

## Лекція №8

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

ГРУПА ВТОРИННОРОТІ (*DEUTEROSTOMIA*),

ТИПИ ЩУПАЛЬЦЕВІ (*TENTACULATA*),

ТИПИ (*HEMICHORDATA*), ПОГОНОФОРИ (*POGONOPHORA*), ГОЛКОШКІРІ (*ECHINODERMATA*),  
ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ, АБО МОРСЬКІ СТІЛКИ (*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, анопедальний вигин, нирка, ктенідія, адаптивні зябра, плексус, булакльні 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 молюск прикріплюється до субстрату. Така бісусна залоза є у мідій, дрейсени тощо. Тулуб міститься над ногою і може розростатися на спинну сторону у вигляді більш-менш високого горба.

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

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 стулоч 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 мантією залишається *мантійна порожнина*, в якій містяться органи дихання — зябра або легеня, *гіпобранхіальні* (слизові) залози, органи хімічного чуття (*осфаридії*), сюди ж відкриваються отвори задньої кишки, нирок і статевого апарату. Усі ці утвори об'єднують у поняття **мантійного комплексу органів**. У наземних черевонігих молюсків мантія перетворюється на орган повітряного дихання — *легеню*. У деяких груп, наприклад у більшості головоногих, мантія обгортає зовні черепашку, яка таким чином стає внутрішньою.

Із секреторною діяльністю мантійного 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 мантії 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 моллюсків** 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 моллюски). Епітелій, що вистилає черепашку, не має війок, його клітини секретують речовину черепашки.

**Мускулатура** в моллюсків добре розвинена, найбільше м'язів у носі. У багатьох ділянках тіла, особливо в мантиї та носі, мускулатура не диференційована і дуже нагадує шкірно-м'язовий міхур червів. 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 моллюсків гладенька, лише окремі м'язи глотки *Gastropoda* та замикачі черепашки деяких двостулкових поперечносмугасті.

**Моллюски — 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 — схізотельні 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 моллюсків. Найбільше вони розвинені в головоногих, яким слугують для захоплення та подрібнення здобичі. Характерною особливістю ротового апарату моллюсків 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 моллюски можуть зішкрябувати їжу, наприклад водорості, з поверхні підводних предметів. У деяких хижих моллюсків 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 моллюсків, 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 моллюсків - 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 моллюсків рот і анус містяться на протилежних кінцях тіла, в інших — кишечник утворює петлю — *анопедіальний вигин*; у таких моллюсків рот та анус зближені.

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

Моллюски мають **незамкнену кровоносну систему**, лише в більшості головоногих вона стає майже замкненою. Кровоносна система моллюсків 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 моллюсків 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 моллюсків 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. Ктенідіїв 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 моллюсків 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 молюсків водне дихання змінилося на повітряне, і органом дихання є легеня — видозмінена мантийна порожнина.

**Нервова система** досягає різного ступеня складності в різних класах молюсків. Звичайно вона представлена навколوجلотковим 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 молюсків 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 молюсків; із центральною нервовою системою воно зв'язане через *букальні та вісцеральні ганглії*.

**Органи чуття** в більшості молюсків 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 молюсків 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 молюсків має органи рівноваги — статоцисти. Наприклад, у двостулкових вони містяться на нозі або спинній стороні тіла. Звичайно їх 2. Це пухирці, стінки яких складаються з сприйнятливої 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. Естети розташовані на спинній стороні пластинок черепашки в каналцях тегумента. Є два види естетів: великі – мегаестети та численні дрібні – мікрестети, які відгалужуються від мегалестета. Над кожним із естетів утворюється кутикулярний ковпачок, який прикриває сприйнятливий та залозистий 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 молюсків 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** молюсків дуже схожий на розвиток багатощетинкових кільчаків. Здебільшого яйця містять помірну кількість жовтка і зазнають спірального детермінованого дробіння; гастрюляція відбувається за типом інвагінації. Блестопор у молюсків, 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 молюсків трохософа перетворюється на складнішу личинку — *велігер*, який має зачатки характерних для молюсків 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 молюск, але це — вторинне явище. У головоногих яйця дуже багаті на жовток, дробіння дискоїдалне, а розвиток прямий.

### ТИП ОНІХОФОРИ (*ONYCHOPHORA*)

*Онїхофори* — 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 онїхофор 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 — міксоцель. Травна система слабо диференційована.

Кровоносна система незамкнена і представлена трубчастим 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. Онїхофори 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 гастрали 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 «двобока» 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 тім'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 війчасті 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 ціломом.

Анальний отвір розташований неподалеку від рота, кишечник утворює загиб.

**Кровоносна система** є або може вторинно редукуватись.

**Органи виділення** представлено 1 або 2 парами війчастих воронкоподібних, які відкриваються у целом. (Що це метанефрідії чи целомодукти поки що не встановлено). Іноді вони можуть редукуватись.

**Статеві залози** утворюються у тулубному це лемі.

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 мохуваток — мешканці Світового океану, значно менше видів живе в прісній воді.*

Форма колоній надзвичайно різноманітна, більшість з них дерево- або кущоподібні, але є й листовидні 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 *годуєчі особини*, або *зооїди*. Крім них у морських мохуваток 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 *полініда*, 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** (цілом) поділена септою з перитонеального епітелію на два відділи — невеликий кільцевий канал, що дає відгалуження в щупальцевий апарат, та велику порожнину зооїди, яка в прісноводних

моховаток сполучається із загальною целомічною порожниною всієї колонії. Целомічна рідина містить протести та вільні клітини — **целоцити**.

**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 статевої 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 цілому 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 прикріпленій спосіб життя. Описано близько 280 сучасних та більше 10 тис. викопних видів.*

Зовні брахіоподи нагадують моллюсків — їхнє м'яке тіло міститься в двостулковій *черепашці*, тому довгий час їх відносили до м'якунів, і по аналогії з іншими класами цих тварин (Червононогі, Головоногі) вони дістали назву Плечоногі, проте за будовою тіла вони з моллюсками 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 *мантіяну порожнину*, в якій міститься фільтруючий апарат, утворений виростами тіла, так званими *руками*, що вкриті, як правило, численними *щупальцями*.

Плечоногі — целомічні 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 целомодуктів. Спеціальних **органів дихання** немає, і їх функцію значною мірою виконують руки. **Кровоносна система** включає серце та систему судин. **Нервова система** розвинена слабо, є навкологлоткове нервове кільце, від якого іннервується все тіло. Спеціальних органів чуття немає.

Більшість плечоногих **роздільностатеві**. Гонади містяться в целомічних 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 в'їчастих щупалець, що розташовані на *лофофорі*. **Вторинна порожнина тіла** (цілому) розділена діафрагмою на два відділи. Є шкірно-м'язовий мішок. Кишечник наскрізний петлеподібний, ротовий та анальний отвори зближені; анус міститься поза віночком щупалець. Є пара целомодуктів, які відкриваються в цілому. **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 риючі 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 червоного 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 целомодуктами, 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 приливно-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 вищим 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), *шпиги*, особливі органи — *педицеларії* 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 педицеларії. Лише голотурії мають добре розвинений шкірно-м'язовий міхур. Усі м'язи голкошкірих гладенькі.

Голкошкірі — ціломічні 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, ампупа 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 ціломічній 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 зходять 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 амбулакральним 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*, лакуни осьового органа, кишечника та гонад. Лакуни 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, гіпоневральна, 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 апикальна 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. Ектоневральна нервова система має ектодермальне походження, гіпоневральна та апикальна — 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 — гонади. Мішечки зростаються зі стінками тіла, і тут виникають статеві отвори, які з'єднують гонади 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 лілеї *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 будуються 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 ентодермального 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 *диплевролюю*, 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 диплевроли 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.

Щетинкощелепні — 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 Щетинкощелепні, або Морські стрілки (*Chaetognatha*).