїв. Видільна частина кожного з них представлена протонефридіями, які мають вигляд кількох невеличких пучків, які складаються з численних клітин із миготливим полум'ям. Статеві частини складаються з численних статевих мішечків, що на одному кінці сліпо замкнені, а другим відкриваються в сечостатеву протоку. Обидві протоки сполучаються із зовнішнім середовищем за допомогою пари отворів на задньому кінці тіла.

Приапуліди — роздільностатеві тварини, проте самиці не відрізняються від самців.

ТИП СКРЕБЛЯНКИ, АБО КОЛЧОГОЛОВІ (АСАНТНОСЕРНАLES)

Скреблянки — група паразитичних черв'як, яка об'єднує близько тисячі видів. В Україні відомо близько 60 видів. У дорослому стані вони паразитують у кишечнику хребетних тварин, а в личинковому — в порожнині тіла членистоногих.

За рівнем організації скреблянки дуже близькі до коловерток, проте мають своєрідну будову, зумовлену паразитичним способом життя.

Це — білатеральні тварини, на передньому кінці яких є прикріпний *хоботок*, озброєний кутикулярними гачками. Війчастий покрив у них повністю редукований, тіло вкрите кутикулою. Скреблянки мають шкірно-м'язовий мішок і первинну порожнину тіла — схізощель. У них повністю редукована травна система, видільна система належить до протонефридального типу. Нервова система представлена мозковим ганглієм (ендоном) і парою латеральних нервів. Скреблянки — роздільностатеві тварини, які мають сечостатеву клоаку. Яйця дробляться спірально, розвиток супроводжується метаморфозом. Життєвий цикл скреблянок протікає зі зміною хазяїв.

Питання для самоконтролю:

1. Характеристика типу Немертини (*Nemertini*).
2. Характеристика типу Первиннопорожнинні (*Nemathelminthes*).
3. Філогенія циклів розвитку нематод.
4. Будова і функції шкіряно-м'язового мішка нематод.
5. Цикл розвитку *Ascaris lumbricoides*.
6. Цикл розвитку вугриці кишкової
7. Цикл розвитку *Wulchereria bancrofti*.
8. Цикл розвитку *Trichinella spiralis*.
9. Цикл розвитку гострика дитячого.
10. Сучасні методи діагностики гельмінтозів.
11. Екологія та патогенне значення нематод.
12. Нематоли - геогельмінти
13. Нематоли – біогельмінти
14. Характеристика класу Кіноринхи (*Kinorhyncha*).
15. Характеристика класу Волосові (*Gordiacea, seu Nematomorpha*).
16. Характеристика класу Коловертки (*Rotatoria*).
17. Життєвий цикл *Rotatoria*.
18. Характеристика класу Пріапуліди (*Priapulida*).
19. Характеристика типу Скреблянки, або Колочоголові (*Acanthocephales*).

Теми презентацій для індивідуальної роботи до 1 модульного контролю

(Номер презентації відповідає порядковому номеру студента у списку викладача. Презентація повинна складатися з 8 слайдів, містити стислу інформацію за темою викладеною державною мовою, добре ілюстрована відповідними рисунками)

- 1) Характеристика типу Саркомастігофори (*Sarcomastigophora*).
- 2) Життєвий цикл фораменіфер.
- 3) Характеристика типу Споровики (*Apicomplexa*).
- 4) Цикли розвитку представників роду *Eimeria*.
- 5) Цикл розвитку *Plasmodium malariae*.
- 6) Цикл розвитку токсоплазм.
- 7) Вчення Є.Н. Павловського про природну вогнешневність трансмісивних хвороб.
- 8) Цикл розвитку грегарин.
- 9) Характеристика типу Мікроспоридії (*Microsporidia*).
- 10) Характеристика типу Кнідоспоридії (*Cnidosporidia*).
- 11) Характеристика типу Інфузорії (*Ciliophora*).
- 12) Будова та біологія *Suctorina*.
- 13) Розмноження інфузорій.
- 14) Філогенія *Protozoa*.
- 15) Теорії виникнення багатоклітинності.
- 16) Характеристика типу Губки (*Spongia*).
- 17) Філогенія типу Губки.
- 18) Характеристика типу Кишковопорожнинні (*Coelenterata*).
- 19) Життєвий цикл *Obelia*.
- 20) Класифікація типу *Coelenterata*.
- 21) Характеристика типу Реброплати (*Ctenophora*).
- 22) Характеристика типу Пластинчасті (*Placozoa*).
- 23) Характеристика типу Плоскі черв'яки (*Plathelminthes*).
- 24) Характеристика класу Війчасті черви.
- 25) Характеристика класу *Trematoda*.
- 26) Пристосування до паразитичного способу життя *Trematoda*.
- 27) Цикл розвитку *Opistorhis filineus*.
- 28) Цикл розвитку печінкового сисуна.
- 29) Цикл розвитку *Schistosoma haematobium*.
- 30) Цикл розвитку *Leicochloridium paradoxum*.
- 31) Філогенія класу *Trematoda*.
- 32) Характеристика класу *Cestoda*.
- 33) Цикл розвитку *Taeniarhynchus saginatus*.
- 34) Цикл розвитку *Taenia solium*.
- 35) Цикл розвитку *Hymenolepis nana*.
- 36) Цикл розвитку *Echinococcus granulosus*.
- 37) Цикл розвитку *Dyphyllobotrium latum*.
- 38) Типи фін цестод.

- 39) Характеристика типу Первиннопорожнинні черви (*Nemathelminthes*).
- 40) Будова і функції шкіряно-м'язового мішка нематод.
- 41) Цикл розвитку *Ascaris lumbricoides*.
- 42) Цикл розвитку вугриці кишкової.
- 43) Цикл розвитку *Wulchereria bancrofti*.
- 44) Цикл розвитку *Trichinella spiralis*.
- 45) Цикл розвитку гострика дитячого.
- 46) Імунітет при гельмінтозах.
- 47) Сучасні методи діагностики гельмінтозів.
- 48) Екологія та патогенне значення нематод-паразитів людини та свійських тварин.
- 49) Життєвий цикл *Rotatoria*.
- 50) Нематоди – геогельмінти.
- 51) Нематоди – біогельмінти.
- 52) Протипаразитарні заходи в тваринництві.
- 53) Вчення академіка К.І. Скрябіна про девастацію.

МОДУЛЬ 2. ЦЕЛОМІЧНІ, ПЕРВИННО-І ВТОРИННОРОТІ БЕЗХРЕБЕТНІ

ЛЕКЦІЯ № 5

ТЕМА: ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ (ANNELIDA).

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПУ ЧЛЕНИСТОНОГІ (ARTROPODA).

План лекції:

1. Тип Кільчасті черви (*Annelida*).
2. Клас Багатошетинокві (*Polychaeta*).
3. Клас Малошетинокві (*Oligochaeta*).
4. Клас П'явки (*Hirudinea*).
5. Загальна характеристика типу Членистоногі (*Artrropoda*).

Основні поняття:

Простомій, пігідій, параподія, целом, нефрідії, метанефрідії, нефроміксії, цефалізація, десцимент, тифлозоль, вторинна кільчастість тіла, лакунарна система, гірудін, хлорогогенні клітини, перехресне запліднення, тагми тіла, акрон, тельсон, протоподит, ендподит, епіподит, екзоскелет, хеліцера, педіпальпа, хітин, склерит, тергіт, плеврит, змішана порожнина тіла, антенальні, максиларні та коксальні залози, гемолімфа, протоцеребрум, дейтоцеребрум, тритоцеребрум, сперматофоне запліднення, шкірно-м'язовий міхур, легеневі мішки, трахеї, цефалізація.

ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Більшість кільчастих червів — вільноживучі тварини. Вони мешкають у морях, прісних водоймах та ґрунтах. Незначна частина їх видів веде паразитичний спосіб життя. Зони мають розміри від кількох міліметрів до трьох метрів. Відомо понад 12 тис. видів.

Анеліди — найвище організовані черви, що мають усі системи органів, властиві представникам вищих типів тваринного світу: вторинну порожнину тіла (целом), кровоносну систему, органи руху, а інколи й органи дихання.

Тіло кільчастих червів складається з *головної лопати (простомія), тулуба*, що поділений на кільця - *сегменти*, та *анальної лопати (пігідія)*. Для них характерна поява органів руху — *параподій*, рухомих бічних виростів тіла з щетинками, чутливими вусиками й інколи зябрами. У найбільш повному вигляді параподії представлені в класі Багатошетинокві.

Кільчасті черви мають добре розвинений шкірно-м'язовий міхур, вкритий ззовні еластичною кутикулою. У деяких групах на покритвах частково зберігається в'язкий епітелій.

Целом, на відміну від первинної порожнини тіла, має власні стінки, утворені мезодермальним епітелієм. Як правило, кожен сегмент тулуба має правий та лівий целомічні мішки, що підстилають зсередини шкірно-м'язовий мішок і з'єднуються один із одним під і над кишкою.

Функції целому:

Гідростатичний скелет

Транспортна (забезпечує транспорт поживних речовин)

Видільна (накопичуються кінцеві продукти обміну, бере участь у осморегуляції цих процесів)

Статева (на його стінках утворюються гонади, а в порожнині дозрівають статеві продукти)

Травна система починається ротовим отвором на I сегменті тіла і складається з ротової порожнини, середньої та задньої кишок, остання відкривається анальним отвором на пігидії.

Органи виділення — нефридії (перехід від протонефридів до метанефридів) та нефроміксії.

Кровоносна система замкнена, представлена спинною та черевною судинами з'єднаними кільцевими, є навколوجلотковий кровоносний синус (або сітка капілярів), розгалуження капілярів у стінках шкірно-м'язового мішка та зябер, якщо вони є. Редуція кровоносної системи спостерігається лише в класі п'явки.

Більшість кільчастих черв'яків **дихають** усією поверхнею тіла, деякі мають спеціалізовані органи - шкірні зябра, що розташовані на пароподіях або на простомії.

Нервова система складається з головного мозку – парного надглоткового ганглію, що з'єднаний кільцевими стовбурами з тулубним мозком, а той в свою чергу з черевним нервовим ланцюжком.

Органи чуття: очі, нохальні ямки, різні придатки з рецепторами дотику та хімічного чуття.

Серед аннелід є роздільностатеві та гермафродитні види. Запліднення зовнішнє або внутрішнє, розвиток у морських форм з метаморфозом, а у прісноводних –прямий.

*Для більшості видів характерне повторення окремих частин тіла та органів, у кожному сегменті тіла є подібні елементи будови: парні ціломічні мішки, нефридії, гонади, ганглії кільцеві судини, пароподії. Таке явище називається **метамерією**. Якщо всі сегменти зовні однакові, метамерія називається **гомономною**, а якщо ні – то **гетерономною** – результат спеціалізації окремих частин тулуба до виконання окремих функцій.*

КЛАС БАГАТОЩЕТИНКОВІ (POLYCHAETA)

Тіло складається з головної лопаті, сегментованого тулуба та анальної лопаті. На простомії розташовані органи чуття. Він разом із першим або ще 2-3 передніми сегментами утворюють головний відділ. Злиття передніх сегментів, що веде до утворення головного відділу, називається **цефалізацією**.

Тулуб складається з різної кількості сегментів (5-800), кожен з них має бічні вирости-пароподії. Вони складаються із суцільної базальної частини і двох гілок — спинної (нотоподія) та черевної (невроподія). На нотоподії та невроподії розташовані органи хімічного чуття й дотику — відповідно спинний та черевний вусики. У багатьох поліхет спинний вусик перетворюється на зябра.

Як правило, усередині параподії є пара товстих опорних щетинок, а назовні стирчать пучечки тонких щетинок досить складної будови, що різняться за довжиною, товщиною тощо. Щетинки складаються з хітиноподібної речовини. Параподії рухаються спереду назад: чіпляючись щетинками за субстрат, тварина просувається вперед, синусоїдальне звиваючись, при цьому обидві параподії одного сегмента рухаються одночасно в протилежних напрямках. Плаваючі форми мають ластоподібні параподії; у деяких спинна лопать зникає.

Анальна лопать (пігідій) у багатьох форм, що ведуть активний спосіб життя, має пару органів чуття — анальні вусики.

Зовні тіло поліхет укрите тоненьким шаром пружної кутикули, до складу якої входять колагенові волокна; хітин відсутній. Кутикула виконує тільки захисну функцію. Під кутикулою розташований одношаровий епітелій (епідерміс), де часто знаходяться залозисті клітини. Вони найкраще розвинені у сидячих поліхет, їхній секрет — слизоподібна речовина — може тверднути, утворюючи навколо тіла захисну хітиноїдну трубку, що часом просякнута вуглекислим кальцієм. У деяких форм частина епітелію війчаста, і війки утворюють кільця та червону смужку (*Protodrilus*). М'язи гладенькі, утворюють два шари: зовнішній кільцевий та внутрішній поздовжній; останній, як правило, не суцільний, а розбитий на дві пари стрічок — спинну та червону. Кільцевий шар біля параподій розпадається на кілька мускульних пучків, що рухають параподії та щетинки. У кожному сегменті є по парі діагональних м'язів, які перетинають порожнину тіла, прикріплюючись одним до базальної мембрани епідермісу по обидва боки нервового ланцюжка, іншим — біля основи параподій. Вони також беруть участь у русі параподій.

Травна система складається з ротового отвору, букального відділу і глотки, стравоходу, середньої та задньої кишок. На межі букального відділу і глотки у багатьох видів поліхет знаходяться хітиноїдні щелепи. Букальний відділ під час живлення може ввертатися назовні.

Органи виділення – нефрідії, **кровоносна система** – замкнена, **нервова система** - має типову будову для представників типу.

Поліхети, як правило роздільностатеві, статевий диморфізм у них відсутній

КЛАС МАЛОЩЕТИНКОВІ (*OLIGOCHAETA*)

Представники цього класу мають шкірно-м'язовий мішок характерної для типу будови. Під ним міститься шар перитоніального епітелію, що щільно прилягає до нього і вистилає вторинну порожнину тіла – целом, який найчастіше поділений дисепиментами на окремі сегменти, проте в межах кожного сегмента правий і лівий целоми не відокремлені, у них відсутній спинний мезентерій, а в деякий видів частково або цілком і черевний. У кожному дисепименті є один отвір під кишечником, через який проходить черевний нервовий ланцюжок та черевна кровоносна судина. У ціломічній рідині плавають амебозити та екскреторні тільця. На середніх та задніх сегментах багатьох ґрунтових видів поблизу від меж сегментних боріздок є дорсальні пори, що зв'язують целом із зовнішнім середовищем. Через ці пори

виступає ціломічна рідина, яка змашує тіло черва, чим полегшує його пересування у ґрунті.

Травна система починається ротовим отвором, що веде в мускулясту глотку, куди відкриваються численні слинні залози. Глотка переходить у вузький стравохід, який на задньому кінці може розширюватись у волю, а далі йде м'язистий шлунок. Ці відділи належать до ектодермальної передньої кишки. У видів, які пропускають через кишечник ґрунт, є три пари вапнякових залоз, які відкриваються послідовно одна в одну та парою отворів —у стравохід. Вони забиті кристаликами вуглекислого кальцію, їхня основна функція — вилучення з крові карбонатів, а також зв'язування надлишку вуглекислого газу в крові шляхом утворення розчинних бікарбонатів. Крім того, вапно надходить у стравохід, де нейтралізує шкідливі для органів травлення гумінові кислоти, що містяться в ґрунті й. Стінки середньої кишки багаті на війчасті та секреторні клітини. Тут їжа перетравлюється та всмоктується. У ґрунтових олігохет на спинній стороні середньої кишки є поздовжнє жолобоподібне вип'ячування в кишкову порожнину — *тифлосоль*, за рахунок якого значно збільшується поверхня кишки. Він закінчується поблизу заднього кінця тіла, де середня кишка переходить у коротеньку задню, що відкривається анальним отвором на пігидії. Стінки кишечника зовні вкриті хлорогогенною тканиною, клітини якої виконують видільну функцію: в них нагромаджуються продукти дисиміляції. Більшість олігохет живиться рослинними та тваринними рештками, пропускаючи через свій кишечник велику кількість ґрунту. Мешканці водойм живляться мікроскопічними водоростями, найпростішими, бактеріями.

Видільна система, як звичайно, представлена однією парою метанефридіїв у кожному сегменті, за винятком кількох передніх (ларвальних). Іноді кількість метанефридіїв зменшується або вони зовсім зникають (морські види родів *Raganais* та *Tubificoides*). Продукти обміну дифундують із крові в порожнину каналу.

КЛАС П'ЯВКИ (*HIRUDINEA*)

П'явки — це прісноводні, рідше — морські чи наземні тварини, розмірами від кількох міліметрів до 20 і більше сантиметрів. Відомо близько 400 видів, із них в Україні — близько 30.

Тіло п'явок сплющене, видовжене і складається зі сталої кількості сегментів (30 або 33). Простомій та пігидій здебільшого розвинені слабо, тіло має вторинну кільчастість. Є навколоротовий (передній) та задній присоски. Передній утворився з чотирьох, а задній — із семи злитих сегментів.

Шкіра п'явок утворює багато поперечних кілець, що не збігаються зі справжньою сегментацією: на кожний сегмент припадає три—п'ять таких кілець. У більшості п'явок відсутні не тільки параподії, а й щетинки, виняток становлять види підкласу *Archihirudinea*, в яких на передніх п'яти сегментах є щетинки. У статевозрілих особин, як і в олігохет, на певних сегментах з'являється потовщення — поясок.

Шкірно-м'язовий міхур складається з одношарового епідермісу, що виділяє на поверхні тонку кутикулу, підстиляючого його сполучнотканинного шару і кільцевих, діагональних та поздовжніх шарів м'язів. Тонка прозора кутикула часто злуцується у вигляді тонких плівок. Це можна спостерігати при утриманні п'явок у лабораторії. Епідерміс складається з одного шару циліндричних клітин, проте в певних ділянках тіла (наприклад, у зоні пояса) епідерміс може бути багатшаровим. Війки в епідермальних клітинах відсутні. Шкірні покриви дуже багаті на залози, що виділяють слиз, який сприяє пересуванню п'явок і роботі їхніх присосків. Залозисті клітини пояса виділяють матеріал для формування кокона, куди відкладаються яйця. У більшості п'явок базальні кінці епідермальних клітин занурені в сполучнотканинний шар, зовнішню паренхіму, де знаходяться різноманітні пігментні клітини, м'язові волокна та капіляри лакуарної системи. Пігментні клітини визначають забарвлення. Майже кожний вид п'явок має характерне забарвлення і своєрідний рисунок (смуги, плями).

Мускулатура у п'явок добре розвинена. Об'єм м'язів може становити до 65 % загального об'єму їх тіла. Крім м'язів шкірно-м'язового міхура, у них є ще пучки спинно-черевних м'язів.

У п'явок досить добре розвинена паренхіма. Паралельно з її розвитком у п'явок спостерігається редукція кровоносної системи і заміна її новою транспортною системою — лакуарною, що є системою каналії целома. Справжня замкнена кровоносна система, подібна за будовою до системи олітохет, є лише в щетинконосних п'явок. У хоботних - кровоносна система також замкнена, і спинна та черевна кровоносні судини, що залягають відповідно у спинній та черевній лакунах целома, проте у них відсутні кільцеві судини і шкірна сітка капілярів. У хоботних п'явок кровоносна система зовсім відсутня, її функцію взяв на себе целом.

Травна система п'явок починається ротом, розташованим, як правило, на дні переднього присоска. У ротову порожнину відкриваються протоки слинних залоз. До складу слини в кровосисних п'явок входить білкової речовина — *гірудин*, що перешкоджає згортанню крові, завдяки чому п'явки висисають великі порції крові без перешкод. Гірудин має також бактерицидні властивості, і тому кров, що міститься в кишечнику не загниває.

Органи виділення метанефрідії, хлорогеної клітини.

Дихають п'явками всією поверхнею тіла.

П'явки - гермафродити, запліднення у них перехресне.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГІ (*ARTHROPODA*)

Членистоногі — найбагатший видами тип тваринного світу. Описано понад 1,5 млн. видів членистоногих. Членистоногі опанували всі середовища існування в межах біосфери і поряд із деякими хребетними набули здатності до активного польоту (більшість комах).

Усі членистоногі характеризуються наступними головними ознаками:

1. Членистоногі — це метамерні тварини. Групи подібних сегментів об'єднуються у відділи тіла — **тагми**. Найчастіше виділяються три тагми:

голова, груди, черевце. У павукоподібних голова злита з грудьми в єдину тагму — головогруді; у трилобітів і багатоніжок є всього дві тагми — голова і тулуб. Особливе значення має процес цефалізації — утворення голови — тагми, де сконцентровані органи чуття (вусики, очі) та первинної переробки їжі (ротовий апарат).

Голова складається з головної лопаті, або *акрона*, та кількох передніх сегментів. На думку більшості вчених, акрон гомологічний простоміуму кільчастих черв'їв. Що ж до кількості сегментів голови, то тут єдиної думки немає. За різними даними, голова членистоногих має від 4 до 8 і навіть більше сегментів; останнім часом вважають, що їх 6. Кількість сегментів, які входять до складу грудей і черевця, яке закінчується анальною лопаттю, або *тельсоном* (гомолог пігдія), різко коливається, проте в межах типу спостерігається тенденція до стабілізації та зменшення їх кількості.

2. Характерною ознакою членистоногих, від якої походить назва типу, є **будова їх кінцівок**. Вони складаються з окремих члеників, що рухомо з'єднані між собою суглобами. На голові знаходяться кінцівки, що виконують функцію органів чуття — антени (одна або дві пари), решта кілька пар кінцівок перетворилися на ротові органи (верхні та нижні щелепи або хеліцери та частково педипальпи). Кінцівки грудної тагми виконують в основному локомоторну функцію. Кінцівки черевця у багатьох груп редуковані. У найбільш повному вигляді кінцівка членистоногого складається з основної частини (*протоподит*), від якої відходять дві гілки: зовнішня (*екзоподиті*) та внутрішня (*ендоподит*). Крім того, у водних форм є зябровий відросток (*епіподит*). У первинно водних членистоногих (наприклад, ракоподібних) деякі кінцівки зберігають двогіллясту будову; в більшості ж кінцівок одна з гілок редукується, і вони стають одногіллястими (наприклад, ноги у трахейнодишних).

3. Важливою особливістю членистоногих є наявність твердої **кутикули**, яка виконує не тільки захисну функцію, а є також зовнішнім скелетом (**екзоскелетом**), до якого прикріплюються м'язи.

До складу кутикули входять білки, амінокислоти, ліпіди, глікопротеїди, феноли, пігменти, вода (до 40 %). Проте найбільш характерним компонентом кутикули членистоногих є хітин. Це високомолекулярний полісахарид, мономером якого є глюкоза. Його хімічна назва — полі-N-ацетил-d-глюкозамін. Хітин — міцна й хімічно стійка речовина. Справжній хітин мають лише членистоногі, а інші тварини (деякі поліхети, молюски, гідроїди тощо) та гриби містять хітиноїди.

У кутикулі членистоногих є ділянки, які вкриті товстою, твердою кутикулою, нездатною до розтягнення (*склерити*), і м'якою, еластичною, розтяжною (*мембрани*). Чергування цих ділянок і зумовлює рухливість тіла та його придатків. Найчастіше в кожному сегменті (крім головних) є чотири склерити: спинний (*тергіт*), черевний (*стерніт*) та пара бічних (*плеїрити*), з'єднані рухомо еластичними мембранами. На кінцівках членики вкриті твердою кутикулою, а зчленування — мембраною, що дозволяє їм рухатися один відносно іншого. Існує ще й внутрішній скелет — вирости склеритів усередину тіла. До них кріпляться м'язи. Кутикула не тільки вкриває все тіло

членистоногого, а й вистилає передню та задню кишки, й також трахеї у трахейнодишних.

4. **Мускулатура** членистоногих не утворює суцільного м'язового мішка, а представлена окремими пучками, що з'єднують між собою рухливі ділянки кутикулярного скелета — склерити або членики кінцівок. Майже вся мускулатура членистоногих, за винятком деяких м'язів внутрішніх органів, поперечносмугаста. Це надає їм певної переваги, оскільки поперечносмугасті м'язи скорочуються швидше, ніж гладенькі. Завдяки такій будові локомоторного апарату членистоногі здатні до дуже швидких (відносно їхніх розмірів) і різноманітних рухів, а деякі з них (більшість комах) — і до польоту.

5. Порожнина тіла членистоногих змішана.

Під час ембріонального розвитку в них, як і в кільчастих черв'яків, закладаються парні целомічні мішки, які мають метамерну будову. Пізніше стінки целомічних мішків руйнуються, розпадаючись на окремі клітини, а целомічні порожнини зливаються із залишками первинної порожнини тіла, утворюючи змішану порожнину тіла — міксоцель, яка не має власної клітинної вистилки. Це система лакунарних або щілиноподібних порожнин між внутрішніми органами. Із мезодермальних клітин стінок целомічних мішків згодом утворюються мускулатура, клітини крові, жирове тіло та інші мезодермальні утвори.

Дорослі членистоногі не мають целома, лише в деяких із них залишаються його рудименти — *атенальні* та *максиллярні залози* ракоподібних, *коксальні залози* павукоподібних і деякі інші утворення. У міксоцелі циркулює рідина, яка називається *гемолімфою*. Вона є одночасно і порожнинною рідиною, і кров'ю.

6. **Травна система членистоногих** складається з трьох відділів: ектодермальної передньої, ентодермальної середньої та ектодермальної задньої кишки. Кожен із цих відділів, у свою чергу, диференціюється залежно від типу живлення. З різними відділами кишечника пов'язані різноманітні залози, які секретують травні ферменти.

7. **Видільна система** первинноводних форм (ракоподібні, мечохвости) представлена видозміненими парними целомодуктами, які мають різні назви залежно від їх розміщення (антенальні, максиллярні, коксальні залози) і функціонують подібно до нефридіїв кільчастих черв'яків. У наземних членистоногих замість них цю функцію виконують мальпігієві судини разом із заднім відділом кишечника, в який вони відкриваються. Мальпігієві судини всмоктують розчинені у воді продукти обміну, переробляючи їх у нерозчинні речовини, а в задній кишці відбувається зворотне всмоктування води і деяких корисних речовин та порожнинну рідину.

8. **Кровоносна система** членистоногих, на відміну від кільчастих черв'яків, незамкнена і частково редукована, але з'являється центральний пульсуючий орган — серце. Усі великі судини — це артерії, вони відкриваються безпосередньо в порожнину тіла. В ній і в кровоносних судинах циркулює одна й та сама рідина — гемолімфа, яка омиває внутрішні органи.

9. **Органи дихання** членистоногих різноманітні. Дуже дрібні членистоногі, які мають тонкі покриви й живуть у воді або в дуже вологих місцях, можуть дихати всією поверхнею тіла. У водних членистоногих органами дихання є зябра. У наземних членистоногих органами дихання є легеневі мішки, які також вважають видозміненими кінцівками (у павукоподібних), та трахеї (у частини павукоподібних, багатоніжок і комах).

10. **Нервова система** членистоногих складається з надглоткового ганглія, або головного мозку, навкологлоткових конектив і червеного нервового ланцюжка. Будова надглоткового ганглія дуже складна. Він має три відділи: передній (**протоцеребрум**), середній (**дейтоцеребрум**) та задній мозок (**тритоцеребрум**).

Найскладнішу будову має протоцеребрум. Головний мозок обробляє інформацію, яка надходить до нього від органів чуття, і керує поведінкою тварини. У червоному нервовому ланцюжку часто спостерігається концентрація гангліїв і утворення більш складних гангліїв. У деяких випадках усі ганглії зливаються в єдиний синганглії, як у краба або кімнатної мухи.

Більшість членистоногих мають добре розвинені органи чуття (дотику, хімічного чуття, рівноваги, зору).

11. **Членистоногі розмножуються** статевим шляхом. Більшість їх — роздільностатеві, хоча відомі й гермафродити. Часто присутній виразний статевий диморфізм — зовнішня відмінність самиць і самців. Будова статевої системи в різних групах різна, і розглядатиметься у відповідних розділах. Запліднення **внутрішнє або сперматофорне** — за допомогою одягнених оболонкою пакетів сперми (сперматофорів), які самець вводить у статеві отвори самиці чи підвішує до них.

На прикладі членистоногих можна наочно представити багато закономірностей еволюційної перебудови вихідного типу будови організмів під впливом якої – не будь істотної придбаної особливості. Прослідкуємо деякі основні наслідки хітинізації покриву.

Організм став менше залежати від водного середовища. Навіть ракоподібні, які дихають зябрами можуть деякий час знаходитись у повітряному середовищу, а деякі з них перейшли до наземно-повітряного способу життя (наприклад, мокриці).

Тверді покриви обмежили максимальні розміри тіла тварин. Особливо чітко виражено верхню межу. Загальна довжина тіла з кінцівками сучасних водних членистоногих не перебільшує 2 метрів. Із найбільш великих наземних членистоногих деякі метелики мають розмах крил до 30 сантиметрів, а довжина тіла з витягнутими кінцівками одного із видів паличників сягає 50 см. У минулі епохи мешкали і більш великі види (наприклад, розмах крил бабки із камінно-вугільного періоду складав близько 1 метру). Порівняно дрібні розміри членистоногих у сполученні з наявністю твердого панциру забезпечили їм зайняття певних екологічних ніш у всіх середовищах.

При наявності твердих покривів необхідною умовою росту стають періодичні линяння. Сам ріст проходить тільки у короткі проміжки часу відразу ж після скидання старих покривів і до затвердіння нових. Таким

чином, ріст членистоногих носить переривистий, ступінчастий характер. Такий тип росту призводить до формування своєрідного життєвого циклу, окремі фази розвитку виду можуть сильно відрізнятися одне від одного за будовою і способом життя, з'являються спеціальні фази, які не живляться і необхідні для перебудови організації (лялечки комах). Линяння – це складний процес, важкий для організму, який проходить за участю ендокринної системи. Тому у членистоногих з'являються і досягають значного розвитку спеціальні ендокринні залози, які відповідають за линяння. А це у свою чергу впливає і на інші ознаки тварин.

Панцир робить неможливим вихідний для предків членистоногих черевоподібний тип руху. У зв'язку з цим органи, які гомологічні сучасним кінцівкам, отримують потужний імпульс до розвитку. Необхідність придбання як змога більшої рухомості для кінцівок забезпечила розвиток їх членистості, з'яву спеціальних суглобів. Шкіряно-м'язовий міхур з появою твердих покривів втратив свою рухальну функцію. Ця причина, а також розвиток кінцівок призвели до розпаду шкіряно-м'язового мішка на окремі пучки м'язів. Важільний тип руху кінцівок вимагає великої швидкості м'язових скорочень і підвищення потужності м'язів, що визначило розвиток поперечно-м'язової мускулатури.

Хітиновий покрив є зовнішнім скелетом організму. Його розвиток тягне за собою втрату опорної функції для цілому. Більшість же інших його функцій дублюється спеціальними системами. Все це викликало розпад цілому і його об'єднання з кровоносною системою (утворення міксоцеля).

Поява єдиної змішаної порожнини тіла дуже важлива для здійснення швидкої доставки і розподілу необхідних під час линяння гормонів і солей кальцію. Таку швидкість і всебічне перекидання речовин до всієї внутрішньої поверхні панциру кровоносні судини забезпечити не можуть. З іншого боку, у груп, які дихають трахеями, у кровоносної системи відпадає функція перенесення кисню. Загальна функція розподілу поживних речовин успішно здійснюється міксоцелем. Внаслідок цього здійснюється перехід до не замкнутої кровоносної системи, а у груп з добре розвиненими трахеями, проходить значна редукція периферійних і деяких великих кровоносних судин.

Неможливість при наявності твердих покривів підкачування гемолімфи загальними пульсаціями тіла (як у кільчастих червів) викликала появу пульсуючого органу – серця. Таким чином, кровоносна система водночас і редукувалась і прогресувала.

Тверді покриви викликали необхідність спеціалізації органів дихання в залежності від середовища мешкання. Цікаво відмітити, що потужний розвиток високо спеціалізованих органів дихання у водних організмів викликало спеціалізацію систем газообміну і транспорту у зябрах. У таких тварин редукція кровоносної системи припинилась, а потім відбулось відновлення кровоносної системи до вторинного придбання замкнутого кола кругообігу (у вищих раків). Розвиток органів дихання наземних організмів відбувався у 2 напрямках, пристосування до повітря відбилось у розвитку структур, які попереджували б висушування. Зябра стали більш компактними

і сховались у спеціальні щіли і камери, де підтримується достатньо велика вологість повітря. У частини суходільних рачків –мокриць екзоподіти однієї пари черевних ніг утворюють кришечку, яка прикриває розташовані у основі ніг зябра. Кисень, який розчинений у тонкому шарі вологи на зяберних пелюстках, переходить до зябер. У скорпіонів і павуків є легеневі мішки. Інший напрямок розвитку органів дихання – це поява трахейної системи.

Мешкання у повітряному середовищу, забезпечене у першу чергу хітинізацією покривів, зставляє економити воду, що міститься у організмі. Вихідні системи виділення стають не придатними. З'являються нові органи – мальпігієві судини. Продукти виділення частково зневоджуються. У павуків продукти обміну виводяться у вигляді майже сухих кристалів (гуанін).

Таким чином, за будовою основних систем органів членистоногі дуже близькі до кільчастих червів, проте відрізняються від останніх, перш за все, розвитком хітинової кутикули, яка стає у них зовнішнім скелетом. Цим зумовлюються основні перебудови вихідного типу організації, який членистоногі успадкували від своїх стародавніх предків, близьких до поліхет. У них змінився характер руху; при цьому цілком утратив опорну роль та зберегли транспортну функцію. Цоломічні міхури розпались, виникла змішана порожнина тіла-місоцель. Паралельно з цим кровоносна система стала незамкненою і сполучається з місоцелем. Розпався шкірно-м'язовий мішок, який у кільчастих червів забезпечує перистальтичний рух. Замість нього з'явилася нова система руху, що складається з пучкової мускулатури і важільних членистих кінцівок. Диференціація кінцівок для виконання різних функцій призвела до об'єднання груп сегментів у тагми. У результаті розвитку товстої, непридатної для здійснення газообміну, кутикули виникли спеціальні органи дихання.

Тип Членистоногі поділяється на чотири підтипи: Трилобітоподібні (*Trilobitomorpha*) та Хеліцерові (*Chelicerata*), Зябродишні, або Ракоподібні (*Branchiata*, або *Crustacea*), Трахейнодишні (*Tracheata*).

Питання для самоконтролю:

1. Характеристика типу Кільчасті черви (*Annelida*).
2. Функції целому.
3. Характеристика класу Багатощетинкові (*Polychaeta*).
4. Характеристика класу Малошетинкові (*Oligochaeta*).
5. Будова видільної системи поліхет
6. Характеристика класу П'явки (*Hirudinea*).
7. Пристосування до паразитизму п'явок.
8. Загальна характеристика типу Членистоногі (*Arthropoda*).

Лекція №6

ТЕМА: ПІДТИП ЗЯБРОДИШНІ, АБО РАКОПОДІБНІ

(*BRANCHIATA*, АБО *CRUSTACEA*).

ПІДТИП ХЕЛЩЕРОВІ (*CHELICERATA*)

КЛАС ПАВУКОПОДІБНІ (*ARACHNIDA*).

ПІДТИП ТРАХЕЙНОДИШНІ (*TRACHEATA*).

План лекції:

1. Підтип Зябродишні, або Ракоподібні (*Branchiata, seu Crustacea*).
2. Підтип Хеліцерові (*Chelicerata*). Клас Павукоподібні (*Arachnida*).
3. Підтип Трахейнодишні (*Tracheata*).

Основні поняття:

Протоцефалон, щелепогруді (гнаторакс), синцефалон, цефалоторакс, плеотельсон, вилка (фурка), мандибула, максила, травна залоза, екдистрерон, Y і X -органи, фасеткові очі, зоеа, мізідна личинка, мегалопа, філосома, наупліус, метанаупліус, анаморфний і епіморфний розвиток, павутинні бородавки, коксальні залози, мальпігієві судини, кокон, трансмісивні хвороби.

ПІДТИП ЗЯБРОДИШНІ, АБО РАКОПОДІБНІ (*BRANCHIATA*, АБО *CRUSTACEA*)

До цього підтипу належать організми, які найбільш повно освоїли водне середовище. Більшість з них — вільноживучі, рухливі тварини, серед них є й сидячі, прикріплені до субстрату види, а також паразити інших водних тварин. Невелика група ракоподібних перейшла до наземного існування. Описано понад 40 тис. видів.

Розміри ракоподібних коливаються від часток міліметра до 80 см. Для ракоподібних характерна велика різноманітність у зовнішній будові тіла й кінцівок, тоді як внутрішня організація досить однотипна.

Тіло ракоподібних сегментоване та поділене на три тагми — головну, грудну та черевну. Сегменти кожної тагми можуть бути чітко відмежовані один від одного або так чи інакше злиті. Іноді сегменти грудного відділу на черевній стороні чітко відмежовані, а на спинній утворюється загальний спинний щит (карапакс), що прикриває частину тіла. Між окремими тагмами сегменти розподіляються так:

- до складу голови входять акрон і кілька сегментів. Сегментарний склад голови ракоподібних, як і інших членистоногих, різними дослідниками визначається в чотири—вісім сегментів, тому й належність її додатків до

того чи іншого сегмента дискусійна. Наприклад, перші антени одні вважають придатками акрону, інші — I, II або навіть III сегмента.

- груди і черевце представників більшості класів ракоподібних мають різну кількість сегментів, крім видів класу *Malacostraca*, в яких до складу грудної тагми постійно входять вісім, а черевної — шість-сім сегментів.
- черевце, як правило, закінчується анальною лопаттю (тельсоном), на якій часто є пара придатків (фурка, або вилка).

Часто поділ на три тагми порушується. Наприклад, іноді до складу голови входить лише її частина, що несе антенули та антени, тоді ми говоримо про *протоцефалон*. При цьому щелепні сегменти можуть залишатися вільними або об'єднуватися з грудними, утворюючи нову тагму - *щелепогрудди* (*гнатоторакс*). Навпаки, у багатьох форм процес цефалізації охоплює не тільки сегменти голови, а й один-два передні грудні сегменти, утворюється тагма *синцефалон*. Інколи голова й усі грудні сегменти зливаються в *головогрудди*, або *цефалоторакс*.

У деяких ракоподібних кілька задніх сегментів черевця зливаються з тельсоном, утворюючи *плеотельсон*.

Кінцівки різних тагм і сегментів тіла мають різну будову та функції.

Кінцівки голови представлені п'ятьма парами. Перші з них — *антенули* (*антени I*), як правило, одногіллясті, й тільки у представників класу *Malacostraca* розщеплюються на дві й навіть три гілки. Найчастіше антенули функціонують як органи чуття (дотику, нюху), хоч іноді можуть брати на себе й плавальну функцію або ставати органами прикріплення. Друга пара кінцівок — *антени* (*антени II*) — типово двогіллясті, але нерідко одна з гілок редукується. Так, у всім відомого річкового рака ендоподит антен утворює довгий членистий «бич», тоді як екзоподит має вигляд короткої пластинки. Третя пара кінцівок — *жувальця*, або *мандибули*, відіграє головну роль при подрібненні їжі. Мандибули тільки у личинок (наупліус) двогіллясті; у більшості дорослих форм телоподит майже повністю зникає, протоподит утворює жуйну лопать і перетворюється на масивну зазубрену верхню щелепу. Наступні дві пари кінцівок — *нижні щелепи*, або *максилі*, — багаточленисті, з нижнім телоподитом; членики протоподиту мають спеціальні жуйні відростки.

Грудні кінцівки або всі однакові, або передні (1—3 пари) видозмінюються в ногощелепи. Вони втрачають рухову функцію й беруть участь у захопленні та подрібненні їжі. Грудні кінцівки часто бувають двогіллястими, але нерідко одна з гілок (як звичайно, екзоподит) цілком або частково редукується. Функція грудних кінцівок здебільшого локомоторна (плавальна, ходильна) або хапальна, дихальна тощо.

Черевні кінцівки є тільки у *Malacostraca*. Вони, як правило, двогіллясті; виконують найчастіше не рухову, а інші функції: дихальну, органів копуляції

тощо, але остання пара черевних кінцівок багатьох десятиногих раків перетворюється на потужні плавальні пластинки. У деяких паразитичних раків кінцівки втрачають членистість або, в дорослому стані, зовсім зникають (р. *Sacculina*).

Зовні тіло ракоподібних вкрите кутикулою, в якій, на відміну від інших членистоногих, відсутній водонепроникний шар епікутикули, й тому на суходолі через їхні покриви вільно випаровується вода. Пігменти, що обумовлюють забарвлення, розташовані у відносно тоненькій екзокутикулі. Ендокутикула порівняно товста. У багатьох дрібних ракоподібних покриви порівняно м'які й прозорі; в інших — зовнішні шари ендокутикули просякнуті вуглекислим кальцієм, що перетворює кутикулу на твердий панцир. У багатьох ракоподібних кутикула утворює вирости — нерухомі або рухомо зчленовані шипи, щетинки та волоски, часто химерної пірчастої форми. Особливого розвитку вони набувають у плаваючих форм, де призначені для збільшення поверхні тіла.

Під кутикулою залягає шар гіподерми, яка здебільшого складається з добре відмежованих одна від одної клітин.

Порожнина тіла, як і в інших членистоногих, змішана — міксоцель, що не має власної висилки, в ній циркулює рідина — гемолімфа, яка водночас виконує й функції крові.

Мускулатура ракоподібних складається з поперечносмугастих волокон. Вона не утворює суцільного м'язового мішка, а представлена окремими групами м'язів, які прикріплюються кінцями до різних ділянок зовнішнього скелета, в тому числі і його внутрішніх виростів у вигляді гребенів та перекладин, які називаються *апофізами*. Найчастіше один кінець м'яза прикріплюється зсередини до стінки одного сегмента тіла або членика кінцівки, а інший — до стінки другого. Особливо потужні м'язи підходять до мандибул.

Травна система складається з передньої, середньої та задньої кишок. Рот міститься на черевній стороні голови; спереду і ззаду він обмежений непарними кутикулярними складками — верхньою та нижньою губами, а по обидва боки від нього розташовані мандибули і максилі, призначені для подрібнення їжі. Ектодермальні передня та задня кишки вистелені продовженням кутикули, що вкриває тіло. Під час линяння кутикула цих частин кишечника також линяє. Передня кишка складається з довгого стравоходу. Його задня частина може розширюватись, а кутикула, що її вистилає, значно потовщуватися й утворювати шипики, щетинки, які служать для додаткового подрібнення їжі або виконують функцію фільтра, що не пропускає в середній відділ кишечника великі шматки їжі.

У вищих раків задній відділ стравоходу відокремлюється в різною мірою розвинений жувальний шлунок, озброєний щетинками або міцними

кутикулярними пластинками. Найскладнішу будову він має у донних *Decapoda*. Наприклад, у річкового рака шлунок поділяється на дві частини: кардіальну (вхідну) та пілоричну. *Кардіальна частина* служить для додаткового подрібнення їжі. Вона вистелена товстою кутикулою, яка особливо розвинена в трьох місцях, утворюючи жувальні пластинки з гострими зубцями («шлунковий млин»). *Пілоричний відділ* має складнішу будову: тут є так званий прес, стінки якого мають добре розвинені м'язи; в ньому подрібнена їжа спресовується, і з неї віджимаються рідкі фракції. Великі частинки їжі, що не подрібнилися щелепами і «шлунковим млином», потрапляють безпосередньо в задню кишку й виводяться назовні. Рідкі фракції їжі ще раз проціджуються за допомогою довгих кутикулярних волосків, після чого надходять до коротенької середньої кишки. Середня кишка в найпростішому вигляді — це пряма довга трубка без придатків і виростів, як у веслоногих (р. *Copepoda*), частини черепашкових (р. *Ostracoda*). У більшості ж вона має одну або кілька пар відростків, що зветься **травною залозою, або печінкою** (цю назву не можна вважати вдалою, бо її функція не відповідає функції печінки хребетних). Залозисті клітини печінки виділяють ферменти, які розщеплюють жири, білки та вуглеводи. Тут же відбувається і всмоктування. Внутрішньоклітинне травлення в печінці не відбувається.

Задня кишка, як правило, коротка. В деяких видів вона сягає значних розмірів. У деяких паразитичних раків (р. *Sacculina*) травна система редукована. Вони всмоктують соки хазяїна всією поверхнею тіла.

Живляться ракоподібні різною їжею. Одні фільтрують з води органічні рештки та дрібні організми — бактерії, одноклітинні водорості, різних безхребетних; інші активно відривають жувальцями шматки живих або мертвих тварин і рослин.

Видільна система раків майже втратила метамерний характер. Вони мають дві пари видільних органів, які розташовані біля основ антен (*антенальні залози*) та другої пари нижніх щелеп (*максиллярні залози*). Протягом життя у ракоподібних звичайно розвиваються обидві пари видільних органів, однак дуже рідко (дорослі морські представники р. *Ostracoda*, р. *Leptostaca*, деякі — р. *Mysidacea*) вони функціонують одночасно. В інших дорослих ракоподібних зберігається лише одна пара залоз: у більшості *Malacostraca* (крім *Isopoda*, більшості *Mysidacea*) — антенальні, у решти — максиллярні залози. Часто одна пара залоз (у різних раків різна) працює на личинкових стадіях, зношується і замінюється на іншу в порослому віці. Наприклад, у р. *Copepoda* на личинкових стадіях функціонують антенальні залози, а в дорослих — максиллярні. У типовому випадку видільна залоза має кінцевий мішечок (залишок целома) та вивідний канал (видозмінений целоמודукт), який може ускладнюватися.

Основним продуктом розкладу азотовмісних речовин у ракоподібних, як водних тварин, є аміак. Видільні залози ракоподібних одночасно є й органами осморегуляції. Деякі ракоподібні здатні переносити різкі коливання солоності (евригалинні організми). У виділенні бере участь також жирове тіло, побудоване приблизно так само, як і в інших членистоногих.

У багатьох ракоподібних **спеціальні органи дихання відсутні** (класи *Ostracoda*, *Maxillopoda* тощо). Вони дихають через тонкі покриви тіла. Інші ракоподібні дихають через шкірні зябра, що тісно пов'язані з кінцівками, на їх протоподитах є тонкостінні пластинчасті або мішкоподібні вирости — епіподити, куди продовжується порожнина тіла й заходить гемолімфа, в яку через ніжні покриви зябер дифундує кисень. Часто будова зябер ускладнена.

У р. *Isopoda* дихання пов'язане не з грудними, як у більшості ракоподібних, а з черевними кінцівками. У них на протоподитах передніх п'яти сегментів черевця є широкі листовітряні порожнини - тонкостінні вирости, що накладаються один на одне, як сторінки книги. Одна пара черевних ніжок звичайно сильно склеротизована, вона покриває всі інші як кришечка. І така будова дихального апарата, мабуть, і дала змогу частині членистоногих перейти до сухопутного існування, оскільки зябра в них виявилися добре захищеними від висихання. У наземних *Isopoda*, наприклад у мокриць, на пластичастих черевних ногах є глибокі розгалужені вп'ячування покривів. Порожнина кінцівки заповнена гемолімфою, яка омиває ці вп'ячування. В середину порожнини через спеціальний отвір (дихальце) заходить повітря, звідки кисень дифундує в гемолімфу. Це трахейні легені. Вони дуже нагадують трахеї комах.

Кровоносна система ракоподібних незамкнена, тобто гемолімфа тече не тільки по судинах, а й виливається в місоцель. Будова кровоносної системи певною мірою залежить від ступеня розвитку органів дихання. Вона найбільш редукована або зовсім відсутня у ракоподібних, у яких немає органів дихання. Чим краще розвинені зябра - тим більше є судин, це пов'язано з необхідністю правильного кровообігу при транспорті кисню від органів дихання.

Звичайно у ракоподібних є центральний пульсуючий орган — серце, що лежить над кишечником, недалеко від зябер. У більшості ракоподібних воно міститься в грудному відділі, а в р. *Isopoda*, в яких зябра зв'язані з черевними кінцівками, — у черевному. По боках серця є отвори з клапанами (остії), через які кров надходить до серця. У зяброногих, ротоногих раків та бокоплавів серце має вигляд багатокамерної трубки з багатьма парами остій, тоді як у десятиногих раків — це короткий мішечок із трьома парами остій, а в гіллястовусих — з однією. Від серця майже завжди відходить передня і рідше задня аорта; від аорт можуть відходити додаткові артерії. Гемолімфа з артерій потрапляє в порожнину тіла, звідки по її відокремленим ділянкам (синусам)

іде до зябер, де збагачується киснем і по спеціальних каналах, що є відділами міксосоцеля («зяброво-серцеві канали»), протікає в ділянку міксосоцеля, що оточує серце — перикардій, а потім, через остії, в саме серце. Усі ці ділянки міксосоцеля (синуси, перикардій) відокремлені тоненькими плівками, які утворюються з проміжної речовини і не мають клітинної структури.

Отже, у ракоподібних є артерії, що несуть кров від серця, але відсутні вени; до серця кров рухається по ділянках міксосоцеля. Крім того, в них немає капілярів.

До складу гемолімфи входять досить різноманітні клітини, переважно амебоїдної форми, здатні до фагоцитозу. У гемолімфі присутні речовини, що вбивають патогенні мікроорганізми, однак білки типу імуноглобулінів хребетних, з яких утворюються антитіла, відсутні.

Кисень розчиняється в плазмі; у деяких р. *Decapoda* гемолімфа блискитного кольору, оскільки в її плазмі розчинений пігмент, здатний транспортувати кисень — *гемоціанін*. Він за будовою близький до гемоглобіну, однак замість заліза містить двовалентну мідь.

Нервова система ракоподібних — це парний надглотковий ганглії, або головний мозок, навкологлоткові конективи та пара черевних нервових стовбурів із парними гангліями в кожному сегменті. Ганглії черевного нервового ланцюжка або драбини іннервують органи відповідного сегмента (рецептори, м'язи кінцівок), при їх злитті залишаються нерви, які тягнуться від складного ганглія до відповідного сегмента.

До гангліїв нервової системи, поряд із нервовими, входять групи *нейросекреторних клітин*, розташованих у протоцеребрумі, тритоцеребрумі та в гангліях черевного нервового ланцюжка. Роль нейросекретів вивчено недостатньо. У ракоподібних, крім цього, є й спеціальні залози внутрішньої секреції. У голові є так звані *Y-органи*. У більшості ракоподібних вони знаходяться в антенальному, а у *Malacostraca* — у другому максилярному сегментах. Ці органи мають різну форму (листокоподібну, конічну тощо). Вони складаються із залозистих клітин, які продукують гормон линяння - *екдистерон*. Крім линяння, екдистерон стимулює інтенсивність обміну речовин і ріст. Крім того, Y-залоза продукує гормон, який стимулює розвиток статевих залоз. У зоні очного стебельця або поблизу основи очей є група нейросекреторних клітин (*X-орган*), стероїдні гормони яких потрапляють у спеціальний резервуар — синусну залозу. Ці гормони є антагоністами екдистерону й запобігають линянню.

Y-залоза функціонує лише у статевонезрілих особин; у дорослих її діяльність припиняється. Навпаки, X-залоза починає функціонувати на заключних етапах онтогенезу і не припиняє секреції аж до смерті тварини. У стінках проток сім'яників є *андрогенна залоза*, гормони стимулюють розвиток сім'яників і вторинних чоловічих ознак. Гормон X-залози впливає також на

забарвлення тіла. У гіподермі багатьох крабів, креветок тощо є спеціальні зірчасті клітини-хроматофори. У них містяться гранули пігментів різного кольору. Коли, наприклад, гранули червоного кольору рівномірно розсіяні в клітині, він помітний, коли ж вони концентруються в центрі, колір зникає. Під впливом нервових імпульсів від очей Х-залоза виділяє гормон, що впливає на розподіл певного пігменту (всього відомо чотири таких гормони), і рак змінює колір (захисне, загрозливе чи інше забарвлення).

Ракоподібні, як і інші членистоногі, крім центральної, мають ще вегетативну нервову систему, яка тісно пов'язана з центральною. Вона іннервує внутрішні органи і впливає на діяльність травної, дихальної, видільної, кровоносної систем, а також на обмін речовин в організмі.

Органи рівноваги відомі тільки в деяких вищих раків. Органи зору в ракоподібних бувають двох типів. У багатьох із них є непарне наупліальне око, характерне як для личинок (наупліуса) та для багатьох дорослих ракоподібних (гіллястовусі, копеподи тощо). Більшість дорослих ракоподібних здатна розрізняти предмети за допомогою складних (фасеткових) очей.

Більшість ракоподібних роздільностатеві, крім кількох сидячих форм, для яких характерний гермафродитизм. У роздільностатевих видів нерідко спостерігається чіткий статевий диморфізм. Так, деякі кінцівки самця видозмінюються в хапальні органи для утримання самиці, або стають копулятивними органами. У певних груп самці значно менші, ніж самиці, вусоногих самці карликові.

У небагатьох ракоподібних (р. *Isopoda*, тощо) гонади парні, кожна з них сполучається із зовнішнім середовищем через статеву протоку. Частіше гонади зливаються, однак статеві протоки та отвори залишаються парними.

Під час постембріонального розвитку відбуваються линяння. Після кожного з них з'являються нові сегменти і з'являються нові кінцівки, тобто розвиток відбувається шляхом анаморфозу. При цьому можуть змінюватися будова та функції кінцівок. Наприклад, усі три пари кінцівок наупліуса, призначені для плавання; пізніше антенули і антени стають органами чуття, а мандибули — роговими придатками. Поступово кінцівки набувають остаточного вигляду, і метаморфоз закінчується.

Постембріональний розвиток у класі *Malacostraca* має свої особливості. У них скорочується й стабілізується кількість линянь, утворюються додаткові личинкові стадії. Часто спостерігається ембріонізація розвитку, в результаті якої ранні личинкові стадії (наупліус та метанаупліус) проходять у яйці, а назовні виходить більш пізня личинка (найчастіше зоеа). *Zoea* — це личинка, що вже має всі сегменти, але середні сегменти ще повністю не сформовані й не мають кінцівок. Зоеа має розвинені ротові кінцівки й ногощелепи, а також зачатки грудних ніжок і сформоване черевце, на якому є остання пара

кінцівок. На передній частині тіла є фасеткові очі. Зоеа линяє й переходить у так звану *мізидну стадію*: у неї вже є повністю сформовані двогіллясті грудні ноги (як в представників ряду *Mysidacea*, звідки й назва личинки) й зачатки черевних кінцівок. У різних представників десятиногих раків мізидна стадія має різну будову і відповідно різні назви: у крабів — *мегалона*, що зовні нагадує дорослу тварину, але має витягнуте черевце, у лангустів — *філосома*, яка має прозоре листкоподібне тіло, довгі двогіллясті грудні кінцівки й дуже коротке почленоване черевце тощо. Мізидна стадія після линяння перетворюється на цілком сформовану тварину.

Деякі вищі раки, наприклад креветки з родини *Penaeidae*, проходять усі личинкові стадії: наупліус, метанаупліус та мізидну.

У більшості видів ряду *Decapoda*, а також у деяких інших таксонах спостерігається повна ембріонізація розвитку, в результаті чого з яйця виходить мініатюрна копія дорослої тварини з усіма сегментами й сформованими кінцівками, тобто вони розвиваються шляхом епіморфозу.

Ріст раків супроводжується періодичними линяннями, в яких беруть участь не тільки покриви, а й внутрішні органи, нервова й ендокринна системи.

КЛАС ПАВУКОПОДІБНІ (*ARACHNIDA*)

Павукоподібні поширені по всій земній кулі, основна маса видів — вільноживучі наземні тварини, й лише серед кліщів є паразити рослин і тварин, а також мешканці солоних і прісних вод. Описано близько 60 тис. видів.

Зовнішня будова:

Павукоподібним властиві всі ознаки хеліцерових, зокрема, поділ тіла на головогруді:

В більшості випадків це акрон + 7 сегментів, які несуть хеліцери, педіпальпи й чотири пари ходильних ніг, та черевце, на якому зрідка є видозмінені кінцівки. Вусиків немає.

Сегменти головогрудей у більшості павукоподібних злиті в суцільну масу й укріті єдиним спинним головогрудним щитом, але існують і певні варіації:

- Акрон+4 злиті між собою сегменти – пропельтідій + 2 вільних сегменти головогрудей у *сольпуг та інших нижчих форм*.
- Суцільні головогруді + 12 сегментне черевце (7 сегментів - широке пердьочеревце та 5 вузьке задньочеревце)+тельсон з отруйною голкою у *скорпіонів*.
- Така сама сегментація, крім поділу черевця у *джугутоногих, пседоскорпіонів, сінокосців та деяких кліщів*.

- Голово груди та черевце - це не почленовані відділи, є коротка стеблинка, яка утворена 7 сегментом тіла **у павуків**.
- Все тіло суцільне, без меж між сегментами і без перетинок **у кліщів**.
- Ступінь сегментації важлива для систематики.
- Кінцівки:
- **Хеліцери** (верхні щелепи)- перша пара кінцівок, яка складається із 2-3 члеників, які закінчуються клішнею, гачком або стилетом (в хеліцери відкриваються протоки отруйної залози).
- **Педіпальпи** (ногощелепи, ногощупальця) можуть виконувати декілька функцій: органа чуття (найчастіше), нижніх щелеп, ходильних ніг, клішнею для захвату здобичі, самці можуть використовувати їх як орган для спарювання.

Чотири останні пари кінцівок (складаються з 6-7 члеників) – ходильні ноги. Ноги павуків закінчуються гребінчастими кігтками, які необхідні для виготовлення павутиння.

На черевці немає кінцівок. Кінцівки черевця перетворюються на павутинні бородавки, легені, тощо).

Зовнішні покриви:

Покриви хеліцерових складаються з кутикули і гіподермального епітелію (гіподерми) та базальної мембрани

- Основна речовина - хітин
- У скорпіонів основу панцира складає CaCO_3
- Із епітелію утворились різноманітні залози: отруйні (павуки, скорпіони), павутинні (павуки), пахучі (для привертання уваги статевого партнера)

Органи дихання можуть бути 2-х типів і існувати разом та окремо.

- Легені –це спеціальна порожнина, яка розвивається на місці зябр.
- Трахеї – це вип'ячування зовнішніх покривів у вигляді трубочок, які несуть кисень до всіх тканин.

Органи виділення:

- коксальні залози, які подібні за будовою до метанефрідій кільчастих червів, є у примітивних форм. Від метанефрідій продукти обміну потрапляють у січковий міхур та виводяться на зовні через пори, які лежать в основі 1-3 пари ходильних ніг.
- мальпігієві судини утворені за рахунок вип'ячування середньої кишки (ентодермального походження).

Продукт виділення гуанін, який виводиться у задню кишку.

Травна система складається з 3 відділів:

- передня кишка вислана хітином і складається із: рота, мускулистої глотки (насос для рідкої їжі), в яку відкриваються слинні залози. Слина містить ферменти для гідролізу білків (сисний ротовий апарат) Розширення тонкого стравоходу утворюють у деяких павуків сисний шлунок.

- середня кишка складається з 5 сліпих виростів, в які впадають протоки печінки. Печінка виділяє травні ферменти і може здійснювати внутрішньоклітинне травлення. Не перетравлені залишки потрапляють у ректальний мішок, куди відкриваються мальпігієві судини.
- задня кишка (ектодермального походження) вкрита хітином і відкривається на зовні анальним отвором.

Кровоносна система не замкнена

У форм з чіткою метамерією (*скорпіони*) тіло представляє собою довгу трубку, яка знаходиться у передьочеревці над кишечником і має по боках 7 пар щілевидних остій. В інших павукоподібних будова серця спрощується. Так, у *павуків* воно дещо коротше і несе всього 3-4 пари остій, а у *сінокоscів* кількість останніх зводиться до 2-1 пар. У *кліщів* - це короткий мішечок з однією парою остій. У більшості кліщів серце зовсім зникає. Якщо є трахеї, кров не приймає участь у газообміні.

Нервова система утворена черевним нервовим ланцюжком.

- Прогресивна ознака – злиття сегментарних гангліїв. Головний мозок має 2 відділи: передній, який іннервує очі,-протоцеребрум та задній – тритоцеребрум –хеліцери. Дейтоцеребрум відсутній, оскільки немає антенул (вусиків).
- Є органи чуття (**тріхоботрії (спеціальні волоски)**)- реєструють коливання повітря, знаходяться на педіпальпах, **ліровидні органи** – невеликі щілі у кутикулі, до яких підходять сприйнятливі відростки нервових клітин, вони є органами хімічного чуття та обоняння.)
- Органи зору (очі прості – 12, 8, 6, рідше 2). Скорпіони бачать на відстані 2-3 см, павуки-20-30 см.

Статеве розмноження. Павукоподібні різностатеві, статеві гонади знаходяться у черевці і можуть бути парними або злитими в 1 гонаду. Від гонад відходять завжди парні статеві протоки, які у переднього кінця черевця зливаються і відкриваються на 1 сегменті черевця зовнішнім статевим отвором. У самців є додаткові залози, у самиць – сім'яприймачі. Є статевий диморфізм. Запліднення сперматофорне або копуляція. Сперматозоїди запліднюють яйцеклітину у матці, яка знаходиться у черевці. Більшість павукоподібних відкладає яйця, але є й живородіння. Наприклад, скорпіони є живородними. Запліднені яйця розвиваються у яєчниках самиці. Поживні речовини потрапляють в яйця з тіла матері. Маленькі скорпіони живуть у матері на спині. У деяких кліщів є партеногенез.

Розвиток у кліщів з метаморфозом, у інших рядів – прямий.

Ряд Скорпіони (*Scorpiones*)

Найбільш давні наземні членистоногі, довжина тіла 10 -15 см. Мають характерні кліщовидні педіпальпи. Отруйний апарат необхідний для захисту

від ворогів та здобичі. Укол скорпіона для людини болючий, але не смертельний. Місце укусу червоніє і опухає, може з'явитись нудота та судороги.

Ряд Павуки (*Aranei*)

Дуже багатий на види ряд (понад 30000 видів). Мають не сегментовані головогруді, які з'єднані з черевцем тоненькою стеблинкою. В хеліцерах проходить проток отруйної залози. В убиту жертву павук вводить слину (зовнішнє травлення). Через годину він висмоктує вміст жертви. Павутиння виготовлюють з декількох тонесеньких ниток за допомогою гребінчастих кігтиків задніх ніг. Радіальні нитки павутиння більш товсті, без клейких крапель. Тонкі спіральні нитки вкриті крапельками клею.

Використання павутиння:

- Ловча сітка;
- Сховище;
- Виготовлення кокону, який запобігають висиханню яєць і ворогів;
- Розселення весною павучків.

Всі павуки - хижакі. У них чітко виражений статевий диморфізм. Самці звичайно менші за самиць, вони часто з'їдаються останніми після спарювання.

Найбільшу загрозу для людини представляють тарантул (*Lycosa singoriensis*) та каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*). Укус тарантула болючий, але не має загрози для життя, а каракурта навпаки представляє значну загрозу життю людини та свійським тваринам.

Ряд кліщі (*Acari*)

Це дрібні павукоподібні з різноманітним способом життя. Ротовий апарат гризучого або колющо-сисного типу. Розвиток йде з метаморфозом (у личинки 3 пари ніг, у імаго - 4).

Спосіб життя:

- *Грунтові кліщі* живляться перегноєм, мають гризучий ротовий апарат із зубцями для перетирання їжі. Приймають участь у ґрунтоутворенні, є проміжними хазяїнами деяким Стюжковим червам.
- *Паразитичні кліщі* паразитують на сільськогосподарських рослинах (на хлопчатнику, картоплі, земляниці, малині), висмоктують з них соки. Серед них є ті, що викликають сверблячку у людини та тварин (*Sarcoptes scabiei*) та гнійні прищі (*Demodex folliculorum*). Але більше значення мають такі ектопаразити, як іксодові та аргазові кліщі, які переносять збудників кліщового висипного та зворотнього тифу, кліщового енцефаліту, хвороби Лайма, туляремії, пріоплазмозу великої рогатої худоби тощо. Збудників різноманітних хвороб кліщі отримують від диких тварин, а можливість їх

циркуляції забезпечується переходом від одного хазяїна до іншого. Хвороби, збудники яких передаються через кровосисних членистоногих називаються **трансмисивними**.

ПІДТИП ТРАХЕЙНОДИШНІ (*TRACHEATA*)

До цього підтипу належить значна більшість тварин. Це наземні або вторинно водні тварини, що дихають за допомогою трахей.

Голова складається з акрона та злитих разом сегментів і несе одну пару вусиків (антени), пару верхніх та одну або найчастіше дві пари нижніх щелеп різної будови. На голові містяться також очі (іноді вони відсутні).

Тулуб може бути більш-менш гомономним (у багатоніжок) або складатися з грудей і черевця (комахи та покритощелепні).

Для травної системи трахейнодишних характерна наявність слинних залоз та відсутність у середній кишці печінкової, або травної залози. Органи виділення представлені мальпігієвими судинами — довгими сліпо замкненими на кінцях трубочками ектодермального походження, які впадають у кишечник на межі середньої та задньої кишок. У деяких груп зберігаються максиллярні залози, подібні до таких у ракоподібних.

Органи дихання представлені трахеями — тоненькими розгалуженими трубочками ектодермального походження, що виникають як глибокі впячування покривів. Вони відкриваються назовні парними отворами — дихальцями, або стигмами, а кінцеві гілки обплітають усі внутрішні органи, транспортуючи до них кисень.

Трахейнодишні — роздільностатеві тварини. Запліднення в них сперматофорне або внутрішнє. Яйця здебільшого багаті на жовток, дробіння поверхневе. Розвиток, як правило, з метаморфозом, переважно епіморфний, інколи (частина багатоніжок та покритощелепних) анаморфний.

Питання для самоконтролю:

1. Характеристика типу Членистоногі (*Arthropoda*)
2. Характеристика підтипу Зябродишні, або Ракоподібні (*Branchiata, seu Crustacea*).
3. Паразитичні ракоподібні.
4. Практичне значення ракоподібних
5. Особливості розвитку вусоногих.
6. Характеристика підтипу Трахейнодишні (*Tracheata*).
7. Характеристика класу Павукоподібні (*Arachnida*).
8. Особливості сегментарного складу павукоподібних.
9. Біологія іксодових кліщів.

Лекція № 7

ТЕМА: КЛАС КОМАХИ (*INSECTA*)

План лекції:

1. Загальна характеристика класу Комахи (*Insecta*).
2. Зовнішня будова комах
3. Внутрішня будова комах
4. Розмноження і розвиток комах.

Основні поняття:

Головна капсула, антени, лабрум, лабіум, мандибули, максили, гіпофарінкс, типи ротових органів комах, крило, фурка, тазик, вертлюг, стегно, гомілка, лапка, надкрила, елітри, дзижальця, пігментне і структурне забарвлення, міксоцель, перітрофічна мембрана, інтима, трахейна система, жирове тіло, гемоцит, гемолімфа, центральна і вегетативна нервова система комах, механорецептор, хордонатальний орган, тимпанальний орган, хеморецепторні сенсори, геміметаболія, голометаболія, гіперморфоз, гіперметаморфоз, анаморфоз, протометаболія, епіморфоз, гістолиз, гістогенез, екдизон, провізорні органи, облігатне живонародження, партеногенез, арренотокія, теллітокія, амфітокія або дейтеротокія, генеративний і соматичний партеногенез, штучний партеногенез, популяційний партеногенез, вибірковий партеногенез, педогенез, неотенія, поліембріонія.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАСУ КОМАХИ (*INSECTA*)

Більшість видів комах — мешканці суходолу. Комахи освоїли всі типи наземних біоценозів, а також ґрунти. Чимало їх живе у прісних водоймах. Проте цілком водними тваринами, що дихають розчиненим у воді киснем, стали тільки личинки комах, дорослі крилаті особини яких здатні залишати воду. Комахи в основному вільноживучі тварини, але серед них чимало і паразитів.

Кількість видів комах, що заселяють земну кулю, ще точно не встановлено: за різними підрахунками вже описано від одного до трьох мільйонів сучасних видів, і щорічно вчені відкривають кілька тисяч нових для науки видів. Видовий склад комах України вивчено ще недостатньо: вважають, що є не менше ніж 40 тис. видів.

Розміри комах коливаються у широких межах — від 0,25 мм до 26 см.

Тіло комах складається з трьох тагм: голови, грудей та черевця. Голова має ротові органи та одну пару вусиків. Груді складаються з трьох сегментів і несуть три пари ніг та, як правило, крила. Черевце складається з 11 сегментів і, як звичайно, не має ніг.

Голова вкрита суцільною капсулою, вона утворилася в результаті злиття кількох сегментів та акрона. На ній розташовані пара складних (фасеткових) очей, прості вічка, пара вусиків (антени) та ротові придатки. Антени — це багаточленкові придатки, що виконують функції органів дотику й нюху; у представників різних рядів їхня будова різна.

Ротові придатки, складаються із нечленистої непарної верхньої губи (лабрум), пари нечленистих верхніх щелеп (мандибул), пари нижніх щелеп (максил) та непарної нижньої губи (лабіум), яка утворилася в результаті злиття другої пари нижніх щелеп. Нижні щелепи та нижня губа двочленикові, несуть по парі органів дотику й смаку — *щупиків*. Залежно від характеру їжі розрізняють кілька типів ротових органів.

Гризучі (гризучожувальні) ротові органи — найменш спеціалізовані, пристосовані для подрібнення твердої їжі. Верхня губа коротенька; верхні щелепи, як правило, мають жуйний край з більш-менш розвиненими зубцями. Зубці лівої щелепи входять у заглибини правої, і тому їхня будова не зовсім симетрична. Максили складаються з основного членика та стовпчика, на якому є пара нижньощелепних щупиків; він закінчується рухомо причленованими жуйними лопатями — зовнішньою та внутрішньою. Нижня губа має основний членик, або підборіддя, та дистальний членик, на якому є дві пари жуйних лопатей. До ротового апарата належить також м'ясистий виріст ротової порожнини — *гіпофаринкс*. Такі ротові органи характерні для тарганових, прямокрилих, термітів, бабок, твердокрилих тощо.

При переході до живлення рідкою їжею ротові органи значно змінюються залежно від того, як їжа розташована: чи відкрито (лижучий або сисний тип), чи схована під покривами (колючо- або ріжучосисні органи). У комах, які живляться відкрито розташованими рідинами, утворюється сисний хоботок. Так, у бджолиних хоботок утворений нижніми щелепами й нижньою губою; верхні щелепи втратили жувальну функцію й беруть участь лише в побудові сот (*гризучолижучий тип*). У метеликів частково або зовсім редуковані всі ротові частини, крім нижніх щелеп, зовнішні лопаті яких витягнулись у довгий хоботок. Це сисний ротовий апарат. У частини коротковусих двокрилих, наприклад кімнатної мухи, м'який хоботок утворений нижньою губою, на кінці якої розвинений оригінальний фільтруючий апарат, що складається з великої кількості хітинових трубочок — псевдотрахеї (*лижучий тип*).

Комахи, які смочуть рідини живих організмів через їх покриви останніх, мають здебільшого колючосисний ротовий апарат, в якому видовжена нижня губа утворює хоботок для всисання рідини, а верхні та нижні щелепи перетворені на довгі колючі стилети для проколювання покривів. Такий ротовий апарат мають клопи, рівнокрилі, воші, блохи, довговусі двокрилі. У гедзів щелепи й верхня губа мають вигляд ножів і розрізають шкіру тварин: такий ротовий апарат називається *ріжучосисним*. У мух-жигалок і це-це колючо-сисний апарат розвинувся з м'якого хоботка некровосисних предків, подібного до апарата кімнатної мухи. Він став твердим, а псевдотрахеї перетворилися на голку для проколювання шкіри.

У личинок комах із повним перетворенням типи ротового апарата часто відмінні від таких у імаго: наприклад, у гусені гризучі ротові органи, а в дорослих метеликів — лижучі.

Імаго багатьох комах (одноденки, оводи, частина метеликів, у тому числі шовковичний шовкопряд) не живляться, і їхні ротові органи редуковані.

Груди комах складаються з трьох сегментів: передньо-, середньо- та задньогрудей. Кутикула кожного сегмента — це кільце, що поділяється на чотири склерити: спинний — *тергіт*, грудний — *стерніт* та два бічні — *плеїрити*. Тергіти зовні помітні краще, ніж стерніти, значна частина яких міститься всередині, утворюючи *фурку* — опору для м'язів, що беруть участь у польоті. Чим краще розвинеш крила, тим більше занурені стерніти.

Кожний грудний сегмент має пару ніг. Нога складається з п'яти члеників. Кожен з них має свою назву: тазик, вертлюг, стегно, гомілка та лапка. *Лапка* в різних комах складається з одного-п'яти члеників і закінчується одним або двома кігтиками. У частини двокрилих на кінцевому членику, крім кігтиків, є присоски. З їх допомогою мухи повзають по вертикальних гладеньких поверхнях.

Залежно від способу життя в комах розвинулися різні типи ніг: ходильні, бігальні, копальні, хапальні, стрибальні, плавальні тощо.

Більшість комах має органи польоту — крила. *Крила* — це бічні складки тіла, розташовані на середньо- та задньогрудях. Як звичайно, їх дві пари: передні та задні. Крило складається з двох стінок — верхньої та нижньої. Кожна стінка утворена шаром гіподерми, зовні вкритої більш-менш розвиненою кутикулою. Між стінками є вузька щілина (частина місоцеля), заповнена гемолімфою. Крило має систему хітинових трубочок-жилок. Кількість та взаємне розташування жилок відіграє велику роль у систематиці комах. Жилки виконують опорну функцію; в них також міститься гемолімфа, проходять трахеї та нерви до клітин крила.

Крила бувають різних типів. У частини комах (прямокрилі, твердокрилі, жорсткокрилі) передні крила перетворені на потовщені *надкрила*, що не беруть участі в польоті. Вони призначені для захисту ніжних задніх крил, складених під ними, при повзанні по землі, копанні в ґрунті тощо. У двокрилих задні крила перетворені на булавоподібні органи рівноваги — *дизжчальця*. У багатьох ґрунтових комах (робочі мурашки, терміти), а також у паразитів (воші, блохи) крила зникають, а в первиннобезкрилих (*Apterygota*) їх ніколи не було.

Черевце у найпримітивніших комах складається з 11 сегментів та тельсона, однак найчастіше їх буває вісім-дев'ять; у вищих груп (перетинчастокрилі, двокрилі) кількість їх може зменшуватися до чотирьох-п'яти. На VIII та IX сегментах розміщені зовнішні статеві придатки — *геніталії*; це копулятивний орган самців та яйцеклад у самиць.

Покриви комах, як і решти членистоногих, мають три основні елементи: кутикулу, гіподерму і базальну мембрану.

У комах розрізняють структурне й пігментне забарвлення. Структурне забарвлення пов'язане з деякими специфічними особливостями поверхневої структури кутикули — мікроскопічними реберцями, пластинками, лусочками тощо, які створюють ефекти інтерференції, дифракції та розсіювання світла. Це металево блискучі та переливчасті забарвлення деяких жуків і метеликів, особливо тропічних. Пігментне забарвлення зумовлене пігментами, які найчастіше містяться в екзокутикулі, рідше — в клітинах гіподерми чи

жирового тіла. В багатьох комах спостерігається поєднання структурного та пігментного забарвлення.

Найбільш поширеними пігментами комах є *меланіни*, що відкладаються в екзокутикулі й дають темно-коричневе, коричнево-червоне або чорне забарвлення. Часто в кутикулі комах трапляються *каротиноїди*, які створюють жовте, жовтогаряче, червоне забарвлення; *флавоноїди* жовтого кольору; білі, жовті та червоні - *птерини*; жовті, коричневі або червоні - *омохроми*. *Антрахінони* нагромаджуються в жировому тілі та гемолімфі комах ряду рівнокрилих (*Homoptera*), створюючи карміново-червоне забарвлення, що просвічує крізь покриви. До того як були синтезовані дешеві штучні барвники, червоний пігмент *кармін* добували з жирового тіла кошенілі *Dactylopius coccus*.

Покриви комах мають різноманітні придатки. Скульптурні придатки (шипики, виступи, боріздки, ямки тощо) утворюються кутикулою без участі гіподерми. Структурні придатки (волоски, щетинки, лусочки крил метеликів тощо) виникають одночасно як із кутикули, так і з гіподерми. Це або чутливі придатки, пов'язані з нервовими клітинами, або термоізоляційні утвори, що створюють густий покрив, подібний до волосяного (джмелі, деякі метелики та тощо).

Порожнина тіла — місоцель комах — поділена двома поздовжніми горизонтальними перетинками —діафрагмами на три відділи (синуси). Верхня діафрагма відділяє верхній, або *перикардіальний синус*, в якому розташована спинна кровоносна судина. Нижня діафрагма відділяє нижній, або *перинеуральний синус*, де міститься черевний нервовий ланцюжок. Середній синус лежить між діафрагмами; він називається *вісцеральним*; у ньому містяться травна, видільна й статева системи, а також більша частина жирового тіла. Порожнина тіла заповнена гемолімфою.

Як скелетні м'язи, так і м'язи стінок внутрішніх органів (вісцеральні) комах виключно попереочнозмугасті.

Більшість м'язів комах звуться *синхронними*: на один нервовий імпульс м'яз відповідає одним скороченням. Максимальна кількість скорочень таких м'язів не перевищує 30—40 за 1 сек. У двокрилих і перетинчастокрилих політ забезпечується *асинхронними* («швидкими») м'язами. На кожний імпульс такий м'яз відповідає кількома (від 5 до 20) скороченнями, і число скорочень досягає 100 і більше, а в деяких дрібних двокрилих та перетинчастокрилих — навіть тисячі за сек.

Типи живлення комах надзвичайно різноманітні: серед них фітофаги та зоофаги, в тому числі хижаки, паразити й кровососи, сапрофаги, некрофаги (живляться трупами), копрофаги (живляться гноєм); є види, що живляться роговими утворами шкіри хребетних (шерсть, пір'я тощо), мертвою деревиною, воском тощо. Є також поліфаги — види, що вживають як рослину, так і тваринну їжу. Способи живлення комах також дуже різні: одні поїдають тверді речовини, інші поглинають рідини, треті є фільтраторами. Цим зумовлюється різноманітність ротових органів. Сам кишковий тракт комах, хоч і модифікується залежно від способу живлення та складу їжі, але значно менше, ніж ротові органи.

ВНУТРІШНЯ БУДОВА КОМАХ

Як і в решти членистоногих, **травна система комах** складається з трьох відділів: передньої, середньої та задньої кишок. Стінки всіх відділів кишечника утворені одношаровим епітелієм, зовні вкритим поздовжніми та кільцевими м'язовими волокнами, скорочення яких забезпечує рух їжі в кишечнику. Епітеліальні клітини передньої та задньої кишок на вільній поверхні вкриті кутикулярним шаром — інтимою.

Передня кишка складається з ротової порожнини, глотки, стравоходу, вола та м'язового шлунка. У ротову порожнину відкриваються слинні залози, пов'язані з ротовими кінцівками. У комах бувають мандибулярні, максиллярні та лабіальні (нижньогубні) залози.

У багатьох комах їжа, що надходить до середньої кишки, огортається тоненькою прозорою оболонкою — *перитрофічною* мембраною, що секретується клітинами епітелію середньої кишки. Перитрофічна мембрана відіграє важливу роль у травленні: вона пропускає воду, мінеральні солі та продукти травлення, але затримує крупніші молекули білків, полісахаридів, ліпідів. Перитрофічна мембрана відсутня в хижих жуків, для яких характерне позакишкове травлення, в комах, що живляться нектаром квітів та солодкими виділеннями попелиць, а також у комах, які на імагінальній фазі не приймають їжі (афагів).

Для багатьох комах їжа становить єдине джерело вологи, при цьому важливим є затримання її в організмі. У задній кишці відсмоктується вода з кишечника в гемолімфу (реабсорбція). У стінках прямої кишки є вирости — ректальні сосочки, які активно поглинають воду з порожнини кишечника й переводять її в гемолімфу. Крім води, ректальні сосочки вилучають із вмісту задньої кишки мінеральні іони (Na^+ , K^+ , Cl^-), що забезпечує функцію осморегуляції. Задня кишка разом із мальпігієвими судинами функціонує як орган виділення.

Виділення в комах здійснюється кількома органами, які не створюють єдиної системи. Це мальпігієві судини, задня кишка, уратні клітини жирового тіла, перикардіальні клітини та деякі специфічні утвори окремих груп комах. Основними видільними органами є мальпігієві судини й задня кишка, що функціонують як єдине ціле. У типовому випадку це довгі тоненькі трубочки, які впадають у кишечник на межі середньої та задньої кишок. Протилежні сліпозамкнені кінці їх вільно плавають у гемолімфі, їхня кількість коливається в різних комах від 2 до 200, у попелиць вони зникли внаслідок редукції.

Мальпігієві судини всмоктують гемолімфу з продуктами обміну. Це водний розчин вуглеводів, амінокислот і солей сечової кислоти. Він функціонально відповідає первинній сечі хребетних. У задній кишці ректальні сосочки вилучають із цієї рідини й повертають до гемолімфи більшу частину води, поживні речовини та іони неорганічних сполук. Зневоднені кристали сечової кислоти разом із фекаліями виводяться назовні через анальний отвір.

Видалення з організму продуктів азотистого обміну в вигляді нерозчинної у воді сечової кислоти — важливе пристосування комах до життя

в умовах дефіциту вологи. Комахи або їх личинки, які перейшли до життя у воді або іншому рідкому середовищі (личинки падальних мух), виділяють аміак.

У жировому тілі, крім клітин-трофоцитів, які запасують поживні речовини, трапляються також уратні клітини, що нагромаджують сечову кислоту. Нагромаджувальна функція цих клітин має важливе значення в ті періоди розвитку комах, коли виведення екскретів назовні неможливе.

Перикардальні клітини, що оточують спинну кровоносну судину, здатні поглинати великі білкові молекули та різні колоїдні частинки, які потрапляють у гемолімфу.

У деяких комах видільну функцію виконують ще лабіальні залози: у щетинкохвістрк (підклас *Apterygota*) вони виділяють барвники, у метеликів родини *Saturniidae* — розчин бікарбонату калію.

Кисень із повітря, яке заповнює **трахейну систему**, транспортується до окремих клітин тіла шляхом дифузії. В клітинах він одразу ж споживається, тому в трахейній системі виникають дифузійні струми кисню, спрямовані всередину тіла. Крім того, в багатьох комах є додаткова вентиляція трахей. У більшості комах одні дихальця при вдиху відчиняються, інші — зачиняються, а при видиху — навпаки. У проміжках між вдихом та видихом усі дихальця зачинені. Кількість дихальних рухів за хвилину коливається залежно від температури навколишнього середовища, фізіологічного стану комах та її виду від 5—6 до 150 і більше. Закривання стигм між дихальними рухами сприяє зменшенню випаровування води.

У водних комах, які дихають атмосферним повітрям, є спеціальні пристрої для запасання кисню. Жуки-плавунці набирають атмосферне повітря в порожнину між черевцем і надкрилами. З-під надкрил вони випускають пухирець повітря, через який кисень з води дифундує в повітряну камеру, а вуглекислий газ — у воду. У багатьох ендопаразитичних личинок трахейна система частково чи зовсім редукована, й дихання здійснюється через покриви. Деякі з них під'єднують свою трахейну систему з трахейною комах-хазяїна, інші проривають його покриви, виставляючи дихальця назовні.

У багатьох водних або ендопаразитичних видів трахеї назовні не відкриваються (замкнена трахейна система); вони дихають киснем, розчиненим у воді чи в рідинах тіла хазяїна. У цих комах дихання відбувається або через усю поверхню тіла, або за допомогою спеціальних органів. У водних личинок або німф дихальця не відкриваються назовні, а продовжуються в трахеї, розгалужені в тонкостінних плівчастих або гілчастих виростах — трахейних зябрах. Трахеї наповнені повітрям, і газообмін здійснюється з водою через зяброву поверхню

Безпосередній транспорт газів через трахеї до тканин і клітин енергетично значно вигідніший, ніж багатоступенна система дихання хребетних (органи дихання — кров — міжклітинна рідина — тканини), проте ефективна при малих розмірах тіла, а в разі збільшення біомаси м'язи не здатні накачати достатню кількість повітря в клітини.

Кровоносна система комах редукована через майже повну втрату гемолімфою функції транспорту газів. Від неї залишається спинна судина,

розташована в перикардіальному синусі й підвішена за допомогою сполучнотканинних тяжів до спинної стінки тіла. Задня її частина — серце, передня — аорта. Серце складається з ряду послідовних камер і розташоване в черевній тагмі. Кожна камера серця має пару бічних отворів — остій з клапанами. Через них гемолімфа потрапляє з перикардія всередину серця. Клапани перешкоджають її зворотному руху. Камери сполучені між собою отворами, у частини комах — із клапанами, що не дають змоги крові рухатись назад. Задній кінець серця замкнений, передній — подовжений у трубчасту аорту, яка відкривається в міксоцель поблизу голови. До верхньої діафрагми та нижньої сторони кожної камери прикріплюється пара крилоподібних м'язів.

Гемолімфа комах складається з рідкої міжклітинної речовини — плазми та клітин — гемоцитів, які або плавають у плазмі, або нерухомо осідають на поверхні внутрішніх органів. Плазма гемолімфи — це водний розчин неорганічних та органічних речовин. У ній є неорганічні іони та амінокислоти, які беруть участь у підтримці водно-сольового балансу й осморегуляції. Плазма гемолімфи містить також вуглеводи, органічні кислоти, гліцерин, ліпіди, пептиди, білки та пігменти.

Гемоцити — це клітини мезодермального походження. Усі вони безбарвні й мають ядра. Гемолімфа утворює рідке внутрішнє середовище організму. Вона виконує деякі важливі функції.

- *Перша — це транспорт поживних речовин, гормонів та інших біологічно активних речовин, а також продуктів обміну до відповідних органів, тканин і клітин.*
- *Друга важлива функція — захист організму від інфекційних та інвазійних захворювань.*
- *Третя — підтримка сталості хіміко-фізичних властивостей внутрішнього середовища організму.*
- *Важлива й механічна функція: внаслідок гідростатичного тиску гемолімфи змінюється форма органів з м'якою кутикулою — розправляються крила в імаго після виходу з лялечки, розкручується хоботок метеликів тощо.*

Тісно пов'язане з гемолімфою **жирове тіло**, яке разом з нею утворює внутрішнє середовище організму. Ця пухка тканина мезодермального походження складається з численних лопатей між внутрішніми органами. Основною функцією жирового тіла є нагромадження резервів поживних речовин.

Центральна нервова система комах, як і інших членистоногих, складається з парного надглоткового ганглія, або головного мозку, навколוגлоткових коннектив та черевного нервового ланцюжка. Перший ганглії ланцюжка — підглоковий — лежить разом із надглотковим у голові, решта — в тулубі.

Надглотковий ганглії складається з трьох злитих разом гангліїв: протоцеребрума, дейтоцеребрума та тритоцеребрума.

Протоцеребрум, або передній мозок, розвинений краще, ніж інші, й має найскладнішу будову. У ньому розрізняють кілька гангліозних центрів, серед

яких найкраще розвинена пара стебельчастих, або грибоподібних тіл — вищого асоціативного та координуючого центру нервової системи. Вони досягають найвищого розвитку в комах зі складними формами поведінки, особливо в перетинчастокрилих. Крім того, в протоцеребрумі міститься пара великих зорових часток, які іннервують складні очі.

Дейтоцеребрум — середній мозок — містить парні нюхові центри, він іннервує антени.

Тритоцеребрум — задній мозок — іннервує верхню губу. З ним пов'язана вегетативна (симпатична) нервова система.

Крім центральної, у комах добре розвинена вегетативна нервова система. Вона складається з трьох відділів: стомато-гастричного (рото-шлункового), вентрального, або черевного, та каудального (хвостового).

Органи чуття комах — найскладніші й найрізноманітніші, що пов'язано із загальним високим рівнем організації та складною поведінкою комах, яка вимагає точної інформації про навколишній світ.

Морфологічну й функціональну основу чутливості комах становлять нерво-чутливі одиниці — сенсили. Вони або розкидані по різних частинах тіла, або зібрані у скупчення — органи чуття (очі, органи слуху тощо). Як і в інших членистоногих, сенсила комах складається з кутикулярної частини, однієї або кількох чутливих клітин та обслуговуючих клітин. Залежно від форми і розташування кутикулярних частин розрізняють триходні, базиконічні, целоконічні, дзвоноподібні, плакоїдні та інші сенсили.

До механорецепторів належать дотикові рецептори, а також структури, що сприймають коливання субстрату, вітру або власного тіла комахи, його положення тощо. Найпростішими механорецепторами є триходні сенсили. Вони розкидані по всьому тілу, але найбільше їх на тих частинах тіла й придатків, які найчастіше контактують із оточуючими предметами (антенах, ногах, яйцекладі тощо). Особливий різновид становлять триходні сенсили, розташовані найчастіше на голові та крилах — вітрочутливі рецептори. Вони сигналізують нервовим центрам про початок, інтенсивність, тривалість і напрямок повітряних струмів, які обдувають тіло комахи під час польоту. У тарганів та цвіркунів такі сенсили містяться на церках і сигналізують про швидке наближення до них будь-якого предмета, що спричиняє реакцію втечі.

Механорецептори, які реагують на зміщення сегментів тіла та рух його придатків, належать до пропріоцепторів. Вони представлені волосковими пластинками, дзвоноподібними сенсилами, хордотональними органами та рецепторами розтягнення.

Хордотональні органи — це сукупність особливих механорецепторних сенсил (сколопідів), натягнутих між двома ділянками кутикули. За своєю будовою сколопідії відрізняються від інших сенси, їхню основу складає нервова клітина, чутливий відросток якої (довгий нерухомий джгутик) оточений по всій довжині кутикулярним чохлам — штифтом, або сколопсом, що є продуктом виділення облямовуючої клітини. Дистальний кінець джгутика входить у канал шапочки, оточеної шапочковою клітиною. Остання прикріплюється до кутикули.

Слух розвинений не в усіх комах. Найчастіше слухові органи мають ті з них, які самі здатні створювати звуки. Спеціалізовані органи слуху - тимпанальні органи. Вони подібні до хордотональних, але відрізняються від останніх тим, що сколопідії в них прикріплюються до витонченої у вигляді барабанної перетинки ділянки кутикули й сприймають її коливання під дією звукових хвиль. У саранових вони лежать по боках першого сегмента черевця, у коників та цвіркунів — на голітках передніх ніг, у співочих цикад — в основі черевця, у денних метеликів — на здутій основі передніх крил, у совок — між грудьми та черевцем.

Хеморецепторні сенсили комах можна поділити на дві групи: нюхові, або дистантні, які сприймають молекули летючих речовин у дуже малих концентраціях, та смакові, або контактні, що сприймають хімічний стимул у контакті з речовиною.

Органи зору комах представлені трьома типами очей: складними, або фасетковими, очима, латеральними та дорзальними вічками. Фасеткове око складається з великої кількості фоторецепторів — омаїдів, а кожне латеральне та дорзальне вічко відповідає окремому фоторецептору.

Комахи мають кольоровий зір. Найдосконаліший він у бджолиних і денних метеликів. Проте в комах, на відміну від людини, видима частина спектра захоплює також ультрафіолетову зону (короткі хвилі); навпаки, довгохвильова частина його коротша й закінчується на оранжево-червоному, не доходячи до червоного.

Комахи мають унікальну здатність до сприйняття поляризації світла. Денне світло поляризоване, проте людина не здатна сприймати поляризацію. Комахи, завдяки такій здатності, дістають змогу орієнтуватися по небу навіть тоді, коли воно затягнуте хмарами (астронавігація).

РОЗМНОЖЕННЯ І РОЗВИТОК КОМАХ (INSECTA)

Комахи розмножуються лише статевим шляхом. Як правило, вони роздільностатеві й часто мають чіткий статевий диморфізм, який виявляється в розмірах тіла, забарвленні, розмірах вусиків тощо.

Упродовж свого індивідуального розвитку, або онтогенезу, комахи проходять два періоди – розвиток всередині яйця (або ембріональний) і розвиток після виходу з яйця (або постембріональний). У комах з яйця виходить молода тварина або личинка з повним числом сегментів. Виключенням з правил є примітивні прихованоцеленні протури (безсяжкові *Protura*), у яких молодь відрізняється від імаго відсутністю трьох задніх сегментів черевця (вони формуються з зони росту після перших линянь). Тобто для комах є характерним розвиток без анаморфозу (у протур залишковий ароморфоз).

Вцілому розвиток у комах супроводжується проходженням трьох-чотирьох фаз: фази яйця, личинки, лялечки (не у всіх) і дорослої фази імаго. Тобто, після виходу з яйця, в постембріональному періоді, розвиток комах протікає з перетворенням одних фаз в інші, а не є постим ростом і збільшенням

розмірів тіла. Такий тип онтогенезу отримав назву метаморфозу, або розвитку з перетворенням.

У найбільш примітивних форм (підклас *Entognata*) ріст і розвиток молодого організму не супроводжується суттєвими змінами будови. Молодь в усіх головних рисах схожа на материнський організм, тобто личинкова фаза та метаморфоз відсутні. По сутності, в цьому випадку, можна говорити про прямий розвиток. Крилатим комахам, що стоять вище в еволюційному відношенні, усім властивий метаморфоз. За характером метаморфозу вони поділяються на **геміметаболічні** (неповне перетворення) та **голометаболічні** (повне перетворення). Перші – менш організовані, другі – стоять на вищій еволюційній сходинці.

Фаза яйця. Яйця у комах крупні та містять багато жовтку, тому дроблення неповне і поверхневе. Яйце вкрито хоріоном – оболонкою, що виникла за рахунок виділень фолікулярного епітелію. Хоріон має ясно виражену мікро скульптуру, яка часто може служити надійною ознакою для поділу на роди та види комах за фазою яйця. Під хоріоном лежить справжня, або жовткова, оболонка яйця, а біля неї й інші утворення, що оточують яйце. На поверхні хоріону лежить мікропіле – отвір, що служить для проходження сперматозоїдів. Розміри і зовнішній вигляд яйця дуже різноманітні. Відкладаються яйця також різноманітно – по одному, групами, відкрито або занурено в субстрат, захищені різноманітними способами.

Ембріональний розвиток. Відбувається численний каріокінез і утворені ядра мігрують до периферії яйця, де формують бластомери. Після появи щільного шару бластодерми, вона диференціюється на зародкову і позазародкову зони; клітини останньої не беруть участі в утворенні зародку, тоді як клітини зародкової зони починають ділитися інтенсивніше і утворюють з червоного боку яйця зародкову смужку. У подальшому зародкова смужка вп'ячується в серединній частині й зникається над місцем вп'ячування зовнішнього шару. Так виникає диференціація цієї смуги на зародкові шари – ектодерму та мезодерму. Що стосується внутрішнього шару – ентодерми, то у крилатих комах він утворюється за рахунок ядер дробіння, що залишились в яйці невикористаними.

Розвиток зародку супроводжується також бластокінезом, утворенням зародкових оболонок і сегментацією. Бластокінез являє собою пересування зародку до нових, ще не засвоєних ділянок жовтку в яйці. Протікає він практично одночасно з утворенням зародкових оболонок. Над зародком формуються дві зародкових оболонки: зовнішня – серозна і внутрішня – амніон. Приблизно одночасно з розростанням зародку і утворенням його оболонок починається його сегментація. Спочатку на головному відділі з'являються зачатки очей у вигляді пари виступів. В області майбутніх передньогрудей виникає центр сегментації; від нього уперед відчленяються головні сегменти, а назад – сегменти голови і черевця. З червоного боку цих сегментів потім з'являються вирости – зачатки парних кінцівок: на голові – антенули, як придатки акрону і ротові частини, на грудях і, трохи пізніше, на черевці – зачатки кінцівок.

Основи внутрішньої будови починають закладатися з утворенням мезодерми і виникненням зародкових шарів. З ектодерми походять усі зовнішні покриви тіла, потім шляхом вп'ячування утворюються ротовий і анальний отвори з зачатками передньої та задньої кишки, зачатки майбутніх трахей, кінцеві частини статевої системи та повздожній тяж клітин – зачаток нервової системи. Ентодерма має напочатку вигляд вузького тяжа, що займає серединне положення, але поступово на його передньому та задньому кінці з'являються спрямовані одне до одного виступи, що потім розростаються, зливаються разом і утворюють замкнену трубку, що злилася з зачатками передньої та задньої кишки і містить захоплений при розростанні жовток. Так утворюється середня кишка, а точніше її епітелій. Ембріональний жовток, що в ній міститься, йде на побудову органів зародку, але не завжди повністю витрачається, і його залишки можуть зберігатися в кишечнику личинки, що вилупилась. Мезодерма розростається в просторі між ектодермою та ентодермою та дає початок м'язовій системі, та включає м'язовий шар кишечника, жирове тіло, спинну судину, оболонку статевих органів.

Що стосується розвитку власне статевих залоз, тобто яєчників та сем'ників, то спочатку з'являються клітини статевого зачатку, які обособлюються ще на ранніх стадіях розвитку яйця – іноді до диференціювання на зародкові шари. В наступному ці зачатки статевих клітин мігрують в відповідні частини тіла зародку, покриваються клітинами мезодерми і перетворюються на статеві залози. Таке ренне обособлення статевого зачатку свідчить про особливі властивості статевих клітин як носіїв спадковості.

Майже сформований зародок заповнює все яйце, часто характеризується затемненням очей, а також, іноді, й кінців ротових частин, і є готовим до вилуплювання – це, по суті, вже личинка. Вона починає здійснювати інтенсивні рухи, набирає в трахеї повітря, заковтує амніотичну рідину і тим самим збільшує об'єм свого тіла. Нарешті личинка виходить з яйця назовні – відбувається вилуплювання. При цьому личинка вона прогризає оболонку яйця – хоріон, або розрізає чи пробуравлює його спеціальним органом – пиловидним утворенням на голові, шипом, яйцевим зубом тощо.

У більшості випадків розвиток комахи в фазі яйця продовжується недовго – від декількох днів (у багатьох двокрилих) до двох-трьох тижнів. Але часто тривалість фази яйця може бути більш значною, сягаючи 6-9 місяців; це відбувається в тих випадках, коли яйця відкладаються восени й відходять на зимовку (непарний шовкопряд, деякі совки тощо); або при виникненні ембріональної діпаузи – тимчасової зупинки розвитку зародка - фаза яйця може затягтися на роки (деякі куліциди).

Метаморфоз. Як ми вже знаємо, постембріональний розвиток у комах супроводжується перетворенням, або метаморфозом. Сутність метаморфозу полягає в тому, що особина, яка розвивається переживає упродовж життя суттєву перебудову своєї морфоанатомічної організації та особливостей біології. У зв'язку з цим виникає диференціація постембріонального розвитку по меншій мірі на дві фази – личинкову та дорослу, інакше її називають імагінальною. В фазі личинки відбувається ріст і розвиток особини, в фазі

імаго – розмноження і розселення. В інших випадках між цими двома фазами виникає проміжна лялечка.

При **геміметаболії** спостерігається три фази: яйце, личинка, імаго. В данному випадку личинки схожі на імаго: мають складні очі, подібні ротові органи, а старші – мають добре виражені зачатки крил. У багатьох личинки ведуть і подібний спосіб життя та часто зустрічаються разом із імаго. Личинки – імагоподібні.

При **голометаболії** весь цикл розвитку пов'язаний з супроводженням чотирьох фаз: яйце, личинка, лялечка та імаго. Личинки не схожі на імаго й мають неімагоподібний тип (іноді їх називають вторинними). Личинки завжди позбавлені фасеткових очей, видимих зачатків крил і часто мають інший тип ротових органів ніж імаго. Ці личинки живуть в інших умовах ніж дорослі особини. Більшість органів личинок цього типу має тимчасовий, провізорний характер. Від цих органів у імаго звичайно не залишається й сліду. Як приклад провізорних органів можна навести: червні ніжки, інший тип ротового апарату, шовковідділювач або павутинні залози тощо. Кількість линянь у личинок є різним: від 3 (двокрилі), або 4-5 (більшість прямокрилих, напівтвердокрилі, лускокрилі тощо), до 25 (у поденок). Після кожного линяння личинка вступає в наступну стадію, або вік, з цього виходить: линяння поділяє між собою вік личинок.

Суттєвим є питання про встановлення віку личинки; без точного визначення віку неможливо успішно організувати боротьбу зі шкідниками, передбачити терміни їх розвитку або вивчати біологію комах. Встановлення віку за розмірами тіла ненадійне, оскільки в залежності від стану личинки її сегменти можуть бути розтягнуті одне від одного або наближені; тому розміри личинок кожного віку можуть перекриватися. Для визначення віку личинки розроблені критерії, що є характерними для певного виду.

Неповне та повне перетворення є двома основними типами метаморфозу комах, але не вичерпують усього його різноманіття. По-перше, ці два типи можуть дати початок новим видозмінам, по-друге, існують і інші, первинні, типи перетворення.

Видозміною неповного перетворення треба вважати **гіпоморфоз**, **гіперморфоз**, видозміною повного перетворення – **гіперметаморфоз**.

Гіпоморфоз представляє собою спрощення неповного перетворення і є характерним для тих крилатих комах з неповним перетворенням, які в процесі еволюції втратили крила і є вторинно безкрилими. Це воші, пухойди, безкрилі представники сарани, коників, цвіркунів, тарганів, палочників, сіноїдів, клопів тощо. Внаслідок відсутності крил імаго і личинки дуже схожі й іноді їх дуже важко відрізнити. Відмінності лише зводяться до менших розмірів личинок та мало помітним деталям їх морфології: менша кількість члеників в вусиках, забарвлення тіла, будова й сегментація статевих придатків – церків тощо. Екологія імаго й личинок схожі, тому існувала думка, що ці комахи розвиваються без перетворення.

Гіперморфоз є ускладненням неповного перетворення і є характерним для алейродид, трипсів і самців кокцид. Його особливість складається в появі в кінці фази личинки, що покоїться, яка іноді називається псевдолялечкою або

навіть лялечкою. Проте ця стадія спокою є по своїй суті стадією личинки, що покоїться, з зачатками крил; таких личинок дуже часто називають *німфами*. Імовірно, **гіперморфоз** можна розглядати як перехід до **голометаболії**.

Гіперметаморфоз також являє собою ускладнення, але вже при повному перетворенні (надмірне повне перетворення). Його характерна особливість – наявність декількох форм личинок, а іноді і лялечок. Так, наприклад, личинки, що вилупилися з яйця, першого віку рухливі, а в наступних стадіях стають мало рухливими, черв'якоподібними. Це зумовлено різними умовами життя. Молода личинка активно рухається – шукає здобич, розшукавши її линяє, та пертворюється на паразитичну личинку.

Більш повне перетворення характерне для жуків з родини наривників, або майкових, а також спостерігається у паразитичних мух – жужжал і в деяких інших випадках. Зовсім інший зміст мають дві первинні форми матаморфозу – **анаморфоз** та **протометаболія**. **Анаморфоз** є характерним для протур, або безсяжкових. Їх личинки зовні дуже схожі з імаго, але мають меншу кількість сегментів черевця; з розвитком личинки відбувається наростання додаткових сегментів на верхівці черевця, але повна їх кількість досягається лише в дорослій фазі. Цей тип перетворення, широко представлений у нижчих членистоногих, зберігся серед комах тільки у безсяжкових і є одним із показників їх примітивності.

Протометаболія, або первинне перетворення характеризується линянням у дорослому віці, деякою подібністю личинки й імаго, але відсутністю поділу личинкового тіла на груди і черевце. Такий розвиток є характерним для щетинкохвісток, протур та двохвісток. Іноді ембріональний розвиток цих комах називають **епіморфозом**. У первинному стані **протометаболія** збереглася і у самих нижчих з крилатих комах – поденок.

Багато в чому протометаболія дуже схожа з **гіпоморфозом**; проте *останній є спрощеним неповним перетворенням, тоді як протометаболія повинна вважатися первинним, тобто вихідним типом перетворення.*

Фаза лялечки. Ця фаза властива тільки геміметаболическим формам. Зікінчивши свій рост, личинка останнього віку припиняє живлення, стає нерухомою, линяє в останній раз і перетворюється на лялечку. Іноді передлялечковий стан спокою проходить як особлива стадія – передлялечка.

Характерна особливість лялечки складається в тому, що вона живе за рахунок запасів накопичених личинкою, і часто роздвляється як фаза спокою. Але це тільки зовнішнє враження: у фазі лялечки відбуваються інтенсивні внутрішні процеси перебудови личинкової організації на імагінальну. Зовні лялечка, хоча і несхожа на імаго, але вже має ряд ознак дорослої форми – зовнішні зачатки крил, ноги, вусики, фасеткові очі тощо.

Часто личинка перед лялькуванням оточує себе коконом. В інших випадках (як, наприклад, личинки жуків, метеликів) виготовляють собі земляні ячейки, або колиски. Іноді місцем лялькування можуть служити стебла рослин, згорнуте листя. Але частіше спостерігається відкрите лялькування (денні метелики). Частіше лялечки нерухомими, але є й рухомі форми.

Розвиток лялечки у різних комах має різну тривалість і може складати в одних випадках 6-10 діб (ряд двокрилих), а в інших випадках вимірюється багатьма місяцями. До закінчення свого розвитку лялечка звичайно помітно темнішає і стає готова до линяння у дорослу фазу. Тіло і ноги лялечки починають здійснювати конвульсивні рухи, завдяки чому її шкірка проривається на спинному боці тіла й в області кінцівок, а комаха виходить назовні.

Фаза імаго. В дорослій фазі комаха не здійснює линянь і не росте. Виключенням є поденки, а також нижчі комахи – шетинкохвістки, протури, двохвістки і , можливо, беззяжкові. У поденок існує дві дорослі форми – субімаго та імаго.

Спроможність до линяння у фазі імаго є показником примітивного стану, оскільки спостерігається і у ряда багатоніжок.

Біологічна функція імаго полягає в розселенні та розмноженні. Ця функція спрямована на підтримку існування виду. Завдяки крилам властивість дорослих комах до розселення сильно виростає, а розмноження дозволяє залишати нащадків на новому місці.

Розселення імаго здійснюється як шляхом активного, так і пасивного перельоту. Активні перельоти властиві звичайно крупним комахам і спостерігаються у ряда видів бабок, саранових, метеликів, жуків тощо; ці перельоти часто мають масовий характер. Пасивні перельоти характерні для дрібних комах – повітряний дрейф в напрямку руху повітря, використовуючи вітрильність крил, дальність таких дрейфів може бути дуже великою.

Фізіологія метаморфозу. Окрім зовнішніх змін при метаморфозі відбуваються і внутрішні зміни. Важлива роль при цьому належить гормонам.

При геміметаболії внутрішні зміни протікають поступово і при переході в імагінальну фазу не супроводжуються корінною перебудовою усієї личинкової організації. Багато які органи личинок без суттєвих змін зберігаються у імаго. Навіть зачатки яєчників виявляються вже у личинок I стадії розвитку, розвиваються більш або менш поступово і при переході у дорослу фазу у одних видів (усі поденки) перетворюються на достатньо зрілі статеві залози, у інших дорозвиваються у дорослому стані.

Зовсім інший характер внутрішніх змін мають голометаболічні комахи. Як вже відомо, їхні личинки різко відрізняються від імаго як за морфологічними, так і біологічними показниками. Тому, в даному випадку, перехід у стан імаго обов'язково вимагає корінної перебудови усієї морфо-фізіологічної та біологічної організації комахи. Ця перебудова відбувається головним чином у фазі лялечки і складається з двох процесів: *гістолізу та гістогенезу.*

При *гістолізі* відбувається знищення личинкових органів. Розпад органів супроводжується проникненням у них тілець гемолімфи – гемоцитів. Гемоцити в цей період виконують три функції: ендокринну, гістологічну та трофічну. Ендокринна функція заключається в тому, що амебоподібні гемоцити активують проторакальні (передньогрудні) залози, які виділяють основний гормон линяння – екдизон. Механізм цієї активізації поки що не

встановлений. Гістологічна функція гемоцитів проявляється в тому, що вони приймають участь у розчиненні провізорних органів. Тут вони поводяться як фагоцити, тобто пожирають клітини тканин, і окрім цього, ферменти, які вони виділяють, активують хімічні зміни в тканинах. Фагоцитоз продовжується упродовж перших днів лялечкового розвитку, а потім клітини гемолімфи переключаються на виконання трофічної функції. Приймаючи участь у гістолізі личинкових органів, клітини гемолімфи збагачуються поживними речовинами. Глікоген, мукополісахариди, фосфоліпіди, аскорбінова кислота, білки, багато ферментів та цілий ряд інших сполучень виявляються гістохімічними методами у гемоцитах лялечок. Окрім цього, гемоцити накопичують запасні поживні речовини і під час активного живлення личинок. Всі ці речовини використовуються при рості та дифереціації імагінальних дисків.

Передача поживних речовин від гемоцитів іншим клітинам здійснюється різними способами. Наприклад, у лялечок круглошовних двокрилих (*Cyclorrapha*, *Diptera*) гемоцити утворюють цитоплазматичні відростки, які вступають у зв'язок з епідермальними клітинами, трахеальним епітелієм або м'язовими волокнами. Тобто передача поживних матеріалів від гемоцитів іншим клітинам здійснюється в даному випадку безпосередньо по цитоплазматичним відросткам. В основному гістоліз протікає у фазі лялечки, але починається у кінці життя личинки останньої стадії. Така личинка припиняє живлення і рух, часто скорочується в розмірах і по суті є особливою стадією, яку часто називають передлялечкою.

Гістоліз торкається м'язової системи, від чого передлялечка стає нерухомою. Також він здійснює сильний вплив на травну систему, але не впливає на нервову та статеву системи, а також спинну судину; їх розвиток і дифереціація здійснюється безперервно, без руйнування, що безперечно пов'язано з їх важливими функціями в індивідуальній і видовому житті комах.

Гістоліз змінюється *гістогенезом*. Джерелом для утворення нових тканин і органів є продукти гістолізу, тобто не дифереційований вихідний матеріал. З іншого боку, дуже важливу роль при гістогенезі грають імагінальні зачатки – групи гіподермальних клітин, з яких утворюються ті або інші тканини та органи. Ці зачатки імагінальних органів закладаються ще у ранньому личинковому стані, тобто задовго до лялькування і перебувають в малодіяльному стані. Але деякі з них явно збільшуються з ростом личинки. наприклад зачатки крил мають вид глибоких підшкірних вирячувань – імагінальних дисків, які після кожного линяння стають крупнішими, але залишаються зовні непомітними.

Суттєву фізіологічну функцію при метаморфозі виконує ендокринна система. Ріст і розвиток комах регулюється серією ендокринних органів – нейросекторними клітинами головного мозку, кардіальними тілами, тілами, що прилягають, і проторакальними залозами.

Мозковий гормон через аксони мозку переноситься до кардіальних тіл, а вони передають його в гемолімфу (гемоцитам). Цей гормон стимулює у личинок обмін речовин, а також проторакальні залози, які починають

виділяти гормон линяння – екдизон, необхідний личинці для нормального розвитку (формуванню гонад, диференціації тканин, линянню). Тіла, що прилягають, виділяють у личинок ювенільний гормон, який перешкоджає линянню у дорослу фазу і стимулює ріст і розвиток личинкових органів.

З ростом тіла личинки роль ювенільного гормону затухає, оскільки ріст тіла личинки випереджає рост тіл, що прилягають. Послабленню ролі ювенільного гормону сприяє ослаблення і зупинка діяльності проторокальних залоз, які є у личинок і лялечок, а у імаго дегенерують. Завдяки такій дегенерації зупиняється постачання у гемолімфу личинкового гормону, линяння зупиняються комаха вступає у фазу імаго.

Розмноження.

Двостатеве розмноження. У комах, як і у інших багатоклітинних тварин, розмноження в основному здійснюється двостатевим шляхом у три етапи:

- 1) осіменіння;
- 2) запліднення – проникнення сперматозоїда в яйцеклітину;
- 3) відкладання яєць або відродження личинок.

Еволюційний перехід від примітивного зовнішнього осіменіння до більш прогресивного внутрішнього в різних групах членистоногих здійснюється незалежно. Як показали дослідження академіка М.С. Гілярова у нижчих представників усіх наземних членистоногих широко розповсюджене зовнішньо-внутрішнє осіменіння, що відбувається без спарювання. При зовнішньо-внутрішньому осіменінні самець виділяє сперму зовні у вигляді сперматофорів, що захоплюються самицею. Таке осіменіння часто зустрічається і у ґрунтових комах (*n/клас Прихованоцеленні, Entognata*), тому що високий вміст вологи забезпечує можливість перебування сперми без швидкого висихання впродовж деякого часу зовні організму.

У крилатих комах (*n/к Pterigota*) типове зовнішньо-внутрішнє осіменіння не зустрічається, і переніс сперми у них завжди супроводжується спарюванням. Але в багатьох рядах крилатих комах спостерігається внутрішнє сперматофорне осіменіння, при якому сперматофори або підвішуються до статевих шляхів самиці, або прямо вводяться в її статеві шляхи. При цьому сперматофор захищає сіменну рідину від висихання і забезпечує її поживними речовинами. Сперматозоїди поєднуються у загальний комплекс сперматофору і оточені товстою ліпопротеїновою оболонкою. В статевих шляхах самиці ці оболонки розчиняються, а сперматозоїди активуються і мігрують в сім'яприймник. У комах, що не користуються сперматофорами при спарюванні, сім'яна рідина вільно ін'єктується з копулятивних органів самця в жіночі статеві шляхи.

У всіх наземних членистоногих запліднення яйцеклітин відбувається в материнському організмі. Сперматозоїди, що зберігаються в сім'яприймниках, залишають їх після овуляції наступної дозрілої яйцеклітини.

Більшість комах відкладає яйця, але деякі види можуть відроджувати личинки. Факультативне відродження (яке часто називають яйцеживонародженням), виявлене у жуків-листодів (*p. Chrysomelidae*) та

хижаків (*p. Staphilinidae*), не супроводжується будь-якими специфічними адаптаціями в будові жіночих статевих органів. Передумовою для його виникнення є запліднення яйцеклітин. Запліднене яйце, з будь яких причин затримується в яйцевих трубах або яйцеводах і може почати розвиватися. Наприклад, самиці листоїда *Chrisomela sanyumoleta* є спроможними і до відкладення яєць, і до відродження личинок.

Облігатне живонародження супроводжується спеціальними модифікаціями в будові жіночих статевих органів. Особливо характерним є виникнення матки, у якій відбувається розвиток ембріонів. При факультативному живонародженні ембріони, що розвиваються, не отримують від самиці ніяких поживних речовин і вживають виключно воду, що проникає з гемолимфи через стінки матки. При справжньому (облігатному) живонародженні встановлюються більш інтимні взаємовідносини між материнським організмом і ембріоном, що розвивається. В такому випадку ембріони постачаються молочком, що містить поживні речовини, солі та воду. У живонароджуючого таргана *Diploptera punetata* в склад молочка входять білки (45 %), вуглеводи (25 %), ліпіди (16-22 %) та амінокислоти (5 %).

Спроможність до живонародження властива багатьом групам комах. Особливо треба згадати про живонародження тлі та галлиць, у яких ця властивість зміплена з циклічним партеногенезом. Перехід до справжнього живонародження походить у тарганів роду *Diploptera* і у деяких вищих мух (*Cyclorhapha*). Молочко у тарганів виробляється стінками матки, а у мух – жіночими придаточними залозами. У мух це-це (*p. Glossina*) та у кровососок (*p. Hippoboscidae*) продукти придаточних залоз у стані задовольнити всі харчові потреби личинок. Самицями цих мух відроджуються вже майже зрілі личинки, що, не починаючи жити самостійно, зариваються в ґрунт і там лялякуються (іноді цей процес називають лялечко народженням).

Інші способи розмноження. У окремих представників майже усіх рядів комах (за виключенням бабок та клопів) проявляється спроможність до **партеногенезу**. Даний спосіб розмноження є характерним як для яйцекладучих, так і для живонароджуючих форм.

У біологічному відношенні партеногенез дуже різноманітний. Так з незапліднених яєць можуть розвиватися тільки самці (**аррентокія**), або самиці (**телітотокія**), або обидві статі (**амфітокія**, або **дейтеротокія**). Окрім того, партеногенез може бути **факультативним**, **облігатним** або **циклічним**. Однак усе це різноманіття може бути зведене до двох основних типів партеногенезу – **генеративного** та **соматичного**. Перший характеризується гаплоїдним набором клітин хромосом в соматичних клітинах зародку, а другий – диплоїдним або навіть поліплоїдним.

Багато комах, що звичайно розмножуються двостатевим шляхом, проявляють властивість до спонтанного партеногенезу, при якому яйця в незначній кількості випадків розвиваються без запліднення. У тутового шовкопряда *Bombyx mori* партеногенетичний розвиток спостерігається дуже рідко: одна гусінь вилуплюється з 100000 або навіть 1 000 000 незапліднених яєць. Вони не дуже життєстійкі й тільки 12% доживають до імагінальної фази. Спонтанний партеногенез завжди дейтеротокічний. По співвідношенню

самиць і самців в нащадках розмноження такого типу не відрізняється від типового двостатевого.

Відсоток розвитку незапліднених яєць у тутового шовкопряду може бути підвищений шляхом використання стимуляторів партеногенезу (розчини сильних кислот: соляної і сірчаної, тепловий шок). Найпотужнішим агентом виявилась висока температура (від 45°C до 55°C). Вперше А.А. Тихоміров ще у 1886 році домогся розвитку незапліднених яєць у тутового шовкопряду, а у наш час успішне застосування термоактивації за методом, розробленим академіком Б.Л. Астауровим (метод регуляції статі у даного виду дозволив отримати велику кількість самців гусені, кокони яких більш великі та цінні ніж у самиць). Але взагалі **штучний партеногенез** на відміну від спонтанного є телітокічним (тобто з'являються тільки самиці).

Телітокічний штучний партеногенез пояснює можливий шлях походження **популяційного партеногенезу**, що виникає в природі як пристосування до збереження виду при ізоляції самиць у період розмноження. Звичайно партеногенетичні види і раси комах живуть в найбільш суворих умовах, де понижена активність і недостатня чисельність статей ускладнює можливість їх зустрічі перед спарюванням. Так, європейський палочник *Bacillus rossius* розмножується двостатевим шляхом, але поблизу північної межі ареалу переходить до партеногенетичного розмноження.

Популяційний партеногенез (факультативний) зустрічається майже в усіх рядах комах, але частіше за все у сіноїдів. У них існують популяції двох типів: двостатеві з нормальним співвідношенням статей 1:1 і партеногенетичні, що зовсім не мають самців. Причому обособленість цих популяцій заходить так далеко, що самиці з партеногенетичної популяції гублять спроможність спарюватися з самцями свого виду. В цьому випадку ми можемо спостерігати різкий перехід до **постійного партеногенезу**.

Еволюційний шлях від випадкового телітокічного партеногенезу до факультативного (популяційного), а потім до постійного (облігатного) партеногенетичного розмноження намічається в багатьох групах комах. Галлиці зупинились на проміжних етапах цього шляху, коли чисельність самців в популяціях понижується настільки, що якась частина самиць залишається незаплідненою. Самиці відкладають яйця, що відрізняються низькою чисельністю, але можуть самостійно розвиватися. Значно далі продвинулись по шляху, що спрямований до постійного партеногенезу метелики з родини мішочниць (р. *Psychidae*). У деяких з них самці зустрічаються дуже рідко або взагалі не знайдені.

При популяційному партеногенезі двостатеві і одностатеві форми ізольовані в просторі, а при циклічному партеногенезі вони розділені в часі. Циклічний партеногенез проявляється в сезонному чергуванні партеногенетичних та статевих поколінь. Найбільш демонстративні приклади такого чергування дають тлі та галлиці, у яких партеногенез сполучається з живонародженням.

Упродовж усього літа партеногенетичні самиці тлі відроджують личинки, восени з'являються і самці, що запліднюють самиць, а вони у свою чергу відкладають зимуючі яйця. В колоніях партеногенетичних самиць

бувають також безкрилі і крилаті особини, що служать для розселення. Окрім того впродовж сезону може спостерігатись зміна кормових рослин.

В регуляції такого поліморфізму тлі приймають участь генетичні фактори, внутрішні гормональні стимули і такі зовнішні екологічні дії як фотоперіод, стан кормової рослини і щільність колонії. У визначенні статі головна роль належить генетичним механізмам, дія яких проявляється ще напочатку онтогенезу. Стать зародків залежить і від розташування в їх яйцевих трубках: яйцеклітини, що знаходяться ближче до виходу з яєчника, частіш за все дають самиць, а більш віддалені – самців. На ранніх етапах ембріонального розвитку жіночі зародки диференціюються на статевих і нестатевих самиць. Цей процес управляється фотоперіодичними і температурними умовами. Висока температура і довгий світовий день викликають появу живородячих нестатевих самиць, а низька температура і короткий день – яйцекладучих самиць двостатевого покоління. На останніх стадіях ембріогенезу визначається формування крил у партеногенетичних особин. Погіршення якості корму та перенаселеність колоній сприяє появі крилатих самиць.

Важливу роль в управлінні циклічним партеногенезом тлі грає часовий фактор, що не дозволяє статевим особинам з'являтися в перших весняних поколіннях, але полегшує їх появу пізно восени. Наприклад у тлі *Megoura viciae* формування статевих особин у короткому 12-часовому дні і при температурі 15°C можливо тільки в шостому партеногенетичному поколінні – через 96 діб після відродження першої нестатевої самиці. Дослідники гадають, що в даному випадку діє якийсь фізіологічний процес, що називається іноді «вимірником інтервалів». Цей процес повністю завершується і проявляє свій ефект тільки після декількох поколінь.

З особливим способом розмноження – **вибірковим партеногенезом** - ми зустрічаємось у перетинчатокрилих. В даному випадку партеногенез є **аррентотокічним**: з запліднених яєць розвиваються самиці, а з не запліднених – самці.

У комах, хоч і рідко, зустрічається ще одна форма партеногенезу – **педогенез**. Педогенез, або дитяче розмноження (**неотенія**), представляє собою розмноження на фазі личинки (рідше лялечки). Вперше він був відкритий російським дослідником Н. Вагнером у 1862 році у личинок галлиць (р. *Cecidomidae* з роду *Miastor*), але потім був виявлений і у інших галлиць, а також у окремих видів жуків та клопів. В гонадах личинки відбувається партеногенетичний розвиток яйцеклітин, з яких виникають личинки, що поїдають тіло материнської личинки при виході з нього на зовні; личинки нового покоління розмножуються також педогенетично і так відбувається розвиток декількох поколінь, які врешті змінюються серією двостатевих поколінь дорослих особин. Тобто тут ми зустрічаємо не тільки ще одну, досить незвичайну форму партеногенезу, а й **гетерогонію (зміну поколінь)**.

Нестатеве розмноження серед комах відоме тільки на ембріональній стадії у весрокрилих і у деяких ендопаразитичних перетинчатокрилих. Суть цього способу розмноження, яке отримало назву **поліембріонії**, або багатозародкового розмноження, заключається в тому, що з одного яйця

розвивається не один зародок, а декілька. Вперше поліембріонія у комах була відкрита французьким дослідником П. Маршалем у 1898 році. Поліембріонія є вигідним пристосуванням паразитичних комах і забезпечує різке збільшення чисельності нащадків при малому розході живої речовини матері.

На постембріональних фазах нестатеве розмноження у комах не зустрічається.

Питання для самоконтролю:

1. Загальна характеристика класу Комахи (*Insecta*).
2. Зовнішня будова комах
3. Механізм польоту комах
4. Будова складних очей комах
5. Внутрішня будова комах
6. Розмноження і розвиток комах.
7. Фаза яйця у комах.
8. Ембріональний розвиток комах.
9. Типи метаморфозу комах.
10. Характеристика фази лялечки комах.
11. Фізіологія метаморфозу комах.
12. Двостатеве розмноження комах.
13. Облігатне живо народження у комах.
14. Типи партеногенезу у комах.
15. Загальна характеристика ряду Перетинчастокрилi
16. Загальна характеристика ряду Лускокрилі
17. Загальна характеристика ряду Твердокрилi
18. Загальна характеристика ряду Напiвтвeрдокрилi
19. Загальна характеристика ряду Прямокрилі
20. Суспiльнi комахи
21. Комахи, що занесенi до Червоної книги України
22. Методи обмеження чисельностi шкiдливих i паразитичних комах.

Лекція №8

**ТЕМА: ТИПИ МОЛЮСКИ АБО М'ЯКУНИ (*MOLLUSCA*),
ОНИХОФОРИ (*ONYCHOPHORA*).**

ГРУПА ВТОРИННОРОТІ (*DEUTEROSTOMIA*),

ТИПИ ЩУПАЛЬЦЕВІ (*TENTACULATA*),

**ТИПИ (*HEMICHORDATA*), ПОГОНОФОРИ (*POGONOPHORA*),
ГОЛКОШКІРІ (*ECHINODERMATA*), ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО
МОРСЬКІ СТРІЛКИ (*CHAETOGNATHA*).**

План лекції:

1. Тип Молюски або М'якуни (*Mollusca*).
2. Тип Оніхофори (*Onychophora*).
3. Група Вториннороті (*Deuterostomia*). Тип Щупальцеві (*Tentaculata*).
Класи Мохуватки (*Bryozoa*), Плечоногі (*Branchiopoda*), Фороніди (*Phoronida*).
4. Тип Напівхордові (*Hemichordata*).
5. Тип Погонофори (*Pogonophora*).
6. Тип Голкошкіри (*Echinodermata*).
7. Тип Щетинкощелепні, або Морські стрілки (*Chaetognatha*).

Основні поняття:

Периостракум, остракум, гіпостракум, мантія, мантійний комплекс органів, тертка, радула, язик, анопедіальний вигин, нирка, ктенідія, адаптивні зябра, плексус, букальні ганглії, осфаридії, естети, трохофора, велігер, велюм, вториннороті, диплеврула, зооїд, поліпід, цистид, целомоцити, целоמודукти, лофофор, актинотроха, нотохорда, перикардіальний мішечок, статевий синус, амбулакральна система, кам'янистий канал, диплеврула.

ТИП МОЛЮСКИ АБО М'ЯКУНИ (*MOLLUSCA*)

Молюски – це переважно водні, рідше наземні вільно існуючі тварини, але серед них зустрічаються паразити. Це тварини, які стоять на такому самому рівні організації, що й членистоногі.

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

Тіло молюсків, як правило, складається з трьох відділів — **голови, тулуба та ноги**, але голова може бути частково або повністю редукованою. На голові містяться рот, щупальця та очі. Нога — це мускулястий потовщений виріст черевної стінки тіла, що виконує локомоторну функцію. У молюсків, які ведуть сидячий спосіб життя, нога значно редується і може зовсім зникнути, як у

устриць. У багатьох двостулкових на нижній поверхні ноги в особливий заглибленні є бісусна залоза, яка виділяє тягучу органічну речовину, що твердне у воді, перетворюючись на міцні нитки – бісус, за допомогою якого моллюск прикріплюється до субстрату. Така біс усна залоза є у мідій, дрейсени тощо. Тулуб міститься над ногою і може розростатися на спинну сторону у вигляді більш-менш високого горба.

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

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

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

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

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

функціонувати, виділяючи в середину спочатку трохи периострактума, потім призматичний шар, і нарешті – перламутровий шар, тобто в тій самій послідовності, що й при рості черепашки. Так утворюється вільна перлина. Найцінніші перлини здатні утворювати морські перлівниці (*Pinctada margaritifera*) та європейська річкова перлова скойка (*Margaritifera margaritifera*)

Покриви молюсків складаються з одношарового шкірного епітелію та сполучної тканини (*куміка*). Крім епітеліальних, є величезна кількість залозистих клітин, що виділяють багато слизу. На різних ділянках тіла епітелій різний. На внутрішній поверхні мантиї, зябер, а часто й на підшві ноги епітелій переважно війчастий (виняток становлять головоногі молюски). Епітелій, що вистилає черепашку, не має війок, його клітини секретують речовину черепашки.

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

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

Травна система починається ротовим отвором, який веде в ротову порожнину, що переходить у глотку. На межі ротової порожнини і глотки розташовані щелепи — рогові потовщення кутикули, форма і кількість яких варіюють у різних молюсків. Найбільше вони розвинені в головоногих, яким слугують для захоплення та подрібнення здобичі. Характерною особливістю ротового апарату молюсків є наявність особливого органа — *тертки*, або *радули*, яка міститься на *язику* — мускулястому виступі дна ротової порожнини. Вона утворена кутикулярною стрічкою, поверхня якої вкрита численними поперечними рядами рогових зубців, направлених вістрями назад. Завдяки особливій мускулатурі язик з радулою може рухатись у ротовій порожнині вперед або назад чи трохи висуватися з рота. За допомогою радули молюски можуть зішкрябувати їжу, наприклад водорості, з поверхні підводних предметів. У деяких хижих молюсків радула разом із

глоткою слугує для захоплення й утримання здобичі. У глотку відкриваються протоки слинних залоз. Глотка переходить у стравохід, який може розширюватися, утворюючи воло. Усе це відділи ектодермальної передньої кишки. Проте в двостулкових молюсків, разом із редукцією голови, втрачається й більшість органів передньої кишки: щелепи, глотка, радула, воло, слинні залози; залишаються лише ротова порожнина й короткий стравохід.

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

Видільна система молюсків складається з парних *нирок*, внутрішні кінці яких відкриваються ввійчастою лійкою в перикардій, а зовнішні — у мантийну порожнину.

Молюски мають **незамкнену кровоносну систему**, лише в більшості головоногих вона стає майже замкненою. Кровоносна система молюсків побудована складніше, ніж у будь-кого з інших безхребетних. У них є серце, кровоносні судини й лакуни. Серце має різні будову і розташування в різних

В різних молюсків воно складається з 1—4 передсердь і 1—2 шлуночків та оточене перикардіальним целомом. Від шлуночка відходять дві аорти (іноді може бути й одна), які поділяються на артерії; далі кров виливається в лакуни й синуси, що не мають власних стінок, а оточені тканинами і органами тіла. Кров (гемолімфа) потрапляє до передсердя по виносних судинах органів дихання (зябер, легені). Іноді, крім серця, є додаткові пульсуючі органи (зяброві серця головоногих).

Органи дихання в більшості молюсків представлені *ктенідіями*, або справжніми зябрами, які лежать у мантийній порожнині. Це шкірні вирости, кожен з яких здебільшого має вигляд пера і складається з стрижня, обабіч якого розташовані зяброві пелюстки. У стрижні проходять кровоносні судини. Ктенідій може бути одна пара або багато, як у хітонів, де їх кількість може сягати 80, крім дихання, здійснюють функцію руху та фільтрації води. У деяких молюсків ктенідії відсутні, а замість них утворилися інші органи дихання, які фізіологічно відповідають ктенідіям, але не гомологічні їм; ці

утвори називаються вторинними, або *адаптивними, зябрами*. Дихання може здійснюватись й просто через шкіру, особливо через поверхню мантиї. У наземних та деяких прісноводних черевоногих моллюсків водне дихання змінилося на повітряне, і органом дихання є легеня — видозмінена мантийна порожнина.

Нервова система досягає різного ступеня складності в різних класах моллюсків. Звичайно вона представлена навкологлотковим кільцем і 2 парами стовбурів, які з'єднані між собою поперечними комісурами. На стовбурах у результаті концентрації нервових клітин утворюються кілька пар гангліїв, які пов'язані між собою комісурами та конективами. Такий тип нервової системи називається *розкидано-вузловим*. Подальша концентрація гангліїв призводить до того, що більша їх частина зосереджується в голові, утворюючи складний мозок.

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

Органи чуття в більшості моллюсків добре розвинені. Це, передусім, пара очей, складність яких варіює від простих ямок до очних пухирів з кристаликом і склоподібним тілом. Найскладнішу будову мають очі вищих головоногих, які дуже схожі на очі ссавців. У двостулкових, які втратили головний відділ, очей немає, у деяких із них виникли вторинні очі, різні за будовою та розташуванням. На голові в багатьох моллюсків є щупальця — органи дотику. Органами хімічного чуття є *осфрадії*, що містяться в мантийній порожнині біля основи зябер. Їх функція контроль якості води, яка надходить до мантийної порожнини. Вони є в різних місцях — на нозі, складках мантиї, біля зябер, сифонів. Більшість моллюсків має органи рівноваги — статокісти. Наприклад, у двостулкових вони містяться на нозі або спинній стороні тіла. Звичайно їх 2. Це пухирці, стінки яких складаються з сприйнятливого епітелію, а в середині, у рідині, що їх заповнює є 1 масивний статоліт або численні дрібні піщинки — статоконії. Для хітонів характерні так звані *естети*, що пронизують пластинки черепашки і реагують на силу течії та світло. Естетів розташовані на спинній стороні пластинок черепашки в каналцях тегумента. Є два види естетів: великі — мегаетети та численні дрібні — мікрестети, які відгалужуються від мегалестета. Над кожним із естетів утворюється кутикулярний ковпачок, який прикриває сприйнятливий та залозисті клітини. Внутрішні кінці сприйнятливих клітин продовжуються в нервові волокна, які проходять по каналцях у товщі черепашки і з'єднуються з плевровісцеральними стовбурами.

Статева система. Серед моллюсків є роздільностатеві й гермафродити. Статеві залози за походженням парні, проте в багатьох є лише одна залоза, яка утворилася внаслідок злиття двох, або редукції однієї з них. Статеві протоки

утворюються з целомодуктів, їх складність залежить від способу запліднення. У видів із зовнішнім заплідненням статеві протоки мають просту будову; у видів із внутрішнім заплідненням вивідні протоки значно ускладнюються.

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

ТИП ОНІХОФОРИ (*ONYCHOPHORA*)

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

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

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

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

ГРУПА ВТОРИННОРОТІ (*DEUTEROSTOMIA*)

Вториннороті — це група типів тварин, для яких характерні спільні риси будови й розвитку. До вторинноротих належать такі типи: Напівхордові (*Hemichordata*), Голкошкірі (*Echinodermata*) та Хордові (*Chordata*). Деякі

вчені до цієї групи відносять також типи Щупальцеві (*Tentaculata*), Погонофори (*Pogonophora*) та Щетинкощелепні (*Chaetognatha*).

Вториннороті характеризуються комплексом ознак, більшість яких стосується ембріонального розвитку.

Дробіння яйця у вторинноротих радіальне, переважно недетерміноване. У результаті дробіння утворюється бластула, яка шляхом інвагінації перетворюється на двошарову гастралу. Бластопор гаструли не перетворюється на ротовий отвір, як у більшості безхребетних. На його місці виникає анальний отвір, а рот (*вторинний*) утворюється на черевній стороні протилежного (переднього) кінця тіла (явище вторинноротості). Третій зародковий листок (мезодерма) виникає шляхом бічних випинань ентодермального кишечника — *ентероцельним способом*. Ці випинання спочатку мають вигляд трьох пар (перша може бути непарною) бічних кишень, які згодом відшнуровуються від кишечника і лягають по обидва його боки, перетворюючись на ціломічні мішки, стінки яких є зачатками мезодерми дорослої тварини.

Отже, целом у вторинноротих тримірний; він складається з трьох пар (перша може бути злиною) ціломічних мішків, з яких ліві розвинені більше, ніж праві. Найкраще тримірність целома виражена в напівхордових; у хордових розвивається переважно остання, третя, пара ціломів; у голкошкірих целоми зазнають найбільшої перебудови, їх тримірність властива тільки личинкам, а в дорослих тварин із целома утворюється ряд органів.

Характерною личинкою вторинноротих є *диплеврула* — білатеральносиметрична планктонна личинка, яка має наскрізний кишечник із вторинним ротом, три пари ціломічних мішків, тім'яну пластинку із зачатком мозку та звивистий *війчастий шнур*, що оперезує її тіло. Диплеврула означає «двобочка» личинка; ця назва підкреслює властиву їй білатеральну симетрію. Диплеврула характерна для напівхордових та голкошкірих; у хордових, внаслідок ембріоналізації розвитку, її немає.

Шкіра вторинноротих складається з одношарового ектодермального епідермісу та мезодермального кутиса.

Скелет, якщо він є, внутрішній, хрящовий або вапняковий, мезодермального походження.

Нервова система вторинноротих має вигляд епітеліальних смужок, які в ряді випадків занурюються під епітелій, утворюючи *нервові трубки*; може залишатися й дифузне плетиво в епітелії. Мозок, якщо він - вторинний; він

утворюється як розширення переднього кінця нервової трубки, а не з тим'яної пластинки личинки.

ТИП ЩУПАЛЬЦЕВІ (*TENTACULATA*)

Щупальцеві – це група вториннопорожнинних, олігомерних тварин, які ведуть сидячий спосіб життя.

Тіло складається з 3 сегментів. Перший – передротовий, або епістол. На другому сегменті розташований ротовий отвір. Він має в'їчасті щупальця, які необхідні для підгону їжі до рота або для дихання. Щупальця сидять на щупальценосці або лофофорі, який має форму підкови або круга. Третій сегмент власне тулубний. В деяких випадках епістомальний сегмент вторинно редукується.

Порожнина тіла представлена цілком.

Анальний отвір розташований неподалеку від рота, кишечник утворює загиб.

Кровоносна система є або може вторинно редукуватись.

Органи виділення представлено 1 або 2 парами в'їчастих воронок, які відкриваються у цілом. (Що це метанефрідії чи целомодукти поки що не встановлено). Іноді вони можуть редукуватись.

Статеві залози утворюються у тулубному це ломі.

Дробіння яйця повне, не спірального типу, з яйця виходить личинка, яка нагадує трохофору.

До цього типу відносяться 3 класи: мохуватки, плечоногі та фороніди, які деякі вчені виділяють в окремі типи.

КЛАС МОХУВАТКИ (*BRYOZOA*)

До цього типу належить велика група водяних бентосних тварин мікроскопічних розмірів (від 0,3 до 5 мм), що ведуть колоніальний спосіб життя. Усього відомо близько 4 тис. нині існуючих та 15 тис. видів, що вимерли. Більшість моховаток — мешканці Світового океану, значно менше видів живе в прісній воді.

Форма колоній надзвичайно різноманітна, більшість з них дерево- або кущоподібні, але є й листоподібні та такі, що стелються по субстрату або обростають різні предмети. Розміри колоній звичайно невеликі — до кількох сантиметрів, але трапляються і значно довші — до метра й більше.

Основу колоній складають так звані *годуючі особини*, або *зооїди*. Крім них у морських моховаток є кілька типів видозмінених зооїдів, що мають інші функції.

Стінки тіла окремих зооїдів складаються з хітинової кутикули, шару епідермісу, тією чи іншою мірою розвинених шарів кільцевих і поздовжніх

м'язів та перитонеального епітелію. У багатьох морських форм кутикула просякнута карбонатом кальцію.

Стінки передньої частини тіла, або *поліпіда*, вкриті дуже тонкою еластичною кутикулою, завдяки чому поліпід легко втягується в задню частину тіла, або *цистид*. На передньому кінці поліпіда розташований щупальцевий апарат, який має у різних видів різну будову.

Порожнина тіла (целом) поділена септою з перитонеального епітелію на два відділи — невеликий кільцевий канал, що дає відгалуження в щупальцевий апарат, та велику порожнину зооїда, яка в прісноводних мохуваток сполучається із загальною целомічною порожниною всієї колонії. Целомічна рідина містить протести та вільні клітини — **целомоцити**.

М'язова система мохуваток, крім м'язів стінок тіла, включає значну кількість пучків спеціалізованих м'язів, серед яких найбільшими є м'язи, що забезпечують швидке втягування поліпіда в цистид.

Травна система петлеподібна; ротовий отвір розташований всередині віночка щупалець і веде в глотку; далі міститься стравохід, що сполучається з ентодермальним шлунком досить складної будови; від шлунка вгору до переднього кінця тіла відходить тонка ентодермальна середня кишка, яка закінчується прямою кишкою з анусом, що відкривається поза щупальцями.

Спеціальні органи виділення у вигляді двох целомодуктів є лише в прісноводних мохуваток. Основна частина екскретів у мохуваток виводиться амебоцитами, що плавають у целомічній рідині. Наповнені продуктами розпаду амебоцити виходять назовні через епідерміс щупалець та стінки кишечнику.

Кровоносної системи немає; дихання відбувається через поверхню тіла, переважно через тонкі покриви щупалець.

Нервова система складається з надглоткового ганглію, розташованого між ротовим та анальним отворами, від якого відходять нерви до щупалець, стінок тіла та внутрішніх органів. Координація діяльності всіх зооїдів колонії зумовлена наявністю загальноколоніального нервового **плексуса**.

У переважній більшості мохуватки гермафродити. **Будова статеві системи** дуже проста. Статеві клітини формуються з особливих клітин мезодермального походження, розташованих під перитонеальним епітелієм. Запліднення внутрішнє, рухливі сперматозоїди активно рухаються від однієї колонії до іншої і вільно проникають у целом зооїдів зі зрілими яйцеклітинами.

Дробіння яєць повне і в багатьох випадках рівномірне, але не носить впорядкованого характеру. З яєць виходить личинка.

Крім статевого, мохуватки розмножуються і нестатевим шляхом, зокрема брунькуванням, завдяки чому і відбувається ріст колоній.

Клас ПЛЕЧОНОГІ (*BRACHIOPODA*)

Плечоногі — це виключно морські донні тварини, що ведуть прикріплений спосіб життя. Описано близько 280 сучасних та більше 10 тис. викопних видів.

Зовні брахіоподи нагадують молюсків — їхнє м'яке тіло міститься в двостулковій *черепашиці*, тому довгий час їх відносили до м'якунів, і по аналогії з іншими класами цих тварин (Червоні, Головоногі) вони дістали назву Плечоногі, проте за будовою тіла вони з молюсками не мають нічого спільного.

Стулки черепашки в плечоногих вкривають м'яке тіло не з боків, а з черевної та спинної сторін. Тіло займає лише третину черепашки, дві інші третини вистелені двошаровою складкою — *мантією* і обмежують *мантіїну порожнину*, в якій міститься фільтруючий апарат, утворений виростами тіла, так званими *руками*, що вкриті, як правило, численними *шупальцями*.

Плечоногі — ціломічні тварини, їхня м'язова система включає окремі м'язи стінок тіла та різних органів, а також спеціалізовані м'язи, серед яких найбільше розвинені м'язи, що відкривають і закривають черепашку.

Травна система наскрізна, анальний отвір відсутній. **Органи виділення** представлені однією або двома парами целопродуктів. Спеціальних **органів дихання** немає, і їх функцію значною мірою виконують руки. **Кровоносна система** включає серце та систему судин. **Нервова система** розвинена слабо, є навколوجلоткове нервове кільце, від якого іннервується все тіло. Спеціальних органів чуття немає.

Більшість плечоногих **роздільностатеві**. Гонади містяться в ціломічних порожнинах мантії, і, як правило, їх дві пари. Розвиток з метаморфозом або прямий.

Клас ФОРОНІДИ (*PHORONIDA*)

До цього типу належить невелика група (описано близько 20 видів, яких відносять до одного класу) морських донних тварин, що живуть всередині трубок з органічної речовини, яку вони виділяють, зміцнених сторонніми частинками.

Тіло форонід витягнуте, червоподібне, його передній кінець несе віночок війчастих шупалець, що розташовані на *лофофорі*. **Вторинна порожнина тіла** (целом) розділена діафрагмою на два відділи. Є шкірно-м'язовий мішок. Кишечник наскрізний петлеподібний, ротовий та анальний отвори зближені; анус міститься поза віночком шупалець. Є пара целопродуктів, які відкриваються в целом. **Кровоносна система** добре розвинена, органів

дихання немає. **Нервова система** досить примітивна, представлена шкірним плетивом зі згущеннями. Спеціальних органів чуття немає.

Переважає більшість форонід — гермафродити. Розвиток з метаморфозом, характерна личинка — *актинотроха*.

ТИП НАПІВХОРДОВІ (*HEMICHORDATA*)

До цього типу належать виключно морські донні тварини, що не витримують щонайменшого опріснення. Більшість видів мешкає в теплих морях. Серед них є як поодинокі риучі форми, так і прикріплені сидячі організми, що утворюють своєрідні колонії. Описано близько 100 сучасних та більше тисячі викопних видів.

Напівхордові — білатеральносиметричні вториннороті ціломічні тварини, тіло яких поділяється на три відділи: *хоботок*, *комірець* та *тулуб*. У кожному з відділів є свої ціломічні мішки: непарний — в хоботку та парні — в комірці та тулубі. Порожнини хоботка та комірця зв'язані із зовнішнім середовищем целомодуктами, ціломічні міхури тулуба замкнені.

Характерні ознаки напівхордових — наявність так званої *нотохорди* — невеликого сліпого пружного виросту ентодермальної глотки, що направлений уперед до хоботка і слугує опорою для нього, а також парних метамерних зябрових щілин, через які кишечник сполучається із зовнішнім середовищем.

Кишечник наскрізний, є добре розвинена кровоносна система з упорядкованим кровотоком, рух крові відбувається завдяки пульсації замкненого *перикардіального* мішечка. Нервова система представлена суцільним нервовим плетивом зі згущеннями нервових клітин у вигляді спинного та черевного тяжів.

Напівхордові роздільностатеві, статеві залози розвиваються в тулубному відділі. Запліднення зовнішнє.

ТИП ПОГОНОФОРИ (*POGONOPHORA*)

Тип Погонофори, що об'єднує дивних морських істот, було встановлено лише в середині нашого століття, і його вивчення продовжується й тепер.

Цих тварин знайдено майже в усіх морях і океанах нашої планети з нормальною солоністю води, хоча зовсім недавно їх вважали рідкісними тваринами, що трапляються на великих глибинах. Описано понад 150 видів.

Мешкають погонофори на морському дні всередині хітинових відкритих з обох боків трубок різної будови: від ніжних пергаментоподібних еластичних до міцних і твердих. Протягом життя вони ніколи не залишають своїх трубок, але всередині них можуть вільно пересуватись вгору і вниз. Довжина трубок більша за довжину тіла, інколи вдвічі. Речовина, з якої будується трубка,

секретується численними багатоклітинними залозами, що відкриваються протоками на поверхні тіла.

Більшість відомих видів погонофор безбарвні або білуватого кольору, напівпрозорі. Через покриви тіла, особливо щупалець, просвічуються кровоносні судини, внаслідок чого щупальця бувають яскраво-червоними.

Тіло погонофор нитко- або шнуроподібне, циліндричне, його довжина перевищує товщину в 100—500 разів. Тіло складається з чотирьох відділів, які мають дещо різну будову в представників класів *Frenulata* та *Afrenulata*, або *Vestimen-tifera*, що входять до складу типу, але у всіх погонофор перший відділ несе щупальця (від одного-двох до багатьох тисяч), звідки й назва типу — погонофори, тобто такі, що «несуть» бороду.

Тіло, включаючи щупальця, вкрите кутикулою, під якою залягає одношаровий епітелій з численними одноклітинними залозами. Під епітелієм розташований шар кільцевих і, глибше, поздовжніх м'язів; скорочення м'язів того чи іншого шару призводить до сильного видовження або вкорочення тіла.

Зсередини м'язи вистелені перитонеальним епітелієм, який обмежує добре розвинену вторинну порожнину тіла.

На відміну від більшості вільноживучих багатоклітинних тварин, погонофори повністю позбавлені в дорослому стані **травної системи**. Живляться вони продуктами хемосинтезу, завдяки симбіозу з сіркоокислюючими бактеріями або поглинаючи з морської води амінокислоти. Органи виділення, якщо вони є, представлені целоמודуктами, які містяться в першому відділі тіла.

Кровоносна система добре розвинена, замкнена, кровопотік упорядкований. Кров, як уже згадувалось, червоного кольору, через наявність гемоглобіну.

Спеціальних органів дихання немає, газообмін відбувається переважно через щупальця.

Нервова система досить примітивна. Вона повністю залягає в товщі шкірного епітелію і представлена нервовим плетивом, на якому є згущення нервових клітин та волокон, так званий мозок, що міститься на черевній стороні першого відділу тіла й іннервує щупальця, та поздовжній нервовий тяж, що тягнеться уздовж всього тіла.

Погонофори **роздільностатеві**, проте статевий диморфізм у них не виявлено. Розмноження та ембріональний розвиток нивчені лише в представників класу *Frenulata*.

Погонофори досить стародавня група тварин; їхні трубки, описані під назвою *Sabelitida*, відомі з пізнього докембрію.

ТИП ГОЛКОШКІРІ (*ECHINODERMATA*)

Голкошкірі — дуже своєрідний тип тваринного світу, що з'явився на Землі близько 580 млн років тому. Більша частина його видів уже вимерла (знайдено близько 13 тис. викопних видів), нині ж існують понад 6 тис. видів. Усі вони — виключно морські придонні тварини, що дуже чутливо реагують на опріснення. Вони трапляються в морях та океанах усіх широт Земної кулі від припливно-відпливної зони до максимальних глибин океанічних западин.

Голкошкірі, як правило, вільноживучі тварини з радіальною, здебільшого п'ятипроменевою симетрією та елементами білатеральної симетрії, у тілі яких розрізняють оральну, на якій розташований ротовий отвір, та протилежну аборальну сторони. Є всі підстави вважати, що радіальна симетрія є явищем вторинним, про що свідчать деякі викопні форми, двобічна симетрія личинок голкошкірих та будова ряду органів сучасних видів.

Зовнішня форма тіла голкошкірих досить оригінальна і набуває вигляду квітки, зірки, кулі, огірка тощо. Розміри коливаються здебільшого між 5 та 50 см, хоча відомі види й менші, і такі, що досягають кількох метрів.

Зовні голкошкірі вкриті одношаровим війчастим епітелієм (тільки у голотурій війок немає), в якому є багато залозистих клітин, що виділяють слиз, липкий та отруйний секрет. Тут є й пігментні клітини, які зумовлюють різ-номанітність і красу забарвлення багатьох голкошкірих. Під епітелієм залягає добре розвинений сполучнотканинний шар (*кутис*) мезодермального походження, який зсередини підстелений перитонеальним епітелієм, що обмежує целом. У плазмі клітин зовнішнього шару кутиса закладається *внутрішній скелет*, у вигляді мікроскопічних *біокристалів*, що складаються переважно з кальциту та незначного доповнення органічної речовини. Біокристали ростуть, набувають певної форми і випадають з клітин. Тут вони з'єднуються між собою, утворюючи невеличкі пластинки різноманітної форми або, зливаючись краями, утворюють великі губчасті пластини. На їх поверхні можуть формуватись різні вирости: *голки* (звідки й назва типу), *шипи*, особливі органи — *педицелярії* тощо. І прості, і модифіковані голки з'єднуються зі скелетом напівсферичними суглобними ямками, в яких легко рухаються.

Мускулатура в більшості голкошкірих розвинена слабо; вона міститься переважно у променах, де скелетні елементи з'єднуються між собою рухомо; оздоблені м'язами також рухомі вирости тіла: амбулакральні ніжки, скелетні голки та педицелярії. Лише голотурії мають добре розвинений шкірно-м'язовий міхур. Усі м'язи голкошкірих гладенькі.

Голкошкірі — целомічні тварини. Целом у них, як і в інших вторинноротих, закладається у вигляді трьох пар мішків; з них, крім загальної порожнини, утворюються канали амбулакральної та перигемальної систем, осьові синуси, ампула осьового органа, статевий тяж.

Загальна порожнина тіла досягає в голкошкірих значного розвитку, за винятком морських лілей, в яких через наявність великої кількості сполучнотканинних тяжів, та в офіур — через розвиток особливих ектодермальних міхурів-бурс, що вдаються в порожнину тіла, її об'єм значно зменшується. Целом встелений війчастим епітелієм, який вкриває також поверхню всіх внутрішніх органів, що містяться в целомі, і заповнений прозорою рідиною, близькою за складом до морської води, але з домішками білків. У цій рідині міститься також велика кількість (розрізняють 14 типів) клітинних елементів (*целомоцитів*), які беруть участь у розподілі поживних речовин, диханні, виділенні, захисті організму від бактерій та паразитів. Відомо, що саме досліди з личинками морських зірок привели І.І. Мечнікова до створення теорії фагоцитозу.

Порожнина тіла виконує також механічну функцію опори для стінок тіла, позбавлених скелета.

Найхарактернішим для представників типу похідним целома є *амбулакральна система*. Це система тонкостінних каналів, наповнених рідиною. У типовому випадку амбулакральна система сполучається із зовнішнім середовищем через *мадрепорову пластинку*, що знаходиться на поверхні тіла. Крізь численні пори в мадрепоровій пластинці морська вода надходить через *ампулу в кам'янистий канал* (його стінки просякнуті карбонатом кальцію), який з'єднується з *кільцевим каналом*, що оточує біляральну частину кишкової трубки. Від кільцевого каналу відходять і закінчуються сліпо п'ять *радіальних каналів*. Від них попарно відходять бічні гілочки різної будови до мускулястих *амбулакральних ніжок*, або щупалець, що виходять назовні тіла. Стінки каналів складаються із джгутикового епітелію, сполучної тканини, м'язового шару та зовнішнього війчастого перитонеального епітелію. Деталі будови амбулакральної системи в представників різних таксонів варіюють.

Будова травної системи різна.

Спеціальних **органів виділення** немає. Звільнення організму від продуктів обміну здійснюють амебоїдні клітини, які є в целомічній рідині, а також **кровоносній** та амбулакральній ястемах. Клітини, навантажені продуктами обміну, виводяться назовні крізь покриви тіла. Хімічну природу цих продуктів не досить вивчено, але відомо, що в голкошкірих до складу екскретів входять кератини та кератинін-сполуки, що характерні для хребетних тварин.

Характерною для голкошкірих є *перигемальна*, або *псевдогемальна*, система, що розвивається з відокремлених ділянок загального целома, і всі її канали мають стінки, вистелені перитонеальним епітелієм. Ця система включає *кільцевий* нав-кологлотковий канал, що лежить між кільцевим амбулак-ральним каналом та навколоротовим кільцем нервової системи, і п'ять *радіальних* каналів. Вона тісно пов'язана з кровоносною системою і частково або повністю оточує останню. Перигемальна система містить ту саму рідину, що й целом, але з дещо більшою кількістю білка. Ця система супроводжує нервову систему, підстелюючи нервові тяжі. Вважається, що вона виконує функцію постачання їм поживних речовин та захисту від деформації. Крім того, перигемальна система є опорою для кровоносної системи, яка не має власних стінок. Кровоносна система голкошкірих характеризується досить примітивною організацією через відсутність спеціальної мускулатури та клапанів. Регулярної циркуляції рідини в кровоносній системі немає. Основу системи становлять *на-вколоротове лакунарне кільце*, п'ять *радіальних лакун*, лакун осевого органа, кишечника та гонад. Лакун залягають у сполучній тканині й не мають власних стінок. Лише спинна і черевна кровоносні судини кишечника голотурій та морських їжаків, які відходять від навколоротового кільця, мають характер кровоносних судин. У деталях будова кровоносної системи різна в представників різних класів. Рідина кровоносної системи за складом близька до целомічної й амбулакральної. Основна функція кровоносної системи — це транспортування поживних речовин, і лише в голотурій вона виконує ще й функцію газообміну.

Спеціальні **органи дихання** в голкошкірих розвинені слабо. До них можна віднести передусім *водяні легені* голотурій, де відбувається інтенсивний газообмін, а також *шкірні зябра* морських їжаків і зірок. Дихальну функцію виконують тонкостінні мішкоподібні камери-бурси в офіур, про які згадувалось вище, амбулакральні ніжки та інші тонкостінні ділянки поверхні тіла. У диханні беруть участь окремі клітини, що є в целомічній рідині й амбулакральній системі, які мають дихальні пігменти.

Нервова система голкошкірих досить своєрідна: відокремленого центрального ганглію (мозку) у них немає. До її складу входять три відділи, або системи — *ектоневральна*, *гіпоневральна* та *апикальна* (іноді її називають *ендоневральною*, або *аборальною*), що різною мірою розвинені в представників різних класів.

Кожен із відділів складається з нервового кільця та радіальних нервових тяжів, число яких відповідає числу радіальних амбулакральних каналів. У всіх голкошкірих найкраще розвинена ектоневральна нервова система, що розташована найбільш поверхнево на оральній стороні тіла. У найпростішому випадку вона має вигляд дифузного підшкірного плетива зі згущеннями

нервових клітин та їх відростків у вигляді кільцевого та радіальних тяжів. У глибині тіла розташована друга, гіпоневрально, система, що також представлена майже у всіх голкошкірих (за винятком морських їжаків, у яких вона значно редукована або її зовсім немає).

На аборальній стороні міститься апікальна система, що досягає значного розвитку в морських лілей. У представників інших класів голкошкірих вона більш-менш редукована або її зовсім немає. Основна функція ектоневральної нервової системи — чутлива, двох інших — локомоторна (регуляція рухів).

Особливістю розвитку нервової системи голкошкірих є утворення нервових клітин за рахунок екто-, мезо- та ентодермального епітелію. Ектоневрально нервова система має ектодермальне походження, гіпоневрально та апікальна — мезодермальне; крім того, нервове плетиво, що є в стінках кишечника — ентодермальне.

Голкошкірі дуже чутливі до зовнішніх подразнень, хоча складно збудованих органів чуття в них немає. Численні чутливі клітини, або їх більші чи менші угруповання на амбулакральних ніжках, ротових щупальцях, шкірі тощо, виконують функції органів дотику, нюху, смаку, зору.

Більшість голкошкірих — **роздільностатеві тварини**. Гонadi розвиваються в тісному зв'язку з целомом. З одного із зачатків целома відходить *статевий синус*, в якому розвивається *статевий тяж*. Розростаючись, статевий синус утворює мішечки гонад, а статевий тяж — гонadi. Мішечки зростаються зі стінками тіла, і тут виникають статеві отвори, які з'єднують гонadi з оточуючим середовищем і слугують для виведення статевих клітин.

У голкошкірих, як правило, утворюється багато дрібних, бідних на жовток яєць, які викидаються у воду, де й відбувається їх запліднення. Розвиток яєць здебільшого проходить у воді, інколи яйця виношуються в особливих зародкових камерах (у офіур, голотурій та морських їжаків). Дробіння яєць у голкошкірих повне, більш-менш рівномірне, радіального типу. У рідких випадках, при наявності в яйці великої кількості жовтка, дробіння наближається до поверхневого (наприклад, у морської лілей *Isometra vivipara*). З яйця в більшості голкошкірих виходить вільно плаваюча личинка бластула, вкрита джгутиками; на цьому ембріональний розвиток закінчується. Процеси гастрюляції та початок органогенезу проходять вже під час постембріонального розвитку.

Ще до початку гастрюляції з вегетативного полюса бластули в бластоцель виселяються клітини мезенхіми, з яких пізніше будується личинковий скелет. Гастрюла утворюється шляхом поєднання процесів імміграції та інвагінації; зачаток кишечника (*архентерон*) має вигляд вузького циліндричного впинання. Після гастрюляції бластопор зміщується на черевну сторону і перетворюється на анус, а ближче до анімального полюса личинки

виникає впинання ектодерми, яке сполучається з передньою частиною ентодер-мального зачатка кишки, утворюючи ротовий отвір (вторинний рот). Целом утворюється ентоцельно: верхня стінка архентерона утворює вип'ячування, яке відшнуровується у формі замкненого целомічного мішка. Потім цей первинний целомічний мішок поділяється на правий та лівий целоми, кожен з яких, у свою чергу, ділиться на три частини. У результаті в личинки утворюються три пари целомів: перші (I) —на анімальному полюсі, другі (II) —посередині та треті (III) — біля вегетативного полюса. І лівий (рідше обидва) відкривається назовні порою. І та II целоми лівої сторони сполучаються між собою. Обидва III целоми, розростаючись, перетворюються на загальну порожнину тіла дорослої тварини; I та II праві целоми не розвиваються. Із I лівого целома утворюється частина осьового синуса та перигемальна система, а також мадрепорова пластинка, яка сполучає його із зовнішнім середовищем. II лівий целом (*гідроцель*) є зачатком амбулакральної системи, а канал, який сполучає I та II целоми, стає *кам'янистим каналом*.

Шкірні покриви навколо ротового отвору личинки дещо вдавлюються, утворюючи навколоротову западину, оторочену війчастим шнуром, який забезпечує личинці живлення і виконує локомоторну функцію. На цій стадії личинка називається *диплеврулою*, чим підкреслюється білатеральносиметричний план її будови.

Потім починається ускладнення контурів навколоротової западини: по її краю з'являються лопаті або довгі вирости (руки), оторочені війчастим шнуром. Шляхом ускладнення будови диплеврули виникають личинки, характерні для різних класів голкошкірих.

ТИП ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТРІЛКИ (*CHAETOGNATHA*)

Щетинкощелепні — морські тварини, що у переважній більшості ведуть пелагічний спосіб життя.

Вони мають видовжене білатеральносиметричне, часто прозоре тіло, поділене на *головний*, *тулубний* та *хвостовий* відділи. На передньому кінці черевної сторони голови міститься рот, оточений потужним ловецьким апаратом. По боках та на кінці тіла розташовані *плавці*.

Тіло вкрите тонкою кутикулою та одношаровим епітелієм, який в деяких місцях потовщується внаслідок утворення багатшарових ділянок. Дорослі тварини мають первинну порожнину тіла, але під час ембріонального розвитку закладається целом.

Кишечник має вигляд прямої трубки, що на межі між тулубним та хвостовим відділами закінчується анальним отвором.

Спеціальних **видільної, дихальної та кровоносної систем** немає. Нервова система складається з мозку (надглоткового ганглію), кількох невеликих гангліїв

у різних ділянках тіла, потужного черевного ганглію та досить довгих конектив, що їх з'єднують.

Щетинкошелепні —гермафродити; розвиток у них проходить без метаморфозу.

До типу *Chaetognatha* належить один клас з тією самою назвою.

Питання для самоконтролю:

1. Характеристика типу Молюски або М'якуни (*Mollusca*).
2. Характеристика типу Оніхофори (*Onychophora*).
3. Характеристика типу Щупальцеві (*Tentaculata*) та класів Мохуватки (*Bryozoa*), Плечоногі (*Branchiopoda*), Фороніди (*Phoronida*).
4. Характеристика типу Напівхордові (*Hemichordata*).
5. Характеристика типу Погонофори (*Pogonophora*).
6. Характеристика типу Голкошкірі (*Echinodermata*).
7. Характеристика типу Щетинкошелепні, або Морські стрілки (*Chaetognatha*).

Теми презентацій до 2 модульного контролю

(Номер презентації відповідає порядковому номеру студента у списку викладача. Презентація повинна складатися з 8 слайдів, містити стислу інформацію за темою викладеною державною мовою, добре ілюстрована відповідними рисунками)

1. Еволюція паразитизму *Nematoda*.
2. Філогенія типу *Nemathelminthes*.
3. Філогенія *Kinorhyncha*.
4. Характеристика типу Немертини (*Nemertini*).
5. Характеристика типу Скреблянки (*Acantocephala*).
6. Характеристика типу Кільчасті черви (*Annelida*).
7. Будова видільної системи поліхет.
8. Пристосування до паразитизму п'явок.
9. Характеристика типу Членистоногі (*Arthropoda*).
10. Паразитичні ракоподібні.
11. Практичне значення ракоподібних.
12. Особливості розвитку вусоногих.
13. Особливості сегментарного складу павукоподібних.
14. Біологія іксодових кліщів.
15. Клас Павуки.
16. Клас Скорпіони.
17. Характеристика класу *Myriapoda*.
18. Характеристика класу *Insecta*.
19. Типи ротових апаратів комах.
20. Розмноження комах.
21. Типи метаморфозу комах.
22. Фізіологія метаморфозу комах.
23. Факультативний і популяційний партеногенез у комах.
24. Характеристика типу Моллюски (*Mollusca*).
25. Філогенія *Cephalopoda*.
26. Філогенія моллюсків.
27. Характеристика типу Оніхофори (*Onychophora*).
28. Характеристика типу Погонофори (*Pogonophora*).
29. Характеристика типу Щупальцеві (*Tentaculata*).
30. Характеристика типу Щетинкощелепні (*Chaetognata*).
31. Характеристика типу Голкошкірі (*Echinodermata*).
32. Характеристика класу *Holothuroidea*.
33. Загальна характеристика класу Морські їжаки.
34. Розмноження та розвиток голкошкірих
35. Філогенія голкошкірих.
36. Характеристика типу Напівхордові (*Hemichordata*).
37. Ряд Перетинчастокрилі.
38. Ряд Лускокрилі.
39. Ряд Твердокрилі.

40. Ряд Напівтвердокрилі.
41. Ряд Прямокрилі.
42. Суспільні комахи.
43. Будова складних очей комах.
44. Методи обмеження чисельності шкідливих комах, що ушкоджують рослини.
45. Методи обмеження чисельності шкідливих комах в тваринництві.
46. Кровосисні двокрилі.
47. Методи обмеження чисельності гнусу і захист від нього тварин.
48. Механізм польоту комах.
49. Комахи, що занесені до Червоної книги України
50. Акароморфні кліщі.
51. Зоофільні мухи.
52. Клас Морські зірки.
53. Клас Морські їжаки.
54. Клас Голотурії.

Питання до іспиту

(кожен білет складається з 3 питань: 1 – характеристика типу, класу або ряду, 2- цикл розвитку паразита, 3- систематика або класифікація таксону та оцінюється в 10 балів).

1. Характеристика типу Саркомастігофори (*Sarcomastigophora*).
2. Життєвий цикл фораменіфер.
3. Цикл розвитку *Mухотеса arenileга*.
4. Будова джгутика найпростіших
5. Систематика класу *Mastigophora*.
6. Характеристика типу Споровики (*Sporozoa*)
7. Цикл розвитку представників роду *Eimeria*
8. Цикл розвитку *Plasmodium malaria*.
9. Цикл розвитку токсоплазм.
10. Цикл розвитку Грегарин.
11. Характеристика типу Мікроспоридії (*Microsporidia*)
12. Характеристика типу Кнідоспоридії (*Cnidosporidia*)
13. Характеристика типу Інфузорії (*Ciliophora*)
14. Будова та біологія *Suctorіa*.
15. Розмноження інфузорій.
16. Філогенія *Protozoa*.
17. Теорії виникнення багатоклітинності.
18. Характеристика типу Губки (*Spongia*).
19. Філогенія типу Губки.
20. Характеристика типу Кишковопорожнинні (*Coelenterata*).
21. Життєвий цикл *Obelia*.
22. Класифікація типу *Coelenterata*.
23. Характеристика типу Реброплати (*Ctenophora*)
24. Характеристика типу Пластинчасті (*Placozoa*)
25. Характеристика типу Плоскі черв'яки (*Plathelminthes*)
26. Характеристика класу Війчасті черви.
27. Пристосування до паразитичного способу життя *Trematoda*.
28. Цикл розвитку *Opistorhis filineus*.
29. Цикл розвитку печінкового сисуна.
30. Цикл розвитку *Schistosoma haematobium*.
31. Цикл розвитку *Leicocloridium paradoxum*.
32. Філогенія класу *Trematoda*.
33. Характеристика класу *Cestoda*.
34. Цикл розвитку *Taeniarhynchus saginatus*.
35. Цикл розвитку *Taenia solium*
36. Цикл розвитку *Hymenolepis nana*
37. Цикл розвитку *Echinococcus granulosus*.
38. Цикл розвитку *Dyphyllobotrium latum*.
39. Типи фін цестод.
40. Характеристика типу Первиннопорожнинні черв'яки (*Nemathelminthes*)
41. Будова і функції шкіряно-м'язового міхура нематод.

42. Цикл розвитку *Ascaris lumbricoides*.
43. Цикл розвитку вугриці кишкової
44. Цикл розвитку *Wulchereria bancrofti*.
45. Цикл розвитку *Trichinella spiralis*.
46. Екологія та патогенне значення нематод.
47. Життєвий цикл *Rotatoria*.
48. Нематоди - геогельмінти
49. Нематоди – біогельмінти
50. Теорії виникнення целому.
51. Еволюція паразитизму *Nematoda*.
52. Філогенія типу *Nemathelminthes*.
53. Філогенія *Kinorhyncha*.
54. Характеристика типу Немертини (*Nemertini*).
55. Характеристика типу Скреблянки (*Acantocephala*).
56. Характеристика типу Кільчасті черв'яки (*Annelida*).
57. Будова видільної системи полі хет.
58. Систематика п'явок.
59. Пристосування до паразитизму п'явок.
60. Характеристика типу Членистоногі (*Arthropoda*).
61. Паразитичні ракоподібні.
62. Особливості розвитку вусоногих.
63. Систематика класу *Crustacea*.
64. Особливості сегментарного складу павукоподібних
65. Біологія іксодових кліщів.
66. Характеристика класу *Myriapoda*.
67. Характеристика класу *Insecta*.
68. Типи ротових апаратів комах.
69. Розмноження комах.
70. Типи метаморфозу комах.
71. Класифікація комах з неповним та повним перетворенням.
72. Фізіологія метаморфозу комах.
73. Факультативний і популяційний партеногенез у комах.
74. Характеристика типу Моллюски (*Mollusca*).
75. Філогенія *Cephalopoda*.
76. Філогенія моллюсків.
77. Характеристика типу Оніхофори (*Onychophora*)
78. Характеристика типу Погонофори (*Pogonophora*)
79. Характеристика типу Щупальцеві (*Tentaculata*)
80. Характеристика типу Щетинкощелепні (*Chaetognata*)
81. Характеристика типу Голкошкірі (*Echinodermata*)
82. Характеристика класу *Holothuroidea*.
83. Загальна характеристика класу Морські їжаки.
84. Розмноження та розвиток голкошкірих
85. Філогенія голкошкірих.
86. Характеристика типу Напівхордові (*Hemichordata*)

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

1. Зоологія безхребетних. Щербак Г.І., Царичкова О.Б., Вервес Ю.Г. Київ, "Лебідь", 1996. Т. 1,2. – 320 с., 325 с.
2. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М.: Высшая школа, - 1981. – 556 с.
3. Абрикосов Г.А. и др. Курс зоологии. М.: Наука, - 1996. – Ч.1. – 521с.
4. Натали В.Ф. Зоология беспозвоночных. – М.: 1978. – 392 с.
5. Аверинцев С.В. Зоология беспозвоночных. – М.: Советская наука, 1952. – 603 с.
6. Иванов А.В. и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1965. – 879 с.
7. Зеликман А.Л. Практикум по зоологии беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1965. – 298 с.
8. Беклемишев В.Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. – М.:Наука, 1970. – 297 с.
9. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной паразитологии. – М.:Наука, 1970. – 216 с.
10. Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. – М.:Сов наука, 1949. – 183 с.
11. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. – М.: Наука, 1968. – 246 с.
12. Федотов Д.М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. – М.:Наука, 1966. – 179 с.
13. Хаусман К. Протозоология. – М.:Мир, 1988. – 336 с.
14. Гигецианская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. – М.:Высшая Школа, 1978. Т.1,2. – 303 с., 292 с.

Додаткова :

1. Яхонтов П.А. Зоология для учителей (беспозвоночные). – М.: Просвещение, 1982. – т.1. – 352 с.
2. Аверинцев С.В. Малый практикум по зоологии беспозвоночных. – М.: Советская наука, 1947. – 187 с.
3. Детьер В., Стеллар Э. Поведение животных. – Л.: Наука, 1967. – 526 с.
4. Петрушенко Л.А. Принцип обратной связи. – Мысль, 1967. – 142 с.
5. Щовен Р. От пчелы до гориллы. – М.:Мир, 1965. – 492 с.
6. Шульц Ю.Ф. и др. Учебник Латинского языка. – М: Медицина, 1973. – 322 с.
7. Методичні рекомендації до виконання лабораторних робіт з техніки польових спостережень (частина І). Домбровський К.О., Воронова Н.В., Горбань В.В. Затверджено Вченою Радою ЗДУ, протокол № 10 від 27 травня 2003 р. – 28 с.
8. Методичні рекомендації до вивчення систематики безхребетних тварин. Воронова Н.В., Горбань В.В. Затверджено Вченою Радою ЗДУ, протокол № 10 від 27 травня 2003. – 26с.

9. Анатомия беспозвоночных. Ноздрачев А.Д., Поляков Е.П., Лопицкий В.П., Осипов Б.С., Фомичев Н.И.. Санкт – Петербург – 1999. – 318 с.
10. Филема органического мира. О.Г. Кусакин, Дроздов. (часть II). Санкт – Петербург – 1998. – 355 с.
11. Практикум по эмбриологии (под ред. Голиченка В.А., Семеновой М.Л.) Москва – 2004.- 205 с.
12. Медицинская паразитология (под ред. Р.Х. Яфаева). Санкт – Петербург – 2003. – 125 с.
13. Ветеринарная и медицинская паразитология А.И. Ятусевич, И.В. Рачковская, В.М. Каплич - Москва – 2001. – 302 с.
14. Плавильщиков Н.Н. Определитель насекомых. – М.: Топикал, 1994. – 544с.
15. Определитель пресноводных беспозвоночных России и определенных территорий / Под. ред. С.Я. Цалолихина. – С. – П., 1994. – 2001. – Т. 1-5.
16. Клюге Н. Ю. Современная систематика насекомых. – Санкт – Петербург, 2000. – 330 с.

НАВЧАЛЬНО-МЕТОДИЧНЕ ВИДАННЯ
(українською мовою)

Воронова Наталія Валентинівна

к.б.н., доцент

кафедри загальної і прикладної екології і зоології
помічник ректора ЗНУ

Горбань Валерій Віталійович

к.б.н., доцент

кафедри загальної і прикладної екології і зоології ЗНУ

ЗОЛОГІЯ БЕЗХРЕБЕТНИХ

Навчально-методичний посібник
для студентів напряму підготовки «Біологія»

Рецензент: д.б.н., професор кафедри імунології та біохімії Запорізького
національного університету О.К. Фролов

Відповідальний за випуск: к.б.н., доцент кафедри загальної і прикладної
екології і зоології Запорізького національного університету Н.В. Воронова

Коректор: С.В. Мінаєва