



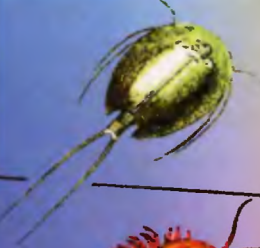







ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТЫХ

			ARTICULATA	
№	Тип ПА	Формула и число сегментов гидроного отдела		
IV	С М Ф А	A ₁ A ₂ Md Pgn Mx ₁ Mx ₂ Mxp ₁ Mxp ₂ + Mxp ₃		
III	М Ф А	A ₁ A ₂ Md Pgn Mx ₁ + Mx ₂		
II	Г Ф А	A ₁ A ₂ Md Pgn + Mx ₁		
I	Г и П А	A ₁ A ₂ + Md		
0	П А А	A ₁		

Поменять.

На стр. 150 - (рис. 93 на рис 92).

В подписи к рисунку 106 – (3 на 4).

На стр. 185 – (Tharasic на Thorasic)

Убрать лишнее – (food-gathering).

Поменять – (reconstraction на reconstruction).

Государственный комитет Российской Федерации по рыболовству

Федеральное государственное унитарное предприятие
“Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии” (ВНИРО)

State Committee for Fisheries of the Russian Federation

Federal state unitary enterprise
“Russian Federal Research Institute of Fisheries
and Oceanography” (VNIRO)



V.Ja. PAVLOV

THE PERIODIC SYSTEM OF ARTICULATA

MOSCOW ♦ VNIRO Publishing ♦ 2000

В.Я. ПАВЛОВ

ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТЫХ

МОСКВА ♦ Издательство ВНИРО ♦ 2000

Павлов В.Я.

П12 Периодическая система членистых.— М.: Изд-во ВНИРО, 2000.— 186 с. + 1 вкл.

Книга содержит подробное и последовательное описание построения периодической системы членистых — Articulata (Annelides + Arthropoda). В основе работы лежит сравнительный морфофункциональный анализ пищедобывательных аппаратов ракообразных и трилобитообразных. Выделены основные типы аппаратов, рассмотрен закономерный характер исторической преемственности между ними. Обсуждаются закономерности развития гетерономной метамерии и становление планов строения членистоногих в связи с пищедобывательной функцией.

Главный итог работы — периодическая система — представлен в виде таблицы, которая упорядочивает не только основные особенности плана строения членистых, но и пути их изменений. Анализ системы позволяет по-новому взглянуть на происхождение и филогению главных групп членистых, а также представить эволюцию как закономерный процесс.

Книга предназначена для биологов широкого профиля, а также преподавателей и студентов биологических факультетов.

Pavlov V.Ja.

P12 The Periodic System of Articulata.— М.: VNIRO Publishing, 2000.— 186 p. + 1 colored insert

The book deals with detailed and successive description of the creating the periodic system of Articulata (Annelides + Arthropoda) The comparative morphofunctional analyses of the food-gathering apparatuses of Crustacea and Trilobitmorpha are a base of the system. The main types of apparatuses are defined and natural character of historical continuity between them is discussed. The principles of heteronomous metameria development and evolution of principal plans in Arthropoda are discussed in accordance with their food-gathering function.

The main result of the work — the periodic system — is represented in the form of the table, which puts in order not only the basic peculiarities of Arthropoda plan, but also the ways in their evolution. The analysis of system permits to have a new approach to at origin and phylogeny of the main groups in Articulata, and also to present evolution as a regular process.

The book is destined for the biologists of wide type and for the teachers an students of biological faculties.

Так как основным направлением деятельности животных, в особенности низших животных, является добывание пищи, то способы добывания пищи сильнее всего и влияют на направление эволюции, в особенности на ее ранних этапах.

В.Н. Беклемишев. Проморфология

ВВЕДЕНИЕ

Одна из основных проблем теоретической биологии — построение естественной системы организмов. Под естественной системой понимают такую систему, которая отражает характер связей внутри множества составляющих ее элементов и не зависит от идейных установок исследователя. В такой системе все свойства и признаки объекта определяются его местом в системе, что делает ее прогностичной. Этим признакам, например, удовлетворяет Периодическая система элементов Д.И. Менделеева.

В свое время успех Менделеева вдохновил многих биологов на поиски подобной системы. Однако ни одна из попыток не увенчалась успехом. Среди биологических объектов отсутствует категория, подобная химическим элементам. Биологи привыкли оперировать с видами или с их признаками. Видовое же разнообразие организмов (как и признаков) настолько велико, что может быть сравнимо лишь с разнообразием химических соединений, а не элементов. Естественно, что использовать виды и/или признаки в качестве элементов периодической системы оказывается невозможно даже для небольшой таксономической группы. Поэтому до настоящего времени в качестве естественной системы рассматривается иерархическая система организмов, графическим изображением которой является родословное дерево. Иерархическая система как нельзя лучше удовлетворяет общепринятой в настоящее время теории эволюции, основанной на дивергентном принципе происхождения видов. С этим принципом, однако, не согласуется феномен параллелизма. Явление параллелизма — повторяемости признаков у видов, принадлежащих к разным таксонам, — было известно давно. Классическим примером параллелизма стало, например, описанное Ч. Дарвином сходство свойств и признаков у бархатистого и гладкокожего персиков. Однако серьезное внимание явление параллелизмов привлекло после работ Н.И. Вавилова.

Изучение параллелизмов у злаков Памира привело к открытию Н.И. Вавиловым закона гомологических рядов изменчивости. Закон указывал на существование совершенно определенных закономерностей в формообразовании и свойствах видов. По наличию ряда признаков у видов, принадлежащих к одному роду (семейству), можно предсказать сходный ряд у видов другого рода (семейства).

Сведение гомологических рядов в таблицу давало комбинативную решетку, которую некоторые авторы сравнивали с периодической системой. Однако это сходство является чисто внешним, поскольку элементы в комбинативной решетке равноценны и независимы друг от друга, в то время как система Менделеева коррелятивна.

Внимание к параллелизмам усилилось при изучении конвергентного сходства у видов, обитающих в сходных экологических условиях. Это направление привело к развитию учения о жизненных формах (экоморфах). Известно несколько систем жизненных форм, предложенных для растений и животных. Однако эти системы отражают главным образом один аспект разнообразия — экологический. По форме они представляют или те же комбинативные решетки, или иерархические древовидные системы. В последнем случае параллелизмы обнаруживаются при сравнении систем, построенных для разных таксонов.

Направление, связанное с изучением параллелизмов, нашло дальнейшее развитие в работах С.В. Мейена [1974, 1978] и Ю.В. Чайковского [1990]. В теорию классификации Мейен внес метод мероно-таксономического анализа. Исходя из того, что сравнительная анатомия классифицирует части тела как систематика — организмы, в основу анализа он ввел понятие мерона — класса частей. Мерон объединяет части (признаки) организма, сходные по строению, функциям или свойствам. Совокупность меронов образует архетип организма — его обобщенный образ. Степень выраженности мерона, например конечности, в разных таксонах может значительно различаться. У позвоночных конечности могут отсутствовать или быть представлены рудиментами, могут быть развиты хорошо или слабо; обладать разной формой и выполнять различные функции. Эти состояния мерона наблюдаются во всех пяти классах позвоночных и обра-

зуют пять параллельных рядов изменчивости. При этом в каждом из рядов наблюдается одна и та же тенденция в характере преобразования мерона. Состояния мерона, представляющие ряд изменчивости, С.В. Мейен называет рефреном.

Если в законе Н.И. Вавилова основное внимание уделялось повторности признаков у видов, принадлежащих к разным таксонам, то Мейен обратил внимание на повторность в правилах преобразования варьирующих признаков в рефренах. Как полагает Ю.В. Чайковский, рефрены упорядочивают разнообразие и являются инструментом для его познания. Изучение параллельных рядов имеет смысл только при сравнении их друг с другом. Группируя параллельные ряды, образованные каким-либо рефреном, в таблицы, можно проследить основные тенденции и закономерности в преобразовании признаков, что открывает новое направление в изучении феномена разнообразия. Ю.В. Чайковский называет это направление диатропикой. Прогностичность диатропических таблиц значительно выше, чем просто комбинативных решеток. В то же время закономерный характер преобразований признака прослеживается только в рефренах. «Два таксона могут как бы двигаться на разных этажах, но по одинаковому коридорам», — замечает Чайковский. Если рефрен представляет последовательный ряд преобразований какого-либо признака (что бывает далеко не всегда), то положение столбцов в таблице фиксируется, однако положение строк относительно друг друга остается произвольным, поскольку рефрены так же независимы и равноценны, как и отдельные признаки в гомологических рядах изменчивости. Положение строки не подчиняется каким-либо правилам преобразования и не скоррелировано с другими признаками. Если продолжить сравнение Чайковским параллельных рядов с этажами здания, можно сказать, что лестничные пролеты в таком здании отсутствуют и этажи равноценны. Такими пролетами могут быть не только коррелятивные связи, но и филогенетические. В основе же диатропических таблиц превалирует тот же принцип комбинативности.

Если в иерархической системе вследствие неравноценности признаков растворяются параллелизмы, то в комбинативных растворяются иерархия и корреляции. Разнообразие же биологических объектов включает в себя все три аспекта. Поэтому мыслимая естественная система организмов представляется как смешанная. Кроме того, если следовать В.Н. Беклемишеву, для определения естественного места организма в общей системе многообразия организмов необходимо исследовать его «... по крайней мере, с четырех точек зрения: конструктивно-морфологической, физиологической, экологической и исторической»¹. Естественная система должна отражать законы, определяющие структуру разнообразия и по большей части неизвестные нам. Эвристическая ценность Периодической системы элементов Д.И. Менделеева заключается не в том, что на ее основе были предсказаны новые элементы, а в том, что она с самого начала естественным образом упорядочивала разнообразие химических элементов. Ее естественность подтвердилась в результате дальнейших исследований строения атомов и физических закономерностей в преобразовании химических элементов. Следует отметить, что первые системы химических элементов до Менделеева были, так же как и в биологии, иерархичны.

Современная система организмов со времен Линнея остается иерархичной. Вероятно, поэтому теория эволюции со времен Дарвина не эволюционировала и современную синтетическую теорию эволюции поддерживают все те же три кита дарвинизма: наследственность, изменчивость и естественный отбор, где в основе эволюции господствует случай, а не закон.

Когда я начинал заниматься функциональной морфологией пищеводобывательных аппаратов ракообразных, я и не помышлял о построении какой-либо системы, связанной с проблемами теоретической эволюции. Главный итог моей работы — периодическая система членистых, которая сложилась сама собой. И это, на мой взгляд, является главным доказательством ее естественности.

В моей системе элементами с самого начала стали морфофункциональные схемы, отображающие план строения ракообразных. Как и Периодическая система элементов Д.И. Менделеева, система членистых представлена в виде таблицы, где каждая ячейка образуется пересечением рядов и столбцов и содержит в себе не более одной морфофункциональной схемы.

Сначала в таблице были представлены только морфофункциональные схемы главных групп ракообразных. Они располагались в трех рядах, соответствующих сложности пищеводобывательных аппаратов, и девяти столбцах. В самом нижнем ряду оказались морфофункциональные схемы низших раков. Уже в таком виде таблица давала возможность проследить основные закономерности при переходе от одной морфофункциональной схемы к другой по вертикали

¹ Беклемишев В.Н. Проморфология. — М.: Наука, 1964. — Т. 1. — С. 8

или горизонтали. Это открывало возможности для корректирования морфофункциональных схем. В частности, жесткая логика системы заставила меня пересмотреть принципы работы фильтрационных аппаратов низших раков и позволила выявить принципиально новую схему фильтрации. В соответствии с ней были перестроены и морфофункциональные схемы планов строения большинства низших раков. Логика перестроек по мере усложнения пищедобывательных аппаратов и планов строения ракообразных выводилась одновременно с построением системы. А сама система развивалась по мере уточнения представлений о морфогенезе и функциях пищедобывательных аппаратов и общем плане строения ракообразных. В какой-то момент инициатива почти полностью перешла к системе. Это случилось после того, как я, используя закономерности в перестройках планов строения ракообразных от верхнего к нижнему ряду, построил четвертый, самый нижний ряд морфофункциональных схем и попытался найти соответствующие им формы. Но ни одна из этих схем не соответствовала плану строения известных мне современных групп ракообразных. Среди ископаемых ракообразных, насколько мне было известно, таких форм также не существовало, по инерционности мышления я представлял их только как ракообразных.

Испытав некоторое разочарование по поводу прогностических свойств системы, я занялся анализом таблицы. Эта работа несколько раз заставляла меня возвращаться к морфофункциональным схемам, как я считал, гипотетических ракообразных. К этому времени, благодаря сравнительному анализу планов строения ракообразных, я уже мог представить не только план строения, но и внешний вид моих гипотетических форм. И вот, просматривая "INVERTEBRATA FOSSILS" [Moog et al., 1952], я натолкнулся на рисунки и описание псевдокрустачей и поразился, насколько эти членистоногие соответствовали моим представлениям о тех гипотетических ракообразных, морфофункциональные схемы которых я построил. Нужно сказать, что план строения этих примитивных артропод настолько прост, что мне фактически не пришлось корректировать мои морфофункциональные схемы. Так я вышел на трилобитообразных и трилобитов, а затем на аннелид. Любопытно, что та же самая инертность мышления не позволила мне сразу выйти на трахейных, морфофункциональные схемы которых я построил в процессе дальнейшего анализа системы. После выхода на трахейных членистоногих таблица приобрела законченный вид.

Один из основных выводов работы заключается в том, что в эволюции типа членистых лежит эволюция пищедобывательных аппаратов. В процессе совершенствования способов питания происходят закономерные перестройки плана строения пищедобывательных аппаратов членистых. В соответствии с этими перестройками также закономерно меняется и общий план строения членистых и осуществляется переход на новый уровень организации. Таким образом, построение периодической системы стало возможным после всестороннего исследования пищедобывательной функции и ревизии ранее сложившихся представлений о функциональной морфологии пищедобывательных аппаратов водных членистоногих. В связи с этим описание функциональной морфологии пищедобывательных аппаратов составляет основную часть содержания монографии (главы I—III). Эта часть является доказательством и обоснованием системы, поскольку в ней приводятся способы построения и описание каждого из элементов периодической системы. Глава четвертая дает представление об основном принципе построения системы на примере ракообразных. В работе она является ключевой к построению общей периодической системы членистых. Наконец последние три главы представляют завершение и анализ системы.

Я надеюсь, что периодическая система членистых станет для многих специалистов по членистоногим инструментом для анализа путей и направлений в эволюции членистых. Мне она помогла разобраться с наиболее трудными проблемами эволюции ракообразных. Под влиянием системы я во многом изменил свои взгляды на эволюцию не только членистых, но и в целом на эволюцию живой природы. И, как мне кажется, главный вывод, который можно сделать из анализа периодической системы членистых, заключается в том, что эволюция есть закономерный процесс.

В заключение я должен сказать, что моя система не лишена недостатков и не закрыта для критики. Следует, однако, учесть, что это первый опыт в построении подобных систем и что решение возникающих в связи с этим проблем требует заинтересованности и коллективных усилий.

ГЛАВА I

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал

Материалом для работы послужили результаты морфофункционального анализа свободноживущих ракообразных из отрядов: Anostraca, Euphyllopoda [Notostraca, Conchostraca], Cladocera, Ostracoda, Copepoda, Leptostraca, Mysidacea, Amphipoda, Cumacea, Isopoda, Euphausiacea, Decapoda. Основную часть работы составляет морфофункциональный анализ пищедобывательных аппаратов ракообразных фильтраторов.

Специальные наблюдения за функционированием пищедобывательных аппаратов в аквариальных условиях проведены на следующих видах: *Artemia salina*, *Triops concoloriformis*, *Lepidurus apus*, *Syzicus tetracerus*, *Daphnia magna*, *D. pulex*, *Penilia avirostris*, *Calanus helgolandicus*, *Diaptomus glacialis*, *Cyclops* sp., *Mysis* sp., *Mesidotea entomon*, *Gammarus* sp., *Paratemisto gaudichaudii*, *Euphausia superba*, *E. valentini*, *Peneus semisulcatus*, *Macrobrachium asperulum* — и личинках некоторых из этих ракообразных на всех стадиях развития (nauplius, metanauplius, calyptopis, furcilia, zoea, mysis, copepodites). Живые ракообразные добывались во время экскурсий на водоемы Подмосковья и в морских экспедициях, участником которых я был. Этим объясняется странный набор перечисленных выше видов. В действительности список ракообразных, которых мне удалось наблюдать и в аквариальных условиях, и непосредственно под водой, значительно больше. Эти наблюдения не были целенаправленными и были вызваны обычным интересом биолога к жизни и особенностям поведения обитателей подводного мира.

Методика проведения морфофункционального анализа пищедобывательных аппаратов (ПА)

Арсенал приемов, способов и технических средств, используемый при изучении пищедобывательных аппаратов ракообразных, довольно разнообразен. Однако какой-то единой методики при проведении подобного рода исследований нет. Я использовал наиболее распространенные методы, что позволяло сравнивать полученные данные с результатами аналогичных исследований. Наиболее распространенные приемы заимствованы мной из работ Вышкварцевой [1977], Петипа [1967а, б], Беркеса [Berkes, 1975], Кэннона [Cannon, 1927, 1928, 1933, 1935], Кэннона и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927, 1929], Голда [Gould, 1966], Шторха [Storch, 1924, 1925].

В то же время для решения некоторых спорных вопросов я применил несколько новых методов: изучение гидродинамического следа, использование живых и механических моделей, контактный способ нанесения туши, использовал разнообразные способы ограничения свободы рачков и их конечностей и т.д.

Как правило, анализ проходил по одной схеме и в несколько этапов.

Первый этап — анализ поведения, при этом преследовались две цели:

- выявление стереотипа поведения и выделение в цепи поведенческих актов тех из них, которые связаны с захватом, манипуляцией, обработкой и поглощением пищи;
- выяснение способов захвата и выяснение состава конечностей и придатков тела, входящих в пищедобывательный аппарат.

Второй этап — морфологический анализ.

На фиксированном материале проводилось тщательное изучение взаиморасположения, строения и вооружения конечностей и других придатков тела, имеющих отношение к пищедобыванию. Определялись морфологические связи, объединяющие отдельные конечности и придатки тела в конструктивные элементы пищедобывательного аппарата. Такое изучение дает возможность представить пищеварительный аппарат как единое конструктивное целое, выявить главные связи между отдельными структурами и элементами и получить в первом приближении представление об их функции.

Третий этап — функциональный анализ.

На живом материале проводились исследования функций конечностей и придатков тела, принимающих участие в пищедобывании. Выявлялись функциональные связи и характер взаимодействия между отдельными конструктивными элементами, их роль и значение в процессе питания.

Четвертый этап — построение морфофункциональных схем пищедобывательных аппаратов, сравнительный анализ и выделение основных типов, построение морфофункциональных схем, отражающих планы строения основных типов пищедобывательных ап-

паратив. Сравнительный анализ планов строения и окончательная корректировка морфо-функциональных схем.

На каждом из этапов использовалась своя методика.

Методика изучения пищедобывательного поведения

За редким исключением свободноживущие ракообразные недоступны для наблюдений в естественных условиях. Поэтому основным способом изучения является визуальное наблюдение за рачками в аквариальных условиях. Для работы я брал плоские стеклянные емкости. Размеры и объем аквариумов подбирали в зависимости от размеров и характера двигательной активности ракообразных, так чтобы они обеспечивали максимально возможную свободу животным и были удобны для наблюдения. Подсветка предпочиталась естественная, верхняя. В некоторых случаях я использовал боковое и нижнее освещение.

Работу начинал после адаптации рачков к условиям наблюдений.

Непрерывность наблюдения является одним из наиболее важных условий, т.к. позволяет самому наблюдателю адаптироваться к особенностям поведенческих актов животных. Вторым необходимым условием является длительность наблюдения. Это условие исключает пропуск редко проходящего акта. В норме наблюдение проводилось до тех пор, пока возможности визуального наблюдения при данных условиях не исчерпывались до конца. Затем условия наблюдения менялись. Вносился другой вид корма, менялся размер пищевых частиц или организмов. Предлагался корм во взвешенном или осажденном состоянии, дисперсный или агрегированный, живой или обездвиженный. Ограничивалась свобода передвижения, изменялась подсветка, объем, форма аквариума и т.д.

Методика проведения морфологического анализа ПА

Для этого анализа я брал рачков, фиксированных 2–4%-ным формалином, или умерщвленных по методу Голда постепенным нагреванием [Gauld, 1966]. В последнем случае положение их конечностей отражало разные фазы двигательной активности. Подбирая серии из нескольких рачков, можно установить последовательность совершения двигательного акта.

Первоначально я проводил внешний осмотр рачка, отмечая взаиморасположение конечностей и их придатков, расположение вооружения и т.д., делал схематический рисунок. Затем рассекал объект по сагиттальной плоскости, производил осмотр и изготавливал схематический или полный рисунок. Затем на другом рачке проводил серию межсегментальных сечений. Фрагменты осматривал и зарисовывал, зарисовывал также временные препараты, изготовленные из отпрепарированных конечностей. После этого производил множественные поперечные сечения конечностей, последовательно зарисовывая фрагменты и вооружение. Метод множественных сечений дает возможность определения трехмерного изображения формы. Обычный рисунок двухмерный, и на основании его нельзя судить, например, о роли максиллы в общей конструкции пищедобывательного аппарата, тем более представить ее в качестве конструктивного элемента. Анализ заканчивался составлением подробной схемы. При проведении морфологического анализа использованы микроскопы МБС-1 и МБИ-3, масштабная сетка и иногда рисовальные аппараты.

Методика функционального анализа ПА

Так же как и при изучении поведения, основным способом исследования функциональных аспектов пищедобывательного аппарата является визуальное наблюдение за работой и взаимодействием структур и элементов, ответственных за захват, манипуляцию, обработку и поглощение пищи. Дифференцированный захват наблюдают в небольших стеклянных емкостях, обеспечивающих исполнение двигательных актов, предшествующих захвату. При изучении фильтрационного способа питания возможно большее ограничение свободы, вплоть до закрепления рачка тем или иным способом. Техника и способ фиксации зависят от размера рачка и целей наблюдения. Чаще всего рачков помещают в емкости, соизмеримые с величиной рачка и предельно ограничивающие свободу перемещения, но обеспечивающие свободу фильтрации. Для выяснения некоторых деталей функционирования конечностей рачка более или менее жестко фиксируют на субстрате. В этом случае объем сосуда должен удовлетворять лишь удобству наблюдения и эксперимента.

При изучении фильтрационных аппаратов важно проследить не только характер движения и взаимодействие конечностей и придатков тела, образующих фильтрационный и гидрокинетический механизмы, но и выявить сложную систему течений, индукци-

руемую рачком. Визуализация токов воды осуществляется с помощью частиц, взвешенных в воде, или красителей. В качестве первых используются одноклеточные водоросли, детрит, служащие в естественных условиях кормом для данного вида: съедобные, но искусственно приготовленные частицы или частицы несъедобные, но удобные для наблюдений. В качестве последних используют микроскопические шарики полистирола, частички растворенной глины и т.д. В своей работе я чаще всего использовал тушь и частицы чая. Чай растирал в ступке до порошкообразного состояния, заваривал и процеживал через газ № 61. Частицы, прошедшие через газ, отстаивались, вода сливалась, а осадок использовался для визуализации. С помощью микропипетки с тонко оттянутым концом тушь или чайки вносились микродозами в различные точки около рачка и по траектории частиц или следам размыва определялось направление токов воды и характер движения конечностей.

Для выяснения особенностей гидродинамического поля я прослеживал отдельные частицы, траекторию которых наносил на планшет с изображением рачка, фильтрационного аппарата или отдельных его элементов. После серии наблюдений такой планшет позволял установить не только общую систему токов, но и характер отдельных течений, которые при обычном способе наблюдения не выявлялись.

Большие трудности возникали при наблюдении быстропротекающих процессов. Такие процессы можно сделать доступными для визуального наблюдения, снижая температуру, наркотизируя рачков, повышая концентрацию частиц и т.д.

Я использовал методы охлаждения среды и повышения концентрации частиц. В некоторых случаях я пользовался следующим приемом. В чашку Петри или стеклянные трубки с водой осторожно вносил тушь. После того как тушь оседала и растекалась по дну тонким слоем, в сосуд помещался рачок. Проплывая вблизи дна, рачок оставлял характерную цепочку следов (гидродинамический след). В местах соприкосновения конечности с дном пленка туши срывается и задерживается в толще воды. Образуется объемный отпечаток, позволяющий определить амплитуду и направление удара конечности. Подсчитав число отпечатков в цепочке, замерив длину пробега и зная скорость движения рачка, легко определить частоту ударов конечности в единицу времени. Другой способ получения гидродинамического следа заключался в том, что мелкого рачка помещали в тонкую каплю воды и вносили небольшую порцию туши. Движение конечностей рачка индуцировали гидродинамическое поле по всей капле, а тушь проявляла линии тока. Этот метод хорош при наблюдениях за личинками ракообразных на ранних стадиях развития (науплиусы, зоэа, каалиптописы).

Хорошие результаты дает также метод контактного нанесения туши. Он основан на том, что даже при больших скоростях движения рачка или конечности в непосредственной близости к покровам всегда имеется тонкий слой (пленка), где вода неподвижна. Микродоза туши, внесенная в этот слой, размывается очень медленно, образуя тонкие струйки и проявляя токи, которые обычным способом не регистрируются. Этот метод я использовал, в частности, для обнаружения токов, индуцируемых листовидной конечностью жаброногов. Тушь наносилась в различные места конечности и около нее на покровы тела. Токи регистрировались на планшете.

Для уточнения характера токов, возникающих при работе гидрокинетического и фильтрационного механизмов, я использовал в некоторых случаях микро- и макромоде-

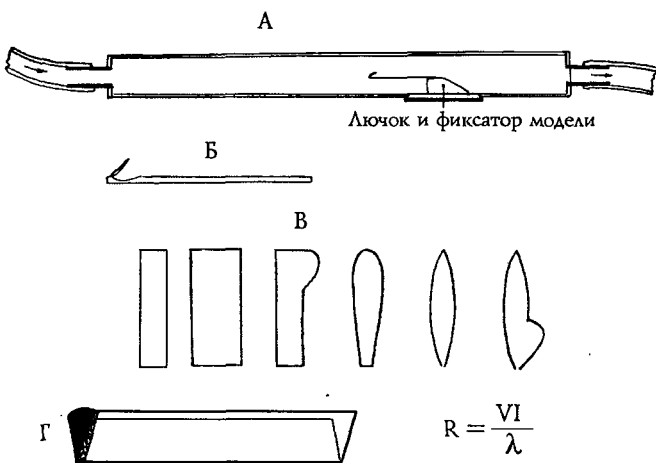


Рис. 1. Гидродинамическая трубка и некоторые модели: А — способ крепления модели в гидродинамической трубке; Б — одна из моделей верхней губы; В — стендовые модели конечностей; Г — одна из моделей фильтрационной камеры

ли, имитирующие работу конечностей и отдельных конструктивных элементов пищедобывательного аппарата. Модели изготавливались из пластика и пластилина. Для испытания микромоделей была изготовлена квадратная гидродинамическая трубка, снабженная люком, к крышке которого крепились модели (рис. 1). Модели располагались в геометрическом центре поперечного сечения. Скорость водотока регулировалась с помощью винтовых зажимов на резиновом подводящем шланге. Минимальная скорость водотока по центру трубки составляла 0,2 см/с. Устойчивый ламинарный поток в трубке сохранялся до скорости водотока 5 см/с. Визуализация тока осуществлялась тем же методом, что и при наблюдении живых рачков.

Тужь впрыскивалась шприцем в подводящий шланг на входе в трубку. Мелко протертыми чаинками заправляли бачок, питающий гидродинамическую трубку. Скорость водотока определяли, замеряя несколько раз время прохождения частиц через трубку от одного конца до другого.

В гидродинамической трубке были изучены характер обтекания верхней губы у науплиуса и ее модели, а также характер токов в модели фильтрационной камеры жаброноглов. Модель фильтрационной камеры была изготовлена в натуральную величину из двух узких пластин, вырезанных из покровных стекол и склеенных под углом друг к другу. Модель верхней губы изготавливали из оргстекла. Сначала вырезалась пластинка, по толщине и ширине соответствующая телу науплиуса. Затем под бинокляром при большом увеличении микрорезцом делался косой, почти горизонтальный надрез. Подрезанный пласт приподнимался и обрабатывался до придания ему размеров и формы губы. Минимальный размер одной из наиболее удачных моделей составлял по высоте 200 мкм, т.е. соответствовал размерам губы у метанауплиуса с размером 1,7 мм на стадии появления зачатков первых четырех пар грудных конечностей.

Модели помещались в гидродинамическую трубку по центру. Постепенно открывая зажим подающей трубки, медленно увеличивали скорость водотока. При появлении первых признаков возникновения токов, индуцируемых моделью, скорость водотока больше не увеличивали. Производили замер скорости водотока и наблюдали характер обтекания модели, зарисовывая траектории частиц на планшете. Затем немного увеличивали скорость водотока и снова производили замер скорости и зарисовку. Цикл наблюдений заканчивался после того, как устанавливалась постоянная система токов, индуцируемая моделью. После нескольких циклов вычислялась средняя скорость водотока на каждом из этапов цикла. Значение числа Рейнольдса вычисляли по формуле (см. рис. 1).

Аналогичные опыты были проделаны на макромоделях, размер которых в 4–8 раз превосходил величину исследуемых структур. Макромодели испытывали в ванной 50 × 150 см. Ванну заполняли до верха водой. С помощью распылителя, опущенного у края ванны, в ней создавалась замкнутая циркуляция в поверхностном слое. Скорость движения токов регулировалась краном. На другой стороне ванны укреплялся держатель моделей. Такая установка не обеспечивала полной ламинарности потока, но, поскольку величина моделей значительно превышала размер отдельных микровихрей в потоке, поток считали ламинарным.

Для моделей, имитирующих работу конечностей, был изготовлен небольшой стенд с электрическим приводом. Модель вставляли в держатель, сидящий на оси. Нижний конец держателя располагался между витками шнека. При вращении шнека пятка держателя отклонялась и после прохождения очередного витка возвращалась в исходное положение пружиной (имитация гребка). Частота ударов регулировалась изменением скорости вращения шнека.

Кроме механических моделей я в некоторых случаях использовал живые модели. Поясню, что это такое. Например, функцию псевдоэкзоподита максилл эвфаузиид установить достаточно просто, наблюдая его вибрацию и визуализируя токи, выходящие из района его действия. Однако характер обтекания пластинки экзоподита максилл из-за его полускрытого расположения невозможно исследовать. Механическую модель вибрирующего экзоподита в натуральную величину изготовить без специальных навыков невозможно. В то же время у других животных имеются аналогичные структуры. Так, жабры личинок некоторых видов поденок чрезвычайно сходны с экзоподитом максилл эвфаузиид по форме и функциям и совершают аналогичные колебания. Поскольку жабры распадаются открыто, они могут послужить в качестве живой модели. Жаберный аппарат *Siphonura lineatus* является идеальной аналоговой моделью гидрокинетического механизма некоторых фильтраторов.

Завершающим этапом было построение морфофункциональной схемы. Первой степенью схематизации в сравнительной анатомии является схематический рисунок, выполненный по определенным канонам. Степень схематизации в некоторых случаях достигает такого уровня, что на основании схемы уже невозможно представить, как же выглядит орган в действительности. Такие схемы чрезвычайно удобны для выяснения самых коренных отличий или сходства изучаемых органов, систем или аппаратов. Однако такие схемы применяются крайне редко. Напротив, в сравнительной физиологии схематизация предельна. Поэтому соединение морфологических и функциональных особенностей в одной схеме представляет значительные трудности. Основным требованием при создании морфофункциональной схемы является простота чтения при максимальной емкости. Этого можно достигнуть, полностью оторвавшись от формы и масштабной топографии в морфологии и зашифровывая функцию соответствующими символами.

В схеме с помощью символов зашифровывается как можно больше особенностей конструкции аппарата в целом, строения и функций отдельных элементов вплоть до строения отдельных щетинок, представляющих вооружение конечностей и придатков, составляющих аппарат. Только после построения морфофункциональной схемы проводился анализ литературных данных. По этим данным строилась аналогичная морфофункциональная схема и проводился сравнительный анализ обеих схем. После соответствующей корректировки строилась подробная окончательная морфофункциональная схема.

Эти схемы и служили для сравнительного анализа. В общей сложности было построено более ста схем, характеризующих пищеводобывательные аппараты различных видов ракообразных. В работе приводятся значительно облегченные схемы, отражающие более или менее подробный план строения.

При изучении механизма питания фильтраторов часто применяется высокоскоростная киносъемка [Poulet, Marsot, 1978; Alcaraz et al., 1980; Prise et al., 1983; Prise, 1984]. Основным результатом этих работ является уточнение характера движения конечностей, индуцирующих гидродинамическое поле. Сравнение этих результатов с результатами визуальных наблюдений [Cannon and Manton, 1927; Cannon, 1928a, b; Gauld, 1966; Петипа, 1967a; Вышкварцева, 1977] показало возможность получения идентичных данных с помощью приемов, разработанных этими авторами. В связи с тем, что скоростная киносъемка требует специальных технических навыков и, главное, расшифровка кинограмм не исключает ошибок в интерпретации результатов, я ограничился применением обычных методов.

ГЛАВА II

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ РАКООБРАЗНЫХ

Супермаксиллярный фильтрационный аппарат (СМФА)

Термин “пищедобывательный аппарат” в сравнительной анатомии употребляется крайне редко. Это связано с тем, что сам организм в целом можно рассматривать как “пищедобывательный аппарат”, поскольку пищедобывание есть основная функция любого организма.

Под пищедобывательным аппаратом я понимаю совокупность органов и придатков тела членистоногого, совместно участвующих в захвате, манипуляциях и обработке пищевого объекта и образующих единое конструктивное целое. При этом не важно, выполняет ли данный орган одновременно с пищедобывательной функцией и какую-либо другую функцию, например локомоторную. Так, конечности многих низших ракообразных выполняют одновременно фильтрационную, локомоторную и дыхательную функции. В то же время у копепод работа фильтрационного аппарата приводит к перемещению рачка. Локомоторный аппарат во время фильтрации не функционирует.

По способу добывания пищи ракообразные грубо делятся на фильтраторов, ловцов, собирателей, обскребывателей и т.д. Если рассматривать конструктивные особенности пищедобывательных аппаратов, то наибольшие различия обнаруживаются между фильтраторами и остальными группами. Фильтраторы добывают пищу, используя искусственные или естественные токи воды, из которых они отцеживают с помощью своеобразных фильтров взвешенные в воде пищевые частицы. В основе конструкции пищедобывательных аппаратов, свойственных другим группам ракообразных, лежит механизм, работающий по принципу клешней или щипцов. В соответствии с этим я различаю два механизма захвата пищи — фильтрационный и грасперный (от английского *grasp* — схватывать, зажимать). В конструкции пищедобывательных аппаратов многих ракообразных могут быть обнаружены оба механизма. В таком случае выделяются фильтрационный и грасперный отделы.

Фильтрационный способ захвата пищи ракообразными, по мнению большинства, первичен по отношению к грасперному, хотя имеется и противоположная точка зрения. Среди высших ракообразных имеются также формы, вторично освоившие фильтрационный способ питания.

Все же представляется логичным отправной точкой исследований взять морфофункциональный анализ фильтрационных аппаратов.

Пищедобывательный аппарат эвфаузиид

Эвфаузииды относятся к высшим ракам *Malacostraca* — к надотряду *Eucarida* и отряду *Euphausiacea*.

Эвфаузииды широко распространены по всему Мировому океану. Некоторые виды, как, например, *Euphausia superba*, обитающие в высоких широтах, образуют громадные приповерхностные скопления, на которых откармливаются гиганты моря — киты, многочисленные рыбы и птицы. В свою очередь, *Euphausia superba* и некоторые другие виды используются промыслом и служат сырьем для получения высококачественных белков.

По внешнему виду эвфаузииды напоминают креветок и визуально отличаются от них открытым расположением жабр, так как жаберная полость у эвфаузиид отсутствует. У эвфаузиид отсутствуют также характерные для креветок клешненосные конечности. Поэтому способы добывания пищи эвфаузидами во многом отличаются от способов добывания пищи креветками.

Многие эвфаузииды всеядны. Но есть среди них и облигатные хищники. У большинства же массовых видов эвфаузиид преобладает фильтрационный способ питания, и основной пищей для них служит фитопланктон. Фильтрационный аппарат эвфаузиид хорошо приспособлен для этого. Наиболее совершенным фильтрационным аппаратом обладает *E. superba*, способная отфильтровывать не только диатомовых, но и мелких жгутиконосцев с размерами в 1–2 мкм. В то же время *E. superba*, как и другие фильтраторы из эвфаузиид, может отфильтровывать мелкий зоопланктон и производить дифференцированный захват более крупной добычи, сравнимой с ней по размерам. Возможно, что совер-

шенный пищеводобывательный аппарат этой эвфаузииды — один из главных факторов, обеспечивающих поддержание высокой численности.

Пищедобывательный аппарат эвфаузиид изучали многие. Тем не менее сведения о конструктивных и функциональных особенностях аппарата эвфаузиид в целом изобилуют противоречиями. Прежде всего это относится к способу фильтрации и строению так называемой “food basket” — “пищевой корзинки”, или фильтрационной камеры рачков. Последняя формируется за счет эндоподитов грудных конечностей (торакопод) и их сеталяного вооружения. Первые наблюдения за эвфаузиидами [Lebour, 1924; Macdonald, 1927] показали, что токи воды, приносящие пищу в фильтрационную камеру, входят в нее сзади через ромбовидную щель между эндоподитами последней пары торакопод. Соответственно ток воды в камере направлен вперед, т.е. против обтекающих рачка токов. Таким образом, фильтрация носит активный характер, т.к. впереднаправленный водоток предполагает наличие специального вододвигательного (гидрокинетического) механизма. Однако позднее Беркли, изучая содержимое желудков и наблюдая рачков в аквариальных условиях, пришел к выводу о пассивной фильтрации [Barkley, 1940].

По его мнению, фильтрационная камера закрыта со всех сторон. При плавании рачков обтекающие их токи входят в камеру спереди (рис. 2). При этом редкий фильтр, образованный вооружением дистальных члеников эндоподитов, пропускает в камеру лишь мелкие, не более 40 мкм, пищевые частицы. Более крупные частицы задерживаются и отбрасываются. Мелкие клетки, попавшие внутрь камеры, оседают на частом фильтре проксимальных члеников торакопод. Следовательно, фильтрация, по Беркли, пассивна, т.к. указанное им направление пищевого водотока совпадает с направлением обтекающих рачка токов, что не требует специального гидрокинетического механизма. Однако в этом случае необходим механизм для снятия частиц с фильтра и подачи их ко рту. По Беркли, фильтрат снимается специальными щетинками, расположенными по внутреннему краю эндоподитов. Вооружение переднего эндоподита счесывает пищевые частицы с фильтра расположенного за ним эндоподита. Таким образом, частицы достигают рта. Правда, Кэннон и Мэнтон полагают, что и в случае активного способа фильтрации необходим механизм для снятия частиц с фильтра. Наличие такого механизма, по их мнению, является одним из основных признаков фильтрационного аппарата, свойственного настоящим фильтраторам [Cannon and Manton, 1927]. Наблюдения Л.А. Пономаревой за охотоморскими эвфаузиидами и вслед за тем мои наблюдения за *E. superba* подтвердили точку зрения на активный характер фильтрации; при этом было обнаружено, что транспортировка пищевых частиц ко рту осуществляется токами воды [Пономарева, 1963; Павлов, 1969, 1971]. Схема работы фильтрационного аппарата, предложенная Мошлиным, в целом совпадает с представлениями Кэннона и Мэнтон [Cannon and Manton, 1928; Mauchline, 1967; Mauchline and Fisher, 1969]. Необходимо отметить, однако, что эти исследователи не изучали фильтрационный аппарат эвфаузиид и о его работе судили по аналогии с работой фильтрационного аппарата мизид. По Мошлину, у эвфаузиид в фильтрации принимают участие только передние пары торакопод, а не все. Этим его схема отличается от остальных схем фильтрации. Беркес объединил схему Кэннона и Мэнтон для мизид со схемой Беркли для эвфаузиид, создав синтетическую модель [Berkes, 1975]. Одним

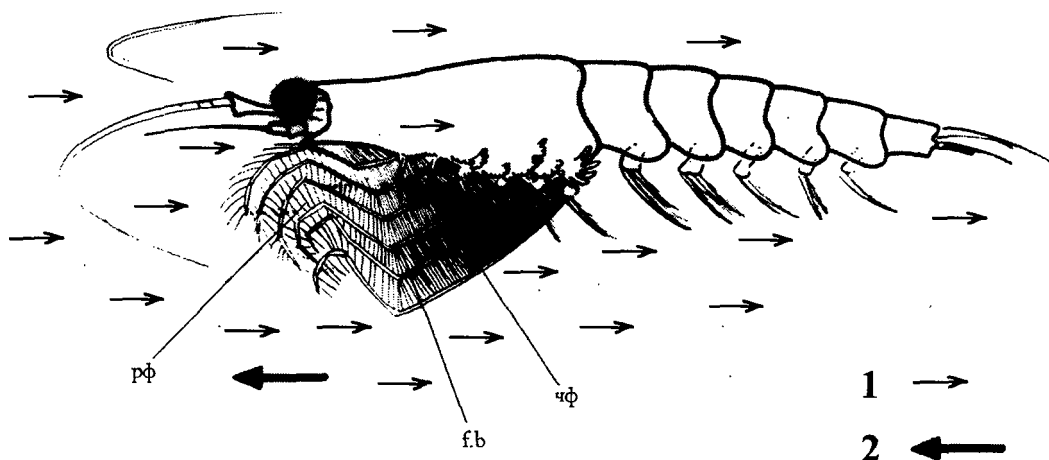


Рис. 2. Способ фильтрации эвфаузиид по описанию из Беркли [Barkley, 1940]:
fb — пищевая корзинка (“food basket”); рф — редкий фильтр; чф — частый фильтр; 1 — обтекающие токи;
2 — направление движения рачка

из серьезных недостатков данной схемы, как и представлений Мошлина, является сведение двух разных типов фильтрационных аппаратов в один. Так, эндоподиты мизид лишены настоящего фильтрационного вооружения, подобного таковому эвфаузиид, и поэтому "food basket" мизид не может рассматриваться как фильтрационная камера. Сходство между "food basket" мизид и эвфаузиид, как мы увидим далее, является поверхностным.

Имеются серьезные разногласия и относительно механизма возбуждения фильтрационных токов (гидрокинетического механизма). Беркли вообще отрицает наличие такого механизма, Л.А. Пономарева [1963] предположила, что токи, приносящие пищу, индуцируются, помимо прочего, и плеоподами. Кэннон и Мэнтон, а вслед за ними Мошлин и Беркес считали, что фильтрационные токи индуцируются максиллами и максиллипедами, а также экзоподитами торакопод. Вращение экзоподитов гонит воду к их основанию и направляет ее между основаниями торакопод второй пары в фильтрационную камеру и затем вперед. В 1981 г. мной была создана морфофункциональная схема пищедобывательного аппарата эвфаузиид и представлена на IV гидробиологическом съезде [Павлов, 1981]. В этой схеме, как и у Кэннона и Мэнтон, в индуцировании токов принимали участие максиллы и экзоподиты. Однако характер работы экзоподитов был пересмотрен (см. ниже). Кроме того, в состав гидрокинетического механизма помимо экзитов максилл и торакопод мной были включены скафоцериты второй пары антенн [Павлов, 1981].

В 1983 г. появилась еще одна схема функционирования пищедобывательного аппарата, основанная на наблюдениях за *E. superba* в аквариальных условиях [Hamner et al., 1983]. Согласно этой схеме, "корзинка" открыта сзади и вода свободно проникает в нее. Фильтрация осуществляется изменением объема "корзинки". Фильтрационные токи возникают в момент сжатия ее стенок, в результате чего вода продавливается через фильтры. Изменение объема происходит 1–5 раз в секунду. Из данной схемы не ясно, почему при сокращении объема камеры вода выжимается через фильтры, а не уходит назад через открытый вход.

Из всего вышеизложенного видно, насколько запутаны и противоречивы сведения о работе фильтрационного аппарата эвфаузиид. Как мне кажется, основной причиной разногласий послужило отсутствие четких представлений о строении аппарата и функциях составляющих его конструктивных элементов. Кроме того, отрицательную роль сыграла, можно сказать, роковая ошибка Кэннона и Мэнтон в определении направления тока воды индуцируемого экзоподитами мизид. Эта ошибка вошла во все работы более поздних авторов и самым удивительным образом повлияла как на их собственные представления о работе фильтрационных аппаратов, так и на представления других исследователей.

Все эти разногласия заставляют меня дать наиболее полное описание результатов морфофункционального анализа пищедобывательных аппаратов эвфаузиид. Ниже излагаются основные результаты этого анализа:

Типы двигательной активности эвфаузиид

Наблюдения за *E. superba* в аквариуме позволили установить несколько типов двигательной активности рачков. Два из них связаны с избеганием опасности и заключаются в быстром, почти скачкообразном перемещении рачка с помощью плеопод или резких ударов абдомена. Торакоподы при этом не функционируют. Они вытянуты вперед и тесно прижаты к тораксу. В момент скачка положение торакопод определить невозможно. Но сразу после остановки видно, что тесно сложенные торакоподы распускаются и объем "корзинки" увеличивается. Оба типа никак не связаны с пищедобыванием.

Третий тип двигательной активности заключается в том, что рачок, перемещаясь с помощью плеопод, то и дело разводит торакоподы в стороны и снова их сводит, как бы ощупывая воду впереди себя. Таким образом, они захватывают отдельные крупные частицы. По наблюдениям Хамнера, рачки могут соскабливать водоросли со льда, пользуясь вооружением дактилусов передних торакопод [Hamner et al., 1983]. Многие виды, даже такие фильтраторы, как *E. superba* и *E. pacifica*, судя по содержимому желудков, способны захватывать и живых зоопланктеров. Захват живой добычи производится так же, как и захват отдельных пищевых частиц. В желудках *E. superba* я находил остатки копепоид, фрагменты мускульных тканей эвфаузиид и их конечностей. В содержимом желудков довольно часто встречаются омматидии. Обычны также обрывки личинных шкурочек самой *E. superba*.

Захваченная торакоподами добыча подается на максиллы, где фиксируется соответствующим вооружением. В фиксации принимает участие и мандибулярный шуприк. В зависимости от характера пищи она или сразу подается в ротовой отдел, или предварительно обрабатывается максиллами и подается по частям. Мелкая живая добыча, попадая в максиллярный отдел, прокусывается инцизивными отростками и высасывается [Понома-

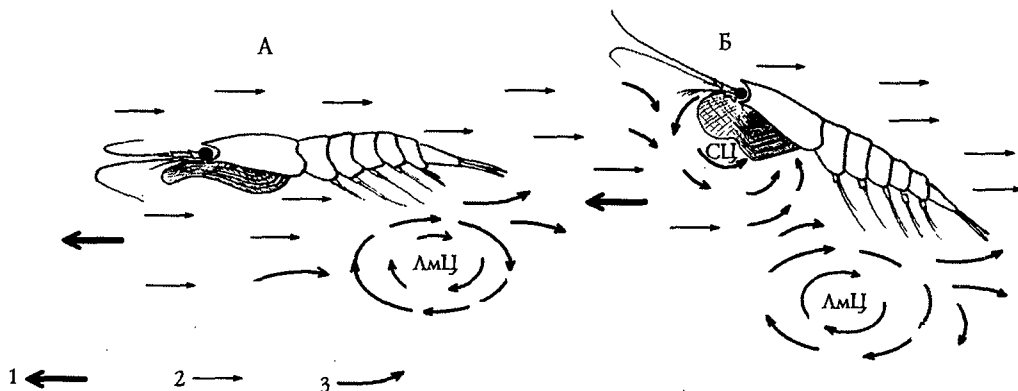


Рис. 3. Эвфаузииды при свободном плавании (А) и во время фильтрации (Б): ЛМЦ — локomotorная и СЦ — сагиттальная циркуляции; 1 — направление движения рачка; 2 — обтекающие токи воды; 3 — индуцируемые токи

рева, 1963; Павлов, 1969, 1972, 1976, 1988а; Nemoto 1967; Berkes, 1975]. Описания способов дифференцированного захвата различными авторами в целом весьма сходны.

Четвертый тип — “свободное плавание” с помощью плеопод (рис. 3).

Свободным я его называю потому, что в это время рачок не питается и, кроме того, его движения не зависят от других рачков (последнее имеет место в стае). Тораклоподы рачков при свободном плавании хотя и вытянуты вперед, но прижаты к тораксу не обязательно плотно, и “корзинка” может иметь какой-то объем. Но она со всех сторон закрыта. Хотя рачки могут плыть под любым углом к горизонтали, продольная ось тела и направление движения при свободном плавании совпадают. При свободном плавании обтекающие рачка токи, казалось бы, могут войти в “корзинку” через редкий фильтр фильтрационной поверхности, как это описывает Беркли (см. рис. 3). Однако, по моим наблюдениям, сколько-нибудь заметной концентрации водорослей в “корзинке” при свободном плавании не происходит. Это было выяснено следующим образом.

Перед опытом рачка содержали на свету в литровой банке с отфильтрованной морской водой. В таких условиях рачки стремятся уйти на глубину и большую часть времени находятся у дна, стараясь преодолеть это препятствие. Но иногда они несколько минут проводят в толще воды, плавая в разных направлениях. Если в это время на их пути создать с помощью сифона густое облако из частиц мелкопротертого чая, то рачки спокойно проплывают сквозь него. К такой взвеси они относятся совершенно индифферентно. Визуальные наблюдения и осмотр содержимого корзинки показывают, что частицы чая не проникают внутрь нее. Очевидно, это связано с тем, что даже редкий фильтр при скорости, характерной для свободного плавания, непроницаем для обтекающих рачка токов. Эти соображения подтверждаются наблюдениями Хамнера, который вводил в “корзинку” свободноплавающих рачков краситель и обнаружил, что сама по себе вода не может ни войти, ни выйти из “корзинки” [Hamner et al., 1983]. Хорошо известно также, что щетинки на плавательных конечностях ракообразных во время гребного удара не пропускают воду. В то же время тушь, по моим наблюдениям, свободно проникает через несколько фильтров сложной “корзинки” у обездвиженных рачков.

Пятый тип двигательной активности связан с захватом мелких пищевых частиц путем фильтрации. Фильтрующего рачка легко узнать по замедленному скользящему движению, напоминающему скольжение копепод при фильтрации, описанному многими авторами [Cannon, 1924; Петипа, 1967а, б и др.]. Но если фильтрующие копеподы могут перемещаться в любом направлении и в любом положении, то фильтрующие эвфаузииды перемещаются в одном направлении. При этом главная ось тела рачка отклоняется вверх под некоторым углом к направлению движения (см. рис. 3). Большие размеры эвфаузиид значительно облегчают наблюдения за процессом фильтрации. Для наблюдений за фильтрацией я использовал плоские аквариумы с боковой подсветкой. Аквариум обильно заправлял фитопланктоном и пускал туда голодных эвфаузиид. При высокой концентрации фитопланктона хорошо визуализируются токи воды, индуцируемые рачком. В совокупности индуцируемые рачком токи образуют хорошо видимую циркуляцию в сагиттальной плоскости (см. рис. 3). Пищевой ток входит в “корзинку” через ромбовидную щель сзади и снизу под углом приблизительно 45° к оси тела. Размер щели не препятствует прохождению частиц размером в несколько миллиметров. Одноклеточные водоросли и их колонии, независимо от их размеров и формы, проходят через щель свободно. Я неоднократно наблюдал проникновение в “корзинку” ком-

ков сконцентрированного фитопланктона размером около 5 мм и волокон ваты [Павлов, 1969].

Сила тока в "корзинке" такова, что пищевые частицы, увлекаемые им, направляются или непосредственно ко рту, или, опять же с током воды, скользят по щетинкам в район нижней губы, где формируется пищевой комок. Этот процесс можно сравнить с работой планктонной сети, где попадающий в нее планктон соскальзывает вдоль фильтрационной поверхности и попадает в стакан. Соскальзыванию, очевидно, помогает и вибрация торакопод.

В норме пищевые частицы, попав в камеру, легко скользят в сторону рта. Если пищи мало, они через воронку попадают непосредственно на молярные отростки мандибул. Если пищи достаточно, то она начинает скапливаться в максиллярном отделе, где формируется пищевой комок. Как только камера заполняется, рачок прекращает фильтрацию и складывает "корзинку" как при свободном плавании. В таком виде из "корзинки" не могут ускользнуть не только целые фитопланктонные клетки, но и содержимое разломанных клеток.

После складывания "корзинки" пищевой комок обрабатывается вооружением максилл. Клетки фитопланктона дробятся, из них отжимается содержимое. В результате ритмических сокращений желудка жидкая фракция отсасывается, а твердая (оболочки клеток) остается в максиллярном отделе. Закончив обработку пищевого комка, рачок раскрывает "корзинку" и промывает ее встречным или фильтрационным током. Не было обнаружено никакого специального механизма, передающего отфильтрованные частицы ко рту. Если фильтрационные щетинки после поглощения пищи сильно загрязнены, рачок очищает их описанным выше способом. После продолжительного свободного плавания следует новый акт фильтрации. Поведение рачка во время откорма описывается схемой: фильтрация — обработка — промывание "корзинки" — фильтрация. Между такими циклами может вставляться свободное плавание. Плавание рачка во время обработки пищевого комка внешне мало отличается от свободного плавания.

Однако описанные выше токи не являются фильтрационными. При данных условиях мы наблюдаем лишь траектории взвешенных в воде частиц. Они визуализируют лишь общую сагиттальную циркуляцию. Токи воды, проходящие через фильтрационные стенки "корзинки", собственно фильтрационные токи, можно визуализировать лишь с помощью туши. Для выявления их рачок жестко фиксировался тем или иным способом в чашке Петри и с помощью пипетки в "корзинку" вводилась капля туши. Если рачок работает только плеоподами, то обтекающие рачка токи визуализируются только взвешенными в воде частицами. Но, как только рачок включает фильтрационный аппарат, фильтрационные поверхности покрываются облаком туши. Токи воды, размывая тушь, визуализируются, проявляя сложную систему гидродинамического поля вокруг рачка. Кроме описанных выше токов, хорошо проявляются и фильтрационные токи. Выходящие токи можно наблюдать по всей наружной поверхности "корзинки". В передней части "корзинки" они имеют переднее направление, в центре выходят почти под прямым углом и в задней части — назад. В передней части имеется и ток, направленный вниз.

Конструктивная морфология пищедобывательного аппарата эвфаузиид

В состав пищедобывательного аппарата эвфаузиид входят все конечности головного отдела (за исключением первой пары антенн) и все грудные конечности. Поскольку основная функциональная нагрузка независимо от способа захвата ложится все-таки на передние пары торакопод, одна или несколько последних пар торакопод могут быть в той или иной степени редуцированными.

Во многих работах можно найти достаточно хорошие описания и рисунки конечностей эвфаузиид, входящих в состав их пищедобывательного аппарата. Однако ни описания, ни рисунки не дают представления о том, каким образом формируется конструкция, которая по своим рабочим качествам соответствует целям извлечения из воды взвешенных в ней пищевых объектов.

С конструктивной точки зрения в пищедобывательном аппарате эвфаузиид фильтраторов четко выделяются два отдела: ротовой и фильтрационный.

Ротовой отдел (РО) пищедобывательного аппарата эвфаузиид, как и большинства высших ракообразных, образован непарной верхней губой, мандибулами и двулопастной нижней губой или так называемыми парагнатами (рис. 4).

Верхняя губа перекрывает ротовое отверстие спереди и снизу и налегает на молярные отростки мандибул. Задний край верхней губы соприкасается с индизивными отростками, которые перпендикулярны телу молярных отростков. Тело моляров цилиндрической формы. Рабочая поверхность молярных отростков овальной формы и покрыта складками, образуя

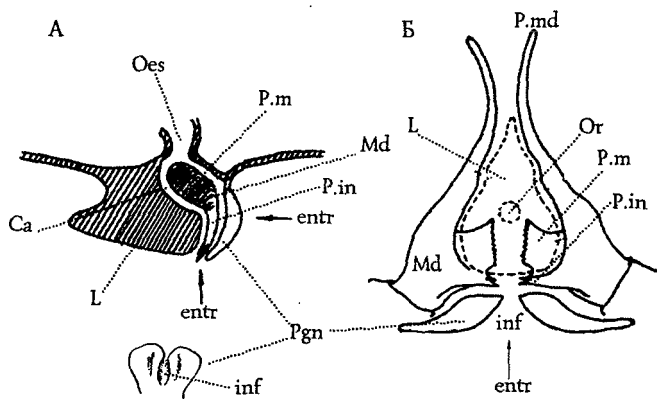


Рис. 4. Ротовой отдел эвфаузида:

А — сагитальное сечение; Б — вид снизу; Ca — предротовая полость; L — верхняя губа; Md — мандибулы; Oes — пищевод; Or — рот; Pgn — парагнаты; P.in — инцизивный и P.m молярный отростки мандибулы; P.md — мандибулярный щупик; entr — вход в предротовую полость; inf — воронка

щими своеобразную терку. Складки образованы множеством видоизмененных щетинок и шпиков. Инцизивный отросток представляет собой плоский зазубренный резец. Лопасты парагнат налегают на мандибулы сзади. Щель между лопастями у их основания расширяется, и внутренние края парагнат в этом месте несколько заворачиваются вперед, образуя своего рода воронку, направленную к молярным отросткам. Рабочие поверхности молярных отростков соприкасаются друг с другом в сагиттальной плоскости по линии, соединяющей воронку с ротовым отверстием. Когда при жевании молярные отростки расходятся, образуется подобие тоннеля, соединяющего воронку с ротовым отверстием. Дном его является верхняя губа, боковыми стенками — рабочие поверхности молярных отростков, крышей — вентральная сторона тела. Тоннель есть не что иное, как предротовая полость. Пища попадает в предротовую полость или снизу между инцизивными отростками и парагнатами, или сзади через воронку парагнат.

В составе **фильтрационного отдела** выделяют максиллярную и фильтрационную камеры.

Максиллярная камера (МК) формируется за счет двух пар максилл и пары максиллипед (рис. 5).

Первая максилла имеет четыре лопасти: широкий округлый коксальный эндит, почти прямоугольный базальный эндит, одночленистый эндоподит и лопастевидный псевдоэкзоподит. Лопасты соединены подвижно и в большой степени самостоятельны. Расположены они в двух параллельных плоскостях. Базальный эндит как бы прикрыт сзади коксальным эндитом и псевдоэкзоподитом, лежащими в одной плоскости. По внутреннему краю эндитов и эндоподита расположены многочисленные щетинки. У псевдоэкзоподита вооружен только дистальный край.

Вторая максилла имеет также четыре лопасти: два эндита, одночленистый эндоподит и одну наружную лопасть — экзоподит. И внутренний, и наружный края вооружены хорошо развитыми щетинками.

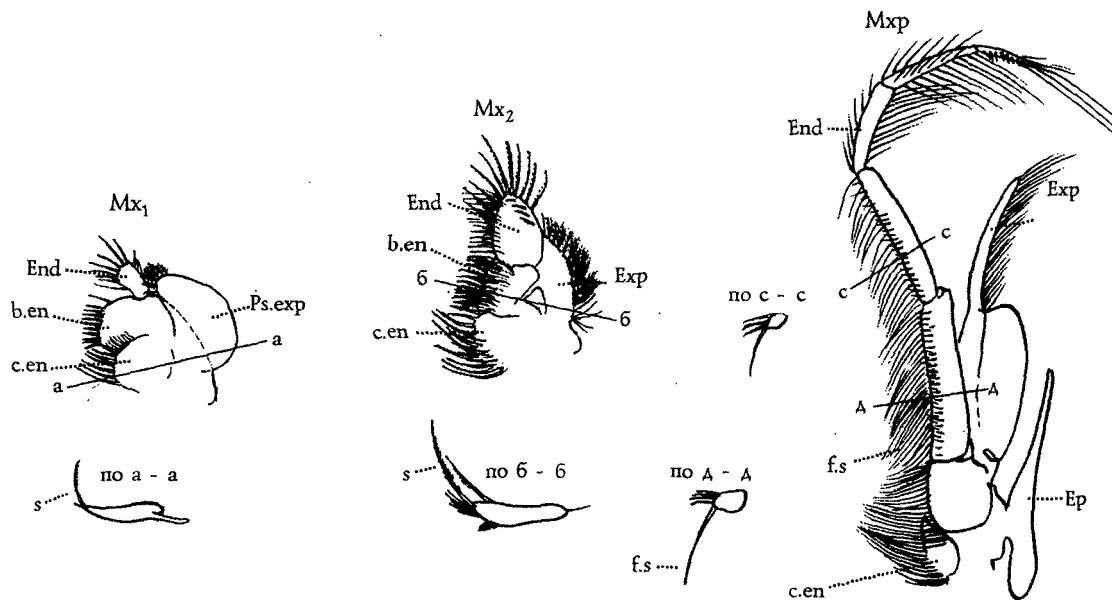


Рис. 5. Строение максилл и максиллипеды эвфаузида:

Mx₁, Mx₂ — максиллы; Mxp — максиллипеда; End — эндит; Exp — экзоподит; Ep — эпиподит; Ps.exp — псевдоэкзоподит; b.en — базальный эндит; c.en — коксальный эндит; s — щетинки; fs — фильтрационные щетинки; по а-а, б-б, с-с, д-д — поперечные сечения через тело конечностей

Обе пары максилл по форме напоминают листовидные конечности низших раков. Оральная сторона максилл вогнута.

Максиллипеда двуветвиста и состоит из двучленистого протоподита и двух ветвей: наружной и внутренней (см. рис. 5). Базальный членик протоподита несет пятичленистый стеблевидный эндоподит и двучленистый лопастевидный экзоподит. Коксальный членик несет на наружной стороне лопастевидный эпиподит и на внутренней — одинарный эндит. Вооружение максиллипеды представлено многочисленными щетинками и шипами, расположенными в несколько рядов вдоль внутренней стороны эндоподита и протоподита.

Если верхняя губа, мандибулы и парагнаты сближены и плотно прилегают друг к другу, то максиллы и максиллипеды несколько отстоят от парагнат и друг от друга в проксимальной части и почти налегают друг на друга и на парагнаты в дистальной части (рис. 6).

Однако максиллипеды сближаются с максиллами не дактилусами, а дистальными концами мерусов (см. рис. 6,А). В то же время дистальные части мерусов правой и левой максиллипед сближены между собой, образуя спереди и снизу свод, прикрывающий максиллы. Сочленения между мерусами и ишиумами максиллипед разведены в стороны. Поэтому при взгляде сзади и снизу щель между максиллипедами имеет ромбовидную форму.

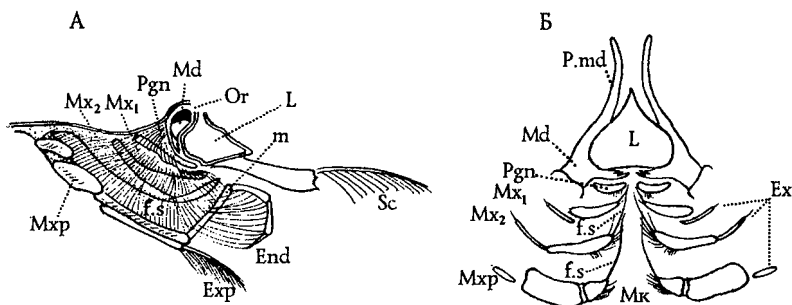


Рис. 6. Взаиморасположение конечностей ротового отдела и максиллярной камеры:

А — сагитальное сечение. Вид изнутри на левую стенку максиллярной камеры; Б — план строения максиллярной камеры; End — эндоподит; Exr — экзоподит; L — верхняя губа; Md — мандибулы; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Pdn — парагнаты; Or — рот; МК — максиллярная камера; Sc — скафоцерит; Ex — экзиты; f.s. — фильтрационные щетинки; m — мерус

Боковые щели между максиллами каждой стороны в проксимальной части перекрываются щетинками. Они имеют разную длину. Первый ряд, расположенный на переднем крае конечностей, представлен длинными щетинками, концы которых направлены вперед, к ротовому отверстию. Щетинки остальных задних рядов короткие, концы их утолщены и направлены к сагитальной плоскости. Длинные перистые щетинки, перекидываясь с задней конечности на переднюю, замыкаются своими концами на коротких щетинках и образуют правые и левые стенки максиллярной камеры (см. рис. 6,Б). Щетинки первой максиллы налегают на край воронки и как бы надстраивают ее.

На максиллипедах расположение щетинок несколько иное. У таких видов, как *E. sirreba*, *E. pacifica*, с сильно развитым фильтрационным аппаратом, щетинки располагаются по внутреннему краю эндоподита максиллипеды, однако на коксе, базисе, ишиуме и мерусе они расположены на переднем крае, а на трех дистальных члениках (карпус, проподус, дактилус) — на заднем. Такое расположение щетинок обусловлено тем, что карпус, проподус и дактилус при фильтрации загибаются назад, а щетинки задних рядов оказываются направленными вперед, образуя дополнительную поверхность, которая надстраивает стенки камеры снизу. Как это происходит, легко понять из рис. 6,А. У обычных фильтраторов, таких как, например, *Th. raschii*, щетинки на дистальном конце меруса располагаются как на проксимальном конце карпуса. В целом конструкция максиллярной камеры напоминает конусную сеть, вершиной которой является воронка парагнат, а входом служит ромбовидная щель между эндоподитами максиллипед.

Торакальная фильтрационная камера (ТФК) является естественным продолжением максиллярной камеры. Она надстраивает конус максиллярной камеры, и ее стенки составляют основу фильтрационного механизма. ТФК формируется за счет эндоподитов торакопод и их вооружения (рис. 7).

По строению торакоподы сходны с максиллипедой и отличаются от нее большей длиной, наличием двух коксальных эндитов меньшей длины, отсутствием эпиподита, на месте которого располагаются жабры, а также вооружением (см. рис. 6 и 8). Морфологически и функционально в составе ТФК легко выделяются: "брюшной желобок", основная фильтрационная камера и дополнительная фильтрационная поверхность.

"Брюшной желобок" представляет собой узкую щель между протоподитами торакопод правой и левой стороны (см. рис. 7,В). Дном его является канавка в покровах торакса. Беркли отмечает, что края канавки несколько приподняты. Ширина ее увеличивается между основаниями максиллипеды и первой пары торакопод, образуя в этом месте ямку,

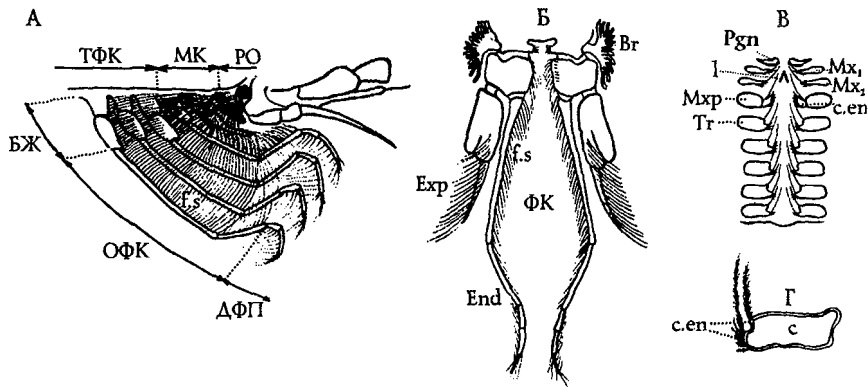


Рис. 7. Отделы фильтрационного аппарата:

А — сагитальное сечение; Б — межсегментальное сечение и взаиморасположение торакопод в ТФК; В — план строения “брюшного желобка” (фронтальный срез на уровне коксоподитов); Г — срез через коксальный членик торакоподы; РО — ротовой отдел; МК — максиллярная камера; ТФК — торакальная фильтрационная камера; БЖ — “брюшной желобок”; ОФК — основная фильтрационная камера; ДФП — дополнительная фильтрационная поверхность; ФК — фильтрационная камера; Br — жабры; c.en — коксальные эндиты; с — кокса; l — язычок; End — эндоподит; Exp — экзоподит; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Pgn — парагнаты; Tr — торакоподы; f.s — фильтрационные щетинки

которую он называет пищевой по аналогии с таковой мизид и описанной Кэнноном и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927]. Непосредственно перед переходом “пищевой ямки” в нижнегубное отверстие находится клинообразное возвышение — язычок, которое обращено к нему своим острым концом [Barkley, 1940].

Боковые стенки “брюшного желобка” формируются за счет вооружения коксальных и базальных члеников протоподитов.

Внутренний край кокс первой — пятой пары торакопод имеет по два коксальных выроста. Передний вырост вооружен рядом длинных перистых щетинок, направленных вперед, параллельно сагитальной плоскости (см. рис. 7, Г). Второй вырост коксоподита вооружен несколькими рядами щетинок. Первый ряд имеет такие же щетинки, как и на наружном выросте, направленные параллельно им. Последующие ряды состоят из более коротких щетинок. Каждый последующий ряд направлен вперед под все большим углом, так, что последний ряд перпендикулярен первому (см. рис. 7, Г). На коксе шестой пары только два первых ряда хорошо развиты. Все остальные ряды представлены редкими слабыми щетинками.

Базиподиты всех торакальных ног имеют также несколько рядов коротких щетинок. Последние на шестой паре ног сильно редуцированы.

Щели между протоподитами каждой стороны перекрываются тем же способом, как и в максиллярной камере. Длинные щетинки задних коксоподитов и базиподитов налегают на короткие щетинки передних. Вооружение протоподитов первой пары торакопод соединяет “брюшной желобок” с проксимальной частью максиллярной камеры (см. рис. 7, В).

Основная фильтрационная камера сформирована за счет средних члеников эндоподита (ишиум, мерус) и их вооружения (см. рис. 7, А).

Вооружение ишиума и меруса одинаково на первой — пятой паре торакопод (рис. 8, Б). Оно состоит из трех рядов перистых щетинок, расположенных по внутреннему краю этих члеников. Первый ряд представлен длинными тонкими щетинками, второй и третий — короткими, обычно не превышающими $\frac{1}{4}$ длины щетинок первого ряда. Все три ряда очень сближены (на максиллипеде имеется два дополнительных ряда — четвертый и пятый). На последней паре торакопод третий ряд представлен редкими, слабыми, неоперенными, укороченными щетинками. Щетинки второго ряда, напротив, удлинены и достигают половины длины щетинок первого ряда.

При фильтрации эндоподиты складываются таким образом, что ишиумы опускаются вниз и немного в стороны, а мерусы подгибаются в направлении верхней губы настолько, что дистальные членики оказываются приблизительно на уровне глаз (см. рис. 7, А; Б), образуя остов торакальной фильтрационной камеры.

Щели между эндоподитами каждой стороны перекрываются изнутри щетинками первого ряда ишиума и меруса так, что образуется единая фильтрационная поверхность. Щетинки эндоподита второй торакоподы перекрывают щель между ней и максиллипедой, соединяя фильтрационные поверхности основной камеры с максиллярной камерой.

Входом в фильтрационную камеру служит ромбовидная щель между эндоподитами торакопод последней пары. Беркли полагал, что во время фильтрации эта щель перекры-

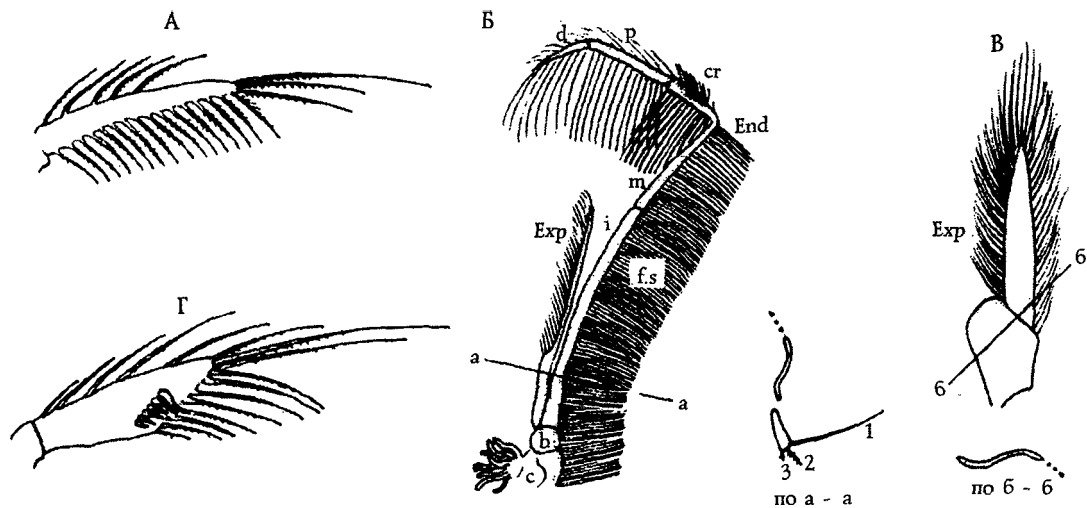


Рис. 8. Строение торакоподы:

А — дактилус максиллипеды; Б — торакопода первой пары; В — экзоподит; Г — дактилус первой торакоподы; End — эндоподит; Exp — экзоподит; d — дактилус; p — проподус; cr — карпус; m — мерус; i — исиум; b — базис; c — кокса; fs — фильтрационные щетинки; 1—3 — номер ряда щетинок

вается щетинками второго и третьего рядов, однако, как будет показано ниже, это не так. Щель при фильтрации все время остается открытой, позволяя проникать в “корзинку” пищевым частицам с размерами в несколько миллиметров.

Дополнительная фильтрационная поверхность формируется за счет вооружения дистальных члеников эндоподитов (карпус, проподус, дактилус), точно так же, как дополнительная поверхность максиллярной камеры (см. рис. 7). Из трех дистальных члеников наименее развитым является карпус, длина его минимальна на пятой паре торакопод, несколько увеличивается на четвертой — третьей паре и снова уменьшается на второй паре. В сочленении карпуса и меруса происходит изгибание торакоподы назад. Внутренняя сторона карпуса оказывается развернутой почти под прямым углом назад к внутренней поверхности меруса (см. рис. 8). В соответствии с этим ряды щетинок расположены теперь несколько иначе.

Кроме того, их вид другой. Так, щетинки третьего ряда карпуса располагаются теперь по внутреннему краю членника, который направлен уже не вперед, а к сагиттальной поверхности (см. рис. 8). Щетинки этого ряда наиболее длинные и по своему строению подобны щетинкам первого ряда ишиума и меруса. Щетинки второго ряда расположены на середине наружной поверхности, которая обращена теперь вперед.

Щетинки первого ряда расположены почти на наружном крае членника. Поворот членника полностью заканчивается на проподусе и дактилусе (см. рис. 8). Внутренняя поверхность членников становится наружной, а внутренний край обращен теперь назад. Теперь уже щетинки третьего ряда перекрывают щели между членниками соседних торакопод, образуя дополнительную фильтрационную поверхность, которая при сгибании торакопод вкладывается в щель между мерусами их шестой пары и усиливает фильтрационную поверхность, образованную мерусами каждой стороны (см. рис. 7,А). Аналогичное смещение вооружения дистальных членников происходит и на максиллипед.

Прежде чем говорить о функционировании пищедобывательного аппарата, следует несколько подробнее остановиться на вооружении конечностей, представленном щетинками и шипами различного типа. Анализ расположения вооружения помогает более точно установить функциональную роль тех или иных конструктивных элементов пищедобывательного аппарата.

Щетинки базиподита, ишиума и меруса первой — пятой пары торакопод, образующие фильтрационные поверхности торакальной фильтрационной камеры, представлены двумя типами. Щетинки первого ряда длинные, тонкие, с двумя рядами вторичных щетинок (рис. 9,Б). Концы щетинок лишены вторичных щетинок и напоминают хлысты. Эти щетинки, как уже говорилось, перекрывают щели между соседними членниками эндоподитов торакопод каждой стороны. Щетинки этого типа могут быть названы фильтрационными. Ширина щели между соседними членниками торакопод одного ряда сильно различается. Так, расстояние между проксимальными концами ишиумов меньше, чем между дистальными, а у мерусов наоборот, так что максимальное расстояние между ними находится в месте сгиба (см. рис. 7,А). Соответственно этому длина щетинок больше

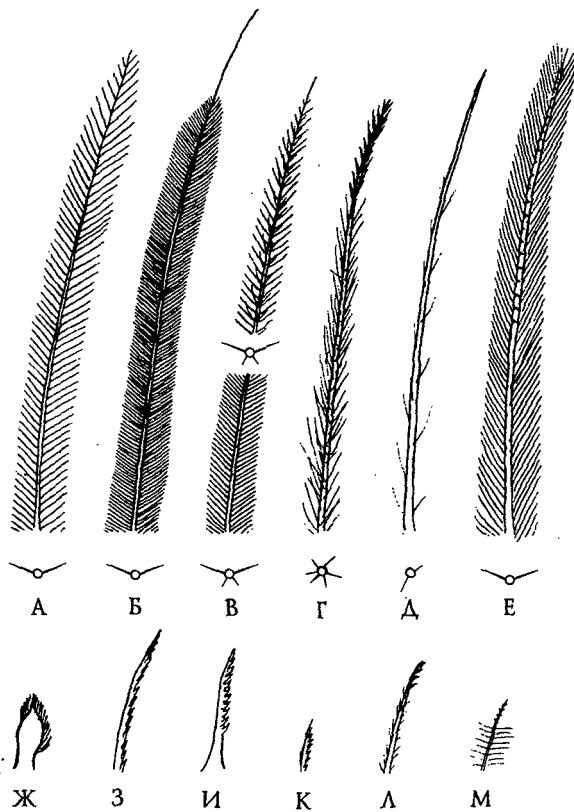


Рис. 9. Вооружение торакопод:

А — фильтрационные щетинки карпуса; Б — щетинки ишиума и меруса; В — переходные; Г — направляющие; Д — шиловидные; М — замковые; Е — гребные щетинки экзоподита; Ж, З — Л — грасперное вооружение торакопод

ходит усиление щетинок всех рядов. Во-первых, удваивается число рядов замковых щетинок. Замковые щетинки обычного строения, но концы их заметно усилены более мощными зубчиками. Во-вторых, щетинки первого ряда имеют фильтрационный тип строения только в проксимальной половине (см. рис. 9, В). Дистальная же половина несет более редкие, утолщенные вторичные щетинки. Хлыст не выражен совсем. Эта половина напоминает щетинки максилл, которые будут рассмотрены ниже. Щетинки этого типа можно назвать переходными. Среди них имеются отдельные шиловидные щетинки (см. рис. 9, Д).

Длинные щетинки единственного наружного коксального выроста максиллипеды и первого ряда внутреннего коксального выроста торакопод имеют утолщенные основания и с внутренней стороны покрыты густой щеточкой тончайших волосков. Такие же щетинки имеются на базиподите. Самые проксимальные щетинки покрыты волосками со всех сторон (см. рис. 9, Г). Эти щетинки перекрывают щели между соседними коксоподитами и образуют стенки "брюшного желобка". Щетинки этого типа можно назвать направляющими, т.к. основной функцией "брюшного желобка" является передача пищевых частиц к ротовому отверстию. Направляющие щетинки заднего коксоподита замыкаются на многочисленных замковых щетинках переднего коксоподита. Дистальные концы направляющих щетинок вооружены редкими толстыми волосками, обеспечивающими лучшее их замыкание.

Щетинки карпуса, проподуса и дактилуса, в общих чертах сохраняя все типы строения щетинок проксимальных члеников торакопод, претерпевают значительные изменения, что указывает на смену функций как самих щетинок, так и этих члеников. Фильтрационная функция этих члеников перешла к щетинкам третьего ряда (см. рис. 8, А). Они фильтрационного типа, но не имеют хлыста, так как не замыкаются вследствие того, что замковые щетинки на этих члениках отсутствуют. Щетинки второго ряда являются шиловидными щетинками (см. рис. 8; 9, 3—Л). Дактилус второй пары торакопод снабжен мощными шипами, расположенными на внутренней поверхности (см. рис. 9, Ж). Это так называемый гребешок.

Щетинки наружного края дактилуса третьей и четвертой пары торакопод представлены шиловидными щетинками. Самые дистальные щетинки второй и третьей пары то-

всего в этом месте, и она уменьшается в направлении к базиподиту (проксимальный конец которого вооружен самыми короткими щетинками) и в сторону дистального конца меруса. Кроме того, расстояние между эндоподитами передних торакопод меньше. Соответственно этому щетинки на них короче. Фильтрационные щетинки задней торакоподы налегают своими хлыстами на короткие щетинки второго — третьего рядов передней торакоподы и как бы замыкаются ими (рис. 10, А; Б).

Щетинки второго — третьего рядов можно назвать замковыми, так как они не позволяют расходиться концам длинных фильтрационных щетинок при протекании через них воды во время фильтрации. Замковые щетинки (см. рис. 9, М; рис. 10) короткие, также с двумя рядами вторичных щетинок, но последние толще и грубее, чем на фильтрационных щетинках. На дистальном конце вторичные щетинки переходят в мелкие шипики. Замковые щетинки, помимо прочего, играют роль щеточки при чистке фильтрующих щетинок. Беркли полагал, что они служат только для приведения в порядок и очистки фильтрационных щетинок.

Вооружение рассматриваемых члеников максиллипеды сильно отличается. Максиллипеда является своего рода муфтой, связывающей максиллярную и торакальную камеры, в связи с чем здесь проис-

ракопод образуют кисточку и скорее напоминают шипы, чем щетинки. Вторая и третья пары торакопод часто бывают приспособлены у хищных форм эвфаузиид для захвата и удержания живой добычи. Щетинки дактилусов претерпевают на них наибольшее изменение [Nemoto, 1967].

Вооружение первой и второй максиллы также представлено несколькими типами щетинок (см. рис. 10, Г-И). Эндоподит первой максиллы вооружен шиловидными щетинками. По внутреннему краю базального эндита параллельно индизивному отростку мандибулы, лежащему сразу за нижней губой, расположен ряд наиболее мощных шипов (см. рис. 10, В). Сзади этот ряд прикрыт редкими слабооперенными щетинками замкового типа. Коксальный эндит вооружен направляющими щетинками.

Коксальный эндит второй максиллы вооружен направляющими щетинками. Базальный эндит вооружен по типу коксоподитов торакальных ног. На внутреннем крае эндита имеются два ряда длинных щетинок. Первый ряд расположен на передней стороне эндита, приблизительно в первой трети. Второго ряда расположено по краю эндитов (см. рис. 6, 10). Эти два ряда перекрывают щель между второй и первой максиллой. Многочисленные щетинки последующих рядов замкового типа. На них замыкаются переходные щетинки базиподита и ишиума максиллипеды. Сходное вооружение имеется и на внутреннем крае эндоподита. Однако замковые щетинки всех рядов второй максиллы больше усилены на дистальном конце, чем щетинки такого же типа на других конечностях. Направляющие щетинки коксальной пластинки максиллипеды не замыкаются (коксальный эндит второй максиллы не имеет замковых щетинок), а просто налегают на направляющие щетинки эндитов второй и первой максиллы сверху. Наружный край эндоподита второй максиллы вооружен рядом крепких шипов, загнутых назад и внутрь. Шипы по краям вооружены зубцами. Несколько шипов такого же типа, но более прямых расположены в беспорядке вдоль края задней стороны.

Вооружение всех частей, участвующих в захвате пищи, располагается по внутреннему краю конечностей, так что большая часть поверхности их члеников, образующих ловчий аппарат, оказывается снаружи. Тело конечностей является своего рода арматурой, составляющей единый остов ловчего аппарата. Фильтрационные щетинки, перекрывая щели между соседними конечностями, образуют единую фильтрационную поверхность. Расположение члеников таково, что все щетинки, участвующие в фильтрации, направлены к нижнегубному отверстию (см. рис. 7). Эти щетинки являются своеобразной вторичной арматурой для покрывающих их волосков, которые располагаются также на внутренней стороне щетинок (см. рис. 10). Последние образуют весьма тонкий фильтр. Недавно с помощью растрового микроскопа были открыты и третичные щетинки. Однако частота фильтра не одинакова по всей фильтрационной поверхности. По данным Беркли, расстояние между вторичными щетинками проксимальных члеников торакопод равняется 7-10 мкм, а на дистальных члениках — около 200 мкм. Расстояние между щетинками изменяется не скачкообразно от членика к членику, а постепенно. Самые проксимальные щетинки на коксоподитах и максиллах вооружены не двумя рядами вторичных щетинок, а несколькими, вследствие чего фильтрационная способность их выше.

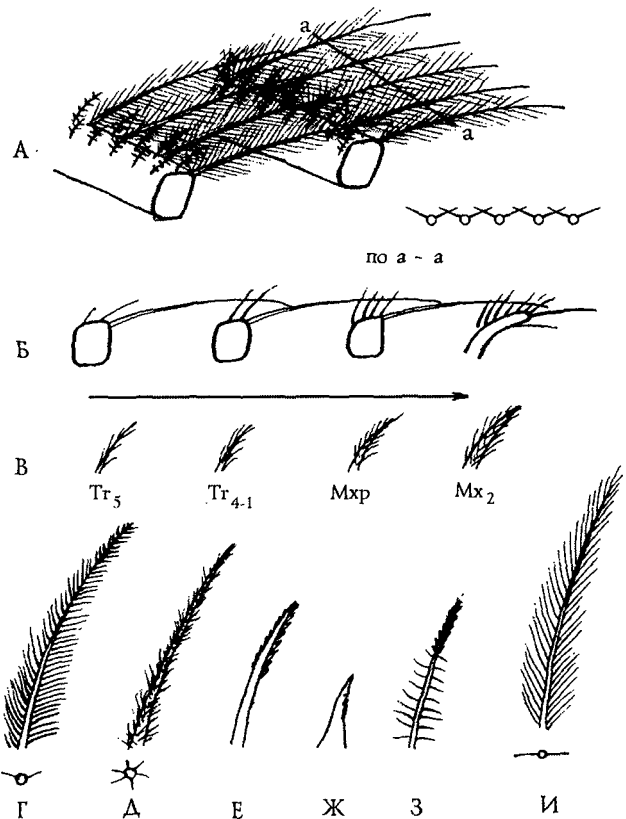


Рис. 10. Схема формирования фильтрационной поверхности и вооружение максилл:

А — вид на фильтрационную поверхность изнутри фильтрационной камеры; Б — поперечный срез через фильтрационную поверхность; Г — фильтрационно-направляющие щетинки; Д — направляющая; Е, Ж — шипы; З — замковая; И — пластинчатая гребная щетинка экзоподита максилл. Стрелкой показано усиление замковой (Б) и направляющей (В) функций от последней пары торакопод к максиллам; Мх — максиллы; Мхр — максиллипеды; Тр — торакоподы

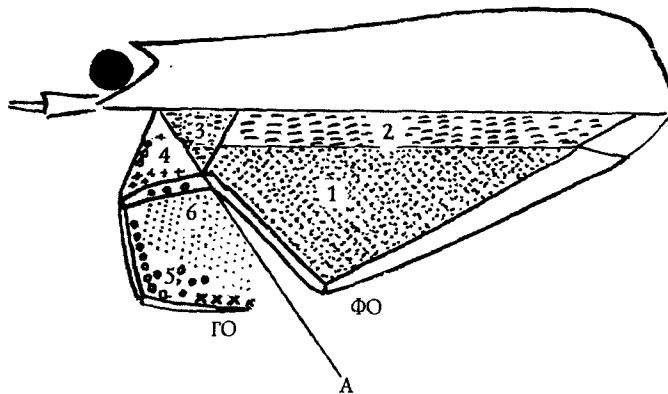


Рис. 11. Схема размещения вооружения в пищедобывательном аппарате эвфаузида: фильтрационное вооружение (1), направляющее (2), фильтрационно-направляющее (3), грасперное (4) вооружение максиллы (5) и торакопод (6); А — линия раздела на грасперный (ГО) и фильтрационный (ФО) отделы

Фильтрационные способности аппарата увеличиваются по направлению к ротовому отверстию и снизу вверх к “брюшному желобку”. В этих же направлениях усиливаются направляющие и замковые функции (см. рис. 10). Первая проявляется в утолщении щетинок (см. рис. 10,И), вследствие чего уменьшается просвет между ними, и в том, что волоски направлены под меньшим углом к телу щетинки. Вторая проявляется в увеличении числа рядов замковых щетинок (см. рис. 10,З) и в усилении хлыстов фильтрационных щетинок зубцевидными волосками. В максиллярной части ловчего аппарата и у первой максиллипеды происходит усиление концов замковых щетинок, которое выражается в увеличении числа и толщины зубчиков (рис. 11).

Фильтрационные, направляющие и замковые щетинки лучше всего развиты на проксимальных члениках (см. рис. 10, 11). На дистальных члениках два последних типа щетинок отсутствуют, а фильтрационные имеют очень редкий фильтр. Зато они богаты различного рода шипами и шиловидными щетинками. Последние располагаются также на дистальных концах максилл. При этом шипы и щетинки правой и левой стороны направлены навстречу друг другу. С помощью шипов и шиловидных щетинок осуществляется фиксация и обработка отдельных пищевых частиц и живой добычи.

Схема, показанная на рис. 11, может послужить основой для разделения ловчего аппарата на два морфологически различающихся отдела, но границу между ними можно провести лишь условно. Задний отдел — фильтрационный, передний — грасперный. Если провести линию от ротового отверстия через нижний край нижнегубного отверстия к концу ишиума пятой пары торакопод, то она и будет этой условной границей. Линия эта разделит также и ротовой аппарат на два отдела. Один из них связан с фильтрационным отделом, другой — с грасперным (см. рис. 11).

У облигатных грасперов вооружение торакопод, связанное с фильтрационной функцией, редуцируется.

Гидрокинетический механизм. Как было показано, конструкция “корзинки” эвфаузида чрезвычайно напоминает коническую планктонную сеть. Если следовать и дальше такому сравнению, то ротовой отдел можно уподобить планктонному стаканчику. Уже исходя из этих конструктивных особенностей, можно было бы определить главное направление тока воды внутри “корзинки”. Войдя в “корзинку” через ромбовидную щель, ток воды по мере сужения конуса должен выходить через боковые фильтрационные поверхности наружу. Общее направление тока внутри “корзинки” — к ротовому отверстию (оральное направление). На это указывает и направление щетинок. Трудно представить ток, направленный против “шерсти”. В то же время указанное направление оказывается противоположно токам, обтекающим рачка при его движении. Отсюда вытекает необходимость в специальном механизме, который не только бы загонял воду в “корзинку”, но и прогонял бы ее сквозь фильтры наружу. По мнению Кэннона и Мэнтон, которые считали, что фильтрационные аппараты мизид и эвфаузида работают по одному принципу, функцию гидрокинетического механизма выполняют экзиты максилл и торакопод. При этом максиллы и максиллипеды при вибрации изгоняют воду из “корзинки”, тогда как экзоподиты торакопод загоняют ее туда [Cannon and Manton, 1927]. Максиллярный гидрокинетический механизм мизид и эвфаузида действительно сходен, хотя имеются и некоторые отличия. Так, первая пара максилл эвфаузида имеет псевдоэкзоподиты (эпиподиты), тогда как первые максиллы мизид совсем лишены экзитов. Эпиподит максиллипеды мизид

значительно превосходит гомологичный придаток эвфаузиид по относительным размерам. Его основная функция у мизид заключается в создании дыхательного тока (respiratory currents) под карапаксом, где эпиподит и располагается. У эвфаузиид вследствие полного прирастания карапакса к дорсальной стороне тела нет дыхательной полости и эпиподиты максиллипод располагаются снаружи.

Еще более отличаются экзоподиты торакопод эвфаузиид от аналогичных придатков мизид (ср. рис. 12 и рис. 33). Поэтому следует подробнее остановиться на морфологии и расположении соответствующих экзитов эвфаузиид.

Максиллярный гидрокинетический механизм эвфаузиид представлен хорошо развитыми экзитами максилл и эпиподитами максиллипод. Псевдоэкзоподиты первой пары максилл представляют собой широкую лопастевидную пластинку, лежащую сразу за эндоподитами и параллельную им (см. рис. 5, 12). Дистальный конец псевдоэкзоподита снабжен пластинчатыми щетинками, увеличивающими его площадь. Псевдоэкзоподит располагается в передней части щели между первой и второй максиллами (рис. 12). Экзоподит второй пары максилл представляет собой широкую пластинку округлой формы. По всему свободному краю экзоподита располагаются пластинчатые щетинки. В отличие от псевдоэкзоподита первой максиллы он прикреплен к наружному краю максиллы в одной плоскости с эндоподитом. Эпиподит максиллиподы также располагается на наружном крае протоподита. Он представляет собой небольшую пластинку и не имеет щетинок. Плоскости всех трех пар экзитов располагаются параллельно, однако наружный край заднего экзита более удален от сагиттальной плоскости, чем край переднего (см. рис. 12).

Все три экзита прикреплены к телу конечности широким основанием, что позволяет совершать им только колебательные движения. Плоскости экзитов направлены под острым углом вперед по отношению к сагиттальной плоскости.

Располагаясь снаружи от стен максиллярной камеры, эти три пары экзитов образуют максиллярный гидрокинетический механизм. Наблюдения за живыми рачками, совершающими акт фильтрации, показали, что при внесении туши непосредственно в максиллярную камеру в районе глаз визуализируются токи воды, выходящие из максиллярной камеры. Два из них выходят по бокам в районе мандибул, где края карапакса имеют небольшую выемку. Сначала они направлены вперед и немного вбок, но сразу около глаз поворачивают назад и сливаются с обтекающими рачка токами. Третий, несимметричный ток выходит в районе щупика мандибул вперед и несколько вниз. Под скафоцеритами он поворачивает назад.

Совершая колебательные движения, экзиты максилл и максиллиподы индуцируют токи, направленные от их основания к свободному краю, т.е. от стен максиллярной камеры (см. рис. 12). При этом псевдоэкзоподит отгоняет воду из щели между первой и второй парой максилл, тогда как остальные гонят воду от щелей, расположенных спереди и сзади относительно них. Непрерывный отток воды от стен максиллярной камеры приводит к возникновению компенсаторных токов из камеры сквозь щетинки, перекрывающие щели между максиллами и максиллиподами (см. рис. 12).

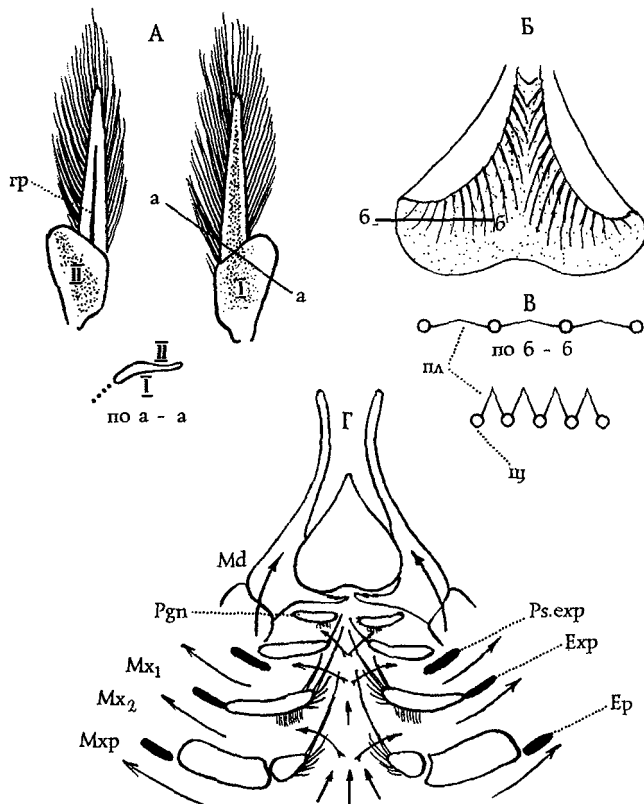


Рис. 12. Элементы гидрокинетического механизма и схема токов в максиллярной камере:

А — экзоподиты торакопод; оральная (I) и каудальная (II) плоскости; пунктирно (в виде точек) обозначены гребные поверхности; *gr* — гребень; Б — скафоцериты; пунктирно (в виде точек) обозначена пленка, соединяющая скафоцериты; В — поперечный срез через пленку в сложенном и растянутом состоянии; *пл* — пленка и вторичные щетинки; *щ* — первичные щетинки; Г — план строения максиллярной камеры; *Ep* — эпиподит; *Exr* — экзоподит; *Md* — мандибулы; *Mx* — максиллы; *Mxp* — максиллиподы; *Pgn* — парагнаты; *Ps.exp* — псевдоэкзоподит. Закрашены черным цветом экзиты. Стрелки — направление токов, индуцируемых экзитами

Направление токов, индуцируемых экзитами, можно было бы определить, исходя из их формы, расположения пластин и щетинок. Так, экзиты второй пары максилл направляют воду вбок и вперед, тогда как псевдоэкзоподит гонит ее вперед и вниз. Характер и направление токов, индуцируемых экзитами, были проверены на моделях, имитирующих их работу (см. ниже рис. 40, 41). Принимают ли участие в индуцировании токов помимо экзитов и несущие их конечности? Если судить по их вооружению и расположению, такая возможность сильно ограничена. Вооружение эндоподита первой максиллы представлено шипами и шиловидными щетинками и не может нести гидрокинетическую функцию. Эндоподит может перекрыть щель между ним и нижней губой, только плотно прижимаясь к ней, что исключает его движение. Вторая максилла имеет два ряда перекрывающих щетинок (см. рис. 12) и, очевидно, могла бы совершать колебательные движения в пределах их длины. Однако внутренние края эндоподита и базального эндита завернуты по направлению к ротовому отверстию, и вся внутренняя поверхность их занята многочисленными замковыми щетинками и несет важную замковую функцию, исключаящую двигательную активность. Поэтому тело второй максиллы, за исключением экзоподита, во время фильтрации играет лишь роль арматуры максиллярной фильтрационной камеры. Эндоподиты максиллипеды, как и всех торакопод, при фильтрации неподвижны.

Тем не менее, поскольку экзиты жестко связаны с несущими их конечностями, колебательные движения передаются и на конечность. При наблюдении за живыми рачками под биноклем хорошо заметна вибрация второй пары максилл и максиллипеды. Однако вибрация максиллипед вызвана не столько колебательным движением эпиподита, сколько вращением экзоподита.

Торакальный гидрокинетический механизм представлен экзоподитами. Экзоподиты максиллипеды и всех торакопод имеют сходное строение и представляют пластинку неправильной формы (см. рис. 8,Б и 12,А). Пластинка, вероятно, образовалась в результате слияния двух члеников, что подтверждает хорошо различимый шов, который делит ее на две части, напоминающие лопасти.

Дистальная лопасть представляет собой продолговатую тонкую пластинку с округлой вершиной. Задняя поверхность лопасти, обращенная к абдомену, вогнута. Передняя поверхность выпуклая и усилена у основания гребнем, увеличивающим жесткость пластинки в нижней части. Такое строение пластинки позволяет ей изгибаться только назад. У фиксированных рачков лопасти всегда изогнуты в различной степени каудально.

Проксимальная часть лопасти широкая и относительно толстая, с вершиной, направленной наружу. Лопасть имеет сложную поверхность. На поперечном срезе видно, что она изогнута в виде буквы "S" (см. рис. 8,Е; 12,А). Задняя поверхность лопасти изогнута со стороны внутреннего края и является продолжением вогнутой поверхности дистальной лопасти. Передняя поверхность вогнута с наружного края. Следовательно, экзоподит представляет собой двойную лопасть, имеющую две гребные поверхности: большую, направленную назад, и малую, направленную вперед. Продольные оси их направлены под углом друг к другу (см. рис. 12,А). Гребные поверхности также расположены под небольшим углом. Площадь большой гребной поверхности увеличивается за счет щетинок, сидящих по краю дистальной лопасти. Щетинки, как и сама лопасть, способны изгибаться только в одном направлении — назад. Это обеспечивается своеобразным их устройством. Тело щетинки членистое. Членики соединены подвижно только с каудальной стороны (см. рис. 9,Е). Щетинки внутреннего края длиннее. Дистальная лопасть по форме и вооружению подобна экзоподитам и эндоподитам плеопод и сходна в функционировании. Вогнутая поверхность и направление, в котором изгибаются гребная пластинка и щетинки, указывают на направление гребка. Экзоподит торакоподы с большой гребной поверхностью обращен назад и немного в сторону, следовательно, в этом направлении и производится главный удар экзоподита. Способ прикрепления экзоподитов торакопод и плеопод несколько отличается. Если экзоподит плеоподы соединяется с базисом почти всем широким основанием, что позволяет ему совершать лишь колебательные движения, то экзоподит торакоподы соединяется с базисом лишь наружным углом основания, что увеличивает число степеней свободы (рис. 13). Такое соединение позволяет экзоподиту отходить в сторону и двигаться в вертикальной плоскости. Однако движение по вертикали ограничено снизу стенками фильтрационной камеры, а сверху — жабрами (см. рис. 13). Обращает на себя внимание заднее положение экзоподита относительно эндоподита и наличие небольшого угла между их плоскостями. Такое расположение не позволяет экзоподиту двигаться из исходного положения по направлению к голове, если лопасть не будет отведена в сторону.

Исходя из строения экзоподита и его расположения, нетрудно сделать заключение о характере совершаемых им движений. Здесь возможны два варианта.

Первый вариант — экзоподит начинает движение по дуге вниз, вдоль и от стенок фильтрационного аппарата. При этом работает большая гребная поверхность и гонит во-

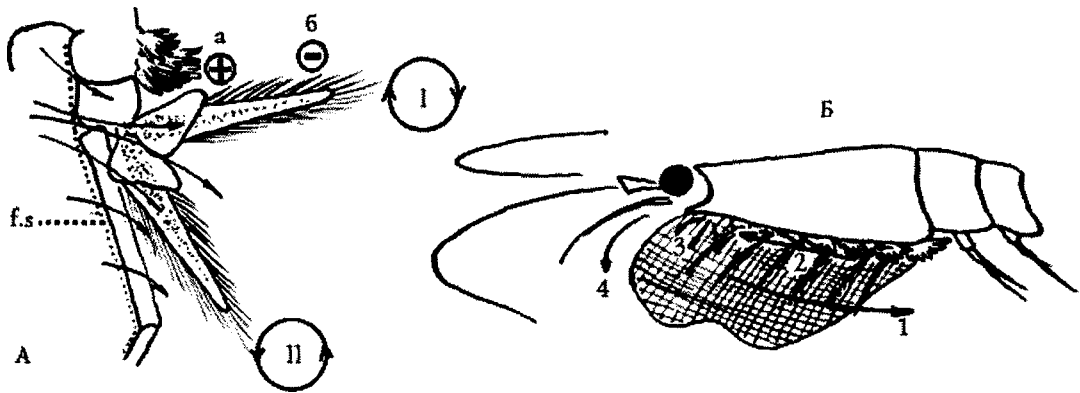


Рис. 13. К работе гидрокинетического механизма:

А — расположение экзоподита относительно эндоподита и фильтрационной поверхности (*f.s.*): I — первый вариант начала гребного удара; II — второй вариант; а — направление тока от наблюдателя; б — к наблюдателю; Б — наружные токи, индуцируемые гидрокинетическим механизмом: 1, 2 — торакальным, 3 — максиллярным, 4 — антеннальным. Стрелками показано направление токов

ду от стенок фильтрационной камеры назад, несколько вбок и вверх. Дойдя до крайнего верхнего положения, он отводится в исходное положение и снова опускается. Во время обратного хода работает малая гребная лопасть и движет воду по направлению к голове вдоль жабр. Во время обратного движения концы эндоподита и щетинки отгибаются назад и сама лопасть движется ребром, вследствие чего сопротивление уменьшается. Концы экзоподита при этом варианте вращаются против часовой стрелки, если смотреть на рачка слева (см. рис. 13).

Второй вариант. Экзоподит с самого начала занимает крайнее верхнее положение и движется назад в горизонтальном направлении. Дойдя до конца, он опускается и движется обратно, поднимаясь вдоль стенок фильтрационной камеры. С началом движения им возбуждается поток, направленный назад большой гребной поверхностью, а при обратном ходе работает малая поверхность, возбуждая ток, направленный вперед и вверх. Концы экзоподита при этом варианте описывает эллипс по часовой стрелке (см. рис. 13).

Мошайн, описывая работу экзоподитов эвфаузиид, считает, что экзоподиты на левой стороне вращаются по часовой стрелке, т.е. по второму варианту. При этом он ссылается на Кэннона, наблюдавшего подобное вращение экзоподитов у мизид. Сам по себе вопрос о направлении вращения экзоподитов не имеет большого принципиального значения. Они могут вращаться и в том и в другом направлении. Важно направление токов воды, возбуждаемых экзоподитами, и их участие в фильтрации. В обоих случаях направление тока, возбуждаемого экзоподитами, мало отличается. Как в первом, так и во втором случае основной поток, продуцируемый большой гребной плоскостью, будет направлен назад, но в первом варианте более вверх. Так как сектор вертикального движения экзоподитов ограничен, все потоки, вызываемые экзоподитами, проходят вблизи стенок фильтрационной камеры. Начало гребного движения большой гребной плоскости экзоподита в первом варианте идет от своего эндоподита (см. рис. 13, А, I), а во втором случае — от впереди расположенного. И в том и в другом случае наблюдаем "засасывание" воды из щелей, образованных соседними эндоподитами, и протекание ее через фильтрационную поверхность, как это происходит при колебательных движениях максилл. Разница лишь в том, что водоток возникает только при задненаправленном ударе (гребке). При совокупном действии экзоподитов торакопод с каждой стороны образуются несущие токи, уходящие от стен фильтрационной камеры назад и в сторону (см. рис. 13, Б, 1).

Аналогичные потоки наблюдал и Кэннон у мизид. Однако он не связывал их с фильтрационными токами. Что касается мизид, то это, как будет показано далее, верно. У эвфаузиид же значительная часть этих токов образуется за счет фильтрационных токов, выходящих из "корзинки". Последнее легко наблюдать на живых рачках. Для этого капля туши сначала наносится непосредственно на фильтр изнутри фильтрационной камеры. Если экзоподиты неподвижны, тушь не размывается и остается в камере. Первые же удары экзоподитов приводят к появлению туши снаружи от нее. Для того чтобы удостовериться, что именно работа экзоподитов приводит к ее выходу из камеры через фильтры, я наносил каплю туши на основание экзоподита или на фильтр, но снаружи камеры. В момент фильтрации, когда экзоподит совершает быстрые и энергичные гребки, вдоль его передней плоскости визуализируется ток, направленный от основания к его вершине. Если тушь нанесена на фильтр в районе действия экзоподита, от нее начинают вытягиваться

тонкие струйки, направленные к нему. Это свидетельствует о том, что именно работа экзоподита индуцирует фильтрационные токи в торакальной фильтрационной камере. Кэннон дает обратное направление токов, индуцируемых экзоподитами (от вершины к основанию и затем в "корзинку"), однако его заключение умозрительно и не основано на наблюдении.

При возвратном ходе экзоподита, когда работает малая гребная лопасть, индуцируются аналогичные токи, но они направляются вперед вдоль жабр и окрашивают их. Эти токи, сливаясь с током воды, образованным максиллярным гидрокинетическим механизмом, усиливают его.

Течение, образованное большими гребными поверхностями, способствует и продвижению рачка вперед. Следовательно, экзоподиты одновременно выполняют и локомоторную функцию. Таким образом, торакальный гидрокинетический механизм обеспечивает работу торакальной фильтрационной камеры и одновременно создает смену воды вокруг жабр.

При гребке экзоподит максимально расправлен, поэтому базиподит испытывает большую нагрузку, в результате чего он вместе с эндоподитом несколько смещается к сагиттальной плоскости и вперед. Поскольку частота ударов экзоподитов может достигать, по нашим наблюдениям, 6 за секунду, при визуальном наблюдении кажется, что стенки камеры вибрируют и объем ее меняется. Изменение объема хорошо заметно на ромбовидной щели. Тем не менее щель никогда не закрывается. Именно это изменение объема "корзинки" было принято Хамнером с соавторами за механизм фильтрации эвфаузиид [Hamner et al., 1983]. Как будет показано, подобная ошибка была допущена и в отношении работы фильтрационного аппарата кладоцер. Против Хамнера свидетельствует опыт Мошлина с обрезанием экзоподитов у эвфаузиид, который отметил, что, в такой ситуации фильтрация осуществляется за счет экзитов максиллы, но с гораздо меньшей эффективностью [Mauchline, 1967]. В то же время наблюдения Хамнера за выходом туши из фильтрационной камеры наружу подтверждают мои наблюдения.

При изучении фильтрации *E. superba* я обнаружил, что, помимо максиллярного и торакального гидрокинетических механизмов, существует и антеннальный гидрокинетический механизм, представленный скафоцеритами второй пары антенн [Павлов, 1976].

По форме и строению скафоцериты чрезвычайно напоминают гребную лопасть. Нижняя сторона скафоцерита вогнута, и его дистальный край загнут вниз. Широкий у основания, он еще больше расширяется в средней части. По внутреннему и дистальному краю скафоцерита располагается ряд хлыстообразных гребных щетинок такого же типа, как на экзоподитах торакопод. Все щетинки спаяны между собой тонкой прозрачной пленкой, настолько прочной, что стоит потянуть за одну щетинку, как весь ряд разворачивается веером наподобие плавника рыбы, и отделить одну щетинку от другой можно, лишь порвав эту пленку. В сложенном состоянии пленка, соединяющая щетинки, складывается, как гармошка, что особенно хорошо видно на поперечном срезе (см. рис. 12, В). Два ряда волосков, расположенных по краю щетинок, образуют своего рода скелет. Концы волосков двух соседних щетинок, встречаясь, истончаются до такой степени, что их уже невозможно отличить от пленки. И без того большая, площадь скафоцерита увеличивается благодаря этому "плавнику" больше чем вдвое. Эта же пленка связывает между собой правый и левый скафоцериты. В центре скафоцерита проходит хорошо развитый тяж мускулатуры. Основания щетинок соединены с этим мускулом хорошо видимыми под микроскопом тяжами. Очевидно, с помощью этих тяжей щетинки могут двигаться, поднимаясь и опускаясь в плоскости скафоцерита, и тем самым менять его площадь. Кроме того, мускулатура, очевидно, может и несколько сгибать и распрямлять саму лопасть. Наличие пленки, связывающей щетинки скафоцерита, было обнаружено мной у всех видов просмотренных эвфаузиид. У креветок и других представителей декапод, а также мизид аналогичного образования не найдено.

При движении рачка вперед уже простое опускание скафоцеритов вниз образует замкнутую циркуляцию в сагиттальной плоскости. Токи, обтекающие скафоцерит снизу, индуцируют впереднаправленное компенсационное течение вдоль вентральной стороны тела (см. рис. 13, Б). В данном случае здесь проявляется хорошо известный гидродинамический эффект возникновения вихря за пластинкой, помещенной перпендикулярно течению [Бэтчелор, 1973]. Этот эффект усиливается вследствие того, что индуцируемые максиллярным гидрокинетическим механизмом токи, направляясь вперед, отражаются от скафоцеритов и поворачивают назад. Сагиттальная циркуляция, индуцируемая скафоцеритами, усиливает впереднаправленный ток внутри фильтрационной камеры, который является одной из ее составляющих. Надо думать, что образование пленки вызвано тем, что при небольшой скорости движения фильтрующего рачка встречный ток свободно бы проходил через щетинки без образования сагиттальной циркуляции.

Морфофункциональная схема пищедобывательного аппарата эвфаузиид

Таким образом, пищедобывательный аппарат эвфаузиид обладает большим совершенством и сложной конструкцией. Благодаря этому рачки способны производить как захват отдельных достаточно крупных объектов, так и добывать мелкие наннопланктонные формы путем фильтрации. Соответственно в составе пищедобывательного аппарата выделяются три основных отдела: грасперный, фильтрационный и ротовой (см. рис. 11, 14).

Грасперный отдел осуществляет дифференцированный захват пищевых объектов и их обработку. Представлен дистальными члениками максилл, максиллипед и эндоподитов первой — третьей пары торакопод.

Фильтрационный отдел формируется за счет конечностей головного отдела (за исключением мандибул) и всех имеющихся торакопод. В составе фильтрационного отдела выделяются: *фильтрационный механизм*, обеспечивающий изъятие пищевых частиц из пищеприносящих токов, и *гидрокинетический механизм*, обеспечивающий индуцирование пищеприносящих и фильтрационных токов.

Фильтрационный механизм состоит из торакальной фильтрационной камеры и максиллярной камеры.

Торакальная фильтрационная камера слагается из основной фильтрационной камеры, дополнительных фильтрационных поверхностей и “брюшного желобка”.

Основная фильтрационная камера. Формируется за счет ишиумов и мерусов эндоподитов торакопод и их вооружения. Основная функция — фильтрационная, дополнительная — направляющая.

Дополнительная фильтрационная поверхность. Сформирована за счет дистальных члеников эндоподитов торакопод (карпус, проподус, дактилус) и их вооружения. Основная функция — вспомогательная фильтрационная, дополнительная — направляющая.

“Брюшной желобок”. Формируется за счет протоподитов торакопод и их вооружения. Основная функция — направляющая, дополнительная — фильтрационная.

Максиллярная камера формируется за счет проксимальных частей максилл и максиллипеды. Основные функции — формирование пищевого комка, предварительная обработка и подача пищи ко рту, дополнительная функция — фильтрационная.

Морфологически и функционально все конструктивные элементы тесно связаны и образуют единую ловчую сеть конусной формы.

Гидрокинетический механизм располагается снаружи от стен фильтрационной камеры. В его составе имеются:

- Антеннальный гидрокинетический механизм. Представлен скафоцеритами. Обеспечивает создание течения в осевом направлении и образует продольную замкнутую циркуляцию в сагиттальной плоскости.

- Максиллярный гидрокинетический механизм. Представлен экзитами максилл и эпиподитом максиллипеды. Обеспечивает отток воды из максиллярной камеры.

- Торакальный гидрокинетический механизм. Представлен экзоподитами торакопод. Обеспечивает отток воды из торакальной фильтрационной камеры. Кроме того, осуществляет обмен воды у жабр. Используется для локомоции при свободном плавании.

Ротовой отдел функционально является общим как для грасперной, так и для фильтрационной функций. Тем не менее и в нем выделяются элементы, более тесно связанные

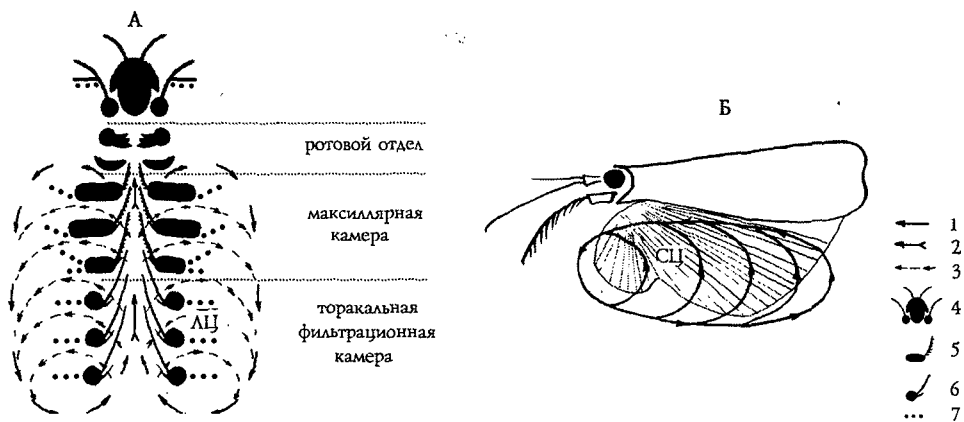


Рис. 14. Морфофункциональная схема фильтрационного аппарата (А) и сагиттальная циркуляция (Б): ЛЦ — латеральная циркуляция; СЦ — сагиттальная циркуляция. Составляющие латеральной циркуляции: 1 — приносящие; 2 — подающие; 3 — фильтрационные токи. Конструктивные элементы и функции: 4 — протоцефалон; 5 — максилла и максиллипеда с функцией обработки; 6 — торакопода с фильтрационной функцией; 7 — гидрокинетическая функция экзитов

с одной из них. Воронка парагнат служит входом для поступления фильтрата, тогда как пища, поступающая от грасперного отдела, проходит в предротовую полость между дистальными концами парагнат. Фильтрат может поступать на моляры, минуя рабочие поверхности индизивного отростка. Основная функция — окончательная обработка и поглощение пищи. Графическое изображение морфофункциональной схемы представлено на рис. 14.

Общая схема фильтрации

Осуществляя захват мелких, взвешенных в воде частиц, эвфаузииды складывают эндоподиты торакопод так, что они образуют ловчую конусную сеть, обращенную входом вентрокаудально. Поэтому при плавании рачка ловчий конус может работать только при наличии гидрокинетического механизма. Фильтрация является активным процессом. Антеннальный гидрокинетический механизм индуцирует замкнутую циркуляцию, каудальная составляющая которой совпадает с обтекающими рачка токами. Дойдя до входа в фильтрационную камеру, каудальная составляющая поворачивает вентрально, входит в ловчую сеть и переходит в оральную составляющую, направленную вперед ко рту. По мере сужения ловчего конуса токи воды выходят наружу через фильтры (фильтрационные токи). Последние усиливаются максиллярным и торакальным гидрокинетическими механизмами. Выходя из ловчей сети, фильтрационные токи сливаются с обтекающими токами, поворачивают назад и снова входят в ловчую сеть. Таким образом, система течений, индуцируемая гидрокинетическим механизмом, является замкнутой и носит тороидальный характер (см. рис. 14). Водообмен между этой системой и окружающей ее водой ограничен.

Для эффективной работы фильтрационного аппарата необходимо смещение всей системы, что и осуществляется при движении рачка с помощью плеопод. Таким образом, плеоподы, хотя и косвенно, способствуют фильтрации. Ток воды, возбуждаемый плеоподами при плавании, можно рассматривать как замкнутую циркуляцию неограниченного размера и обратного направления по отношению к первой циркуляции (см. рис. 14). Циркуляция, индуцируемая плеоподами, является несущей и обеспечивает движение рачка вперед. Фильтрационная циркуляция имеет обратное направление, вследствие чего создается сила, противодействующая движению рачка. Поскольку силы, действующие на рачка, приложены к разным точкам, создается крутящий момент и продольная ось рачка отклоняется вверх от направления движения на угол 15–30°. Передняя часть ромбовидной щели, образованная мерусами, оказывается направленной вперед, а задняя, образованная ишиумами, — вниз.

Ток воды, входящий в ловчую сеть рачка (оральная составляющая), не только приносит пищу, но и способствует ее подаче в максиллярную камеру, смывая частицы с фильтра. Продвижению частиц способствует и вибрация стенок камеры. Специального механизма, снимающего фильтрат со стенок камеры и подающего его к ротовому отверстию, как считалось раньше, не существует. Однако имеется механизм, очищающий фильтры.

Общая схема фильтрации, как нетрудно видеть, реализуется по законам гидродинамики.

Проведенный морфофункциональный анализ показывает, что ни одна из схем функционирования пищедобывательного аппарата эвфаузиид, предложенных ранее, не может быть принята.

В схеме Лебур и Макдональда не выяснена работа гидрокинетического механизма; схема Кэннона и Мэнтон дает ошибочное направление фильтрационных токов; схема Беркли исходит из пассивной фильтрации; в схеме Мошлина представлены не все конструктивные элементы, а схема Хамнера дает неверное представление о гидрокинетическом механизме. Синтетическая схема Беркеса не может быть принята, поскольку совмещает два разных принципа фильтрации.

Онтогенез пищедобывательного аппарата эвфаузиид

Морфофункциональный анализ ловчего аппарата будет неполным, если не проследить его развитие в онтогенезе. Для анализа, помимо собственных материалов, мной использованы работы Фразера [Fraser, 1936]; Гопалакришнана [Gopalakrishnan, 1973]; Кнайта [Knight, 1973]; Ле Ру [Le Roux, 1973]; Комаки [Komaki, 1979]. Фразер выделяет в онтогенезе *E. superba* двенадцать личиночных стадий развития: две науплиальные, одну метанауплиальную, три стадии калиптописа и шесть стадий фурцилий. Гопалакришнан три последние стадии фурцилий *Nematoscelis difficilis* называет ювенильными. В обеих работах приводятся серии рисунков, иллюстрирующих развитие в онтогенезе конечностей, составляющих основу пищедобывательного аппарата, что позволяет мне ограничиться небольшим числом оригинальных рисунков и схем. Гопалакришнан, кроме того,

дает морфофункциональную схему пищедобывательного аппарата калиптописа. Наблюдения Гопалакришнана интересны и тем, что он описывает фильтрационный способ питания личинки у формы, которая во взрослом состоянии является типичным граспером. Фильтрационный аппарат взрослых нематосцелис редуцирован полностью.

Науплиусы и метануплиусы эвфаузиид не питаются и живут за счет зародышевого желтка. Только следующая стадия — калиптопис переходит к захвату пищи. При этом калиптописы способны добывать пищу, захватывая отдельные частицы (грасперный способ), и фильтровать [Le Roux, 1973]. Первая стадия калиптописа имеет хорошо развитую верхнюю губу. Мандибулы отличаются от мандибул взрослых рачков отсутствием шупика, не вполне развитыми ингузивными отростками, наличием зубчатых пластинок и шипиков, напоминающих аналогичные структуры мандибул перакарид. Парагнаты на стадии калиптописа хорошо развиты и вооружены различного рода щетинками, особенно по краям воронки (рис. 15). Взаиморасположение элементов, составляющих основу ротового отдела, практически ничем не отличается от их расположения в аналогичном отделе взрослых эвфаузиид (ср. с рис. 12).

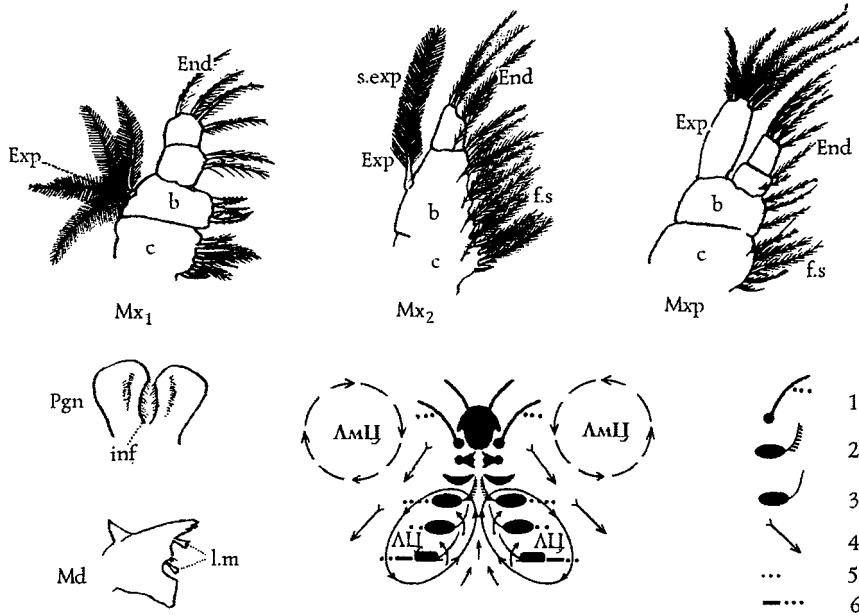


Рис. 15. Конструктивные элементы и морфофункциональная схема максиллярного фильтрационного аппарата (МФА) личинок эвфаузиид на стадии калиптопис: ЛмЦ — локомоторная циркуляция; АЦ — латеральная циркуляция; End — эндоподит; Exp — экзоподит; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Md — мандибулы; Pgn — парагнаты; l.m — подвижные пластинки; s.exp — щетинка экзоподита; inf — воронка; l.m — подвижная пластинка; b — базис; c — кокса; fs — фильтрационные щетинки; 1 — локомоторная и гидрокинетическая функции A_2 ; 2 — конечность с функцией обработки пищи; 3 — конечность с фильтрационной функцией; 4 — общая составляющая ЛмЦ и АЦ; 5 — гидрокинетическая функция щетинок; 6 — та же функция у экзита

Основу фильтрационного аппарата калиптописов составляют только две пары максилл и максиллипеды, поскольку грудные конечности на этой стадии отсутствуют. Как нетрудно видеть, фильтрационный аппарат калиптописов является гомологом максиллярной камеры и построен по тому же плану (ср. рис. 12 и 15). Однако вследствие того, что составляющие его конечности еще не вполне развиты, он отличается от максиллярной камеры некоторыми элементами. Первая пара максилл не имеет псевдоэкзоподита, но базальный членик несет небольшой экзоподит, вооруженный четырьмя пластинчатыми щетинками (ср. рис. 5 и 15). У второй пары максилл на месте экзоподита имеется только одна пластинчатая щетинка. Экзоподиты максиллипед хорошо развиты, но прикреплены к базальному членику всем своим основанием, что исключает вращательное движение и указывает на их гребную функцию. Эпиподит на них отсутствует. Таким образом, элементы максиллярного гидрокинетического механизма значительно отличаются от таковых максиллярной камеры взрослых эвфаузиид. Кроме того, эндоподиты максиллипед — двучленистые и по длине значительно меньше протоподита, поэтому они не образуют свода над камерой и она остается вентрально открытой. Максиллипеды по форме листовидны и, если не считать экзоподита, очень сходны со второй парой максилл. Однако основное отличие заключается в том, что у калиптописов максиллярный аппарат не является подчиненным отделом, как у взрослых рачков, а самостоятелен.

В целом же, как уже говорилось, планы строения фильтрационного аппарата калиптописа и максиллярной камеры взрослых эвфаузиид одинаковы. Это та же камера, напоминающая коническую сеть. Входом в камеру служит V-образная щель между максиллипедами. Приносящий ток входит в камеру сзади, несколько снизу и выходит латерально и сагиттально. По Гопалокришнану, сагиттальный ток мощнее. Таким образом, здесь имеют место те же каудальные и оральные составляющие, что и в системе токов взрослых эвфаузиид (см. рис. 14). Если заключение Гопалокришнана о характере токов в фильтрационном аппарате калиптописа не вызывает сомнения, то относительно механизма их создания с ним трудно согласиться. Так, по Гопалокришнану, приносящие токи возникают за счет вращательного движения терминальных щетинок экзоподита максиллипед. При этом он использует схему Кэннона и Мэнтон, предложенную ими для мизид. По этой схеме вращение экзоподита или щетинки индуцирует водоворот, вдоль оси которого возникает ток воды, направленный к их основанию. Совокупность таких токов и составляет основу пищепринносящего тока. Это было бы верно, если бы вращающийся элемент обладал при движении постоянством формы и симметрии, чего нет в действительности. Строение щетинок и экзоподита таково, что сила удара зависит от его направления. Так, если при впереднаправленном ударе пластинка экзоподита сохраняет жесткость, то при возвращении в исходное положение она изгибается. Кроме того, на промежуточном этапе, если имеет место вращение, она движется под другим углом. Все это приводит к смещению осевого течения. Строение уплощенного экзоподита максиллипед (см. рис. 15) свидетельствует о том, что он работает не по принципу пропеллера, а по принципу весла, т.к. соединяется с базиподитом всей нижней кромкой, а не углом. По Гопалокришнану, в создании пищевого тока принимает участие и вторая пара максилл. Однако он не отметил аналогичную функцию и у первой пары максилл. Между тем на нее указывает наличие экзоподита с четырьмя пластинчатыми щетинками. Обе пары максилл, так же как и максиллипеда, имеют листовидную форму и вогнуты спереди. Вогнутость конечности, принимающей участие в создании каких-либо токов, всегда указывает направление удара, гребка. В данном случае он направлен вперед. То же направление имеют и возбуждаемые ими токи. Отходя от стен фильтрационной камеры, эти токи вызывают компенсационное течение внутри камеры. Поскольку экзиты максилл не развиты и представлены лишь щетинками, фильтрационные токи индуцируются колебательными движениями самих максилл, а не экзитами, как у взрослых раков. На это указывает и отсутствие замкового вооружения максилл.

Не отметил Гопалокришнан и гидрокинетическую функцию второй пары антенн (личиночный гидрокинетический механизм). Между тем по строению и функциям они являются аналогами антенн копепод (см. рис. 15). Антенны копепод и калиптописов эвфаузиид выполняют одновременно локомоторную и гидрокинетическую функции, индуцируя несущую или локомоторную циркуляцию (ЛМЦ) (см. рис. 15 и 26) и усиливая латеральную циркуляцию (ЛЦ), индуцируемую максиллярным гидрокинетическим механизмом. Кроме антенн, исключительно большое сходство имеется и между вторыми парами максилл копепод и калиптописов (см. рис. 15 и 25).

Поскольку в аппаратах подобного типа основная фильтрационная функция принадлежит максиллам, я называю их максиллярным фильтрационным аппаратом (МФА).

На стадии первой фурцилии никаких изменений в строении и функции МФА не происходит. На следующих стадиях фильтрационная камера надстраивается за счет эндоподитов грудных конечностей (рис. 16).

Торакоподы подключаются к процессу фильтрации или последовательно по мере их развития, как, например, у *Eurphausia eximina* [Knight, 1980], или одновременно, как у *E. superba* [Fraser, 1936]. В связи с этим происходит коренная перестройка МФА (см. рис. 16, 17). Максиллярный фильтрационный аппарат становится подчиненным отделом и берет на себя функцию формирования пищевого комка и обработки пищи. Фильтрационная функция переходит к эндоподитам торакопод, формирующим торакальную фильтрационную камеру (см. рис. 16, 17). Однако даже в том случае, когда все торакоподы появляются одновременно, как у *E. superba*, на стадии второй фурцилии, формирование нового аппарата еще не закончено. На второй — четвертой стадии еще сохраняются личиночные антеннальные и максиллярные гидрокинетические механизмы. На третьей — четвертой стадии фурцилии максиллипеды приобретают стеблевидную форму и принимают на себя роль муфты, надежно соединяющей максиллярную камеру с торакальной фильтрационной. Наконец, на пятой — шестой стадии вторая пара антенн утрачивает локомоторную функцию, а гидрокинетическая функция остается лишь у экзоподита, который превращается в пластинчатый скафоцерит. Первая пара максилл утрачивает экзоподит и приобретает псевдоэкзоподит. Экзоподит второй пары максилл становится пластинчатым. На максиллипеде появляется эпиподит. Мандибулы утрачивают зубчатые пластинки и при-

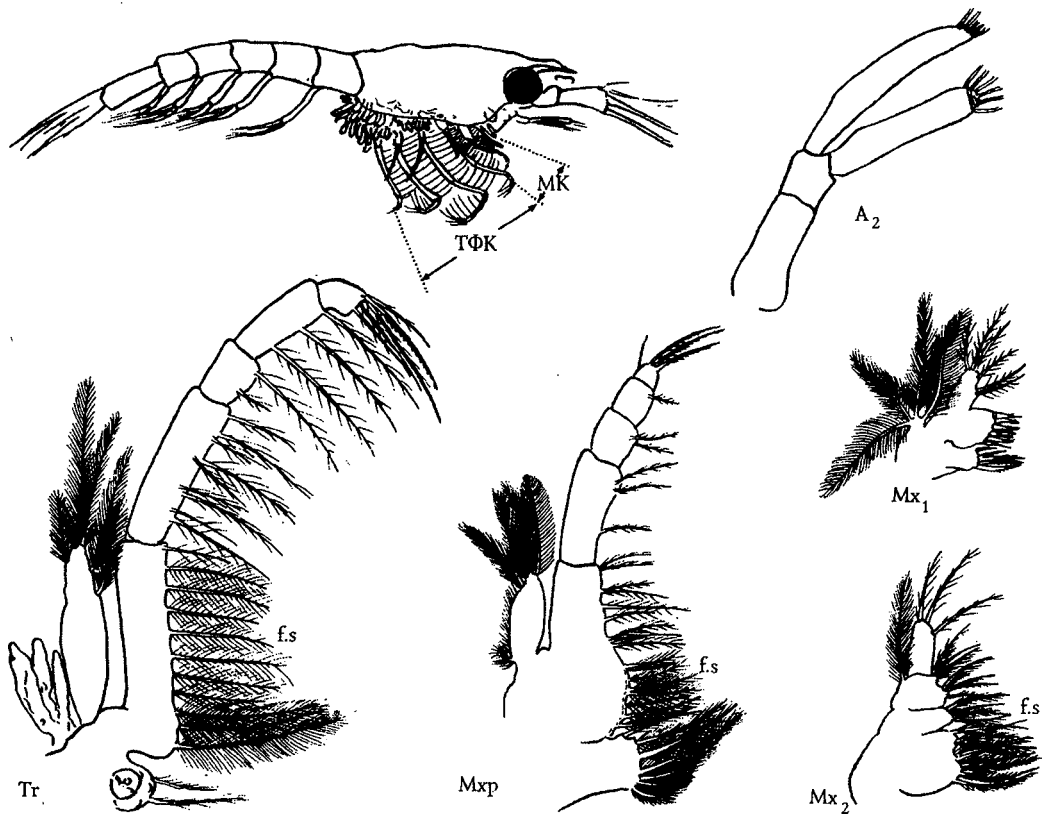


Рис. 16. Личиночный супермаксиллярный фильтрационный аппарат (СМФА) эвфаузиид на четвертой стадии фурцилии:

ТФК — торакальная фильтрационная камера; МК — максиллярная камера; A_2 — вторая пара антенн; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Tr — торакоподы; $f.s$ — фильтрационные щетинок

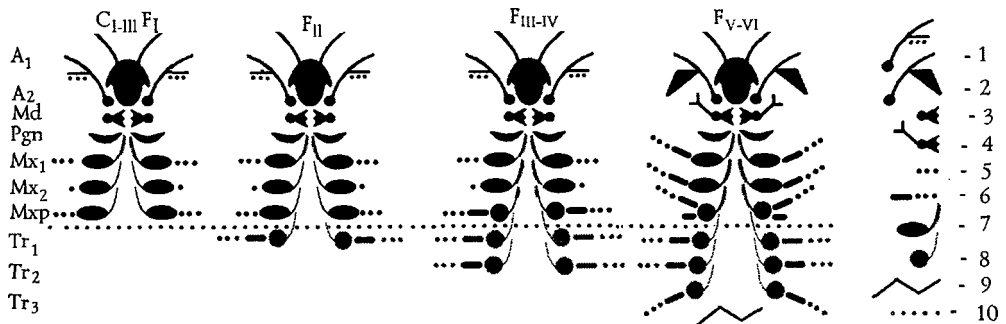


Рис. 17. Развитие фильтрационного аппарата эвфаузиид в онтогенезе:

$C_{I-III} F_1$ — фильтрационный аппарат на стадиях калиптописа и первой фурцилии; F_{II-VI} — фильтрационный аппарат на остальных стадиях фурцилии; A_1, A_2 — первая и вторая пара антенн; Md — мандибулы; Pgn — парагнаты; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Tr — торакоподы; 1 — A_2 с локомоторной и гидрокинетической функцией; 2 — то же с сенсорной и гидрокинетической функцией пластинчатого скафоцериата; 3 — мандибулы с подвижными пластинками и без щупика; 4 — мандибулы без пластинок, но со щупиком; 5 — гидрокинетическая функция щетинок; 6 — гидрокинетическая функция пластинчатого экзита; 7 — функция обработки пищевого комка; 8 — фильтрационная функция конечности; 9 — следующие пары торакопод не показаны; 10 — граница между максиллярной и фильтрационной камерой. Серым цветом даны элементы торакальной фильтрационной камеры

обретают щупик. В процессе этих изменений происходит и общее развитие фильтрационной и гидрокинетической функций, что выражается в увеличении общей площади гребных поверхностей и частоты фильтра (количества щетинок).

Таким образом, фильтрационный аппарат эвфаузиид в своем развитии проходит три этапа:

- раннеличиночный этап, свойственный первым четырем стадиям (I–III калиптопис, первая фурцилия). Он характеризуется наличием и развитием МФА;

- позднеличиночный этап (вторая — шестая стадия фурцилии), который характеризуется заменой максиллярной фильтрационной камеры торакальной и образованием личиночного СМФА;

- ювенильный, заключительный этап, характеризующийся наличием всех основных элементов фильтрационного аппарата, свойственного взрослым эвфаузидам, и их общим развитием.

Поскольку торакоподы эвфаузиид не связаны с локомоцией и берут на себя функцию, которая раньше принадлежала максиллам, фильтрационный аппарат эвфаузиид я называю супермаксиллярным фильтрационным аппаратом (СМФА). Фильтрационный аппарат на переходном этапе я называю личиночным СМФА.

В заключение необходимо отметить следующее. В МФА калиптописов максиллы и максиллипеды подвижны, а фильтрационные и гидрокинетические механизмы тесно связаны. Максиллипеды имеют листовидную форму. С переходом к СМФА максиллы и максиллипеды стабилизируются, и гидрокинетическая функция сохраняется только за экзитами, которые приобретают пластинчатую форму. В торакальной фильтрационной камере СМФА эндоподиты также неподвижны, т.е. фильтрационный и гидрокинетический механизмы в большой степени разобщены. Максиллипеда, служащая связующим звеном между максиллярной и торакальной фильтрационной камерами, из листовидной превращается в стеблевидную. Представляет интерес и сохранение гидрокинетической функции у скафоцерита второй пары антенн.

Таким образом, осуществляется подстройка элементов МФА к новому типу фильтрационного аппарата СМФА.

На стадии второй фурцилии с появлением личиночного СМФА появляется первая пара плеопод, а на фурцилии третьей стадии — и все остальные плеоподы. Развитие абдоминальных конечностей опережает развитие грудных, которых на третьей стадии всего лишь две пары. Такой порядок в развитии конечностей необычен для ракообразных. По-видимому, уже на первом этапе формирования СМФА локомоторный личиночный аппарат (вторая пара антенн) становится малоэффективным, поскольку токи, индуцируемые гидрокинетическим механизмом, направлены против несущих токов, и в это время к локомоции подключаются плеоподы. Благодаря этому личинки получают более мощный фильтрационный аппарат. Кроме того, работа плеопод позволяет рачку стабилизировать положение тела во время фильтрации, чего не могут делать более ранние личинки.

Необходимо добавить, что способы захвата пищи с помощью личиночного МФА более разнообразны, чем с помощью СМФА старших стадий и взрослых эвфаузиид. Это связано с большей самостоятельностью конечностей в МФА. Эта особенность МФА станет ясна при анализе аналогичного фильтрационного аппарата свойственного копеподам, который будет рассмотрен ниже.

Пищедобывательный аппарат декапод

Декаподы, как и эвфаузииды относятся к высшим ракам и входят в тот же надотряд Eucarida. Отряд Decapoda включает несколько тысяч видов. Одних только семейств в нем столько же, сколько видов в отряде эвфаузиид. Тем не менее это одна из наиболее изученных групп. Причин этому несколько: большая доступность видов, обитающих на мелководьях, эврибионтность и легкость содержания и разведения, крупные размеры, масса промысловых видов и т.д. Для декапод в целом характерен грасперный способ добывания пищи. Декаподы осуществляют захват пищевых объектов с помощью торакопод, вооруженных клешнями или, в некоторых случаях, ложными клешнями. Существует множество работ по способам захвата пищи декаподами, описаний органов захвата пищевых объектов и пищедобывательному поведению. Поэтому в данной главе я ограничусь менее изученным способом захвата пищи декаподами — первичным фильтрационным.

Первичные фильтраторы среди декапод немногочисленны и встречаются главным образом в семействах Sergestidae, Galatheidae, Astacidae, Porcellanidae, Callinassidae, Paguridae Homaridae, Napalocarcinidae [Omori, 1971; Nicol, 1932; Заренков, 1968, 1983; Budd et al., 1978; Gonor and Gonor, 1973a,b; Gerlach et al., 1976; Factor, 1978]. Но во всех случаях этот способ питания является скорее факультативным. Для подавляющего большинства взрослых форм декапод, использующих в качестве объекта питания сестон, фильтрационный способ питания является вторичным [Tiegs and Manton, 1958; Manton, 1977].

Первичный способ фильтрационного питания имеет место главным образом у личинок на стадии зоэа и мизис. Впрочем, и среди них некоторые приобрели способность к фильтрации вторично. Так, Гонор описал у порцеллянид переход от грасперного питания зоэа к фильтрационному питанию мизис [Gonor and Gonor, 1973a, b]. Бесспорно, первичный способ фильтрационного питания у личинок *Sergestes lucens* приводится в работе

Омори [Omori, 1971]. Именно этот способ представляет наибольший интерес для сравнительного морфофункционального анализа пищеводобывательных аппаратов декапод с другими группами ракообразных.

Нижеследующее описание основано на работе Омори по личинкам сергестид [Omori, 1971], на собственном морфофункциональном анализе пищеводобывательного аппарата личинок *Penaeus semisulcatus* и изучении работ по онтогенезу *Penaeus semisulcatus* и *P. indicus* [Heegaard, 1953]. Кроме того, я использовал свои результаты морфологического анализа личинок сергестид из планктонных проб (видовая принадлежность не установлена).

Пенеидеи представляют наиболее примитивную группу среди декапод, а по характеру онтогенеза более всего приближаются к эвфаузидам. Они имеют наиболее полный набор личиночных стадий: науплиуса, метанауплиуса, зоэа и мизис (последние две соответствуют калиптопису и фурцилии эвфаузида).

Науплиусы и метанауплиусы пенеидей, так же как и соответствующие стадии эвфаузида, не питаются [Gould, 1959] и, соответственно, пищеводобывательные аппараты у них не выражены.

Первая зоэа *P. setiferus* имеет несколько упрощенный, по сравнению с калиптописом эвфаузида, пищеводобывательный аппарат, в составе которого выделяются ротовой и максиллярный отделы. Ротовой отдел полностью аналогичен соответствующему отделу калиптописа. В составе же максиллярного отдела только две пары максилл. Первая пара максиллипед представлена скорее зачатком. Основу фильтрационной камеры составляет только вооружение второй пары максилл. Ее фильтрационный аппарат, несмотря на отсутствие максиллипеды, подобен максиллярному фильтрационному аппарату (МФА) калиптописа. Отсутствие максиллипеды, очевидно, не должно сильно сказываться на способности к фильтрации. У первой стадии калиптописа эвфаузида фильтрационное вооружение максиллипеды не выражено и представлено простыми редкоопушенными щетинками. Настоящие фильтрационные щетинки появляются в количестве двух-трех лишь на следующей, второй стадии. Поэтому ее роль в фильтрации незначительна и ограничивается, главным образом, гидрокинетической функцией. Так же как и зоэа, они фильтруют с помощью одних максилл. В связи с этим я полагаю, что процесс фильтрации у первой зоэа осуществляется по той же схеме, что и у калиптописа. Морфофункциональная схема фильтрационного аппарата первой зоэа в этом смысле идентична морфофункциональной схеме калиптописа (см. рис. 15 и 17, $C_{I-III} F_1$).

У большинства же пенеидей первая зоэа имеет в составе пищеводобывательного аппарата две пары максиллипед (третья пара представлена зачатком), что соответствует следующей стадии зоэа и второй стадии фурцилии эвфаузида.

Наблюдения Омори и мои проведены над личинками, начиная с этой стадии. По своему строению и характеру вооружения конечности личинок пенеид и сергестид на стадиях зоэа чрезвычайно сходны. Большое сходство имеется между ними и соответствующими конечностями эвфаузида на стадии калиптопис и первых фурцилий (ср. рис. 15, 16 и 18). Соответственно мы должны ожидать и функционального сходства.

Первая пара максилл у пенеидей и сергестид на стадии зоэа имеет, как и соответствующую максилла калиптописов, такой же уплощенный орально вогнутый протоподит, несущий на коксальном эндите направляющие щетинки (рис. 18). Концы их налегают на

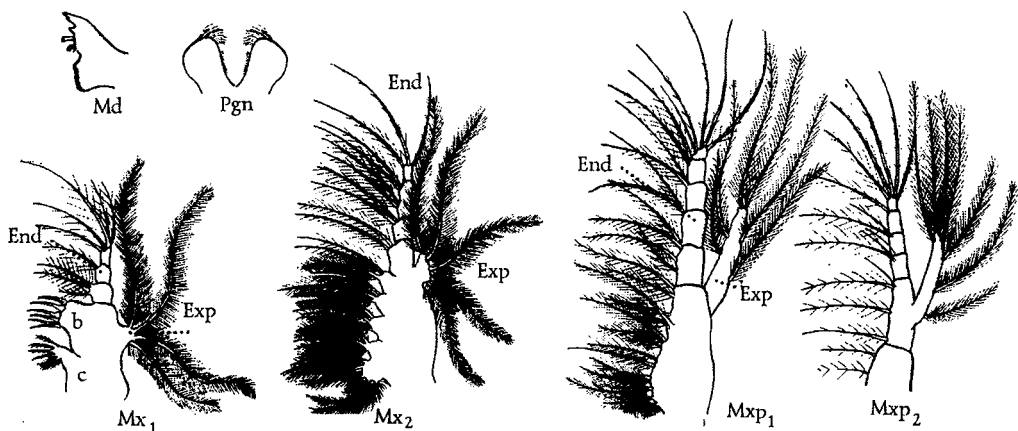


Рис. 18. Конечности, формирующие личиночный СМФА пенеид:
Md — мандибулы; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Pgn — парагнаты; End — эндоподит;
Exp — экзоподит; b — базис; c — кокса

края парагнат. Как показали наблюдения, они выполняют фильтрационно-направляющую функцию, как и соответствующее вооружение эвфаузиид. Базальный эндит протоподита вооружен несколькими шиповидными щетинками, расположенными параллельно плоскости инцизивного отростка мандибул, в паре с которым они и работают. Им, исходя из строения, принадлежит функция первичной обработки грубой пищи (например, крупных диатомей), а также мелких зоопланктеров.

Трехчленистый эндоподит вооружен редко оперенными щетинками, подобными аналогичным щетинкам эндоподита калиптописов. Из них шиповидные щетинки дистального членика выполняют функцию фиксации живой добычи. Экзоподит зачаточен, несет четыре пластинчатых щетинки. Их форма указывает на гидрокинетическую функцию. Они подобны экзоподитам первой максиллы калиптописов и фурцилий (ср. рис. 16 и 18).

Вторая максилла также уплощена и орально вогнута. Из эндитов протоподита лучше всего выражен самый проксимальный эндит (см. рис. 18). Его вооружение представлено направляющими щетинками. Базальные эндиты и проксимальные членики эндоподита вооружены типичными фильтрационными щетинками. Дистальный членик эндоподита несет шиповидные редуцированные щетинки. Экзоподит зачаточный и, так же как экзоподит первой максиллы, несет четыре пластинчатых щетинки. Этим он отличается от аналогичного придатка второй пары максилл личинок эвфаузиид, на которых имеется лишь одна щетинка.

Максиллипеды стеблевидной формы (см. рис. 18). По внутреннему краю эндитов протоподита и эндоподита располагается типичное фильтрационное вооружение, более редкое на второй паре. Дистальные членики эндоподитов несут кисточку из нескольких шиповидных щетинок. Экзоподиты пластинчатые и вооружены простыми перистыми щетинками.

Третья пара максиллипед обычно зачаточна.

Из этого описания следует, что состав, взаиморасположение и вооружение конечностей в пищеводобывательном аппарате зоэа аналогичны таковым личиночного СМФА эвфаузиид на стадии второй фурцилии.

Наблюдения за работой конечностей и системой токов у личинки *P. semisulcatus* подтвердили мои выводы относительно функционирования фильтрационного аппарата личинок эвфаузиид. Они также показали полную идентичность гидродинамических полей индуцируемых личинками пенеид и эвфаузиид при фильтрации, что, в общем, следовало и из простого сравнения конечностей и планов строения личинок. Поэтому морфофункциональная схема личиночного СМФА декапод может быть представлена той же схемой (см. рис. 15 и 17, F_{II}).

Помимо фильтрации, личинки способны к грасперному способу захвата пищи. В качестве грасперного механизма служат дистальные членики конечностей и их вооружение (шиповидные щетинки). Попавшая в камеру живая добыча (науплиусы, коловратки) захватывается вооружением дистальных члеников максилл или максиллипед и подается в ротовой отдел.

Развитие личиночного СМФА завершается на стадии мизис и сопровождается изменениями в строении составляющих его конечностей.

На стадии мизис, так же как у эвфаузиид пятой, шестой стадии фурцилии, вторая пара антенн утрачивает локомоторную функцию и многочленистый стеблевидный экзоподит заменяется пластинчатым скафоцеритом. Хотя вооружение скафоцерита не связано пленкой, за ним все же сохраняется гидрокинетическая функция.

В ротовом отделе изменения незначительны. Усиливается лишь дифференцировка рабочей поверхности мандибул на молярный и инцизивный отростки. Появляется зачаток щупика.

В максиллярном отделе изменения более существенны. Экзоподит первой пары максилл редуцируется. Экзоподит же второй пары, напротив, увеличивается в размерах и приобретает форму, свойственную скафогнатидам. По его наружному краю располагается ряд пластинчатых щетинок.

Первая пара максиллипед значительно меняет свой облик за счет увеличения и расширения коксального и базального эндитов. В результате она уплощается и приобретает сходство с листовидной конечностью. Благодаря этому усиливается ее сходство с первой парой максиллипед калиптописа. У последних, благодаря своей подвижности, она принимает участие в создании тока воды; при этом эндоподит работает наравне с экзоподитом. Усиление гидрокинетической функции первой пары максиллипед зоэа, очевидно, компенсирует утрату аналогичной функции первой пары максилл у стадии мизис. Вторая пара максиллипед меняется незначительно, но фильтрационное вооружение усиливается. Экзоподит приобретает кисточку из щетинок на апикальном конце, что также указывает на усиление гидрокинетической функции. Наконец, на стадии мизис в состав фильтрационно-

го аппарата входит третья пара максиллипед. По своему строению и вооружению она мало отличается от следующих за ней торакопод. Ее эндоподит вооружен редкими слабоопушенными щетинками и в фильтрации, по-видимому, играет вспомогательную роль.

Торакоподы на стадии мизис отличаются от второй и третьей пары максиллипед отсутствием фильтрационного вооружения. Однако по внутреннему краю эндоподитов на дистальных концах члеников располагаются редкоопушенные щетинки, направленные своими концами вентроорально. Сами эндоподиты у основания отклоняются латерально, а у дистального конца — орально, образуя остов ловчей сети, напоминающей "корзинку" эвфаузиид, однако она не конусообразной, а скорее ковшеобразной формы. Омори называет ее "scoop net" [Omori, 1971]. Ловчая сеть открыта снизу и каудально.

Экзоподиты торакопод такого же строения, как и экзоподиты максиллипед. И те и другие вогнуты орально, что указывает на переднаправленный удар.

Рассмотренные изменения в строении конечностей указывают на смещение основных функций (фильтрационной, гидрокинетической) в каудальном направлении. Поскольку вторая пара антенн на этой стадии утратила локомоторную функцию, экзоподиты максиллипед и торакопод взяли ее на себя, продолжая в то же время нести гидрокинетическую функцию. Однако, если антенны перемещали личинку вперед, то экзоподиты — назад. Личинки *S. lucens*, так же как и *P. semisulcatus*, на стадии мизис плавают хвостом вперед и вентральной стороной вверх. Впрочем, этот хорошо известный факт касается не только пенеидей, и аналогичных личинок многих других декапод [Фохоп, 1936]. Следует отметить, что переход к плаванию хвостом вперед начинается уже на стадии поздней зоза даже раньше, поскольку уже у первой зоза направление движения не совпадает с осью тела. Как и у эвфаузиид, это результат совместного действия несущей и пищевой циркуляций.

Для личинки, которая питается путем фильтрации, направление движения и положение тела в пространстве, очевидно, не имеет значения. Личинки на всех стадиях развития способны улавливать или отфильтровывать, кроме одноклеточных водорослей, науплиусы артемий, коловраток и других мелких животных. Однако способ захвата добычи на стадии мизис отличается своеобразием. Отлавливая ее, личинки используют ловчую сеть как сачок, наплывая на добычу. Попад в зону действия пищевой циркуляции, науплиусы или другой корм подхватываются ей и переносятся в максиллярный отдел. Если же науплиус задевает за щетинки торакопод, то активно схватывается ими и передается на максиллипеды и далее. Таким образом, ловчую сеть мизис стадии пенеидей можно рассматривать и как фильтрационный, и как грасперный механизм. Я полностью согласен с Омори, что на этой стадии происходит преобразование пищедобывательного аппарата, приспособленного для фильтрации, в аппарат захвата более крупной и подвижной добычи. Однако это не дифференцированный захват, т.к. личинка "плавает" задом наперед и сенсорный отдел не принимает участия в координировании акта захвата. Фактически, это та же фильтрация, но роль фильтра выполняют не щетинки, а сами телоподиты торакопод. Капля туши, внесенная в ловчую сеть, визуализирует наличие фильтрационных токов, выходящих латерально между телоподитами (эндоподитами). Тем не менее отсутствие фильтрационного вооружения на торакоподах не позволяет рассматривать камеру, сформированную торакоподами, как фильтрационную. На следующей — ювенильной стадии (post-larvae, postmysis) личинки сергестид получают плавательный локомоторный аппарат, свойственный взрослым ракам и представленный плеоподами. Они получают возможность двигаться головой вперед и переходят к дифференцированному захвату.

У сергестид клешни или редуцированы, или отсутствуют совсем, поэтому они ловят живую добычу с помощью ловчей сети, так же как мизис стадия *P. semisulcatus*, но более целенаправленно и даже загоняют добычу в сеть, проделывая вокруг жертвы циркуляцию [Omori, 1971], или же захватывают ее вытянутыми вперед торакоподами, сводя их, как это делают эвфаузииды. Важно подчеркнуть, что во всех этих случаях захват происходит без участия гидрокинетического механизма. Аналогичный способ захвата используют *Procaris ascensionis* из прокаридид [Provenzano, 1978]. Провензано не обнаружил признаков характерной для фильтраторов системы пищепринносящих и других токов, хотя строение конечностей у этих рачков, судя по рисункам из работы Чейса и Мэннига [Chase and Mannig, 1972] указывает на возможность фильтрационного способа питания. Скорее всего, это издержки методики. К сожалению, как и в большинстве работ систематиков, рисунки конечностей прокариды не дают представления о действительном расположении и характере их вооружения, чтобы судить более определенно о наличии фильтрационного способа питания.

Пенеиды на ювенильной стадии переходят к обитанию на дне, используя для передвижения по грунту торакоподы, а плавают с помощью плеопод.

Грасперный механизм у *P. semisulcatus* представлен тремя парами клешней на первых торакоподах. С их помощью рачки осуществляют захват живой добычи или собирают пищевые частицы со дна. Захват может осуществляться любой из клешней. Точно так же используют клешни другие креветки. Вообще захват пищи с помощью клешней, как уже было сказано, характерен для подавляющего большинства декапод. Располагаются они на первых парах торакопод и, помимо пищедобывательной, могут выполнять ряд других функций. Специальное исследование грасперного способа захвата не входит в задачи настоящего исследования, так как разнообразие форм и размеров клешней реализуется на основе одного и того же плана строения. План строения грасперных аппаратов будет обсуждаться ниже в соответствующем разделе.

С переходом на грасперный способ питания ювенильная стадия утрачивает все элементы фильтрационного аппарата. Происходит редукция фильтрационного механизма, что выражается в утрате максиллами и максиллипедами фильтрационного вооружения. Редуцируются и элементы гидрокинетического механизма (экзиты максиллипед и торакопод), остается лишь скафогнатид. Первая пара максилл утрачивает и эндоподит. Однако по мере превращения ювенильной стадии во взрослого рака, экзиты на конечностях головного отдела появляются заново. Мандибулы и первая пара максилл приобретают листовидные экзиты (рис. 19). Экзоподит второй пары максилл превращается в широкий пластинчатый скафогнатид (ср. рис. 18 и 19). Максиллипеды первой пары становятся листовидными и приобретают сходство со второй парой максилл. Вторая и третья пары максиллипед меняются не так сильно. Эндоподиты максиллипед остаются членистыми, но также уплощаются и приобретают жгутиковидные экзоподиты (рис. 20). В совокупности все экзиты образуют вторичный гидрокинетический механизм, который обслуживает главным образом дыхательный аппарат.

Экзиты максиллипед, например, своей работой значительно усиливают поток, выходящий из жаберной полости (см. рис. 20). Помимо этого, они меняют направление дыхательного тока, отгоняя воду латерально. Вследствие этого выходящая из жаберной полости вода не попадает на рецепторы антенн (см. рис. 20). Так как ток воды, индуцируемый экзитами максиллипед, направлен дорсокаудально, компенсационные токи приносят свежую воду на рецепторы антенн ротовых частей. Вторичный гидрокинетический механизм, кроме того, входит в состав вторичного фильтрационного аппарата.

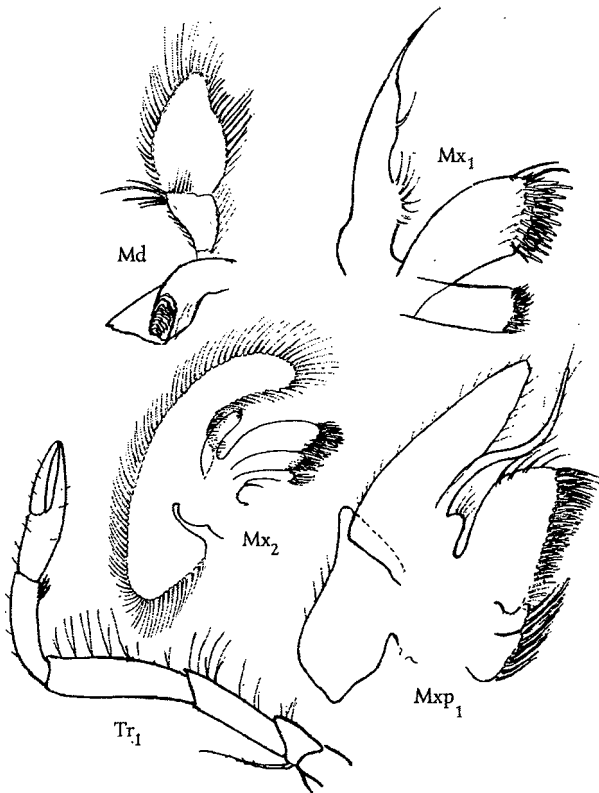


Рис. 19. Конечности *P. semisulcatus* на ювенильной стадии: Md — мандибулы; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Tr — торакоподы

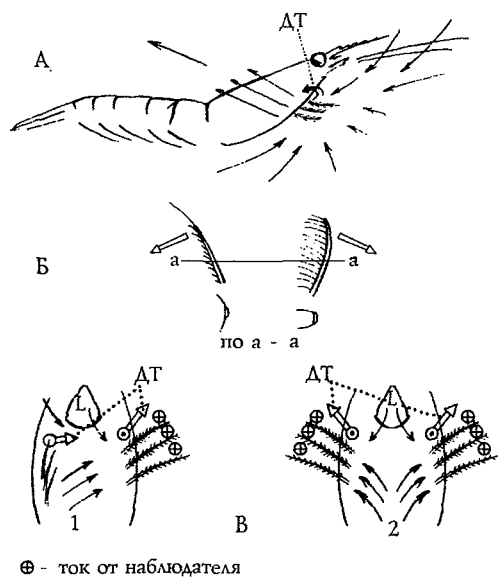


Рис. 20. Гидродинамическое поле креветки, индуцируемое экзоподитами максиллипед: А — латеральный взгляд; Б — гребной и возвратный удары экзоподита; В — поле действия экзоподитов (взгляд снизу); АТ — дыхательные токи; L — верхняя губа; 1 — работают только левые экзоподиты; 2 — работают все экзоподиты

Таким образом, в развитии пищедобывательного аппарата личинок пенеидей можно проследить следующие этапы:

1. Образование у первой зоза максиллярного фильтрационного аппарата, сходного по плану строения с МФА калиптописов эвфаузиид, несколько упрощенного из-за отсутствия максиллипеды.

2. Образование и развитие у поздних зоза и мизис стадий личиночного супермаксиллярного фильтрационного аппарата, подобного СМФА фурцилий эвфаузиид и сформированного за счет трех пар максиллипед. На этом же этапе за счет торакопод формируется и "ловчая сеть", осуществляющая захват с помощью гидрокинетического механизма.

3. Образование грасперного пищедобывательного аппарата и полная или частичная редукция элементов фильтрационного аппарата на ювенильной стадии.

Сравнивая онтогенезы эвфаузиид и пенеидей, можно проследить несколько интересных моментов в развитии пищедобывательных аппаратов. У тех и у других одна из первых стадий развития (калиптопис, зоза) начинает питаться, имея максиллярный фильтрационный аппарат (МФА). Однако план строения МФА пенеидей из-за отсутствия функционирующей максиллипеды более упрощен. Соответственно закладка супермаксиллярного фильтрационного аппарата (СМФА) у эвфаузиид и декапод несколько различается. У пенеидей на следующей стадии зоза к МФА присоединяются сразу две пары максиллипед, у соответствующей ей фурцилии — одна, гомологичная второй паре максиллипед торакопода. Число конечностей в составе аппарата, таким образом, выравнивается, и на следующей стадии у тех и у других добавляется еще по одной паре: у пенеид это третья пара максиллипед, у эвфаузиид — ее гомолог. Правда, в обоих случаях эта пара не совсем развита, эндоподит полностью не расчленен и экзоподит небольших размеров.

На стадии зоза у пенеидей первые максиллипеды стеноподиального (стеблевидного) типа, тогда как у эвфаузиид уже на стадии калиптопис они скорее листовидные. Аналогичную форму первая максиллипеда пенеидей приобретает лишь на стадии мизис. Третья пара максиллипед на этой стадии догоняет остальные. Таким образом, обе соответствующие личинки, мизис и фурцилия получают идентичный СМФА, в составе которого три пары одинаково дифференцированных максиллипед (торакопод), выполняющих фильтрационную функцию. Но, начиная с этой стадии, развитие пищедобывательных аппаратов пенеидей и эвфаузиид идет разными путями.

Эвфаузииды на этой стадии получают функционирующие плеоподы, и только после этого происходит последовательное или одновременное прибавление остальных торакопод к личиночному СМФА. Развитие идет в направлении совершенствования фильтрационной функции. Мощный фильтрационный аппарат требует столь же мощного локомоторного аппарата. В этом, видимо, основная причина того, что развитие плеопод опережает развитие торакопод.

Пенеидеи же в качестве локомоторного аппарата используют экзоподиты торакопод (сходство с мизидами). Эндоподиты же, развиваясь от одной мизис стадии к другой, образуют ловчую сеть, плохо приспособленную к фильтрационной и лучше — к грасперной функции. Отсутствие фильтра на торакоподах, формирующих ловчую сеть, облегчает плавание. Поэтому на данной стадии не возникло предпосылок для ускоренного развития мощного локомоторного аппарата. Он развивается лишь после преобразования ловчей сети в грасперный аппарат, свойственный ювенильной стадии, поскольку целенаправленный захват невозможен без координации движений с помощью совершенного локомоторного аппарата. Поведение граспера (особенно хищника) намного сложнее, чем фильтратора.

Отсутствие в личиночном МФА пенеидей функционирующей максиллипеды, характер и запаздывание ее дифференцировки в СМФА, использование для плавания экзоподитов торакопод и неспециализированная ловчая сеть указывают на то, что личинки пенеидей более продвинуты в развитии по грасперной функции, чем аналогичные стадии эвфаузиид.

Следует отметить еще несколько различий в развитии отдельных элементов пищедобывательных аппаратов эвфаузиид и пенеид. Например, мандибулярный палец у личинок эвфаузиид появляется на более ранних стадиях развития, чем у пенеидей. У последних он начинает функционировать лишь у взрослых раков, тогда как у эвфаузиид уже на четвертой-пятой стадии фурцилии. Провизорные экзоподиты первой пары максиллы у эвфаузиид сменяются псевдоэкзоподитом. Пенеидеи же утрачивают аналогичные экзоподиты без замены на стадии мизис, а на ювенильной стадии исчезает и щупик максиллы. Наконец, представляет интерес метаморфоз максиллипед. Закладываются они как стеноподиальные конечности и выполняют локомоторную и гидрокинетическую функцию. У личинок эвфаузиид эндоподиты даже используются для передвижения по грунту [Cannon and Manton, 1927]. У эвфаузиид гомологи максиллипед сохраняют стеноподиальную форму

даже у взрослых рачков. У пенеидей же на ювенильной стадии они превращаются в ного-челюсти и берут на себя функцию обработки пищи. Однако третья пара максиллипед да- же у взрослых пенеидей мало отличается от торакопод.

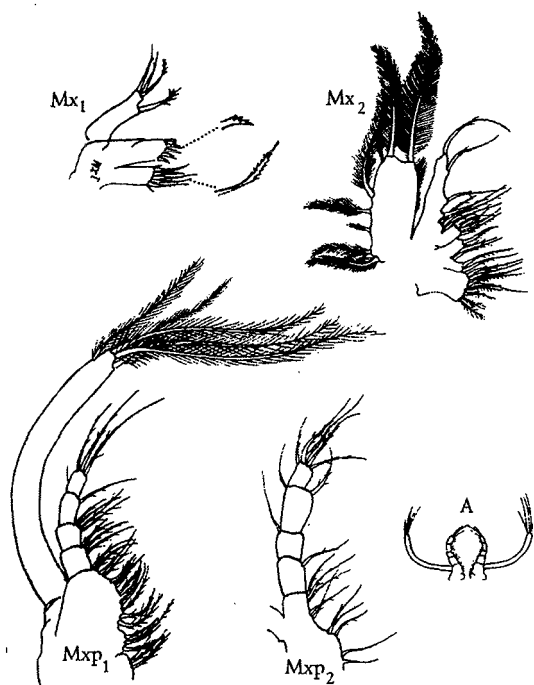


Рис. 21. Конечности личинки крагонид (*Argis dentata*) на стадии зоза:

A — взаиморасположение второй пары максиллипед;
Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды

У остальных *Natantia*, а также *Reptantia*, судя по описаниям конечностей личинок, на стадии зоза имеет место смешанный тип питания с преобладанием грасперного. В составе пищедобывательного аппарата всегда не менее двух пар максиллипед, например, у *Cancer magister* (*Brachyura*) или *Porcellanopagurus edwardsii* (*Paguridae*) даже на последней стадии зоза третья пара максиллипед зачаточная [Roesijardi, 1976, Roberts, 1971]. *Argis dentata* (*Crangonidae*) имеет такой же набор конечностей (рис. 21). У этой личинки уже преобладает грасперное вооружение и соответствующий тип питания. Напротив, у *Macrobrachium lar* (*Palaemonidae*) уже первая зоза имеет три пары максиллипед, причем вторая и третья лучше развиты, чем первая [Atkinson, 1977].

Способ развития торакального отдела на стадии мизис (мегалопы) у представителей разных групп декапод может различаться довольно сильно. Но, по-видимому, для большинства групп имеет место тенденция ускорения к переходу на чистый грасперный тип, свойственный ювенильным стадиям развития. Это выражается в том, что закладка торакальных конечностей и плеопод сдвигается на стадию зоза. Правда, при этом ни те, ни другие не функционируют и представляют собой слаборасчлененные конеч-

ности, лишенные вооружения. Как правило, они собраны в некоторое подобие “ловчей сети”. На стадии же мизис появляются конечности, свойственные ювенильным особям. Таким образом, личинки пропускают стадию развития пищедобывательного аппарата со смешанным типом питания (ловчая сеть). Происходит как бы временная редукция этого аппарата, и личинка питается с помощью грасперного пищедобывательного аппарата зоза, представленного максиллипедными, вооруженными различными шипами и шиповидными щетинками на всех члениках и эндитах (см. рис. 21), или же, в некоторых случаях, вторично фильтрационным аппаратом, как, например, личинка порцелляниды.

Переход к ювенильной стадии связан с посадкой на дно и преобразованием конечностей ловчей сети в ходильные. При этом первые три пары конечностей (гомологи максиллипед), функционировавшие у личинок как фильтрационные или грасперные, берут на себя функцию формирования пищевого комка и обработки пищи, а их экзиты обслуживают дыхательный аппарат и индуцируют токи, направленные к сенсорным органам. Остальные конечности (торакоподы) приобретают локомоторную функцию, связанную с передвижением по субстрату. В то же время к ним переходит и грасперная функция. Обычно грасперное вооружение представлено клешнями, которые располагаются на одной или нескольких парах передних торакопод.

Максиллярный фильтрационный аппарат (МФА)

Пищедобывательный аппарат копепод

Две модификации МФА были рассмотрены мной при описании онтогенеза фильтрационных аппаратов эукарид. Помимо этих модификаций, максиллярный фильтрационный аппарат свойствен филтраторам из копепод, анаспидовых, мизид и кумовых. МФА всех указанных групп ракообразных построен по единому плану и формируется за счет придатков и конечностей ротового отдела и двух пар максилл. У большинства модификаций этого аппарата в его состав входят также одна пара максиллипед и вторая пара антенн. Лучше всего изучен МФА мизид и копепод.

Если мизид относят к высшим ракообразным, так же как эвфаузиид и декапод, то копеподы входят в отряд *Copepoda* из подкласса *Copepodoidea*, который иногда объединяют с низшими раками в группу *Entomostraca*.

Копеподы довольно многочисленная по видовому составу группа мелких ракообразных, которая освоила большинство адаптивных зон океана и пресных вод. Пелагические копеподы-фильтраторы, как и эвфаузииды, важнейшие потребители фитопланктона. Далеко не все копеподы фильтраторы. Фильтрационный способ питания свойствен копеподам из подотряда *Calanoida*. Но и среди калянид есть семейства, представленные исключительно облигатными грасперами. Для представителей других подотрядов копепод характерен грасперный способ питания.

Пищедобывательный аппарат копепод устроен проще, чем таковой мизид, но я рассматриваю его прежде, поскольку он конструктивно ближе к только что рассмотренным МФА личинок высших раков.

Одно из наиболее полных описаний фильтрационного аппарата калянуса принадлежит Кэннону [Cannon, 1928], хотя впоследствии представления Кэннона о строении аппарата и способах захвата пищи копеподами были дополнены многими авторами [Lowndes, 1935; Gould, 1964, 1966; Conover, 1966; Вышкварцева, 1977; Lam, Frost, 1976; Lehman 1976; Alcaras et al., 1980], принципиальная схема его работы осталась без изменений. Однако и здесь, как и в случае с фильтрационным аппаратом эвфаузиид, не обошлось без противоречий. Они касаются прежде всего общей схемы захвата пищевых частиц с помощью гидродинамического поля.

Типы двигательной активности копепод

Основные типы двигательной и пищедобывательной активности калянид достаточно хорошо изучены и известны [Cannon, 1928a, b; Петипа, 19676; Вышкварцева, 1977; Friedman, Strickler, 1975; Friedman, 1980; Strickler, Bal, 1972]. Обычно выделяют три типа двигательной активности: плавное скольжение с помощью гидрокинетического меха гизма, небольшие скачки с помощью второй пары антенн и большие резкие скачки с помощью абдомена и торакопод. Плавное скольжение связано с фильтрацией при питании мелкими частицами, небольшие скачки — с захватом отдельных крупных пищевых частиц и большие резкие скачки — с поисковыми пробежками. Кроме того, третий тип движения используется рачками при миграциях и при избегании опасности. Нас интересует прежде всего первый способ. Поведение рачка при этом способе питания складывается, как минимум, из двух актов: фильтрации и пробежки. После попадания в фильтрационный аппарат крупных пищевых частиц или при намеренном захвате их рачки могут зависать в воде на время их обработки. В целом для описания поведения при питании достаточно трех актов: фильтрация (захват) — обработка — пробежка. Пробежки по интенсивности и типу движения могут быть очень разнообразными, особенно у копепод, в питании которых преобладают живые организмы. Положение тела как при фильтрации, так и при захвате не стабилизировано.

Конструктивная морфология пищедобывательного аппарата копепод

В составе МФА калянид морфологически и функционально выделяются ротовой, фильтрационный и грасперный отделы.

Ротовой отдел построен по тому же плану, что и аналогичный ему отдел у высших ракообразных. Незначительные отличия касаются лишь строения образующих его конечностей и придатков.

Верхняя губа прикрывает ротовое отверстие спереди и снизу, образуя предротовую полость. Латерально предротовая полость ограничивается рабочими поверхностями мандибул, а зади лопастями нижней губы, щель между которыми и служит входом в нее.

Главным отличием ротового отдела МФА калянид от аналогичного отдела в СМФА эвфаузиид является и то, что в нем нельзя выделить элементы, связанные с фильтрационным или грасперным отделом. Мандибула копепод имеет единую рабочую кромку. Молярная и инцизивная части не выделяются. У фитофагов мандибулы по характеру рабочей поверхности ближе к молярным, у хищников — к инцизивным [Anraky and Otori, 1963; Арашкевич, 1969; Вышкварцева, 1977]. В тех случаях, когда фитофаг производит захват живой добычи, а хищник, в силу каких-то причин, переходит на фитопланктон, поступление пищи в предротовую полость, обработка и поглощение ее происходят одинаково и ответственность характеру мандибул. Вход в предротовую полость один.

Работа **фильтрационного отдела** обеспечивается двумя механизмами: фильтрационным и гидрокинетическим.

Фильтрационный механизм формируется за счет вооружения максилл и максиллипод.

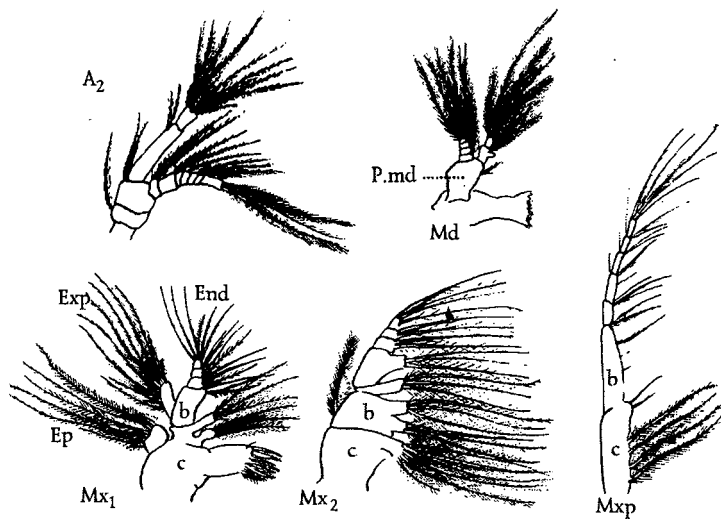


Рис. 22. Конечности, формирующие пищедобывательный аппарат калаянид:

A_2 — вторая пара антенн; End — эндоподит; Exr — экзоподит; Ep — эпиподит; Md — мандибулы; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; $P.md$ — мандибулярный палец; b — базис; c — кокса

вооружены более тонкими и длинными перистыми щетинками, по своему строению сходными с фильтрационными щетинками эвфаузиид, но концы их снабжены вместо волосков мелкими шипиками. Сходные щетинки имеются и на дистальных члениках эндоподита. В вооружении их преобладают шиловидные щетинки. Характер вооружения щетинок и их тип могут существенно различаться у фильтраторов разных систематических групп и даже в пределах одной группы. Экзиты максилл (экзо- и эпиподит) вооружены длинными хорошо опушенными перистыми, по удачному выражению Н.Е. Вышкварцевой, бичевидными щетинками.

Вторая пара максилл также многочлениковая. Она имеет на внутреннем крае 5–6 эндитов с хорошо выраженным фильтрационным вооружением. На самых дистальных члениках эндоподита преобладают скорее шиловидные щетинки.

Первая пара максилл представляет собой сложно расчлененный миксоподий (рис. 22, 23). Характер членения максиллы точно не установлен. Так, в составе протоподита находятся два членика [Giesbrecht, 1892], три [Gurney, 1931; Вышкварцева, 1976] или четыре членика [Borradaile, 1926]. На внутреннем крае максиллы располагаются три эндита. В зависимости от точки зрения на строение максилл их относят к тому или иному членику протоподита.

Для построения морфофункциональной схемы существенно, что в любом случае эндиты прямо связаны с захватом пищи. Проксимальный эндит вооружен наиболее мощными шипами и щетинками. Средний и дистальный эндиты

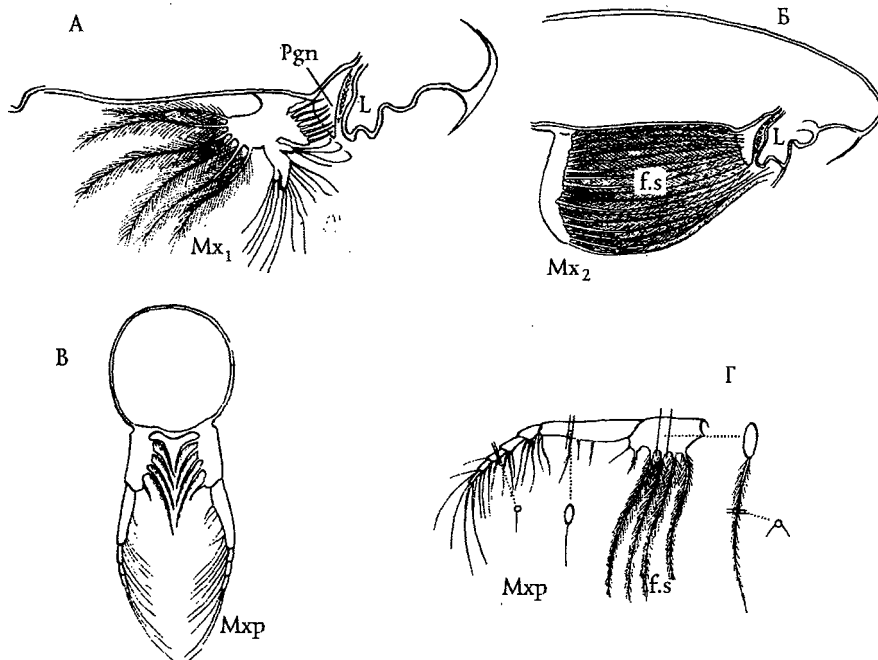


Рис. 23. Конструктивные элементы фильтрационного аппарата (МФА) калаянуса:

расположение максилл (А, Б) относительно ротового отдела на сагитальном срезе; поперечный срез через сегмент максиллипеды (В); сечения максиллипеды (Г); Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; L — верхняя губа; Pgn — парангаты; $f.s$ — фильтрационные щетинки

На наружном крае имеется всего одна перисто-оперенная гребная щетинка, которая, по мнению некоторых авторов, является гомологом экзоподита [Hansen 1925; Bottadaille, 1926; Вышкварцева, 1976]. Но Гюрней [Gurney, 1931] полагает, что она принадлежит коксоподиту и, следовательно, может быть рудиментом эпиподита. Вторая пара максилл калянид по строению и характеру вооружения чрезвычайно сходна с гомологичной парой максилл калиптописов эвфаузиид (ср. рис. 22 и рис. 15). Как видно из рис. 15, на базальном членике максилл калиптописов имеется аналогичная щетинка. В онтогенезе максилл эвфаузиид она заменяется пластинчатым экзоподитом. Это обстоятельство, возможно, свидетельствует в пользу гомологии щетинки и экзоподита.

Максиллипеда калянид — типичный семичлениковый стеноподий. На характер членения этой конечности также нет единого мнения.

Я придерживаюсь точки зрения Гисбрехта, считающего, что максиллипеда имеет двучленистый протоподит и пятичлениковый эндоподит [Giesbrecht, 1892]. Такое членение чаще всего встречается у ракообразных, и в дальнейшем, в спорных случаях, я буду выбирать последний вариант. Максиллипеда не имеет экзитов. Характерной особенностью максиллипеды является то, что кокса и базис ее, как правило, вооружены значительно хуже, чем эндоподит. Но у некоторых видов коксальный членик несет 2—4 щетинки, сходные с фильтрационными. Щетинки эндоподита перисто-оперенные. Некоторые из них шиловидного типа и снабжены зубчиками.

Первая пара максилл располагается почти сразу за парагнатами, но дальше от средней линии тела, чем последние (см. рис. 23, 24). Все три эндита каждой максиллы направлены вперед, а их вооружение достигает парагнат. Щетинки и шипы проксимальных эндитов правой и левой максилл ложатся на внутренние края парагнат, каждые со своей стороны, образуя широкую воронку (на рис. 25 показаны только коксальные эндиты). Вооружение средних и дистальных эндитов располагается сходно, но концы щетинок сходятся под парагнатами, надстраивая воронку. Вооружение эпиподита первой пары максилл своими концами направлено назад и располагается снаружи и сбоку от второй пары максилл.

Вторая пара максилл отстоит от первой пары на расстоянии, немалым меньше длины своих щетинок (см. рис. 24) и располагается ближе к средней линии тела. Концы фильтрационных щетинок также направлены вперед и сходятся у щели между парагнатами, образуя вторую, более узкую воронку, как бы вставленную в первую (см. рис. 24, 26). Эта воронка и является основой фильтрационного механизма. Пространство между фильтрационными стенками воронки и вооружением эпиподита первой пары максилл вслед за Кэнноном называют "насосывательной камерой" (см. ниже).

Максиллипеды располагаются почти сразу за максиллами и еще ближе, чем последние, к средней линии тела. Вооружение проксимальных члеников максиллипед надстраивает воронку или фильтрационный конус, образованный вторыми максиллами (см. рис. 25). Так как число щетинок проксимальных члеников максиллипед невелико, они не образуют самостоятельного фильтра и служат лишь направляющими.

Таким образом, эти три пары конечностей формируют такую же конусную фильтрационную сеть, как и аналогичные конечности калиптописов. Эта сеть также открыта спереди и снизу.

По Кэннону же, щель снизу перекрыта щетинками первой торакальной конечности, которая во время фильтрации направлена вперед. Единственным входом в фильтрационную камеру служат боковые щели между максиллипедами и первой торакальной конечностью; входя в них, ток воды поворачивает и направляется вперед между

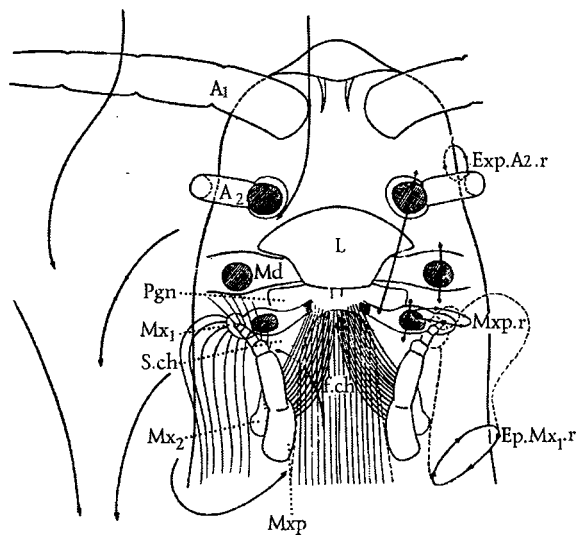


Рис. 24. Фильтрационный аппарат калянуса по Кэннону [Cannon, 1928a, b]:

A — антенны; L — верхняя губа; Md — мандибулы; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Pgn — парагнаты; Exr.A₂.r — круговое движение второй антенны; Mxp.r — максиллипеда правая; Er.Mx₁.r — эпиподита первой максиллы; S.ch — насосывательная камера; заштрихованы удаленные ветви конечностей; слева стрелками показаны токи воды, справа — движение конечностей

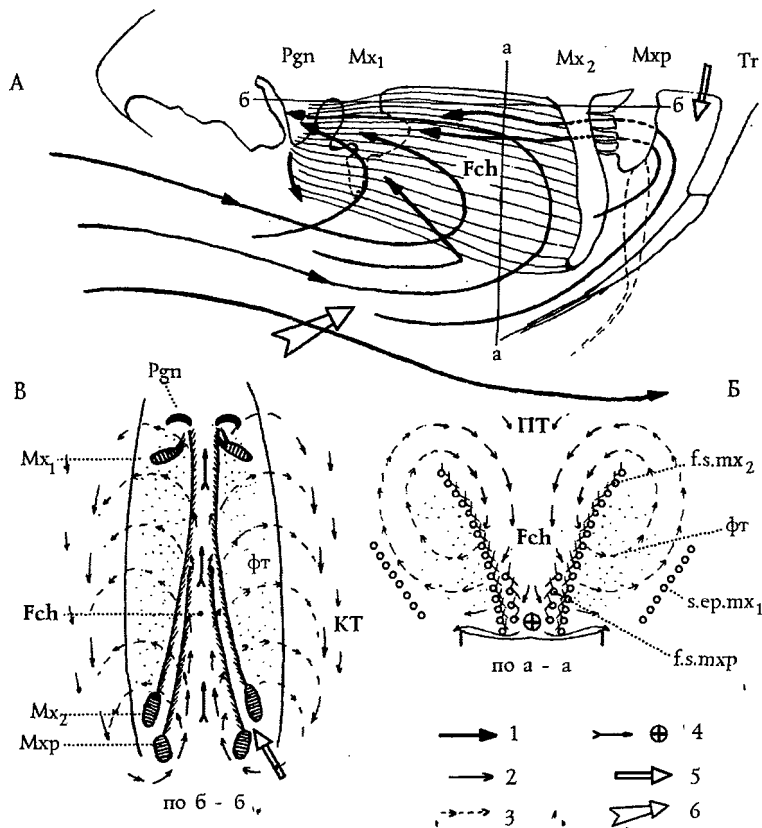


Рис. 25. Гидродинамическое поле фильтрационного аппарата ракаляна (ориг.):

А — траектории частиц в сагиттальной плоскости; Б — поперечный срез через фильтрационную камеру и поперечные латеральные циркуляции; В — срез в фронтальной плоскости и продольные латеральные циркуляции; пунктирно обозначены насосывательные камеры по Кэннону; ПТ — приносящие токи; КТ — удаляющие токи; фт — фильтрационные токи; Мх — максиллы; Мхр — максиллипеды; Рgn — парангаты; Tr — торакоподы; F.ch — фильтрационная камера; s.ep.mx₁ — щетинки эпиподита первой пары максилл, f.s.mx₂ — второй пары максилл, f.s.mxp — максиллипеды; 1 — траектории частиц; 2 — хорошо и (3) плохо визуализируемые токи; 4 — подающий ток; 5 — боковой вход в фильтрационную камеру по Кэннону; 6 — основной вход в фильтрационную камеру

максиллипедами (см. рис. 24, 26). Все более поздние работы [Gould, 1966; Петипа, 1967а, б; Вышкварцева, 1977] содержат ссылки на эту схему Кэннона.

Однако Петипа и Вышкварцева описывают два новых пути попадания пищевых частиц к ротовому отделу. По мнению Петипа, пищевые частицы могут попадать в рот через область насосывательной камеры [Петипа, 1967а, б]. Вышкварцева наблюдала прохождение пищевых частиц ко рту спереди между протоподитами второй пары антенн и мандибулами или между последними и первой парой максилл. При этом Т.С. Петипа пишет, что направляющий канал для пищевой частицы, по которому частица как бы стекает прямо в рот, образуют максиллы. Из текста не ясно, находится ли в это время частица внутри фильтрационной камеры или снаружи от нее и соскальзывает по ее наружной стенке. Скорее всего, Т.С. Петипа имела в виду, что пищевая частица не идет в этом случае по пути, описанному Кэнноном, а попадает в фильтрационную камеру сбоку и снизу. В этом случае частица действительно должна пройти через область насосывательной камеры, вернее, под ней. Н.В. Вышкварцева пишет, что частицы проносятся над вращающимися вершинами конечностей, а затем проскальзывают к их основанию. Далее пищевая частица следует к ротовому отделу по каналу, образованному спереди щетинками протоподита антенны, а сзади — щетинками максилл (Мх₁). Из описания не ясно, попала ли она в фильтрационную камеру или проходила к ротовому отверстию с ее наружной стороны.

Мои собственные наблюдения по обычной методике не дали возможности ответить на эти вопросы, так как в этом случае наблюдение ведется в основном с ventральной стороны рачка. Подсветка, даже если она боковая, и малый объем воды не дают возможности наблюдать рачка сбоку или спереди длительное время, и трудно определить расстояние, с которого частица направляется в камеру. Поэтому с помощью специальной камеры и бинокля, расположенного в горизонтальной плоскости, я провел наблюдения за рачками в боковом ракурсе. При боковом наблюдении прекрасно просматривается взаиморас-

положение щетинок второй пары максилл и первой пары торакопод. Расположение максилл и их вооружение соответствует описанию Кэннона, но расположение торакопод иное. Первая пара торакопод действительно направлена вперед, как и писал Кэннон, но из-за того, что она располагается относительно вентральной стороны тела рачка под углом 45° , максиллярная камера спереди и снизу оказывается открытой (см. рис. 25). Кроме того, правая и левая торакоподы сложены лодочкой, киль которой направлен вентрально. Впрочем, последняя деталь характерна для диаптомуса. В то же время пространства между первыми торакоподами и максиллипедами (вход в камеру, по Кэннону) представляют собой узкие треугольные щели (см. рис. 25,А), площадь которых значительно меньше площади вентрально открытого входа.

При наблюдении сбоку хорошо видно, как пищевые частицы пронесаются под верхней губой и вооружением дистальных эндитов максилл назад, поворачивают вентрально вдоль передней стороны первой пары торакопод, попадают в максиллярную камеру и вдоль фильтрационных щетинок проскальзывают к ротовому отделу (см. рис. 25,А). Значительно реже пищевые частицы попадают в камеру сзади способом, описанным Кэнноном. Основной вход — вентрально открытая щель между второй парой максилл. Судя по траекториям частиц, они могут попадать в камеру не обязательно спереди, но и сбоку с поперечными латеральными циркуляциями (см. рис. 25,Б). Последнее направление соответствует наблюдениям Т.С. Петипа и Н.В. Вышкварцевой. Но и в этом случае они проходят не между конечностями, а под ними и лишь на средней линии тела срываются к вентральной стороне тела и попадают в камеру. Как это происходит, легче понять после знакомства с гидрокинетическим механизмом и характером гидродинамического поля вокруг рачка.

Характер гидродинамического поля, возникающего вокруг фильтрующего рачка, описан Кэнноном [Cannon, 1928]. На него ссылались все, кто так или иначе имел дело с каллянидами. Схема его имеется во всех учебных пособиях и хорошо всем знакома. Тем не менее, в связи с тем, что Т.С. Петипа, Н.Е. Вышкварцева и я наблюдали иной путь поступления пищевых частиц в фильтрационную камеру, схема Кэннона требует корректировки. Поэтому следует хотя бы вкратце остановиться на ней.

При движении рачка во время фильтрации вокруг него наблюдается тороидальная циркуляция, которая на любой плоскости, проведенной через главную ось тела, выглядит как замкнутый круговорот. Это так называемый плавательный водоворот, "swimming vortex", по Кэннону (рис. 26). Впрочем, с дорсальной стороны водоворот почти не выражен, и можно сказать, что тороид, охватывающий рачка, на спинной стороне не замкнут в секторе, равном $20-30^\circ$. Токи воды по внутренней стороне тороида проходят в непосредственной близости от тела рачка и направлены каудально. Эта циркуляция хорошо визуализируется, поэтому ее характер ни у кого не вызывает сомнений.

В районе максиллярной камеры, по Кэннону, наблюдается вторая, меньшая циркуляция — "feeding vortex", или *пищевой водоворот* (см. рис. 26). Направление токов в ней обратное. Судя по рисункам и описаниям Кэннона, она также имеет тороидальный характер. В действительности система токов в ней гораздо сложнее, что, по-видимому, и приводит к противоречивым выводам. Так, схемы Кэннона, Петипа, Вышкварцевой, Розенберга [Rosenberg G., 1980] и Коэля, Стриклера [Koehl, Strickler, 1981] значительно отличаются друг от друга. Эти различия связаны прежде всего с применением различных методов (визуальное наблюдение, стробоскопирование и киносъемка). Очевидно, каждый из методов дает возможность выделить одни детали и упускает другие, не менее существ-

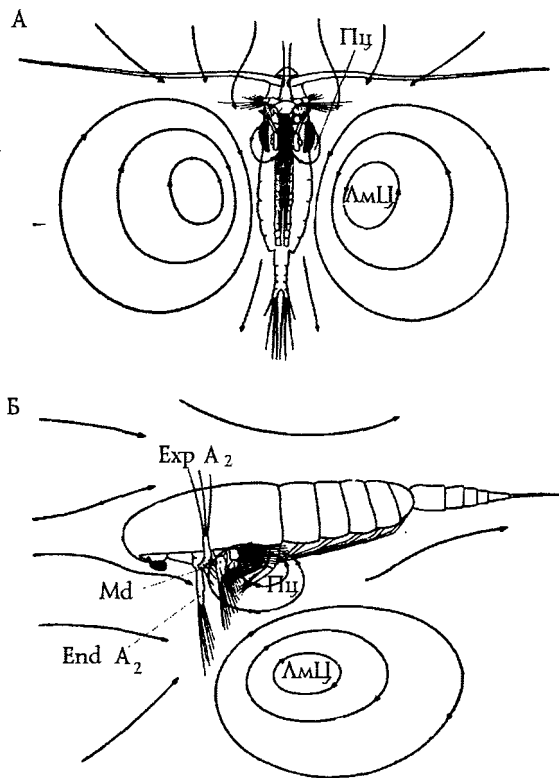


Рис. 26. Гидродинамическое поле вокруг каллянуса во время фильтрации [Cannon, 1928]: А — вид на фильтрующего рачка снизу; Б — вид сбоку; End A₂ — эндоподит второй пары антенн; Exp A₂ — экзоподит первой пары; Пц — пищевая циркуляция; ЛмЦ — локомоторная (несущая) циркуляция

венные. По-видимому, для реконструкции естественной схемы следует воспользоваться лишь твердо установленными фактами.

Для удобства рассмотрим по отдельности четыре составляющие пищевого водоворота (см. рис. 25–26): 1) впереднаправленный (подающий) ток внутри камеры; 2) латеральные (фильтрационные) токи; 3) задненаправленные (каудальные) токи снаружи камеры; 4) приносящие (входящие в камеру) токи.

Впереднаправленные токи внутри камеры наблюдали все авторы. Эти токи легко определяются по траекториям частиц, попавших в камеру (см. рис. 25,А). Исходя из конусовидного профиля камеры, следует ожидать, что эти токи, по мере ее сужения, выходят латерально вправо и влево, проходя сквозь фильтрационные щетинки максилл. Эти составляющие и называют *фильтрационными*. Наблюдать фильтрационные токи значительно труднее, чем другие. Если судить по описаниям, они не столько наблюдались, сколько предполагались. Для визуализации этих токов я с помощью микропипетки наносил на вентральную сторону тела между протоподитами второй пары максилл капельку туши. Большая часть ее моментально размывалась, но в месте касания некоторая часть прилипла к стенке тела и протоподитам. Размывание ее шло медленно, тонкими небольшими струйками, которые тянулись вперед и соприкасались со стенками камеры и исчезали. О выходе их из камеры можно было судить по помутнению воды в области насыщаемых камер, а также по струйке, которая выходила из камеры под фильтром, непосредственно по стенке тела (см. рис. 25,Б).

Каудальная составляющая может рассматриваться в системе обтекающих рачка токов. Наблюдать их вблизи камеры трудно, так как они проходят в зоне действия придатков и конечностей, индуцирующих всю систему гидрокинетического поля вокруг рачка, но в целом эта часть пищевого водоворота ни у кого не вызывает сомнений.

Наконец, *приносящие токи* наблюдали Кэннон, Петипа, Вышкварцева по траектории частиц, попадающих в камеру через щель между максиллипедами и первой парой торакопод. Наблюдая фильтрацию диаптомусов, мне также несколько раз удавалось видеть, как частицы попадают в камеру по этому пути.

Все четыре вышеописанные составляющие “пищевого водоворота” наблюдаются в любой плоскости, проходящей через среднюю линию тела и располагающейся параллельно или под углом до 30° к фронтальной плоскости. Эти токи составляют правые и левые сектора тороидальной циркуляции максиллярной камеры. Здесь противоречий в наблюдениях нет.

Что касается центрального сектора этой циркуляции, расположенного в сагиттальной и близких к ней плоскостях, то здесь наблюдения расходятся. По Кэннону, циркуляция замыкается за максиллипедой (см. рис. 26). Так как и по Кэннону, и по моим наблюдениям камера сзади прикрыта первой парой торакопод, то, очевидно, изображенные Кэнноном токи проходят не в сагиттальной плоскости, а в уже рассмотренных латеральных секторах тороидальной циркуляции, т.е. на рис. 26,А, Б, изображена одна и та же циркуляция, только в разных ракурсах. По моим наблюдениям, в сагиттальной плоскости, судя по траектории частиц, все же имеется циркуляция, подобная описанной Кэнноном, но она замыкается по передним поверхностям торакопод (см. рис. 25,А). Однако эта циркуляция имеет не эллипсоидную форму, а более сложную. Прямо под камерой частицы проносятся назад, и если они идут чуть ниже концов щетинок торакопод, то, не изменяя направления, уносятся из района максиллярной камеры в каудальном направлении. Если выше, то пищевая частица доходит до щетинок торакопод и направляется вдоль них к вентральной стороне тела, попадает в камеру и несется к ротовому отделу. Но с той же частотой, если не большей, частица направляется вверх еще до того, как достигает торакопод. В этом случае она не достигает вентральной стороны тела, а несется в направлении рта на любом уровне. Иногда она просто резко меняет каудальное направление на оральное. Между задне- и впереднаправленными токами расстояние очень невелико. В некоторых случаях частица попадает между этими токами и начинает вертеться на одном месте. В большинстве случаев она все-таки остается в камере, но иногда и выносятся. Редко удается видеть, как частица, несущаяся к ротовому отделу, совершает полную циркуляцию. Последнее наблюдение свидетельствует о том, что не все токи выходят из камеры латерально, а часть их поворачивает вниз непосредственно перед верхней губой и сливается с каудальным током. Следовательно, и в сагиттальной плоскости имеется замкнутая циркуляция. Наконец, траектории частиц, попадающих в камеру сбоку, говорят о том, что существуют и латерально входящие токи (см. рис. 25,Б). Эти траектории, как уже было сказано, по-видимому, и описаны Т.С. Петипа и Н.В. Вышкварцевой.

В совокупности все токи, входящие в максиллярную камеру, образуют единый приносящий поток. Очевидно, этот поток имели в виду Козл и Стриклер, когда писали, что у

фильтрующих *Eucalanus pileatus* вода активно всасывается по направлению к максиллам [Koehl, Strickler, 1981].

Теперь необходимо рассмотреть работу конечностей, индуцирующих гидрокинетическое поле вокруг рачка во время фильтрации, т.е. гидрокинетический механизм.

Гидрокинетический механизм. По Кэннону, плавательный водоворот индуцируется совместной работой антенн, мандибулярных щупиков и экзитов первой пары максилл, вращающихся, по Кэннону, со скоростью до 600 ударов в минуту. Лоундес пишет, что иногда скорость вращения доходит до 1200 ударов [Lowndes, 1935]. Все три пары конечностей, как это видно из рис. 26, располагаются впереди от максиллярной камеры. Тело конечностей более или менее уплощено, особенно у первой пары максилл. В этой же плоскости располагается и вооружение. В целом каждая из них представляет собой типичную гребную лопасть, работающую по принципу весла. Причем эндоподиты и экзиты обладают большой независимостью, и индуцируемые ими токи не всегда совпадают. По Кэннону, конечности вращаются в метахрональном ритме, но Лоундес и Т.С. Петипа не обнаружили такого ритма. По наблюдениям этих авторов, конечности могут вращаться в противоположных направлениях (как по часовой, так и против часовой стрелки). Поскольку, независимо от направления вращения конечностей, по наблюдениям всех авторов, гребной удар осуществляется спереди назад, а движение конечностей в обратном направлении возвращает их в исходное для гребка положение, направление вращения влияет лишь на изменение интенсивности водотока в том или ином месте пищевого водоворота. Общее же направление индуцируемого ими водотока каудальное. Причем конечности правой и левой стороны образуют самостоятельные токи, проходящие справа и слева от стен максиллярной камеры (см. рис. 25, 26). Поскольку все три пары конечностей располагаются на разном расстоянии от средней линии тела и от стен максиллярной камеры и, кроме того, различаются строением и размерами, области действия каждой из них не совпадают. По Н.В. Вышкварцевой, экзоподиты антенн отогнуты в дорсальном направлении, при этом дистальные щетинки проксимального членика экзоподита — над дорсальной частью цефалоторакса, а щетинки остальных расправлены веером по бокам тела. Эндоподиты направлены вентролатерально и образуют угол около 120° к фронтальной плоскости [Вышкварцева, 1976]. Мандибулярные щупики располагаются, так же как и эндоподиты антенн, вентролатерально, но ближе к максиллярной камере. Они меньше антенн по размерам (см. рис. 26, Б).

Экзоподиты и эндоподиты первой пары максилл располагаются у вершины фильтрационной камеры в плоскости, параллельной рабочей поверхности мандибулярных щупиков. Они, в свою очередь, короче последних. Эпиподиты располагаются латерально и близко к вентральной стороне тела. Области действия этих конечностей показаны на рис. 27, А.

Как видно из рис. 27, А, дистальные части конечностей работают на разных уровнях относительно вентролатеральной стенки тела. Дальше от нее располагается область действия эндоподита антенн. Ближе всего — эпиподита первой максиллы. Дорсальная часть водотока индуцируется экзоподитом антенн, латеральные — экзоподитом мандибулярного щупика и максилл, а вентральная часть — эндоподитами всех трех пар. Максиллипеды располагаются за входом в максиллярную камеру (см. рис. 26, Б). Они наклонены вперед, и их область действия располагается между правым и левым токами, индуцируемыми первыми тремя парами. Поэтому спереди от максиллипед, как раз над входом в мак-

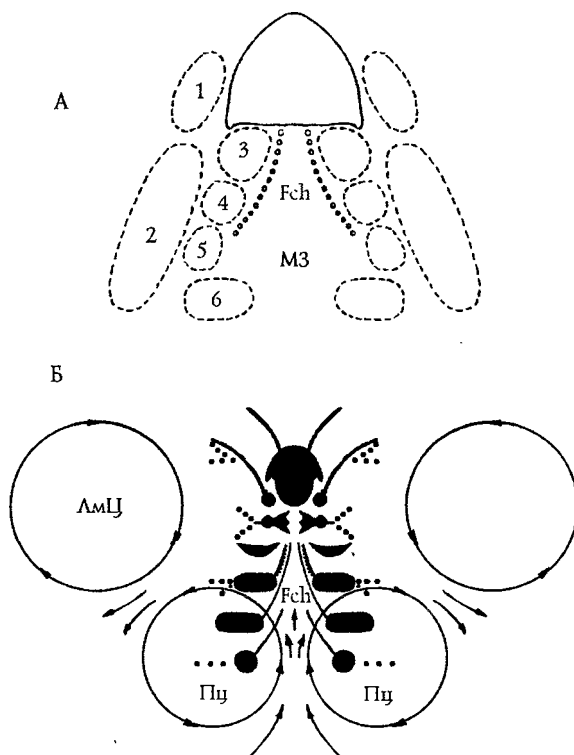


Рис. 27. Зоны действия элементов гидрокинетического механизма (А) и морфофункциональная схема максиллярного фильтрационного аппарата МФА каланид (Б):

М3 — “мертвая” зона. Зоны действия: 1 — экзо- и эндоподиты (2) второй пары антенн; 3, 4 — придатков первой пары максилл; 5 — мандибулярного щупика; 6 — максиллипеды; Пц — пищевая циркуляция; ЛмЦ — локомоторная циркуляция; F.ch — фильтрационная камера

силлярную камеру, имеется свободная от действия конечностей "мертвая зона". Под ней и располагается вход в фильтрационную камеру (см. рис. 27,А).

При задненаправленном ударе конечностей на их оральной стороне возникают токи, направленные от основания конечности к ее дистальному концу. Поэтому суммарные токи, индуцируемые конечностями, направляются сначала вниз, вбок, а затем назад. У вершины и по бокам максиллярной камеры образуется разрежение. Над входом же в камеру в неактивной зоне давление выше, разность давлений и приводит к возникновению обратного впереднаправленного тока в фильтрационной камере. Попавшие в эту область пищевые частицы засасываются внутрь и несутся вперед к ротовому отделу. По мере сужения камеры токи выходят через фильтры и поворачивают назад. Пищевые же частицы соскальзывают по щетинкам вперед и попадают в щель между парагнатами и далее на мандибулы.

По наблюдениям Н.В. Вышкварцевой, вооружение гнатобаз не принимает участия в счесывании и передаче фильтрата ко рту. Однако, когда при определенных условиях в вершине фильтрационного конуса собираются пищевые частицы, вооружение гнатобаз уплотняет и формирует пищевой комок. После его формирования он проталкивается в ротовую отдел редкими ударами максилл. Одновременно колебательные движения мандибул и гнатобаз первой пары максилл сминают и измельчают пищевые частицы в комке [Вышкварцева, 1977].

Помимо только что описанной типичной фильтрации, Т.С. Петипа и другие авторы приводят еще три способа захвата пищи. Два из них представляют комбинацию фильтрационного и грасперного способов и один чисто грасперный. Последний осуществляется "зачерпывающими" движениями ротовых конечностей. Грасперный способ у типичных фильтраторов обеспечивается главным образом вооружением дистальных члеников второй пары максилл, которое представлено редкоопушенными или неопушенными шиловидными щетинками. У облигатных грасперов в захвате принимают участие первая пара максилл и максиллипеды. Фильтрационное вооружение у облигатных грасперов редуцируется. Наличие специального вооружения и способности фильтраторов к дифференцированному захвату позволяют выделить в пищедобывательном аппарате калянид и грасперный отдел.

Морфофункциональная схема

Пищедобывательный аппарат фильтраторов из калянид включает три отдела (см. рис. 27,Б).

Ротовой отдел представлен верхней губой, мандибулами и парагнатами. Верхняя и нижняя губы формируют предротовую полость, в которой происходит окончательная обработка пищи и осуществляется подача ее в ротовое отверстие. Мандибулярный палец выполняет гидрокинетическую функцию, усиливая тороидальную циркуляцию.

Фильтрационный отдел формируется в основном за счет вооружения второй пары максилл. Вооружение первой пары максилл и протоподит максиллипеды играют вспомогательную роль. В то же время экзиты и эндоподиты этих конечностей выполняют активную гидрокинетическую функцию, индуцируя тороидальную циркуляцию, обеспечивающую фильтрацию. В состав гидрокинетического механизма, кроме того, входят вышеупомянутые пальцы мандибул. В составе гидрокинетического механизма следует рассматривать и вторую пару антенн, обеспечивающую перемещение (скольжение) рачка во время фильтрации. Каудальная составляющая индуцируемого ими водоворота совпадает по положению и направлению с каудальной составляющей тороидальной циркуляции и усиливает ее.

Грасперный отдел представлен вооружением дистальных члеников максилл и максиллипед.

Сравнивая фильтрационный аппарат калянид с аналогичными аппаратами личинок эвфаузиид на стадии калиптопис (см. рис. 15, 17), можно видеть, что в некоторых деталях он отличается от них. Фильтрационный механизм в МФА калянид стабилизирован, и вторая пара максилл не имеет гидрокинетической функции, хотя рудимент экзита и сохраняется. Отсутствие гидрокинетической функции у второй пары максилл компенсируется аналогичной функцией мандибулярного щупика. Во всем остальном аппараты более сходны. В составе фильтрационного аппарата калянид тот же набор конечностей, что и в фильтрационном аппарате калиптописов. Схемы фильтрации у всех выше рассмотренных МФА идентичны.

Что касается МФА личинок декапод, то здесь различия еще больше. Заключение Омори о большом сходстве фильтрационных аппаратов зоэа и калянид можно отнести лишь к некоторым зоэа, в составе МФА которых имеются лишь максиллы. Сергестиды, по по-

воду которых было сделано заключение, имеют не МФА, а СМФА. У аппарата этого типа, как мы видели, основная фильтрационная функция принадлежит максиллипедам.

Интересно, что в онтогенезе копепод МФА закладывается сразу на первой копеподитной стадии, причем помимо конечностей, входящих в МФА, копеподы имеют еще две пары торакопод. Им принадлежит локомоторная функция. Однако, по наблюдениям Т.С. Петипа [1967а, б] и Н.В. Вышкварцевой [1977], во всяком случае первая из них может принимать участие в захвате пищи. Совершая впереднаправленные удары, она помогает загонять в камеру крупные пищевые частицы. Кроме того, на всех копеподитных стадиях она ограничивает фильтрационную камеру сзади, хотя ее вооружение и не принимает участия в фильтрации. Скорее всего, участие первой пары торакопод в питании калянид следует рассматривать как дополнительную функцию, возникшую уже после образования МФА. Об участии в работе пищедобывательного аппарата второй пары торакопод сведений нет.

Помимо МФА, у калянид, как и у других копепод, имеется и другой тип пищедобывательного аппарата, свойственный науплиусу. Он будет рассмотрен отдельно.

Пищедобывательный аппарат мизид

Мизиды относятся к надотряду перакарид. Перакариды включают в себя несколько отрядов резко различающихся по внешнему виду и образу жизни ракообразных. Наиболее известными из них, помимо мизид, являются представители отрядов амфипод и изопод. Менее известны представители отрядов, ведущих скрытый образ жизни, обитающие в грунте кумовые, обитатели пещер и подземных вод следеогрифовые и термосбенювые, а также представители отряда танаидацеа, которые строят домики-трубочки, зарываются в грунт или прячутся среди водорослей и гидроидов.

Из всех перакарид первичные фильтраторы известны только среди мизид.

Фильтрационный аппарат мизид был изучен Кэнноном и Мэнтон на примере *Hemimysis lamornae* [Cannon and Manton, 1927], до настоящего времени их работа "Of the feeding mechanism of a mysid crustacean, *Hemimysis lamornae*" остается классическим и единственным образцом детального исследования пищедобывательного аппарата мизид. Описания, рисунки и схемы из этой работы приводятся во многих учебных пособиях и научной литературе по функциональной морфологии ракообразных. Настоящее описание также базируется на этой работе. Мои собственные наблюдения позволили мне только дополнить некоторые представления Кэннона и Мэнтон, касающиеся функции ротового отдела и фильтрационной камеры, но при изучении гидрокинетической функции экзоподитов торакопод я пришел к другим выводам.

Типы двигательной активности

Представители мизид освоили большинство морских биотопов. Некоторые виды мизид перешли к обитанию в пресных водах. Типы двигательной активности мизид достаточно разнообразны, но нас интересует, главным образом, пищедобывательное поведение.

Пищедобывательное поведение мизид изучено Кэнноном и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927]. Для перемещения при фильтрации и просто для плавания мизиды используют экзоподиты торакопод. При этом, поскольку максиллярная фильтрационная камера прикрыта спереди ротовым отделом и работа образующих ее конечностей не связана с локомоцией, фильтрация и обработка пищи могут осуществляться мизидами при свободном плавании. Пищедобывательное поведение мизид-фильтраторов в слое воды состоит из одного акта — фильтрации. Однако при питании депонированным детритом фильтрации предшествует его размывание (рис. 28, А, Б). При этом они могут, двигаясь под углом к субстрату в непосредственной близости от него, взмучивать и отфильтровывать детрит или же, располагаясь почти вертикально к грунту, размывать его, взмучивать детрит и затем, плавая в облаке взмученного детрита, отфильтровывать его [Cannon and Manton, 1927].

Я наблюдал еще один способ питания мизид в стайке, когда рачки фильтровали, зависая, словно вертолеты, в одной точке пространства [Павлов, 1985]. При этом гидродинамическое поле, индуцированное стайкой, взмучивало детрит, который и отфильтровывался рачками.

Конструктивная морфология пищедобывательного аппарата мизид

В составе пищедобывательного аппарата мизид, так же как в рассмотренных выше аппаратах, выделяются ротовой, фильтрационный и грасперный отделы.

Ротовой отдел мизид, сохраняя в общих чертах план строения аналогичного отдела МФА калянид и СМФА зукарид, значительно усложнен за счет вооружения и формы ман-

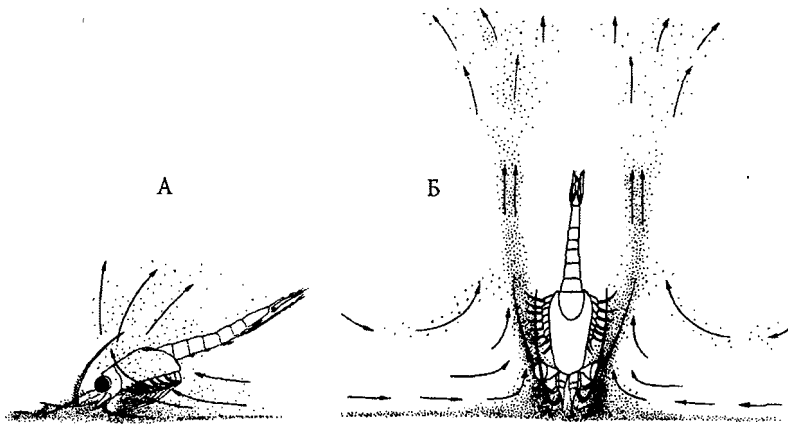


Рис. 28. Способы захвата детрита мизидами [Cannon and Manton, 1927]:
А — фильтрация и захват с грунта; Б — взмучивание детрита перед фильтрацией

дибул (рис. 29). Мандибулы мизид асимметричны, а плоскость, в которой располагаются рабочие кромки их инцизивных отростков, параллельна фронтальной плоскости. Между молярными и инцизивными отростками каждой мандибулы имеются глубокие выемки, которые при сведении мандибул формируют камеру, открытую со стороны парагнат. Поверхности мандибул, образующие боковые стенки камеры, несут каждая по подвижной зубчатой пластинке (*lacinia mobilis*) и по гребню крепких орально изогнутых шипов. Таким образом, ротовой отдел мизид имеет специальную мандибулярную камеру, в которой может скапливаться и обрабатываться пищевой материал. Соответственно парагнаты мизид отличаются от парагнат эвфаузиид (см. рис. 29 и 15). В проксимальной части щель между парагнатами представляет собой аналог воронки парагнат эвфаузиид и ведет на молярные отростки. Это путь для мелкого фильтра. В средней и дистальной части парагнат воронка резко расширяется и служит входом в мандибулярную камеру для крупных частиц детрита и колониальных одноклеточных водорослей.

Грасперы плотоядные или растительноядные питаются, откусывая от пищевого объекта отдельные фрагменты. При скусывании фрагмента инцизивный отросток правой

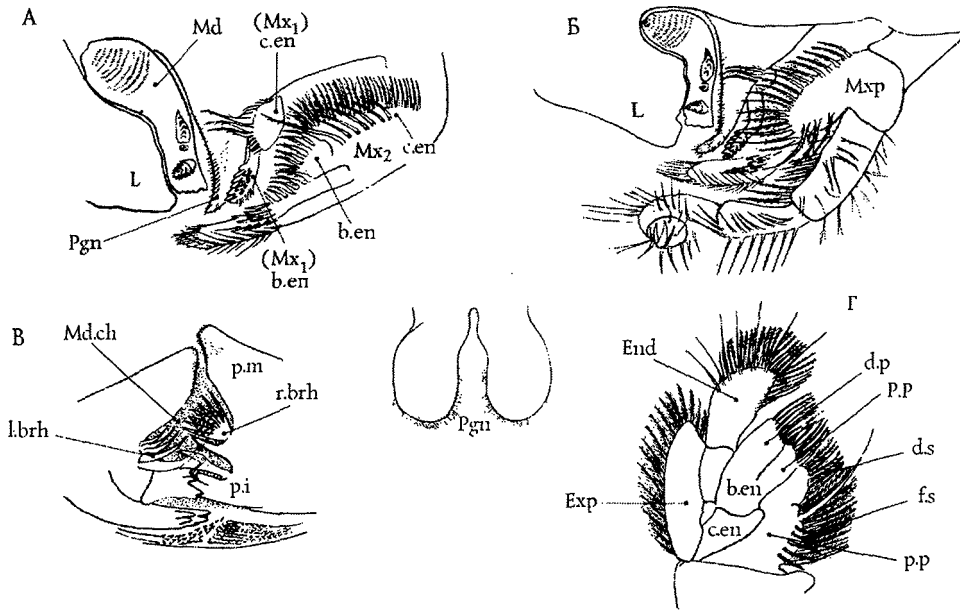


Рис. 29. Конструктивные элементы фильтрационного аппарата мизид [Cannon and Manton, 1927]:

А, Б — сагитальное сечение: А — взаиморасположение максилл относительно ротового отдела; Б — то же с максиллипедой; В — строение мандибулярной камеры; Г — вторая пара максилл; *End* — эндоподит; *Exp* — экзоподит; *L* — верхняя губа; *Md.ch* — мандибулярная камера; *Md* — мандибулы; *Mxp* — максиллипеды; *Pgn* — парагнаты; *c.en* — коксальный эндит; *b.en* — базальный эндит; *p.m* — молярный отросток; *p.i* — инцизивный отросток; *fs* — фильтрационные щетинки; *r.brh*, *l.brh* — правая и левая щетки мандибул; *d.p* — дистальная часть базального эндита; *p.p* — проксимальная часть, *ds* — направляющие щетинки

мандибулы заходит под левый и прижимает пищевой фрагмент к подвижной пластинке левой мандибулы. Последняя под нажимом фрагмента поворачивается, и фрагмент при дальнейшем сведении мандибул начинает давить на подвижную пластинку правой мандибулы, которая в свою очередь поворачивается и передает фрагмент под щетки мандибул. Щетки передают его на моляры. Впервые данная схема описана для амфипод, мандибулярная камера которых является гомологом мандибулярной камеры мизид [Исрапов, 1992; Джамалутдинова, 1996].

Фильтрационный отдел сформирован за счет придатков и вооружения двух пар максилл и максиллипед.

Первая пара максилл сильно редуцирована и имеет только два хорошо выраженных эндита (коксальный и базальный). Коксальный эндит вооружен направляющими щетинками, базальный — крепкими шипами.

Максиллы вплотную прилегают к парагнатам, так, что вооружение базальных эндитов располагается параллельно и на одном уровне с инцизивными отростками и вооружением мандибулярной камеры (см. рис. 29,А). Вооружение коксального эндита направлено орально. Наиболее длинные направляющие щетинки набегают на проксимальную часть щели парагнат и достигают мандибулярной камеры на уровне гребня. Это вооружение надстраивает воронку парагнат.

Вторая пара максилл имеет три эндита (см. рис. 29,Г). Коксальный эндит асимметричный, подразделенный на две части. Проксимальная часть широкая, округлая. Дистальная — продолговатая. Базальный эндит разделен на два самостоятельных продолговатых пластинчатых эндита. Эндоподит двучленистый. Дистальный членник его у многих мизид лопатообразно расширен. Экзоподит широкий, округлый, вооруженный по краю рядом пластинчатых щетинок. Вооружение эндитов и эндоподитов представлено различного рода щетинками, шипиками и шипами.

Коксальный эндит второй пары максилл *N. lamornae* несет настоящее фильтрационное вооружение. Дистальная часть коксального эндита несет направляющие щетинки. Базальные эндиты также вооружены щетинками направляющего типа. Эндоподит вооружен шиповидными и шиловидными щетинками. Последние в небольшом количестве имеются и на базальных эндитах. К. Матиевская [1988], изучавшая тонкое строение конечностей головного отдела мизид, нашла, что у пелагической *Neomysis vulgaris*, в пище которой преобладает планктон, настоящее фильтрационное вооружение имеется также только на проксимальной части коксального эндита. У придонной *Mysis mixta*, питающейся детритом, коксальный эндит вообще не имеет фильтрационных щетинок, а только направляющие. Во всех случаях вооружение коксальных эндитов перекрывает щели между второй и первой парой максилл и формирует стенки фильтрационной камеры. Концы щетинок направлены вентроорально и достигают узкой воронки между основаниями парагнат. Направляющее вооружение дистальной части коксального эндита располагается параллельно вооружению коксального эндита первой пары максилл и налегает на него. Вместе с направляющими щетинками проксимального базального эндита они формируют стенки фильтрационной камеры на уровне мандибулярной камеры. Шипы и шиловидные щетинки дистального базального эндита располагаются параллельно и на уровне вооружения базального эндита первых максилл, т.е. в плоскости, перпендикулярной фронтальной. Эндоподит вторых максилл достигает верхней губы и располагается снизу от входа в ротовой отдел в плоскости, параллельной фронтальной, его вооружение представлено шипами и шиловидными щетинками и направлено к сагиттальной плоскости и несколько вентрально (см. рис. 29).

Максиллипеды мизид сильно уплощены (рис. 30). Протоподиты максиллипед широкие и короткие, поэтому экзоподит и особенно эпиподит максиллипеды отходят почти от стенки тела далеко от основания эндоподита. Такое расположение характерно и для торакопод. На внутреннем крае протоподита располагается широкий продолговатый коксальный эндит. Его вооружение представлено грубыми щетинками направляющего типа. Они перекрывают щели между максиллипедой и второй парой максилл. Концы щетинок достигают парагнат. Вооружение эндита не столько надстраивает фильтрационную поверхность второй пары максилл, сколько прикрывает ее (см. рис. 29,Б). Как и у копепод, это вооружение предохраняет тонкий фильтр от контакта с грубыми частицами. Эндоподиты максиллипед располагаются подобно эндоподитам второй пары максилл.

Анализ вооружения и расположения дистальных члеников эндоподитов второй пары максилл и максиллипед, проведенный Кэнноном и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927], К. Матиевской [1988] и мои собственные данные, основанные на изучении вооружения *Mysis caspia*, показывают, что дистальные членики данных конечностей не принимают непосредственного участия в процессе фильтрации. Фильтрационная камера мизид-филт-

раторов формируется исключительно за счет вооружения проксимальных члеников этих конечностей.

В сечении фильтрационная камера имеет V-образную форму и вентрально открыта. Конструктивно она представляет собой такой же фильтрационный конус, как у колепод и эвфаузиид.

Следует также остановиться на роли торакопод в процессе питания.

Двухветвистые торакоподы мизид могут выполнять самые различные функции. С помощью экзоподитов мизиды плавают, а эндоподиты могут использовать для передвижения по грунту, рытья, сбора пищевых частиц со дна и захвата живой добычи.

У большинства мизид, как и у *H. lamorniae*, первая пара торакопод может отличаться от остальных. Она обычно уплощена и по своему строению напоминает максиллипеды, отличаясь от них отсутствием эндитов. Остальные торакоподы могут иметь членистый проподус. В свободном плавании торакоподы мизид вытянуты вперед и часто образуют так называемую "пищевую корзинку" ("food basket"), которую неправильно отождествляют с торакальной фильтрационной камерой эвфаузиид.

Эндоподиты торакопод, формирующие "пищевую корзинку" мизид, никогда не несут фильтрационного вооружения, хотя и могут быть вооружены многочисленными редко опушенными или шиловидными щетинками. С конструктивной точки зрения "пищевая корзинка" мизид также сильно отличается от фильтрационной камеры эвфаузиид. Если у последних она сформирована за счет вооружения ишиумов и мерусов, то у мизид "пищевая корзинка" формируется за счет дистальных члеников (карпус, проподус, дактилус). Построена она следующим образом. Латерально расширенные протоподиты торакопод образуют брюшной желобок, сходный с брюшным желобком эвфаузиид, но, поскольку протоподиты вооружены редкими слабоопушенными щетинками направляющего типа, фильтрационная функция у брюшного желобка отсутствует. Короткие ишиумы и удли-

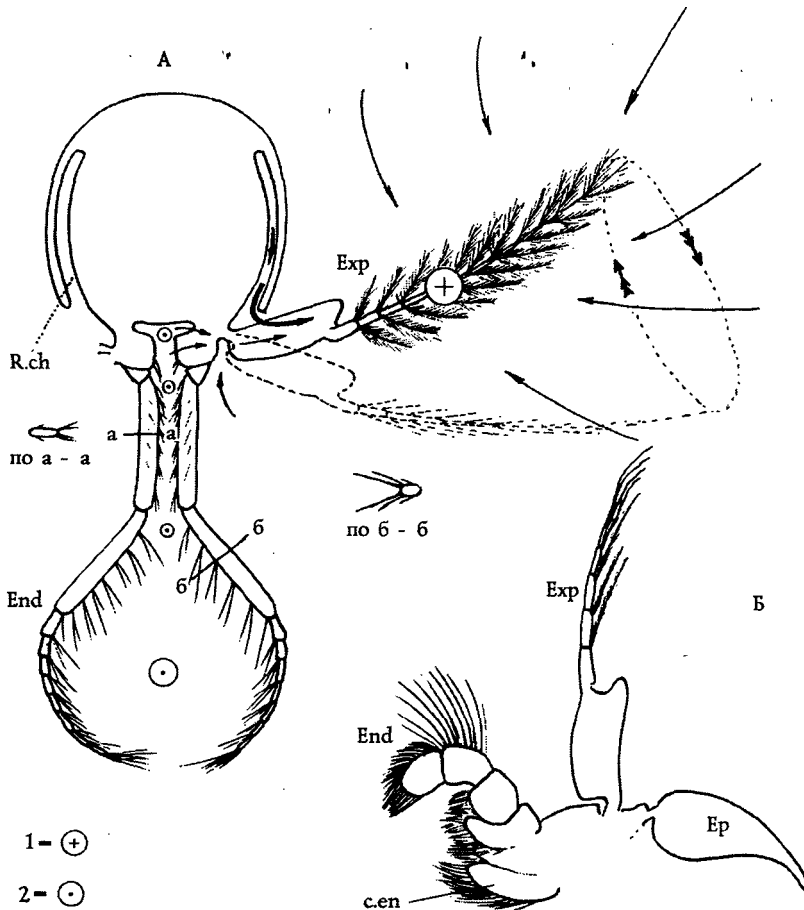


Рис. 30. Поперечный срез (А) через тело мизиды (вид спереди) и строение максиллипеды (Б): End — эндоподит; Exp — экзоподит; Ep — эпиподит; R.ch — дыхательная камера; c.en — коксальный эндит. Показано положение экзоподита при гребном ударе. Пунктиром обозначено его положение при возвращении в исходное положение; 1 — несущие токи (от наблюдателя); 2 — токи воды в сторону фильтрационной камеры (к наблюдателю). Эндоподиты торакопод изображены в плоскости, поперечной телу. Действительное положение эндоподитов показано на рис. 31,А,Б

ненные мерусы одной пары торакопод располагаются параллельно друг другу и направлены вперед и в совокупности с аналогичными члениками остальных торакопод образуют узкую щель (см. рис. 30). Щель расширяется только на уровне карпусов, дистальные концы которых расходятся латерально. Проподус (из нескольких члеников) и дактилус направлены к сагиттальной плоскости (см. рис. 30). В результате снизу вход в “пищевую корзину” имеет вид замочной скважины, широкая округлая часть которой располагается под максиллярным фильтрационным аппаратом. Через этот вход циркулирующие токи и попадают в максиллярную фильтрационную камеру. Упорядоченное расположение торакопод в “пищевой корзине” свидетельствует о направляющей функции. По строению и функции “пищевая корзинка” мизид является скорее аналогом ловчей сети личинок пенеидей на стадии мизис или ловчей сети прокаридид.

Фильтрационная камера и “пищевая корзинка” мизид обслуживаются гидрокинетическим механизмом.

По Кэннону и Мэнтон, гидрокинетический механизм мизид представлен экзитами второй пары максилл и максиллипод, а также экзоподитами торакопод [Cannon and Manton, 1927].

По строению и функции экзиты максилл аналогичны таковым эвфаузиид (ср. рис. 29 и 5). Вибрация экзитов максилл индуцирует течения, отходящие от стен фильтрационной камеры в антеролатеральном направлении. Эти течения усиливаются дыхательными течениями. Последние индуцируются эпиподитами максиллипод, которые располагаются под карапаксом (рис. 31, А). Кроме того, формированию этих течений способствуют впереднаправленные удары всех ротовых конечностей. В совокупности эти механизмы определяются Кэнноном и Мэнтон как “maxillar pump”.

Отток воды от стен фильтрационной камеры компенсируется ее поступлением через фильтры (фильтрационные токи), вследствие чего внутри камеры возникает впереднаправленное течение. Последнее усиливается за счет впереднаправленного тока из “пищевой корзины”, индуцируемого экзоподитами торакопод.

Экзоподиты торакопод по внешнему виду напоминают экзоподиты эвфаузиид, но в отличие от последних их дистальная лопасть не пластинчатая, а многочленистая и жгутиковидная (см. рис. 30). Вооружение лопасти представлено такими же гребными щетинками, как и на экзоподитах эвфаузиид. Жгутиковидное строение экзоподита позволяет ему совершать почти круговые движения. При задненаправленном движении экзоподита гребные щетинки распрямляются, при возвратном движении складываются (см. рис. 31, Г).

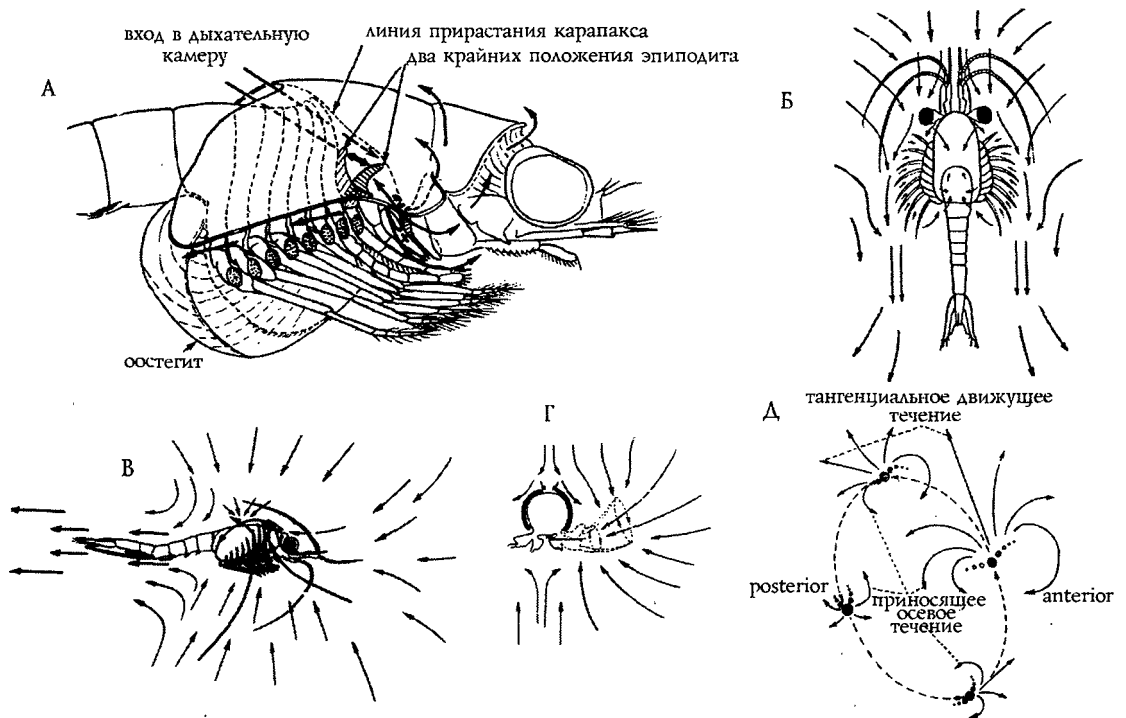


Рис. 31. Токи воды, индуцируемые фильтрующей мизидой [Cannon and Manton, 1927].

А — вид сбоку; экзоподиты удалены; пунктиром обозначены стрелки, показывающие токи воды в дыхательной камере; эпиподит заштрихован; Б — вид сверху; В — фильтрующая мизид; Г, Д — работа экзоподита и индуцируемые им токи. Стрелки — линии токов

Дистальная жгутовидная часть экзоподита движется как бы по поверхности конуса, вершина которого находится в точке прикрепления экзоподита. Как полагают Кэннон и Мэнтон, при вращении экзоподита по главной оси конуса индуцируется течение, направленное к его вершине, т.е. к основанию экзоподита (см. рис. 31,Д). Это течение через щели между протоподитами соседних конечностей проникает в “брюшной желобок” и направляется по нему в фильтрационную камеру. Поэтому впереднаправленный ток в “брюшном” или “пищевом желобке” (“food groove”), по мнению авторов, индуцируется работой экзоподитов. Правда, в одной из последующих работ, посвященной пищедобывательному аппарату анаспидовых, этот вывод был поставлен под сомнение [Cannon and Manton, 1926]. Значительно позднее те же сомнения прозвучали в работах Мошлина и Беркеса [Mauchline, 1967; Berkes, 1975]. Тем не менее представления Кэннона и Мэнтон используются до настоящего времени. Предложенная Кэнноном и Мэнтон схема имеет два неясных момента. Первый: почему асимметрия в силе гребного и возвратного движения экзоподита вызывает лишь незначительное отклонение осевого течения от центра конуса (см. рис. 31,Г, Д). Существование конуса как водоворота вообще сомнительно, так как на рис. 31,В замкнутая циркуляция визуализирует не ток воды, а совокупное движение концов экзоподитов. Второй: почему проксимальная часть экзоподита не играет никакой роли в индуцировании тока? Между тем она также находится в движении. Хотя каждая ее точка совершает движение по эллипсу, вертикальные составляющие этого движения, очевидно, не должны учитываться. Так как толщина пластинки значительно меньше ее ширины, следовательно, ее движения представляются колебательными, т.е. сходными с колебательными движениями максилл, которые, однако, гонят воду не внутрь, а наружу. Из текста не ясно, наблюдали ли авторы осевое течение или пришли к нему умозрительно, о чем свидетельствует следующая фраза: “The mathematical treatment of this current cannot be dealt with here, but it can be readily understood by a very simple experiment”¹. И далее приводят такой пример: если в большом стакане с осадком на дне вращать ложку, имитируя движение плавника мизид, мы увидим, как осадок поднимается вдоль конуса вращения к его вершине. Модель, безусловно, наглядная, но не подобная.

Простейший эксперимент демонстрирует, что это не так. Если внести каплю туши непосредственно в “брюшной желобок”, то легко видеть впереднаправленный ток, описанный Кэнноном и Мэнтон. В то же время можно наблюдать помутнение воды снаружи от стен брюшного желобка у основания экзоподитов. Если в это место внести новую каплю, то визуализируется течение, направленное вдоль проксимальной лопасти экзоподита к его дистальному конузу. Дойдя до основания жгутовидной части экзоподита, оно сливается с несущими токами и направляется назад (см. рис. 30).

Почему же данные токи не были обнаружены у *H. lamornae*? Дело, очевидно, в том, что Кэннон и Мэнтон для визуализации токов использовали лишь суспензию, которая проявляет общую очень сложную систему токов вокруг рачка. В таких условиях прежде всего визуализируются токи на периферии. Движение частиц в этих токах мешает наблюдению токов, расположенных в непосредственной близости от рачка. Внесение же небольших порций туши или иных частиц позволяет проследживать токи вблизи данной точки. Общая же система токов остается невидимой и не мешает наблюдению. Все остальные токи, описанные Кэнноном и Мэнтон вокруг экзоподитов и самого рачка, легко визуализируются и не вызывают сомнений.

С учетом вышеизложенного можно реконструировать гидродинамическое поле вокруг фильтрующего рачка.

Вращение экзоподитов, которые у мизид связаны прежде всего с локомоцией, индуцирует две несущих циркуляции (рис. 32). Они хорошо визуализируются при взгляде сверху и частично видны на рисунках Кэннона и Мэнтон (см. рис. 31,Б). На этом же рисунке видны основные элементы двух парных циркуляций (правых и левых). Первую пару представляют дыхательные циркуляции. На рисунке изображены каудальные составляющие, начинающиеся сразу за глазами и направленные вверх карапакса к входу в дыхательную камеру. Маленькими стрелками показано изменение направления токов с каудального на оральное (см. рис. 31,Б).

Каудальная составляющая дыхательной циркуляции берет начало в районе максиллярной фильтрационной камеры и представляет собой результат совместного действия эпиподита максиллипеды, скрытого под карапаксом, и экзитов максилл (см. рис. 31,А). Оральная составляющая данной циркуляции проходит под карапаксом. На рис. 31,А она видна в виде двух пунктирных стрелок, идущих вдоль переднего края дыхательной камеры. Но в действительности токи воды по всей камере имеют то же направление (см. рис. 32).

¹ Математическое обоснование этому течению не может быть дано здесь, но оно может быть продемонстрировано очень простым экспериментом.

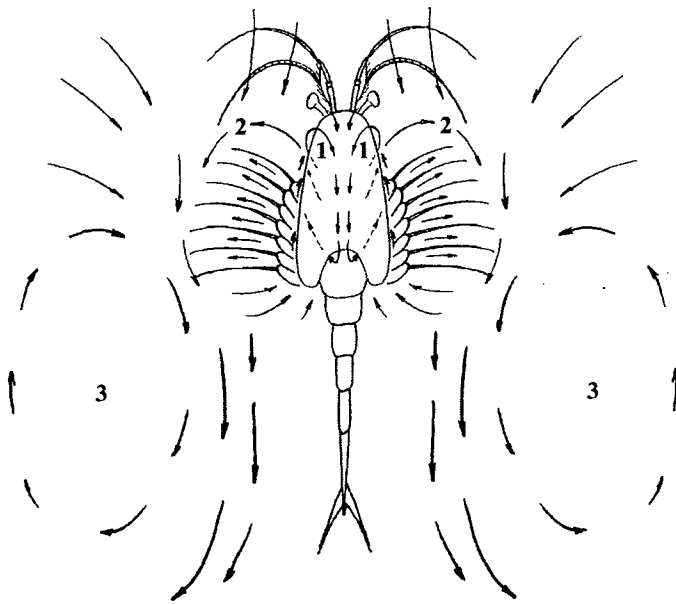


Рис. 32. Гидродинамическое поле вокруг фильтрующей мизиды: 1 — дыхательная циркуляция; 2 — латеральная циркуляция; 3 — несущая (локомоторная) циркуляция; стрелки — линии токов. Пунктиром обозначены токи в дыхательной камере

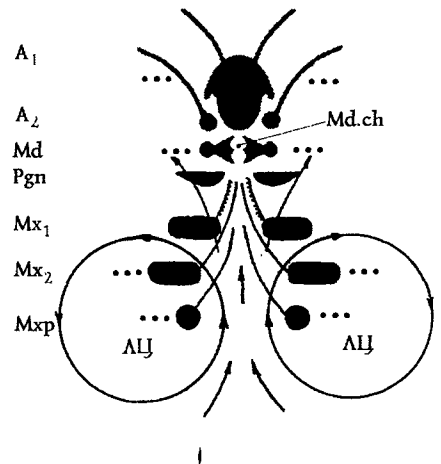


Рис. 33. Морфофункциональная схема максиллярного фильтрационного аппарата мизид:

ЛЦ — латеральная пищевая циркуляция; *Md.ch* — мандибулярная камера; *A* — антенны; *Md* — мандибулы; *Pgn* — парагнаты; *Mx* — максиллы; *Mxp* — максиллипеды

Другая пара циркуляций входит в систему токов, обслуживающих фильтрационную камеру, и является аналогом латеральных циркуляций: МФА и СМФА. Для удобства описания я рассматриваю только правую латеральную циркуляцию.

Как видно из рис. 31,Б и 32, каудальная составляющая латеральной циркуляции начинается в районе максиллярной камеры, где выходящая из камеры оральная составляющая (на рис. 31,А — это нижняя впереднаправленная стрелка) сливается с обтекающими рачка токами и поворачивает в каудальном направлении. Далее она прослеживается в составе каудальной составляющей несущей циркуляции (см. рис. 31,Б и 32). Дойдя до конца торакса, она поворачивает в обратном направлении и входит в “пищевую корзинку”. На рис. 31,Б этот ток изображен двумя стрелками, направленными в район между тораксом и абдоменом. Оральной составляющей данной циркуляции является впереднаправленное течение в “брюшном желобке”, описанное в тексте. Заменяв направление стрелок между экзоподитами на рис. 31,Б, мы получим латеральную циркуляцию в законченном виде (рис. 32, 33).

Что касается сагиттальной циркуляции, то в описании мы находим только ее оральную составляющую, т.е. впереднаправленный ток в “брюшном желобке”, “корзинке” и фильтрационной камере. Частью ее являются и токи, входящие в “корзинку” в сагиттальной плоскости. В качестве каудальной составляющей сагиттальной циркуляции можно рассматривать обтекающие рачка токи в непосредственной близости от входа в “корзинку”, где происходит срыв потока в вентральном направлении (токи, входящие в “корзинку”). Однако ни в описании, ни на рисунках Кэннона и Мэнтон мы не находим тока, замыкающего данную циркуляцию спереди в сагиттальной плоскости. Для того чтобы убедиться в существовании этого тока, я проделал следующий опыт. Зафиксировав рачка спиной вниз, я наносил тушь на вентральную поверхность тела внутри фильтрационной камеры в так называемую “пищевую ямку” (food basin) и на стенку фильтрационной камеры снаружи. В первом случае тушь визуализировала потоки, расходящиеся веером спереди от фильтрационной камеры. Во втором случае визуализировались токи, выходящие только латерально (правый или левый, в зависимости от того, на какую стенку была нанесена тушь). При этом если латерально выходящие токи едва достигали основания второй пары антенн, токи, выходящие в сагиттальной плоскости, достигали основания скафоцеритов.

Эти наблюдения позволяют уверенно говорить о наличии сагиттальной циркуляции. Судя по тому, что ток воды, выходящий из фильтрационной камеры, проходит под верхней губой и распространяется вплоть до основания скафоцеритов, он индуцируется последними, но, скорее всего, в этом принимают участие и уплощенные членики мандибулярных щупиков. Выяснить это при наблюдении гидродинамического поля закрепленных рачков не удастся, т.к. обтекающие рачка токи индуцируются исключительно за счет ра-

боты экзоподитов. При свободном же плавании характер обтекания может быть иным. Во всяком случае, наличие сагиттальной циркуляции свидетельствует о наличии антеннального гидрокинетического механизма.

Несмотря на большое сходство характера гидродинамического поля мизид и эвфаузиид, в функциональном отношении они не совсем идентичны. Если у эвфаузиид интенсивность токов, входящих в "корзинку", равномерна по всей площади входного отверстия, то у мизид — только в передней части, где входная щель расширяется. Здесь дистальные членики торакопод расходятся и открывают свободный доступ в максиллярную фильтрационную камеру (см. рис. 30). Интенсивность потока, входящего в суженую часть входа, сформированного проксимальными члениками, несравнимо меньше. Как уже было сказано, "пищевая корзинка" мизид не имеет фильтрационного вооружения и не является аналогом торакальной фильтрационной камеры эвфаузиид. В связи с этим экзоподиты мизид взяли на себя основную локомоторную функцию, что, в свою очередь, привело к редукции плеопод. Гидрокинетическая функция экзоподитов сохранилась у расширенной проксимальной части экзоподита. Она является аналогом малой гребной лопасти экзоподита эвфаузиид, которая обслуживает жаберный аппарат и выполняет те же функции. Как видно из рис. 30, основание лопасти располагается ближе к выходу из дыхательной камеры, чем к "брюшному желобку". Если внести тушь в дыхательную камеру, то можно наблюдать ее выход вдоль всей нижней кромки карапакса и далее по проксимальной части экзоподита вверх до основания жгута. Эти токи визуализируются значительно легче, чем токи из "брюшного желобка". По-видимому, гидрокинетическая функция экзоподитов мизид связана, главным образом, с обслуживанием дыхательного аппарата, а не пищедобывательного. Это подтверждает положение экзоподитов мизид относительно "корзинки" и максиллярной фильтрационной камеры (см. рис. 30). Как видно из рис. 31, В, экзоподиты торакопод располагаются каудальнее фильтрационной камеры и расширенной части "корзинки". Проксимальные части торакопод, находящиеся под экзоподитами, располагаются вблизи сагиттальной плоскости и удалены от зоны действия экзоподитов (ср. рис. 30 и рис. 13).

Таким образом, отсутствие фильтрационной функции у торакопод, использование экзоподитов торакопод для локомоции и обслуживание ими дыхательного аппарата заставляют рассматривать пищедобывательный аппарат мизид как одну из модификаций МФА, а не СМФА, как считалось ранее [Cannon and Manton, 1927, 1928; Mauchline, 1967; Mauchline and Fisher, 1969; Berkes, 1975].

Морфофункциональная схема

Обобщенная морфофункциональная схема фильтрационного аппарата мизид показана на рис. 33.

Как и в любом другом МФА, взвешенные в воде частицы попадают в фильтрационную камеру с приносящими токами и попадают на фильтры или же сразу в воронку паранат. С фильтров они под действием тех же токов соскальзывают в "брюшной желобок" или непосредственно в ротовой отдел. В отличие от СМФА эвфаузиид, где максиллярная камера выполняет функцию формирования пищевого комка, предварительной обработки пищи, максиллярный отдел мизид сам является фильтрационной камерой. Вследствие этого функцию формирования пищевого комка и обработки пищи выполняет мандибулярная камера, которая является аналогом максиллярного отдела эвфаузиид.

Торакальный фильтрационный аппарат (ТФА)

К торакальным фильтрационным аппаратам я отношу прежде всего пищедобывательные аппараты, свойственные фильтраторам из листоногих ракообразных (подкласс Phyllopoda).

В подкласс Phyllopoda входят три отряда: Anostraca, Euphyllopoda (subordines: Notostraca, Conchostraca) и Cladocera.

Представителей филопод относят к низшим ракам (Entomostraca) за целый ряд примитивных черт, свойственных этой группе. Для нас наиболее существенной из этих черт являются листовидные конечности, строение и функции которых придают пищедобывательным аппаратам листоногих конструктивное своеобразие, резко отличающее их от максиллярных аппаратов. Как правило, грудные конечности листоногих гомономно метамерны и выполняют одновременно несколько функций. Эта особенность достаточно сильно ограничивает спектр поведенческих актов листоногих. Возможно, в силу этого они не смогли освоить многих биотопов, как это сделали другие ракообразные. Подавляющее большинство листоногих обитает в пресных водах, где некоторые из них, например пред-

ставители ветвистоусых (*Cladocera*), развиваются в большом количестве и являются основной кормовой базой для рыб. Многие виды типичны для временных водоемов. Основным способом питания листоногих является фильтрация, но среди ветвистоусых имеются и облигатные грасперы, способные к хищничеству. Среди них отсутствуют паразиты и прикрепленные формы.

Пищедобывательный аппарат филлопод

Если в максиллярных типах фильтрационных аппаратов основная функция связана с конечностями головного отдела, то в ТФА основу фильтрационной камеры образуют торакоподы. Поскольку строение морфологических структур, за счет которых формируется торакальный фильтрационный аппарат, подробно описано многими авторами, я ограничусь лишь описанием основных конструктивных элементов и планом строения. Данное описание основано на сравнительном анализе публикаций [Storch, 1924, 1925; Cannon, 1928b, 1933, 1935; Cannon and Manton, 1927; Lundblad, 1921], а также на результатах собственного морфофункционального анализа пищедобывательных аппаратов филлопод (*Artemia salina*, *Chirocephalus diaphanus*, *Triops concoloriformis*, *Linnadia lenticularis*, *Daphnia magna*, *Sida cristallina*, *Penilia avirostris*).

Типы двигательной активности

У фильтраторов из листоногих можно выделить несколько типов двигательной активности, связанной с добыванием пищи. Наибольшей простотой характеризуется пищедобывательное поведение жаброногов — *Anostraca*, грудные конечности которых выполняют одновременно несколько функций: локомоторную, респираторную, гидрокинетическую и фильтрационную [Cannon, 1928b]. Фильтрация происходит автоматически во время плавания, поэтому, например, у *Artemia* в естественных и аквариальных условиях можно наблюдать только один тип двигательной активности — непрерывное плавание в горизонтальном положении спиной вниз, во время которого происходит как фильтрация, так и поглощение пищи. Любопытно, что даже в случае питания обрастаниями со стенок аквариума рачки не меняют характера двигательной активности, но передвигаются по стенкам аквариума, прижимаясь к ним вентральной стороной тела. При этом конечности работают в том же режиме, что и при плавании. Рачок “плавает” по стеклу. Крепкие щетинки, расположенные на концах эндоподитов, срывают обрастания, которые и засасываются в фильтрационную камеру.

Значительно сложнее пищедобывательное поведение раковинных филлопод.

У *Cladocera* фильтрационный аппарат заключен в раковину, но сформирован, как и у жаброногов, грудными конечностями [Storch, 1924]. Локомоторная функция осуществляется второй парой антенн, при этом главная ось тела располагается в вертикальной плоскости или под небольшим углом к ней [Мануйлова, 1964; Stavn, 1970; Павлов, 1985а, б]. Сделав один-два взмаха антеннами, рачки зависают неподвижно и медленно опускаются, парашютируя на разведенных в стороны антеннах. Новый взмах возвращает рачка на прежнее место. Рачки как бы “танцуют” около одной точки. Этот тип двигательной активности можно обозначить как фильтрационный, поскольку в это время рачки, непрерывно работая грудными конечностями, прогоняют воду через раковину, отфильтровывая пищевые частицы. Вода входит в раковину с переднего конца и выходит сзади. Фильтрующий рачок возбуждает, таким образом, два направленных вниз тока: возникающий при ударах антенн и фильтрационный. Меняя направление удара антенн и увеличивая частоту взмахов, рачки могут быстро передвигаться практически в любом направлении и под углом к вертикали. Этот тип двигательной активности, который я называю поисковой пробежкой, связан как с поисками пищи, так и с избеганием неблагоприятных условий и опасности. При поисковой пробежке фильтрационный аппарат рачка работает вхолостую. Обычно фильтрационный и поисковый типы активности сменяют друг друга: за фильтрацией следует поисковая пробежка и опять фильтрация [Павлов, 1985а, б].

Функциональная морфология пищедобывательного аппарата филлопод

Среди жаброногов (*Anostraca*) имеются только фильтраторы. Свойственный им аппарат устроен наиболее просто. Несмотря на некоторые различия в пищедобывательных аппаратах фильтраторов из листоногих, все они построены по одному плану и функционируют сходным образом. Поэтому в качестве эталона для построения морфофункциональной схемы и обосуждения принципов работы торакального фильтрационного аппарата я избрал фильтрационный аппарат жаброногов. Максиллы у жаброногов почти полностью редуцированы, и максиллярный отдел не выражен. Поэтому их пищедобывательный аппарат состоит из ротового отдела и фильтрационной камеры. Я начну описание с последней.

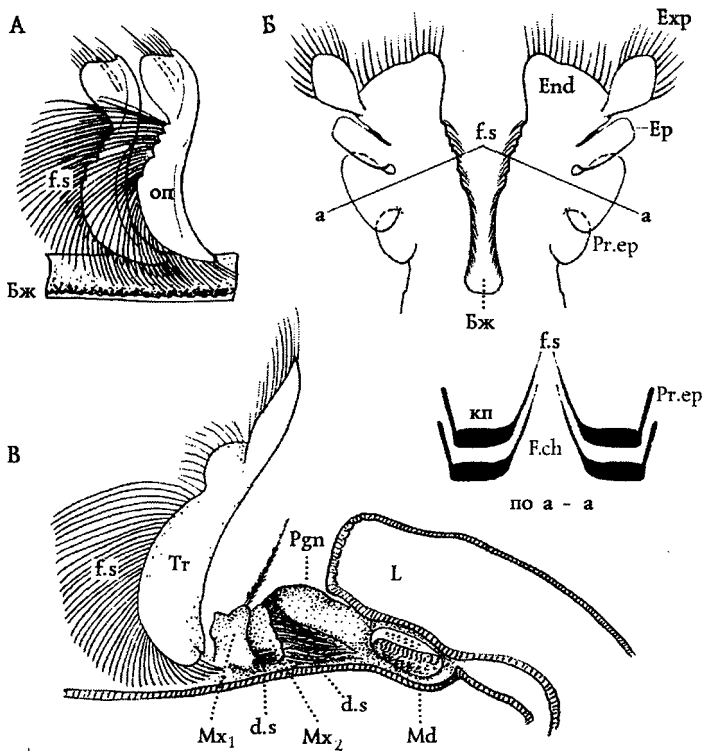


Рис. 34. Конструктивные элементы фильтрационного аппарата жаброногов:

А — взаиморасположение двух пар конечностей левого ряда (сагиттальный взгляд); Б — пара грудных конечностей (оральная сторона); В — ротовой отдел; Бж — “брюшной желобок”; Pr.ep — преэпиподит; Pgn — паранаты; d.s. — направляющие щетинки; f.s. — фильтрационные щетинки; Tr — торакоподы; оп — оральная сторона; кп — каудальная сторона торакопода; End — эндоподит; Exp — экзоподит; Ep — эпиподит; Md — мандибулы; Mx — максиллы; F.ch — фильтрационная камера

дения пищи к ротовому отделу. В совокупности все щетинки формируют правую и левую фильтрационные поверхности стенок камеры. Спереди камера перекрывается за счет некоторого подгибания головного отдела в вентральном направлении, а также за счет верхней губы, которая у взрослых рачков располагается почти параллельно вентральной стороне тела, а дистальный конец ее направлен каудально. Сзади камера перекрывается вооружением последних пар конечностей.

В настоящее время принципиальная схема работы фильтрационного аппарата жаброногов и других филопод не вызывает особых разногласий и является общепринятой. Чаще всего в учебной и научной литературе используется схема, полученная Кэнноном в двадцатые — тридцатые годы [Саннон, 1928b, 1933, 1935]. По схеме вода входит в фильтрационную камеру спереди и выходит через фильтры в щелевидные пространства между конечностями одного ряда, которые трактуются как “насосывательные камеры”. В то же время в “брюшном желобке” все авторы отмечают наличие впереднаправленного тока. Механизм возникновения токов, по Кэннону, объясняется следующим образом.

При движении каждая конечность последовательно проходит через пять фаз (рис. 35, А, Б):

1. При отведении торакопод двух соседних сегментов в исходное для гребка положение они изгибаются так, что дистальный конец впереднаправленной торакоподы налегает на заднюю торакоподу и затем скользит по ней вниз. При этом щелевидное пространство (насосывательная камера) между этими торакоподами начинает увеличиваться (см. рис. 35, А, фаза I). Поскольку щель прикрыта латерально экзитами и дистально экзоподитом и эндоподитом, вода поступает в насосывательную камеру только из фильтрационной камеры. В это время фильтруют только щетинки проксимальных эндитов.

2. На следующей фазе задняя торакопода начинает удар, в то время как передняя продолжает двигаться вперед. Объем насосывательной камеры увеличивается, и процесс фильтрации продолжается. При этом фильтрует и остальное вооружение, расположенное на медиальных и дистальных эндитах.

Фильтрационная камера жаброногов представляет собой узкое щелевидное пространство между правым и левым рядом грудных конечностей (рис. 34). Как в продольном, так и в поперечном сечении она имеет конусовидную форму, сужаясь в вентральном и каудальном направлении. Дном камеры является вентральная сторона тела, покровы которой образуют канавку.

Стенки камеры формируются за счет сетального вооружения конечностей, располагающегося по их внутреннему краю. При этом концы щетинок, расположенных на дистальных и медиальных эндитах, направлены вентрокаудально и перекрывают щели между конечностями одного ряда так, что щетинки передней конечности налегают своими концами на внутренний край задней и ее вооружение (см. рис. 34, А). На проксимальных же эндитах щетинки постепенно заворачиваются в вентральном направлении, так, что самые проксимальные из них имеют уже оральное направление. За счет этого вооружения формируются стенки “брюшного желобка”, надстраивающего канавку и служащего для прове-

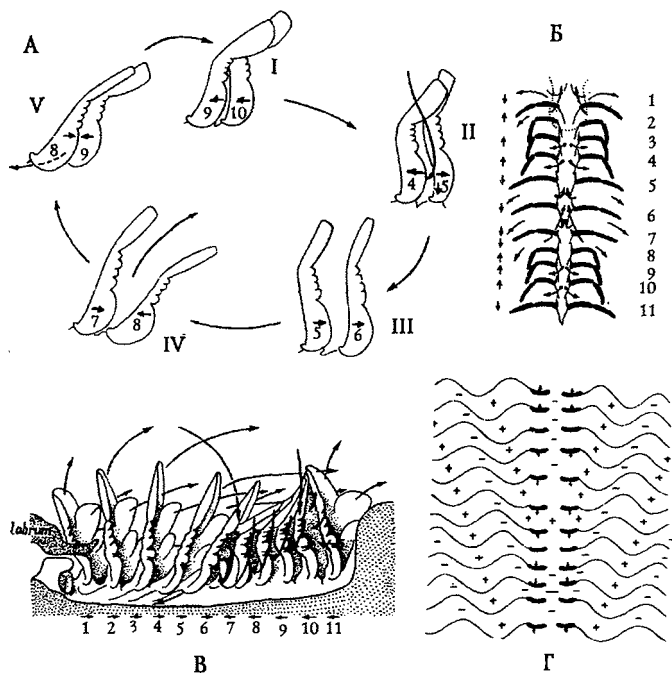


Рис. 35. Функционирование фильтрационного аппарата жаброногов [Cannon and Manton, 1927]; А — пять фаз работы насосывательной камеры (I-V); Б — схема токов в фильтрационном аппарате (фронтальный срез); В — схема токов (сагиттальный срез); Г — диаграмма изменения давления в “брюшном желобке” (знак плюс (+) — положительное, знак минус (-) — отрицательное давление); 1-11 — номера конечностей

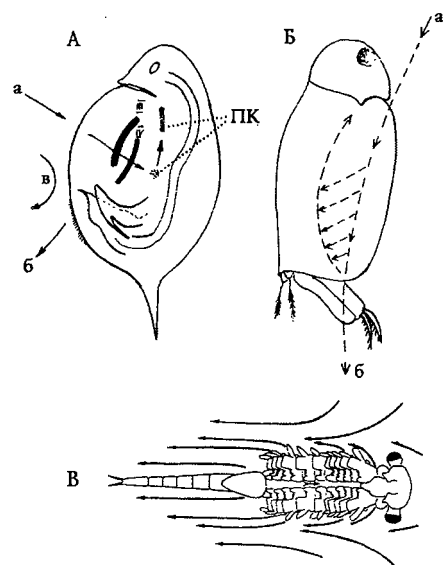


Рис. 36. Токи воды, индуцируемые конечностями филлопод: А — *Daphnia magna* [Storch, 1927]; Б — *Sida cristallina* [Naumann, 1921]; В — *Chirocephalus diaphanus* [Cannon, 1935]; III-IV — эндоподиты соответствующих конечностей; ПК — пищевые комки; а — входящий, б — выходящий, в — вихревой токи

3. Передняя торакопода выпрямляется и начинает гребной удар. При этом насосывательная камера открывается. Задняя торакопода продолжает гребной удар и уходит от передней. Вода выходит из насосывательной камеры латерально и каудально, толкая рачка вперед. Часть воды через вооружение проксимальных эндитов поступает в фильтрационную камеру (см. рис. 35,Б).

4. Передняя торакопода продолжает гребной удар, задняя начинает движение вперед. Они сближаются, и вода выгоняется из насосывательной камеры в фильтрационную и лишь частично наружу.

5. Наконец, задняя торакопода продолжает двигаться вперед, тогда как передняя заканчивает гребной удар. Объем насосывательной камеры резко сокращается, и вода вытесняется латерально наружу через экзиты и внутрь и вперед через фильтры. Последний поток смывает частицы с фильтра и несет их к ротовому отделу. Таким образом, при впереднаправленном движении грудных конечностей (торакопод) происходит заполнение камер, при задненаправленном — опорожнение (см. рис. 35,В). При этом индуцируются токи, направленные в фильтрационную камеру и вперед, к “брюшному желобку”.

Считается, что колебания конечностей обуславливают изменения давления воды в насосывательных камерах и фильтрационной камере (рис. 36,Г). При этом положительное давление вызывает отток воды вперед, а отрицательное обеспечивает фильтрационные токи. Поскольку цикл гребных ударов распространяется в оральном направлении, зоны давления смещаются также вперед, чем обеспечивается впереднаправленное движение воды в “брюшном желобке” (см. рис. 35,Г).

Данная схема фильтрации, по мнению Кэннона, приложима к работе фильтрационного аппарата всех без исключения филлопод. И действительно, сравнивая схемы, представленные самыми различными авторами, мы находим больше сходств, чем различий, причем последние касаются в основном степени специализации и числа конечностей, принимающих участие в формировании фильтрационной камеры. Некоторые изменения в характере токов имеют место в фильтрационных аппаратах ракообразных филлопод, но эти различия больше связаны с количественными характеристиками: упорядочивание токов ракообразной позволяет использовать для фильтрации меньшее число конечностей. В связи с этим все критические замечания, которые можно сделать, анализируя схему Кэннона, относятся в равной степени к схемам работы фильтрационного аппарата любого листоногого рачка.

Схема Кэннона подкупает строгостью и простотой. Характер движения конечностей не вызывает сомнений и легко устанавливается даже без киносъемки. Не вызывает сомнений и направление токов внутри фильтрационной камеры, поскольку они легко визуализируются и открыты для съемки. Описание направления и характера токов сходно у всех авторов (ср. рис. 35 и рис. 36). Что касается токов внутри “насосывательных камер”, то они доступны для наблюдений только во время протекания третьей и четвертой фаз, но и в это время визуализируются плохо. Наблюдению мешают, помимо прочего, локомоторные токи, которые по интенсивности значительно превосходят все остальные. Поэтому интерпретация фильтрационных и других токов внутри “насосывательных камер” у Кэннона и остальных авторов носит чисто умозрительный характер и не согласуется с законами гидродинамики. При внимательном анализе данной схемы фильтрации обнаруживается несколько слабых мест:

1. “Насосывательные камеры” не герметичны и на всех фазах более открыты дистально и латерально наружу, чем внутрь, где располагается частый фильтр. Дело в том, что форма и взаиморасположение экзитов не обеспечивают герметизацию камеры между вторым преэпиподитом и эпиподитом, а также между последним и экзоподитом. Кроме того, во время первой и второй фазы передняя конечность налегает на заднюю не самым эндоподитом, а его дистальными щетинками, более редкими и грубыми, чем фильтрационные. Вследствие этого всасывание воды на этих фазах должно идти со всех сторон, а не только со стороны фильтра.

2. Непонятно, почему на четвертой и пятой фазе, когда торакоподы сближаются, вода выжимается внутрь фильтрационной камеры через частый фильтр, а не выходит наружу, хотя “насосывательная камера” открыта латерально и дистально.

3. При гребных ударах объем “насосывательных камер” в районе проксимальных и медиальных эндитов почти не меняется. Резкое изменение объема имеет место лишь в районе дистальной части эндоподита и экзоподита, т.е. там, где кончается собственно фильтрационное вооружение. Непонятно, почему наиболее интенсивное всасывание происходит не здесь, а проксимально.

4. Непонятно также, почему в третьей фазе, когда “насосывательная камера” открывается и ее объем увеличивается, вода выходит из камеры, а не входит внутрь. Поскольку при описании этой фазы Кэннон акцентирует внимание на передней конечности — на том моменте, когда она начинает двигаться назад, он, очевидно, полагает, что выход воды из камеры индуцируется гребным ударом этой конечности, отбрасывающей воду назад. И действительно, на рис. 35,В при положении конечностей на различных фазах гребного удара (позиции 1–6) изображенные им токи воды начинаются от задней поверхности конечностей и направляются назад. В данном случае имеет место подмена вектора силы, вызывающей движение рачка вперед, на траекторию частиц воды, отбрасываемой конечностью. Но даже если принять это глубоко ошибочное представление Кэннона, остается непонятным, почему вода выходит из всего объема “насосывательной камеры”, т.к. в это время камера разгерметизирована и объем ее увеличивается (ср. позиции 4–5, 5–6, 6–7, рис. 35,Б). Здесь Кэннон совершает еще и логическую ошибку. Процесс, протекающий на третьей фазе, рассматривается им как продолжение процесса второй фазы, а это не обязательно так. По Кэннону, работа “насосывательной камеры” проходит в два такта. Увеличение объема вызывает всасывание, уменьшение — выброс. Под эту схему он и подгоняет работу конечностей, упуская из виду, что задняя конечность первой совершает гребок, и в силу этого сразу после разгерметизации камеры объем ее резко увеличивается, и только затем совершает гребок передняя конечность. В результате этого происходит уменьшение объема камеры и становится возможным вытеснение воды.

5. Непонятно, каким образом индуцируется впереднаправленное движение в “брюшном желобке”. Из диаграммы Кэннона (см. рис. 35,Г) видно, что область высокого давления в фильтрационной камере всегда окружена областью низкого, т.е. от плюса (обозначение высокого давления) вода должна двигаться одинаково как вперед, так и назад. В данном же варианте частица переносится только вперед вместе с областью высокого давления. Что удерживает ее там — непонятно.

6. Наконец, механизм индуцирования токов и сама схема фильтрации филопод, по Кэннону, резко отличается и даже противопоставляется работе фильтрационных аппаратов других ракообразных.

Все это побудило меня провести серию экспериментов, направленных на выяснение механизмов возникновения токов в фильтрационных аппаратах филопод.

Вокруг рачка, закрепленного тем или иным способом так, чтобы его конечности оставались свободными, с помощью туши или взвешенных частиц визуализируется сложная система течений, представленная несколькими замкнутыми циркуляциями.

По размерам и интенсивности токов в ней выделяется прежде всего несущая циркуляция, индуцируемая торакоподами, совершающими гребные удары. При взгляде сбоку она визуализируется в сагиттальной плоскости (рис. 37). Каудальная составляющая несущей циркуляции формируется немного впереди головного отдела и проходит около вентральной стороны тела на уровне дистальных частей эндоподитов и экзоподитов, которые и разгоняют ее. Примерно над серединой абдомена она поворачивает вверх и переходит в оральную составляющую. В районе головного отдела она поворачивает вниз и замыкает циркуляцию (см. рис. 37,А). При взгляде на рачка сверху несущая циркуляция визуализируется как система двух разнонаправленных циркуляций, каудальные составляющие которых соприкасаются на прямой, параллельной главной оси тела (см. рис. 37,Б). По сути дела мы наблюдаем разные сечения одной и той же тороидальной циркуляции.

Та часть каудальной составляющей, которая проходит над входом в фильтрационную камеру, принимает непосредственное участие в формировании сагиттальной циркуляции внутри фильтрационной камеры, являясь, по сути дела, ее каудальной составляющей и тем током, который приносит пищевые частицы в фильтрационную камеру. На всем пути каудальной составляющей происходит срыв потока в вентрокаудальном направлении (см. рис. 37,А). Большая часть потока уходит через фильтры в "насосывательные камеры", и только часть, проходящая строго в сагиттальной плоскости, доходит до "брюшного желобка" и направляется к ротовому отделу, образуя оральную составляющую сагиттальной пищевой циркуляции. В дальнейшем я буду просто называть ее сагиттальной циркуляцией. В районе верхней губы оральная составляющая выходит из фильтрационной камеры и замыкает циркуляцию, переходя в каудальную составляющую. Данная циркуляция хорошо визуализируется, и описание ее элементов можно найти в работах всех авторов. Исключением является выходящий из камеры ток, замыкающий циркуляцию в районе верхней губы. Этот ток визуализируется только с помощью туши, частицы выходят из камеры с этим током чрезвычайно редко, направляясь, как правило, под губу.

Наблюдения за траекторией отдельных частиц показывают, что они проникают в камеру на любой фазе работы конечностей. Для того чтобы убедиться в этом, я подсчитывал число конечностей между траекториями двух частиц, одновременно достигающими "брюшного желобка" (табл. 1).

Наблюдение, показывающее непрерывность тока, поступающего в фильтрационную камеру

Число конечностей между траекториями двух частиц	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Число случаев	6	9	13	10	11	10	6	10	5

Из таблицы видно, что какая-либо закономерность по частоте наблюдений отсутствует. Если бы, как полагал Кэннон, всасывание происходило только при увеличении объема "насосывательных камер", частота изменялась бы в соответствии с периодом метахронального ритма. Кроме того, эти наблюдения показывают, что ток воды, входящий в филь-

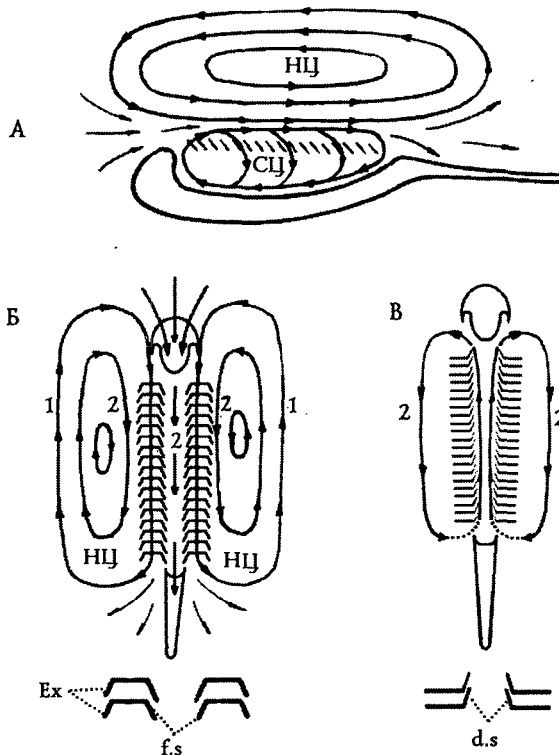


Рис. 37. Гидродинамическое поле вокруг закрепленного жабронага:

А — циркуляции в сагиттальной плоскости (НЦ — несущая, локомоторная и СЦ — сагиттальная циркуляции); Б — несущие циркуляции во фронтальной плоскости на уровне дистальных лопастей торакопод; В — циркуляции на уровне "брюшного желобка"; Ex — экзит; f.s — фильтрационные щетинки; d.s — направляющие щетинки; 1 — оральная составляющая циркуляций; 2 — каудальная составляющая

Таблица 1

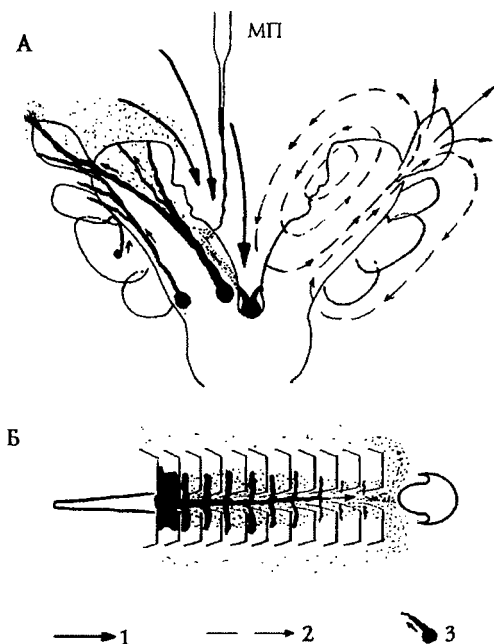


Рис. 38. Определение характера гидродинамического поля фильтрующего жабронога: А — гидродинамическое поле на оральной стороне конечности; Б — лестничная структура растекания туши в фильтрационной камере жабронога при внесении большой капли в задний конец “брюшного желобка”; МП — микропипетка; 1 — траектории частиц; 2 — направление токов; 3 — места нанесения туши и направление ее растекания. Размывание туши выделено точками

Движение частиц по желобку в сторону ротового отдела равномерное. Пульсазий не наблюдается. Внесение микропипеткой туши в любую часть желобка также позволяет наблюдать равномерное, без пульсаций, продвижение ее с впереднаправленным током.

Внесение большой порции туши в задний конец фильтрационной камеры позволяет наблюдать последовательное заполнение ею “насосывательных камер” с одновременным продвижением вперед по “брюшному желобку”. При этом визуализируется лестничная структура расположения туши в фильтрационном аппарате (см. рис. 38,Б). Тушь, достигая района максилл, визуализирует два потока, выходящих из камеры латерально (см. рис. 38,Б). Описание их можно найти и в работе Кэннона [Cannon, 1928]. Так же как и в случае с сагиттальной циркуляцией, выход токов визуализируется тушью, но не частицами. Выходя из камеры, латеральные потоки сливаются с обтекающими рачка токами. При этом часть этих токов всасывается в “насосывательные камеры”. Из рис. 37 и 38 видно, что выходящие в районе максилл латеральные токи также можно представить в виде циркуляций, если замкнуть начало оральной составляющей латеральной циркуляции (см. рис. 37,Б) и каудальные составляющие несущих циркуляций (на рис. 38,Б эти токи обозначены в виде точек), т.к. данные токи не визуализируются у заднего конца камеры и ни разу не наблюдались (это не противоречит принципам гидродинамики).

Рассмотрим теперь характер токов внутри “насосывательных камер”.

Внесение микродоз туши в разные участки “насосывательной камеры” позволяет видеть, что она выходит из камеры только вверх от основания конечностей к их вершине, т.е. дистально, и никогда — латерально. Многочисленные попытки обнаружить выход туши латерально в фильтрационную камеру или наружу через экзиты не увенчались успехом. Нанесение микродозы туши на дно “насосывательной камеры” ближе к фильтру позволяет видеть ее размывание по оральной стороне задней конечности на половине ее, ближайшей к фильтру. При этом особенно хорошо визуализируется струйка, направленная от основания конечности к ее вершине и далее через экзоподит (см. рис. 38,А). Размывание туши, нанесенной на дно насосывательной камеры со стороны эпиподита, происходит по оральной стороне конечности на половине, ближайшей к экзитам (см. рис. 38,А). Размывание наблюдается только при гребном ударе.

При фиксации задней конечности тем или иным способом в положении окончания гребка сходный характер размывания туши, нанесенной на дно “насосывательной каме-

трационную камеру, постоянный и, если судить по скорости срыва частиц с прямолинейной траектории по направлению к “брюшному желобку”, интенсивность потока, входящего в фильтрационную камеру, одинакова по всей ее длине. Впрочем, о последней лучше судить по характеру размывания туши. При введении конца микропипетки с тушью в фильтрационную камеру в любом месте на уровне верхней кромки камеры (рис. 38,А), можно видеть, что тушь истекает по траектории, сходной с траекторией частиц, тонкой равномерной струйкой без пульсации. Но четкая линия тока прослеживается лишь до соприкосновения струйки с фильтрами.

Частица, попавшая в фильтрационную камеру, может достигать “брюшного желобка” тремя способами:

1. Если срыв частицы с прямолинейной траектории происходит в строго сагиттальной плоскости, то она достигает “брюшного желобка”, не соприкасаясь с фильтрами (см. рис. 38,А).

2. Если срыв происходит в плоскостях, параллельных сагиттальной и пересекающих фильтры, частица, попав на фильтр, скатывается по нему в “брюшной желобок”. При этом ее траектория совпадает с направлением фильтрационных щетинок.

3. Частица, попав на фильтр, прилипает к нему и движется по той же траектории, что и во втором случае, но ее движение происходит рывками. При этом продвижение осуществляется лишь при впереднаправленном движении конечности.

ры”, можно наблюдать на каудальной стороне впередирасположенной конечности при движении ее в оральном направлении, но в данном случае размывание и ток воды незначительны.

Нанесение туши на фильтр в любом месте со стороны фильтрационной или “насосывательной” камер позволяет видеть размывание туши только внутрь “насосывательной камеры” и далее к выходу ее наружу через экзоподит. Аналогично происходит размывание туши, нанесенной на экзиты (см. рис. 38).

Таким образом, независимо от изменения объема “насосывательной камеры”, вода поступает в нее латерально со стороны фильтра или экзитов и выходит наружу, двигаясь от основания конечностей к их вершине через экзоподит.

Вода, выходящая из “насосывательных камер”, сливается с каудальной составляющей несущей циркуляции и движется в каудальном направлении.

Если вносить тушь большими дозами в одну из камер, наблюдается попадание не-большой ее части в фильтрационную камеру, каудальнее от места внесения с приносящими токами сагиттальной циркуляции. Таким образом, в фильтрационной камере обнаруживается еще один тип циркуляции. Входящие в фильтрационную камеру токи (приносящие) подходят к фильтрам и через них уходят в “насосывательные камеры” как фильтрационные токи. Последние, выходя из “насосывательных камер” наружу, частично снова попадают в фильтрационную камеру, замыкаясь, таким образом, в латеральную циркуляцию (см. рис. 38,А). В функциональном отношении она аналогична или, вернее, гомологична латеральной циркуляции в максиллярных типах фильтрационных или аппаратов, поскольку и там и здесь фильтрационные токи индуцируются с участием экзоподитов. Разница лишь в том, что в ТФА и телоподит конечности специализирован по гидрокинетической функции, тогда как в МФА это не обязательно.

Таким образом, полученные мной результаты во многом противоречат построениям Кэннона и других авторов.

Так, если вода поступает в “насосывательные камеры” на всех фазах работы конечностей, то, следовательно, основной причиной поступления ее туда является не изменение объема камеры, а какой-то иной механизм. Какой же?

Как мы видели, в аппаратах максиллярного типа фильтрационные токи индуцируются колебательными или гребными движениями экзитов. При этом работа экзитов, входящих в состав гидрокинетического механизма, может быть причиной перемещения животного, даже если специальный локомоторный аппарат не функционирует. Яркий пример этому — гидрокинетический механизм личинок эукарид на стадии калиптопис, зоза или работа гидрокинетического механизма копепод. Аналогия в том, что работа экзитов, совершающих колебательные или гребные движения, индуцирует, как и у листоногих, одновременно гидрокинетическую и несущую циркуляцию. По-видимому, не существует принципиальной разницы в механизме индуцирования фильтрационных токов у конечностей, выполняющих только гидрокинетическую или же, одновременно с ней, и локомоторную функцию. Общепринятым является мнение, что конечности филопод выполняют эти две функции одновременно, однако является общепринятым и то, что механизмы исполнения функций не связаны. Локомоторная функция осуществляется собственно за счет гребного удара, гидрокинетическая — за счет изменения объема “насосывательных камер”. В связи с этим данные функции считают возможным рассматривать отдельно. Конечности раковинных филопод не принимают участия в локомоции, из чего вроде бы следует вывод о независимости гидрокинетического механизма от локомоторного. Другой пример: экзоподит жаброногов, на который и приходится основная локомоторная нагрузка, в большей степени обособлен от эндоподита (см. рис. 34, 39), что также наводит на мысль о его непричастности к гидрокинетической функции. По-видимому, в подобного рода умозаключениях и таится главная ошибка. Эти соображения и наблюдения за характером линий тока в фильтрационном аппарате филопод привели меня к мысли, что основным механизмом индуцирования фильтрационных токов в фильтрационном аппарате филопод является не изменение объема “насосывательных камер”, а гребной удар конечности и ее экзоподита. С этих позиций перечисленные на с. 60 недостатки схемы Кэннона приобретают большую убедительность. Однако для их объяснения необходим более глубокий анализ построений Кэннона, особенно в его ранней работе [Cannon and Manton, 1927], написанной в соавторстве с Мэнтоном. Как оказалось, именно в этой работе кроется основа всех заблуждений Кэннона.

Нужно сказать, что в данной работе Кэннон еще не придавал большого значения механизму изменения объема “насосывательных камер” и его роли в фильтрации. Мало того, он подверг резкой критике Шторха [Storch, 1924, 1925], полагавшего, что эндиты торакопод дафнид и их вооружение выполняют фильтрационную функцию и в этом отношении сходны с фильтрационным вооружением диаптомусов. Кэннон и Мэнтон же счи-

тали, что сетальное вооружение жаброногов и дафнид имеет лишь косвенное отношение к фильтрации, полагая, что оно, в лучшем случае, играет роль направляющих и ограждающих приспособлений, препятствующих ускользанию частиц из камеры. По Шторху, фильтрация осуществляется следующим образом. При гребных ударах торакопод третьей и четвертой пары одновременно происходит сближение правых и левых конечностей. Поскольку сначала сближаются дистальные части конечностей, а затем проксимальные, вода с взвешенными частицами проталкивается к вентральной борозде и одновременно уходит через фильтры. Таким образом, в этих ранних работах Шторх также считал, что процесс фильтрации осуществляется изменением объема, но фильтрационной камеры. Отфильтрованные частицы, попав в вентральную борозду, передаются ко рту главным образом гнатобазами второй пары торакопод. Оба эти вывода Шторха и послужили основой для критики. Так, Кэннон и Мэнтон пишут: "Мы согласны с тем, что щетинки эндитов действительно удерживают частицы в центральном фильтрующем канале, но это совсем не непосредственное фильтрование. Приведем для иллюстрации этой разницы пример. Осадки и детрит, несущиеся с потоком, можно задержать, установив на пути потока щетку. Вода сама будет прибывать к ней массу осадков. Какая-то часть их остается на щетке, но основная будет с нее смываться. Совершенно другое дело, если перегородить поток щеткой, чтобы она "отфильтровывала" частицы." Только второй случай, по мнению Кэннона и Мэнтон, представляет собой истинную фильтрацию, которая характерна для мизид и диаптомусов. Соответственно, фильтрационный аппарат последних они называют истинным и противопоставляют ему аппарат филопод, который они называют пропульсорным. Нельзя сказать, что они полностью отрицают возможность фильтрации филоподами. Так, авторы пишут: "Фильтрация, конечно, до определенной степени присутствует. Невозможно представить, как может работать сетальное вооружение эндитов III и IV пар торакопод без того, чтобы какое-то количество воды не проходило между щетинками, что, естественно, представляет собой некое фильтрование; но мы считаем, что это вторичное явление, в то время как основная роль эндитов заключается в том, чтобы гнать воду вперед (имеется в виду впереднаправленное движение воды в "брюшном желобке". — В.П.), а для этого, как показал Шторх, они располагают идеально подходящей организацией щетинок". Кстати, Шторх знал об этом, но не придавал большого значения. Еще раньше Лундبلاد [Lundblad, 1920] и Науманн [Naumann, 1921] описали это течение и придавали ему большое значение как транспортному. Однако Кэннон и Мэнтон пошли дальше, считая, что это течение и механизм его индуцирования являются основой пропульсорного аппарата филопод. Далее они описывают этот механизм. Поскольку во всех построениях Кэннона даже в более поздних работах ему отводится большая роль, я позволю себе остановиться на представлениях Кэннона и Мэнтон подробнее.

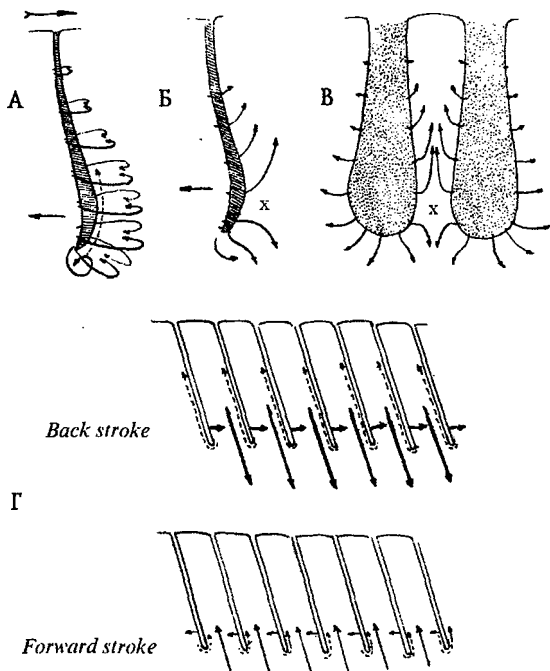


Рис. 39. Модели гидродинамического поля вокруг плавниковых структур [Cannon and Manton, 1927]:

А — характер обтекания "плавника" при гребном ударе (справа налево) и формирование течения к основанию "плавника"; Б — вид сбоку на парные "плавники" (В), показаны обтекающие токи только между "плавниками"; В — фронтальный взгляд на пару "плавников", совершающих гребной удар; Г — модель работы ряда "плавников" при заднем и переднем гребном ударе; х — область высокого давления

Однако Кэннон и Мэнтон пошли дальше, считая, что это течение и механизм его индуцирования являются основой пропульсорного аппарата филопод. Далее они описывают этот механизм. Поскольку во всех построениях Кэннона даже в более поздних работах ему отводится большая роль, я позволю себе остановиться на представлениях Кэннона и Мэнтон подробнее.

Авторы рассматривали систему токов, возникающих вокруг "плавника", имитирующего гребной удар листовидной конечности. По их мнению, во время гребка жидкость не только отбрасывается назад, но и перетекает с плоскости "плавника", обращенной в сторону гребка (каудальная плоскость), на противоположную (фронтальная плоскость), образуя вокруг кромок "плавника" систему обратных токов (backwash). Сила этих токов увеличивается в направлении от основания "плавника" к его вершине. Вокруг дистальных кромок обратный ток, естественно, самый большой (рис. 39, А). "Обтекающая боковые кромки вода, ясно, не получит импульса по направлению к основанию плавника, но водоворот вокруг и через кончик плавника определенно имеет движение вверх. Далее момент этого водоворота должен нести воду вверх по передней поверхности плавника, и степень, до кото-

рой она проходит вверх, пропорциональна моменту водоворота. Это, в свою очередь, зависит от скорости, с которой концев "плавника" движется в воде. Это значит, что чем быстрее работает "плавник", тем больше будет поток воды на его передней поверхности. Из этого следует, что в любой серии направленных назад ударов плавательных конечностей всегда будет присутствовать ток воды вверх (upwash) и концевой водоворот в тесной близости от их передних конечностей". При возвращении конечности в исходное для гребка положение будет наблюдаться та же картина, но в силу того, что сила удара конечности при этом значительно меньше, чем при гребном ударе, upwash будет менее интенсивным.

Следующая модель — "плавники", расположенные друг за другом (см. рис. 39,Г). При впереднаправленном движении переднего "плавника" пространство между соседними плавниками увеличивается и туда втягивается вода. При задненаправленном (гребном) ударе это пространство уменьшается и вода выталкивается. Первое движение относительно медленное, второе — более энергичное и быстрое, соответственно выброс воды более интенсивен, чем втягивание. Поэтому, как считают авторы, втягивание воды не может быть причиной индуцирования токов к основаниям "плавника".

Рассмотрев эти модели, авторы приходят к объяснению механизма индуцирования токов в пищедобывательном аппарате филлопод. Поскольку у всех филлопод правый и левый ряд конечностей располагаются близко друг к другу, то при гребных ударах они, отбрасывая воду назад, индуцируют одновременно обратный ток (backwash). Обратные токи в пространстве между правым и левым рядом конечностей будут направлены вперед и к основанию конечностей. В силу этого вода пойдет вверх и вперед, т.е. образует впереднаправленный поток вдоль срединно-вентральной линии тела (реализация модели, изображенной на рис. 39,Б). Вдобавок этот поток будет усиливаться токами, индуцируемыми на передней поверхности конечности во время гребка (реализация модели, изображенной на рис. 39,А, В). Эти соображения нашли дальнейшее развитие в последующих работах, как нетрудно видеть из описания работы фильтрационного аппарата, приведенной нами на с. 59. Но в этой работе Кэннон и Мэнтон еще не придавали значения изменению объема насыщаемых камер.

С точки зрения даже современных Кэннону и Мэнтон представлений гидродинамики разбираемые выше модели являются ошибочными. Из описания работы "плавниковых" структур и конечностей, которое приводят Кэннон и Мэнтон, ясно, что, по их мнению, во время гребного удара вода отбрасывается назад поверхностью конечности, обращенной в сторону гребного удара. Это представление особенно четко прослеживается во всех рисунках, иллюстрирующих работу пищедобывательных аппаратов (см. рис. 35,В, 39). Как видно из рисунков, линии тока всегда начинаются от этой (каудальной) поверхности. Из описания модели, изображенной на рис. 39,А, В, ясно также, что авторы не наблюдали течения по фронтальной плоскости конечности при гребном ударе. Здесь следует сказать, что вывод о наличии этого течения был сделан после наблюдения за работой экзоподита у мизид (*H. lamornae*), которой и посвящена данная работа. Авторы проводят аналогию между водоворотом, индуцированным при вращении экзоподита мизид, и систем backwash филлоподиальных конечностей (ср. рис. 31,Д и 39). Характер обтекания "плавника", или пластинки, совершающего колебательные или гребные движения, как показывают современные исследования, связанные с изучением локомоции рыб, значительно отличается от представлений Кэннона [Кокшайский, 1974]. К сожалению, фильтрационные аппараты не привлекли еще внимания специалистов по биогидродинамике, поэтому я могу дать лишь качественную картину системы токов, полученную мной на простейших моделях. Как и предполагали Кэннон и Мэнтон, при гребном ударе происходит перетекание жидкости с каудальной на фронтальную плоскость пластинки (рис. 40). Скорость перетекания, как нетрудно видеть и из рисунка Кэннона и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927], выше у дистальных кромок пластинки. В проксимальной части они близки к нулю. Нанесение микродоз туши на кромки каудальной плоскости позволяет наблюдать картину обтекания, как ее описывают авторы. Тушь, нанесенная по центру каудальной плоскости, почти не размывается, каким бы резким ни был гребной удар. Тушь, нанесенная на каудальную плоскость у основания пластинки, не обнаруживает даже признаков размывания. Напротив, тушь, нанесенная на любую часть фронтальной плоскости, при совершении пластинкой гребного удара интенсивно размывается. Эффект размывания имеет место даже в самом тонком граничном слое воды. Одного гребного удара достаточно для того, чтобы вся тушь исчезла с фронтальной плоскости (рис. 41). Направленное к основанию течение по фронтальной плоскости, наличие которого предполагали Кэннон и Мэнтон, как показали многочисленные эксперименты, не индуцируется. Наоборот, течение по фронтальной плоскости всегда направлено от основания к вершине (см. рис. 40, 41). Данное течение, по закону Бернулли, индуцируется благодаря разности скоростей течений, обтекающих пластинку у основания и вершины. У вершины, где скорость обтекания

наибольшая, давление понижено по сравнению с нормальным давлением у основания. В результате на фронтальной стороне пластинки индуцируется течение или, вернее, выброс, направленный к вершине (см. рис. 40, 41). Отходя от пластинки, он закручивается в вихрь. При возвратном ударе аналогичная картина наблюдается на обратной стороне пластинки. Уже сама конфигурация вихря говорит о том, что никакого течения, направленного к основанию "плавника", как предполагали Кэннон и Мэнтон, не существует. Тушь, нанесенная на кромку вершины пластинки со стороны каудальной плоскости, размывается в направлении выброса, очерчивая периферию выброса с каудальной стороны, и затем закручивается по периферии вихря.

Выброс сопровождается подтоком воды к основанию пластинки. Этот подток имеет несколько составляющих и при визуализации виден как система латеральных и осевых течений (см. рис. 41, А). Если заставить пластинку колебаться непрерывно, образуется постоянный подток к ее основанию, если на пластинке укрепить дополнительную лопасть, имитирующую, например, экзоподит, произойдет смещение выброса в сторону этой пластинки (см. рис. 41, Б). Если сбоку от нашей пластинки укрепить другую, неподвижную (имитация раковины), мы отсечем одну латеральную составляющую (см. рис. 41, В). В результате другая составляющая, как и осевое течение, усилится. Теперь перед подвижной пластинкой поставим аналогичную ей, но неподвижную пластинку (имитация "насосывательной камеры") и отсечем осевую составляющую (см. рис. 41, Г). Останется лишь одна составляющая, которая еще более усилится. Поставим на ее пути фильтр (кусочек газа) и получим имитацию фильтрационного тока. Следующая модель — пара пластинок на одной оси на расстоянии друг от друга, равном ширине пластинки. Каждая из пластинок индуцирует систему, свойственную одной пластине, но соседствующие латеральные составляющие начинают подпитываться из одного источника — течения, входящего сверху между пластинами. Затем начнем сближать пластинки; на расстоянии, равном $\frac{1}{4}$ ширины пластинок, внутренние латеральные составляющие исчезают, а пара начинает работать как одна пластинка. Теперь поставим пластинки так, чтобы щель между ними приобрела V-образную форму (см. рис. 41, Д). Система течений восстанавливается. Данная система по направлению и характеру токов очень близка к той, которую мы реконструировали на основе наблюдений за живыми рачками.

Построить модель, имитирующую два параллельных ряда конечностей, мне не удалось (на рис. 41, Е показана возможная схема модели), но в качестве такой модели мне послужил жаберный аппарат личинок *Ephemeroptera*, особенно личинки из сем. *Siphonuridae* — *Siphurella lineatus* (рис. 42). Жаберные листочки последнего вида располагаются дорсально, причем расстояние между правым и левым рядом составляет менее половины ширины листочков. Кроме того, они располагаются наклонно в

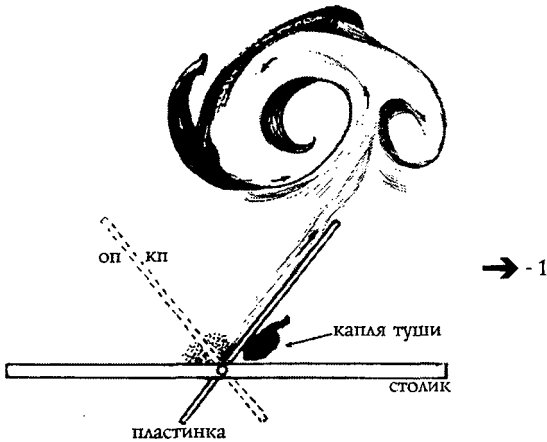


Рис. 40. Гидродинамическое поле вокруг пластинки, имитирующей гребной удар (по фотографии, любезно сделанной М. Карпинским): Пунктиром обозначено исходное для удара положение пластинки и капли туши, нанесенной у ее основания; тонкие стрелки — направление выброса в закручивании вихря; капля туши на каудальной стороне лишь слегка изменила форму после удара, на оральной стороне полностью размыта; *ки* — каудальная плоскость; *оп* — оральная плоскость; 1 — направление гребного удара

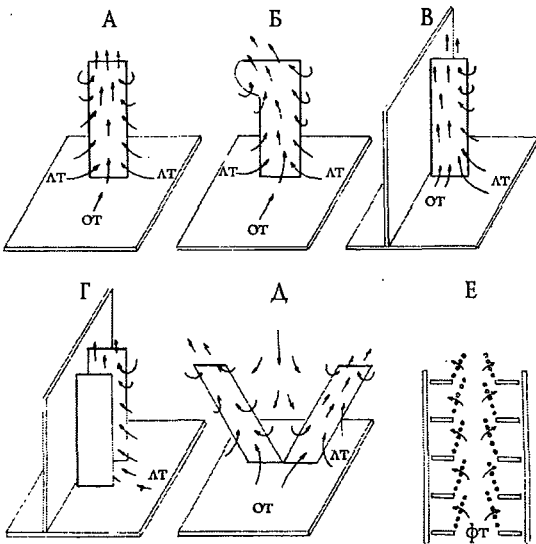


Рис. 41. Характер обтекания моделей, имитирующих работу конечностей филопод:
 А — простая пластинка; Б — имитация конечности с экзоподитом; В — имитация створки раковины; Г — имитация створки и двух конечностей; Д — имитация парного удара; Е — модель фильтрационной камеры; *от* — осевые токи; *лт* — латеральные; *фт* — фильтрационные

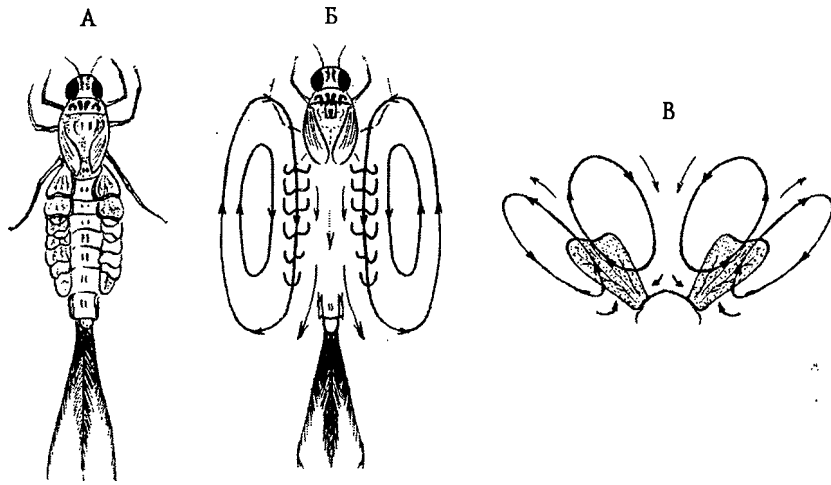


Рис. 42. Живая модель. Личинка *Siphonura lineatus* (Ephemeroptera):
 А — общий вид личинки; Б — гидродинамическое поле, индуцируемое колебательными движениями жабр;
 В — гидродинамическое поле вокруг одной пары жабр

каудальном направлении, поэтому, помимо поперечных циркуляций, они индуцируют, хотя и слабые, две продольные циркуляции. Визуализация течений по тому же методу, что и при исследовании систем течений в пищедобывательном аппарате жаброногих, показала почти идентичную картину. Нанесение микродоз туши на внутренние и наружные края жаберных листочков, а также выпуск микродоз туши и мелких частиц в различных точках около жабр позволили выявить по две поперечные циркуляции в каждом ряду (см. рис. 42). Фиксация с помощью вазелина жаберных листочков, за исключением одного (переднего или заднего), показала идентичность системы течений с моделью, в которой использовались парные пластинки. Нужно сказать, что, в отличие от гребных движений конечностей жаброногих, жаберные листочки совершают колебательные движения. Все же, несмотря на это, наблюдается удивительное сходство в системе индуцирующих токов (ср. рис. 37, 38 и рис. 42). Несмотря на то, что жаберные листочки личинки индуцируют продольную циркуляцию, из-за того, что они располагаются наклонно, продольного впереднаправленного течения по дорсальной стороне тела между правым и левым рядом не обнаруживается, хотя из построений Кэннон и Мэнтон такое течение должно было бы быть.

Для того чтобы понять механизм возникновения впереднаправленного тока в фильтрационной камере филопод, следует вернуться к моделям. Наблюдая систему токов, обтекающих пластинку (см. рис. 40, 41, А-Д), я обнаружил, что латеральная составляющая их формируется по-разному и в зависимости от того, где располагаются слагающие ее струи. Если поместить кончик пипетки около верхней половины или даже верхней трети пластинки, то латеральные токи обнаруживаются только в непосредственной близости к кромке. Ясно, что здесь визуализируются течения воды, перетекающие со стороны пластинки, обращенной в направлении гребка, т.е. токи, индуцирующие выброс. Если же кончик микропипетки располагать у нижней половины пластинки, то латеральная составляющая визуализируется на большом расстоянии от кромки (в 1-1,5 раза ширины пластинки). Это свидетельствует о том, что латеральная циркуляция формируется, главным образом, за счет токов, компенсирующих выброс в проксимальной части пластинки, а не за счет обтекающих токов в дистальной части (см. рис. 41). У листовидной конечности внутреннего края, на котором располагаются фильтрационные щетинки, загнут в направлении гребного удара (каудально), кроме того, основания щетинок сильно утолщены и прилегают друг к другу, за счет чего плоскость загиба увеличивается. Это приспособление, очевидно, препятствует обтеканию конечности по внутренней кромке и исключает попадание воды из насосывательной камеры обратно в фильтрационную. Последнее соображение легко проверяется на живых рачках. Как уже было сказано выше, если нанести каплю туши внутрь насосывательной камеры вблизи фильтра, то размывание идет в направлении выброса. Тушь никогда не попадала в фильтрационную камеру. Ясно, что работа конечностей не может быть причиной впереднаправленного тока внутри фильтрационной камеры, как полагали Кэннон и Мэнтон. Здесь умозаключения Кэннона и Мэнтон о механизме индуцирования тока, направленного в сторону "брюшного желобка" и затем вперед, не согласуются с законами гидродинамики. Как было сказано выше, они считали, что в пространстве между дистальными частями конечностей формируется зона высокого давле-

ния, т.к. здесь скорость обтекания выше, чем у проксимальных кромок, что противоречит закону Бернулли. Шторх [Storch, 1924, 1925] полагал, что впереднаправленный ток в фильтрационной камере дафнид индуцируется, как и фильтрационный, в результате изменения объема фильтрационной камеры.

Действительно, изменение объема фильтрационной камеры можно заметить не только у дафнид, но и у жаброногов. Оно происходит, когда конечности заканчивают гребной удар, в результате чего сближаются сначала дистальные части, а затем, в момент окончания удара, когда конечности максимально наклонены в каудальном направлении, сближаются и проксимальные части. Однако наблюдения за живыми рачками и изучение взаиморасположения конечностей у мертвых рачков показывают, что полного сближения не происходит. Об этом свидетельствует также непрерывный поток, входящий в камеру во время фильтрации. Для того чтобы окончательно убедиться в непричастности сближения конечностей в индуцировании впереднаправленного тока, я, с помощью петель из тонкой проволоки, не позволяя сдвигаться стенкам фильтрационной камеры у *Daphnia magna*. Однако впереднаправленный ток в "брюшном желобке" продолжал оставаться.

Замечательно, что Кэннон в одной из первых работ по функциональной морфологии пищедобывательного аппарата личинок высказал предположение, что в индуцировании впереднаправленного тока вдоль вентральной стороны тела у личинок принимает участие верхняя губа. Однако в дальнейшем он эту мысль не развил.

После того как мне стало ясно, что работа конечности не имеет отношения к созданию впереднаправленного тока в "брюшном желобке" филлопод, я обратился к исследованию роли верхней губы, которая у филлопод всегда хорошо развита.

Рассмотрим, опять же на модели, механизм возникновения впереднаправленного тока. Для этого сделаем следующий опыт. Поместим в гидродинамическую трубку модель, имитирующую верхнюю губу науплиуса (рис. 43, А). Модель представляет собой пластинку из оргстекла толщиной 4 мм и длиной 16 мм. Передний конец загнут в виде крюка. Угол наклона составляет 45° . Высота крюка (выступа) составляет 1 мм от верхней поверхности пластинки.

Модель располагается по центру трубки (см. рис. 2). Визуализация токов осуществляется с помощью туши или мелкопротертого чая. Открывая кран, будем постепенно увеличивать поток в трубке. При скорости тока 0,2–0,3 см/с струи воды плавно обтекают модель. При этом под выступом заметна небольшая зона, в которой взвешенные в воде частички остаются неподвижными (см. рис. 43). При скорости 0,4 см/с линии тока резко искривляются, зона за крюком расширяется и частички, находящиеся в ней, начинают медленно перемещаться, очерчивая циркуляцию, размер которой около 1 мм. При наблюдении сверху видно движение частиц в латеральных циркуляциях (см. рис. 43). При скорости 0,6 см/с движение частиц в циркуляции ускоряется, и размер (длина) циркуляции увеличивается до 1,2 мм. При скорости потока 2 см/с скорость вращения увеличивается еще больше, а размер циркуляции увеличивается до 2,2 мм. В гидродинамике такая циркуляция называется стационарным вихрем и наблюдается при малых числах Рейнольдса [Бетчелор, 1973].

Продолжаем следующий опыт: две стеклянные пластинки (каждая по $\frac{1}{4}$ покровного стекла) соединим с помощью пластины вдоль большого края так, чтобы получившийся желобок имел в сечении V-образную форму (см. рис. 43).

Рис. 43. Гидродинамическое поле вокруг моделей, имитирующих верхнюю губу и фильтрационную камеру жаброногов: А — модель верхней губы (вид сбоку); Б — то же вид сверху (R — число Рейнольдса); В — модель камеры (вверху — вид сбоку, внизу — вид сверху)

Если V-образный вход в желобок с одной стороны закрыть пластилином и поместить модель в ламинарный поток закрытым концом к потоку, то сквозь прозрачные стенки желобка можно наблюдать циркуляцию, аналогичную циркуляции первой модели, но только в сагиттальной плоскости. Если в желобок вводить тушь, то через некоторое время ее частицы осадут на стенках желобка и прорисуют ковшевидный контур (рис. 44,Б). Как нетрудно видеть (ср. рис. 43 и 37), он напоминает сагиттальное сечение фильтрационной камеры жабронога или даже вентральной стороны тела, включая abdomen. При этом составляющие циркуляции имеют то же направление, что и в сагиттальной циркуляции в фильтрационной камере. По дну желобка течение направлено сзади наперед, вдоль верхних кромок — спереди назад. Такая же модель, но больших размеров (размер предметных стекол) была изготовлена из оргстекла. Наблюдения за токами в ней проводились в ванне. Пуская тушь, после ее осаждения определили место наибольшей ее концентрации и высверлили здесь отверстие в каждой пластинке. Если такую модель поместить в поток и вносить в нее тушь, она визуализирует два выходящих из камеры течения. Это уже более похожая модель фильтрационной камеры жабронога. Топографически отверстия будут соответствовать месту выхода воды из камеры жабронога — район между мандибулами и первой парой торакопод. И если просверлить отверстия вдоль всего желобка, то вода выходит только из передних, которые располагаются вблизи наибольшей концентрации туши. Данная модель хорошо демонстрирует работу механизма приноса и подачи пищи к ротовому отделу в фильтрационных аппаратах низших раков. Таким образом, роль механизма, индуцирующего сагиттальную циркуляцию, играет верхняя губа.

Наблюдения за характером обтекания моделей подтверждают выводы, сделанные при наблюдениях за работой фильтрационного аппарата у живых филопод.

Все вышеизложенное позволяет построить принципиально новую морфофункциональную схему пищедобывательного аппарата филопод.

Морфофункциональная схема пищедобывательного аппарата филопод фильтраторов

Среди филопод, так же как и среди других групп пелагических ракообразных с МФА и СМФА, рассмотренных выше, нет облигатных фильтраторов. Даже жаброноги, фильтрационный аппарат которых, казалось бы, приспособлен исключительно для фильтрации, способны производить дифференцированный захват [White et al., 1969]. Для кладоцер, многие из которых обладают совершенным фильтрационным аппаратом, дифференцированный захват довольно обычен. Что касается бентосных форм, то среди них много форм, способ захвата которых мало отличается от чисто грасперного. Среди пелагических кладоцер есть и настоящие хищники. Тем не менее для представителей всех отрядов филопод наиболее типичным способом питания является фильтрационный. Данная морфофункциональная схема относится к фильтрационным аппаратам, в составе которых отсутствуют специализированные для захвата конечности. Поскольку в пределах п/кл филопод число сегментов грудного отдела непостоянно, для упрощения схемы я ограничился изображением шести пар.

В фильтрационном аппарате филопод можно выделить не более двух отделов: собственно фильтрационный и ротовой.

Ротовой отдел формируется за счет придатков и конечностей головной тагмы. Является аналогом и гомологом ротового отдела ракообразных с максиллярным типом фильтрационного аппарата (рис. 44,А). Выполняет аналогичные функции.

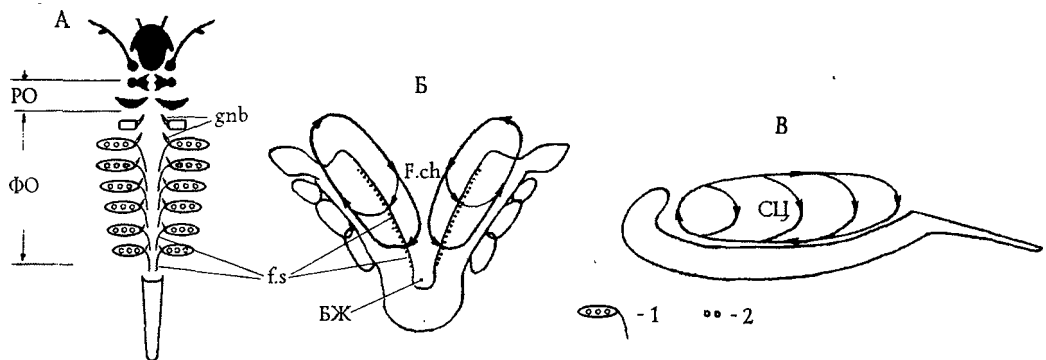


Рис. 44. Морфофункциональная схема торакального фильтрационного аппарата (ТФА) филопод: А — схематическое изображение ТФА; Б — латеральные циркуляции; В — сагиттальная циркуляция; БЖ — брюшной желобок; РО — ротовой отдел; ФО — фильтрационный отдел; F.ch — фильтрационная камера; gnb — гнатобазы или их гомологи; fs — фильтрационные щетинки; 1 — листовидная фильтрационная конечность с гидрокинетической функцией; 2 — гидрокинетическая функция экзоподита

Фильтрационный отдел формируется за счет конечностей грудной тагмы. В его составе выделяются:

- фильтрационный механизм, обеспечивающий изъятие пищевых частиц из пище-приносящих токов;
- гидрокинетический механизм, обеспечивающий индуцирование пище-приносящих и других токов.

Фильтрационный механизм состоит из фильтрационной камеры и “брюшного желобка”. Фильтрационная камера формируется за счет вооружения медиальных, реже дистальных эндитов. Основная функция — фильтрационная. Дополнительная — направляющая. “Брюшной желобок” формируется за счет вооружения проксимальных эндитов и канавки вдоль средневентральной линии грудной тагмы. В состав “брюшного желобка” входят одна-две пары редуцированных конечностей, гомологичных максиллам. Основная функция — направляющая. Дополнительная — фильтрационная.

Гидрокинетический механизм состоит из лабрального и торакального. Лабральный гидрокинетический механизм представлен верхней губой, индуцирующей сагиттальную циркуляцию. Торакальный гидрокинетический механизм представлен уплощенным телоподитом и экзоподитом торакопод. Индуцирует латеральные циркуляции, обеспечивая отток воды из фильтрационной камеры. Является производным локомоторного аппарата, часто выполняет одновременно локомоторную функцию и всегда — водообмен у дыхательного аппарата.

Важной конструктивной особенностью, характерной для торакального фильтрационного аппарата, является ковшевидная форма вентральной стороны грудного отдела, вмещающая сагиттальную циркуляцию.

Общая схема фильтрации

При движении рачка в фильтрационной камере возникает сагиттальная циркуляция, индуцируемая верхней губой. Каудальная составляющая этой циркуляции совпадает с обтекающими рачка токами. В районе последней пары торакопод она поворачивает вентрально, достигает “брюшного желобка” и переходит в оральную составляющую. В районе верхней губы часть ее выходит из фильтрационной камеры и сливается с каудальной составляющей, замыкая циркуляцию. Остальная часть потока раздваивается и выходит латерально в районе максилл, сливаясь с обтекающими рачка токами (см. рис. 37,В).

Гребные и возвратные движения торакопод индуцируют токи (выбросы) воды из щелевидных пространств между конечностями одного ряда. Убыль воды компенсируется поступлением ее из фильтрационной камеры, в результате формируются фильтрационные токи. В свою очередь, постоянный отток воды из фильтрационной камеры с фильтрационными токами компенсируется за счет срыва каудальной составляющей сагиттальной циркуляции по всей длине камеры. Образующиеся при этом токи имеют вентрокаудальное направление. Большая часть этого потока уходит через фильтры, меньшая — с оральной составляющей (см. рис. 44,В).

Несколько слов о фильтрационных токах. Проходя через фильтры, они переходят в токи, направленные к вершине конечностей, над которыми формируется несущая или, когда фильтрационный аппарат заключен в раковину, выносящая циркуляция. Поскольку несущая или выносящая циркуляция проходит в непосредственной близости от каудальной составляющей сагиттальной циркуляции, часть потока снова срывается в фильтрационную камеру, замыкаясь в латеральные циркуляции (см. рис. 44,Б), охватывающие фильтры. Сравнивая рис. 44,Б и 25,Б, нетрудно увидеть, что данные циркуляции являются аналогами латеральной циркуляции максиллярных аппаратов.

В совокупности все течения образуют сплошное гидродинамическое поле вокруг рачка.

Обозначим функциональное значение отдельных элементов гидродинамического поля.

1. Каудальная составляющая несущей (локомоторной) циркуляции представляет собой течение, с помощью которого генерируется сила тяги. Обозначим его как несущее течение, или ток. В фильтрационных аппаратах, заключенных в раковину, это выносящее течение.

2. Каудальная составляющая сагиттальной циркуляции и течения, образующиеся в результате ее срыва, являются приносящими пищу токами — приносящий ток.

3. Оральная составляющая играет роль транспортного течения, которым пищевые частицы доставляются к ротовому отделу — подающие токи.

4. Токи воды, покидающие фильтрационную камеру через фильтры, являются фильтрационными.

Нетрудно видеть, что в функциональном отношении те составляющие латеральных циркуляций, которые входят в фильтрационную камеру, — это те же приносящие токи,

возникающие в результате срыва каудального потока, тогда как токи воды, прошедшие фильтры, являются элементами, составляющими выносящее (несущее) течение.

Несмотря на то что все описанные токи являются наблюдаемыми, в целом представленная схема является идеальной, т.к. в ней не отражены количественные аспекты. Различия в мощности динамических полей приводят к искажению масштаба отдельных элементов гидродинамической системы. Так, например, подающий ток, интенсивность которого на общем фоне невелика, представляется нам отдельным током, не связанным с гидродинамическим полем. То же самое можно сказать о течении, которое складывается из приносящего, фильтрационного и выносящего токов и которое мы наблюдаем как один поток. Все это затрудняет поиск и интерпретацию механизмов, ответственных за индуцирование токов. В этом, видимо, основная причина ошибочных взглядов на работу фильтрационных аппаратов.

В соответствии со схемой гидродинамического поля, процесс фильтрации осуществляется следующим образом.

Взвешенные в воде частицы с приносящими токами попадают в фильтрационную камеру и двигаются в вентрокаудальном направлении. По мере сужения камеры, приносящие токи переходят в фильтрационные. Последние, пройдя через фильтры, оставляют на них пищевые частицы, которые по фильтрационным щетинкам скатываются в “брюшной желобок”, как описано выше. В “брюшном желобке” они подхватываются подающим током и переносятся к ротовому отделу. При обилии пищевых частиц “брюшной желобок” очень быстро заполняется. В результате в нем образуется пищевой комок цилиндрической формы. Подача последнего с подающими токами невозможна, и он продвигается вперед с помощью вооружения гнатобаз или их гомологов, а также щетинок, покрывающих дно и бока канавки на вентральной стороне тела. В тех случаях, когда пищи мало, частицы переносятся к ротовому отделу подающим током. Как мы видели, в районе верхней губы из фильтрационной камеры выходят три тока: два симметричных латеральных и один сагиттальный. В зоне дивергенции под губой образуется “мертвая” зона, где вода неподвижна. Частицы, достигнув с оральной составляющей зоны дивергенции, в силу инерции вылетают в “мертвую” зону и всасываются в результате ритмических сокращений пищевода. Этот процесс аналогичен поглощению пищи седиментаторами. Однако размеры пищевых частиц, потребляемых филлоподами, относительно размеров тела невелики. Энергетически невыгодно заглатывать отдельные частицы. Со времен работ Кэннона известно, что доставляемые таким образом частицы склеиваются лабральным секретом и только после этого заглатываются.

Таким образом, представленная морфофункциональная схема в корне отличается от существующих и общепринятых представлений о функционировании фильтрационных аппаратов филлопод.

Фильтрационный аппарат цефалокарид

Представители подкласса *Cephalocarida* — мелкие ракообразные, обитающие в интерстициали, в связи с чем они приобрели целый ряд черт, свойственных обитателям этого биотопа.

Основным источником пищи для большинства интерстициальных животных служит детрит. Соответственно пищедобывательный аппарат цефалокарид идеально приспособлен для его захвата [Sanders, 1957]. Однако по способу захвата цефалокариды скорее фильтраторы, чем грасперы. Как показал Сандерс, пищедобывательный аппарат цефалокарид работает по принципу ТФА жаброногов. Единственным отличием является отсутствие впереднаправленного тока в “брюшном желобке”. Однако положение ротового отверстия, размеры верхней губы и ковшевидная форма фильтрационной камеры указывают на наличие сагиттальной циркуляции и соответственно на наличие впереднаправленного тока вдоль вентральной стороны тела (рис. 45, А). Поскольку наблюдения за способом питания Сандерс проводил, используя детрит, и обнаружил, что последний передается к ротовому отделу с помощью гнатобаз, а это возможно лишь при обильном кормлении, то совершенно очевидно, что впереднаправленный ток мог остаться незамеченным. Точно так же при обильном кормлении жаброногов и дафний этот ток невозможно обнаружить из-за быстрого образования пищевого комка уже в “брюшном желобке”.

Во всем остальном описание способа фильтрации у Сандерса совпадает со схемой Кэннона. Сандерс, по сути дела, повторил все ошибки Кэннона. И это несмотря на то, что конечности цефалокарид разительно отличаются от конечностей филлопод. Во всяком случае, только протоподит может претендовать на листовидность. Эндоподит же стеблевидный, членистый и, что самое главное, не имеет настоящего фильтрационного вооружения. На внутреннем крае эндоподита располагаются в три ряда шиловидные щетинки, которые образуют подобие грубого фильтра (см. рис. 45).

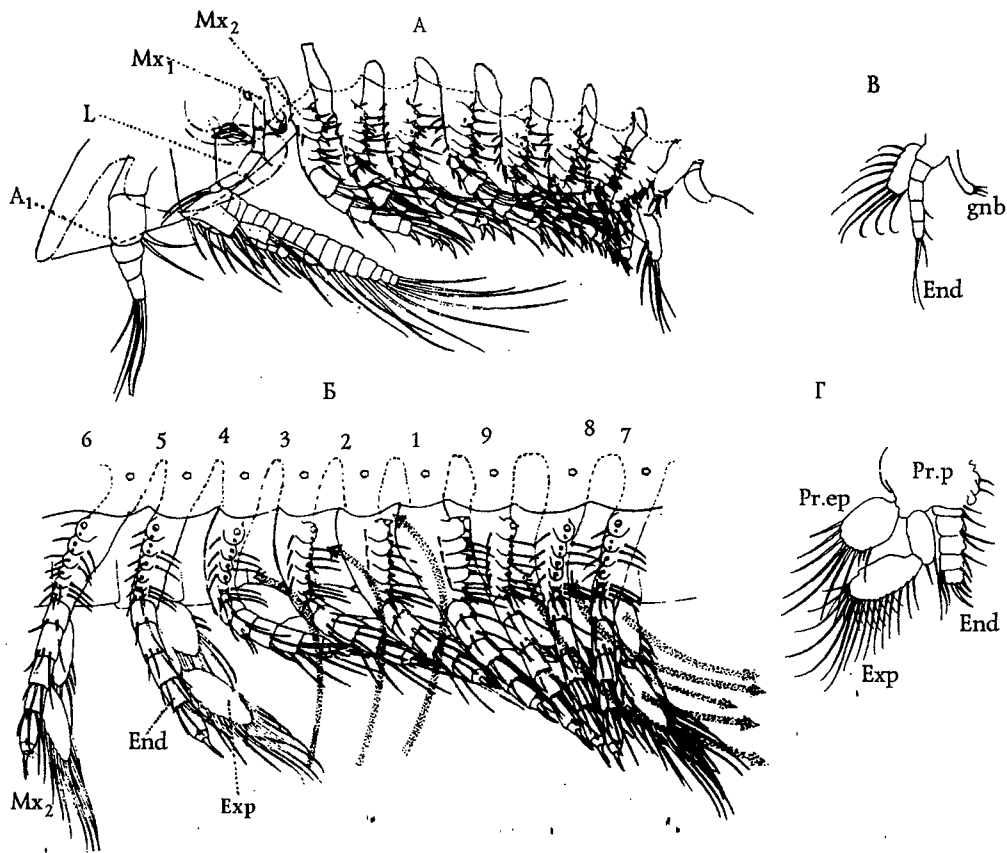


Рис. 45. Пищедобывательный аппарат цефалокарид [Sanders, 1963]

A — сагиттальный срез через фильтрационную камеру; Б — последовательность работы конечностей и индуцируемые ими токи; В — первая пара максилл; Г — четвертая пара торакопод; A_{1,2} — антенны; End — эндоподит; Exp — экзоподит; L — верхняя губа; Mx — максиллы; Pr.ep — преэпиподит; Pr.p — протоподит; gnb — гнатобазы. Цифры указывают последовательность гребных ударов конечностей

Представление о насосных камерах здесь вообще не применимо, так как отсутствует какая-либо герметичность. Кроме того, эндоподит, хотя и совершает гребные движения, подобно конечностям жаброногов, очень плохо приспособлен для выполнения этой функции, так как концевые дистальные членики не имеют гребного вооружения, а несут когтевидные шипы, приспособленные для цепляния. Очевидно, при движении в субстрате эти шипы входят в зацепление с ним, и рачок передвигается, отталкиваясь от субстрата. Шиловидные и когтевидные щетинки очень характерны для членистоногих, передвигающихся по субстрату. Аналогичное вооружение на дистальных члениках имеют и другие интерстициальные ракообразные.

В качестве гидрокинетического механизма цефалокаридам, судя по форме и вооружению, служат экзиты (см. рис. 45,Г).

Интересной особенностью цефалокарид являются хорошо развитые гомологи максилл по сравнению с таковыми филлопод. Морфологически и функционально они мало чем отличаются от остальных торакопод, особенно вторая пара (см. рис. 45,А, Г). Наравне с другими торакоподами они принимают участие в локомоции и добывании пищи (входят в состав фильтрационной камеры). Однако у первой пары максилл отсутствует экзоподит, а проксимальный эндит (гнатобазы) сильно увеличен. Судя по форме и положению, он используется для порционной подачи детритной массы ко рту (см. рис. 45,А).

Очевидно, переход к интерстициальному образу жизни и использование в качестве основного источника пищи детрита остановило специализацию аппарата по фильтрационной функции. Поэтому, сохранив план строения и функциональные особенности фильтраатора, цефалокариды в меньшей степени, чем филлоподы, утратили передние торакоподы. Верхняя губа цефалокарид не так гипертрофирована, как у жаброногов, и оставляет достаточно места для функционирования гомологов максилл. К сожалению, у меня не было возможности понаблюдать за живыми рачками и даже провести морфологический анализ аппарата хотя бы фиксированных рачков. Поэтому некоторые детали, несмотря на хорошее морфологическое и функциональное описание в работах Сандерса, остались не-

ясными, однако я не сомневаюсь в его выводах относительно того, что принципиальная схема работы пищеводобывательного аппарата цефалокарид идентична таковой филлопод; а сам аппарат является модификацией ТФА, приспособленной к захвату пищи в специфических условиях интерстициали.

Фильтрационный аппарат филлокарид

Наибольшие трудности с определением типа фильтрационного аппарата возникли у меня при анализе его у филлокарид. И это связано не с тем, что в моем распоряжении не было живого материала, а скорее с особенностями этих ракообразных. В системе ракообразных филлокарид по целому ряду признаков сближают с высшими ракообразными. К таким признакам относятся прежде всего те, которые определяют сходство планов строения: аналогичная тагматизация и состав тагм [Siewing, 1956].

Филлокариды относятся к подклассу Malacostraca, надотряду Phyllocarida, отряду Leptostraca, включающему единственное семейство Nebaliidae. Пищедобывательный аппарат филлокарид изучен Кэнноном на примере *Nebalia bipes* [Cannon, 1927].

Кэннон усматривает большое сходство между филлокаритами и высшими раками и в строении пищеводобывательных аппаратов [Cannon, 1927, 1933]. Это сходство выражается в строении верхней губы, первой пары максилл и мандибулярного щупика. Одной из наиболее характерных черт фильтрационного аппарата филлокарид является оральное направление сетального вооружения эндоподитов торакопода, которое и составляет основу фильтрационных поверхностей. Такое направление характерно для максиллярных типов фильтрационных аппаратов. Все это дало основание Кэннону считать фильтрационный аппарат филлокарид модификацией, сформировавшейся на базе фильтрационного аппарата максиллярного типа, свойственного мизидам. Он подверг критике Шторха [Storch, 1924], который подчеркивал большое сходство между фильтрационными аппаратами филлокарид и жаброногов и считал первый тип производным от второго, т.е. от торакального фильтрационного аппарата (ТФА), по моей терминологии. Единственным серьезным доводом против справедливости точки зрения Шторха является представление Кэннона о несовпадении направлений подающих токов в этих аппаратах. У жаброногов, как мы видели, подающий ток направлен вперед, у филлокарид же, по Кэннону, назад (рис. 46, А). Это дало Кэннону основание говорить об универсальности фильтрационного аппарата филлокарид и о серьезном отличии его от ТФА жаброногов. Кстати, у мизид и жаброногов, как мы видели, направление подающих токов совпадает. Это было известно и Кэннону. Но как раз этому он не придал значения. Эти представления Кэннона о функционировании фильтрационного аппарата филлокарид и его сходстве с фильтрационным аппаратом

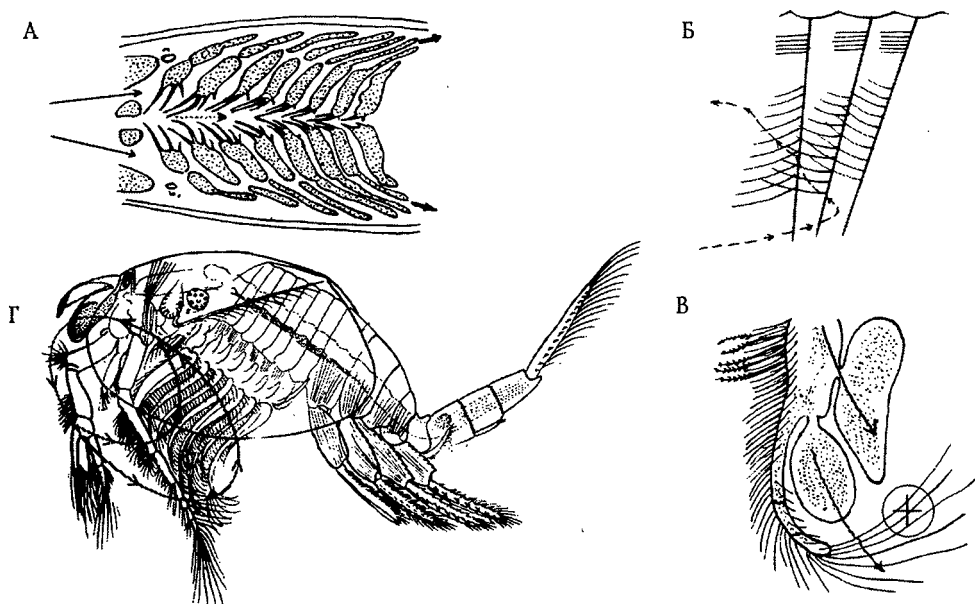


Рис. 46. Фильтрационный аппарат филлокарид (А, Б, В — по Кэннону [Cannon, 1927] с изменениями; Г — рисунок Сарса [Заренков, 1983]; В и Г — токи в соответствии с моими представлениями): А — фронтальный срез через фильтрационную камеру; Б — траектория частицы, попавшей в фильтрационную камеру; В — строение торакоподы и индуцируемые ей токи в моей интерпретации (крестик — направление тока от наблюдателя); Г — на рисунок Сарса наложена схема сагиттальной циркуляции

мизид разделяет и Мэнтон [Manton, 1977]. Дело, очевидно, в том, что каудальное направление тока в фильтрационной камере представляется естественным, т.к. совпадает с направлением обтекающих рачка токов и для объяснения его не требуется привлечения какого-либо механизма, ответственного за его индуцирование. Он так же просто поддается интерпретации, как и приносящий ток в фильтрационном аппарате жаброногов. Иное дело — впереднаправленный пищевой ток в фильтрационной камере мизид или тех же жаброногов. Для его объяснения необходимо привлечение какого-либо механизма. У мизид это “максиллярная помпа”, по терминологии Кэннона; у жаброногов, согласно Кэннону, — работа торакопод. Ни того, ни другого у филлокарид Кэннон не нашел. Поскольку у филлокарид имеется раковина, то уже простая работа заключенных в раковину торакопод должна, как считает Кэннон, вызывать прямоточное движение сквозь нее. А поскольку фильтрационное вооружение у филлокарид имеет оральное направление, то Кэннону было трудно представить возможность индуцирования впереднаправленного тока с помощью механизма, объяснявшего его у жаброногов, имеющих каудальное направление щетинок. Поэтому из схемы фильтрации жаброногов он взял только представление о насасывательных камерах.

Как мы видели, Кэннон не имел представления о действительном механизме индуцирования впереднаправленного тока в ТФА. Это и привело его к ошибке в определении направления подающего (главного, по терминологии Кэннона) тока. Как нетрудно видеть из рис. 46,А, Кэннон пустил ток, что называется, “против шерсти”, что противоречит основному принципу фильтрации.

Во всех первичных фильтрационных аппаратах направление подающих токов всегда совпадает с направлением фильтрационных щетинок — это правило. Исключением являются вторичные фильтрационные аппараты (см. ниже). В связи с этим Кэннону пришлось дать очень сложное объяснение механизма передачи пищевых частиц к ротовому отделу. По его схеме, частицы достигают рта с помощью щетинок, двигаясь против тока воды. Вне всякого сомнения, Кэннону удалось наблюдать лишь приносящий ток, и он принял его за подающий. В то же время траектория движения пищевых частиц, которую Кэннон приводит на, одном из своих рисунков (рис. 46,Б), свидетельствует о наличии сагиттальной циркуляции (рис. 46,Г). На сходство со способом фильтрации жаброногов указывает и строение конечностей. На основании наблюдений за индуцированием конечностей филлопод и модельными экспериментами действительное направление токов должно быть таким, как показано на рис. 46,В.

Сагиттальная циркуляция у филлокарид индуцируется не столько верхней губой, как у жаброногов, сколько с помощью рострума. Поднимая или опуская рострум, филлокариды, как известно, регулируют силу тока, входящего в раковину. Судя по строению, способности двигаться и положению относительно фильтрационной камеры, рострум является более совершенным приспособлением для индуцирования сагиттальной циркуляции, чем верхняя губа жаброногов, хотя его появление у филлокарид связано, скорее, с их образом жизни. Большинство из них фильтрует лежа на боку на грунте или даже зарывшись в него. В какой-то мере функция рострума связана и с защитой фильтрационного аппарата от засорения минеральными и другими несъедобными частицами.

Если не считать орального направления фильтрационных щетинок, во всем остальном фильтрационная камера филлокарид является полным аналогом фильтрационной камеры раковинных филлопод. Поэтому я придерживаюсь точки зрения Шторха на сходство этих аппаратов [Storch, 1924]. К ней присоединяется и Сандерс, хотя он прототипом фильтрационного аппарата филлокарид считает пищедобывательный аппарат цефалокарид, а не жаброногов [Sanders, 1963]. Но это уже не существенно, поскольку пищедобывательный аппарат цефалокарид, как мы видели, является лишь одной из модификаций ТФА. Кроме того, Сандерс подверг критическому анализу и всю совокупность признаков, по которым филлокариды сближаются с высшими ракообразными [Sanders, 1963].

В строении ТФА филлокарид есть еще особенность, которая сближает его с ТФА цефалокарид, — слабая специализация максилл (особенно второй пары). Первая пара максилл, как и у большинства филлопод, подвергалась редукции, но она не зашла далеко, и гомологи протоподита и телоподита сохранялись полностью. При этом эндиты протоподита сохранили свою функцию связующего звена между “брюшным желобком” и ротовым отделом, являясь одновременно равноправным элементом первого. Эндиты же утратили связь с пищедобывательной функцией и специализировались по функции очистки дыхательного аппарата. Лишь экзоподит и эпиподит редуцированы полностью. Эта интересная особенность, возможно, имеет значение при установлении филогенетических связей филлокарид и высших раков. Как мы видели, у высших ракообразных экзоподит первой пары максилл на ювенильных стадиях отсутствует, и лишь при формировании в онтогенезе максиллярного фильтрационного аппарата, максиллы приобретают псевдоэкзоподит.

Вторая пара максилл почти не подверглась редукции и по строению мало отличается от следующей за ней пары торакопод, если не считать отсутствия эпиподита. В любом случае мы не находим достаточных оснований для выделения в составе фильтрационного отдела филлокарид максиллярного отдела, отличающегося по функции от фильтрационной камеры. Отмеченные же отличия гомологов максилл от остальных торакопод не следствие специализации, а результат редукции, вызванной теми же причинами, что и у филлопод. В этом смысле я полностью согласен с Сандерсом, который первым высказал эту точку зрения [Sanders, 1963].

Все вышеизложенное позволяет считать ФА филлокарид одной из модификаций ТФА и представить его в виде морфофункциональной схемы, аналогичной таковой жаброногов. Оральное же направление щетинок следует рассматривать как один из возможных вариантов формирования фильтрационной камеры.

По основному типу пищедобывательного аппарата и наличию двустворчатой раковины филлокариды ближе к низшим ракам, чем к малакострака.

К ТФА относится, по-видимому, и пищедобывательный аппарат представителей вышернего отряда *Lipostaca*, но его план строения будет рассмотрен позже.

Развитие ТФА в онтогенезе

Торакальный фильтрационный аппарат закладывается на личиночной стадии метанауплиуса. Лучше всего развитие ТФА в онтогенезе изучено Сандерсом у цефалокарид. Первая функционирующая пара конечностей в ТФА появляется на второй метанауплиальной стадии, затем, после каждой второй линьки, появляется новая пара, и после тринадцатой линьки рачок имеет в составе ТФА шесть пар конечностей. Когда конечностей еще мало, рачки добывают пищу, используя две пары антенн и мандибулы, т.е. пользуются личиночным пищедобывательным аппаратом (см. ниже). ТФА в это время играет вспомогательную роль. После тринадцатой линьки пищедобывательная функция полностью переходит к ТФА [Sanders, 1963].

Аналогичным образом происходит смена питания в онтогенезе у филлопод, но если у цефалокарид ТФА закладывается путем последовательного прибавления к личиночному аппарату функционирующих конечностей, то у филлопод метанауплиус несколько раз линяет, прежде чем появляются развитые конечности. Закладка ТФА у анострака происходит с появлением четвертой — шестой пар функционирующих торакопод. У конхострака первый метанауплиус имеет пять безногих сегментов и питается с помощью личиночного пищедобывательного аппарата. Продолав пять линек, личинка получает шесть пар функционирующих торакопод и начинает питаться с помощью грудных конечностей, т.е. ТФА [Anderson, 1967, цит. по: Заренков, 1982].

Таким образом у филлопод, в отличие от цефалокарид, уже на первой ювенильной стадии личиночный пищедобывательный аппарат перестает функционировать.

Принципиальная схема фильтрации

Первым, кто сделал попытку представить в обобщенном виде схему фильтрации для ракообразных, был Шторх [Storch, 1925], считавший, что любой фильтрационный аппарат имеет в своем составе, как минимум, четыре специальных механизма:

- механизм, индуцирующий токи, приносящие в фильтрационную камеру пищевые частицы;
- фильтрационный механизм, обеспечивающий изъятие пищевых частиц из этих токов;
- механизм, снимающий фильтрат с фильтров и подающий его к ротовому отделу;
- механизм, выводящий воду из фильтрационной камеры.

В этом перечислении содержится одновременно и описание процесса фильтрации. С теми или иными оговорками данная схема была принята Кэнноном и Мэнтоном [Cannon and Manton, 1927], Мошлином и Фишером [Mauchline and Fisher, 1969], Шрамом [Schram, 1978] и др. Однако в каждом случае авторы вкладывают в понятие механизма совершенно разное содержание. По Шторху, например, подача пищевых частиц к ротовому отделу осуществляется с помощью гнатобаз, по Кэннону и Мэнтону — впереднаправленным течением. Таким образом, схема Шторха оказывается лишенной конкретного содержания и разрешает каждому иметь свое собственное представление о процессе фильтрации. По сути дела, схема является не более чем определением, позволяющим проводить аналогии между соответствующими структурами. Для сравнительно-анатомического исследования такая схема совершенно непригодна, т.к. в ней отсутствует конструктивная связь между составляющими ее элементами и функциями. Иными словами, отсутствует план строения.

При составлении принципиальной схемы фильтрации ракообразных я использовал результаты сравнительного анализа планов строения основных типов фильтрационных аппаратов СМФА, МФА и ТФА. Здесь и далее речь идет о первичных фильтаторах.

Сравнивая морфофункциональные схемы фильтрационных аппаратов и гидродинамические поля, индуцируемые фильтраторами во время питания, нетрудно заметить удивительное сходство констукции и характера полей не только в основных типах, но и в их модификациях. Так, во всех типах рассмотренных фильтрационных аппаратов, фильтрационная камера представляет собой щелевидное пространство между правым и левым рядом конечностей, которое имеет V-образную форму как в продольном, так и в поперечном сечении (рис. 47).

Способ формирования фильтрационных поверхностей во всех типах сохраняется. Сетальное вооружение эндоподитов располагается таким образом, что перекрывает пространство между конечностями, принадлежащими одному ряду. При этом не важно, фиксирована или подвижна конечность во время фильтрации. Во всех случаях основу фильтрационной поверхности составляет вооружение проксимальных и медиальных эндитов. Исключением являются фильтрационные аппараты цефалокарида и щитней, являющие крайний случай специализации к питанию детритом.

В целом констукция фильтрационных камер является аналогом планктонной копусной сети. Существующая разница в строении ТФА и МФА на первый взгляд довольно существенна. В ТФА вершина фильтрационного конуса направлена вентрокаудально, в МФА — вперед, к ротовому отверстию. Если продолжать сравнение фильтрационной камеры с планктонной сетью, то ротовой отдел у фильтраторов с МФА является аналогом планктонного стаканчика. У ракообразных с ТФА роль планктонного стаканчика играет

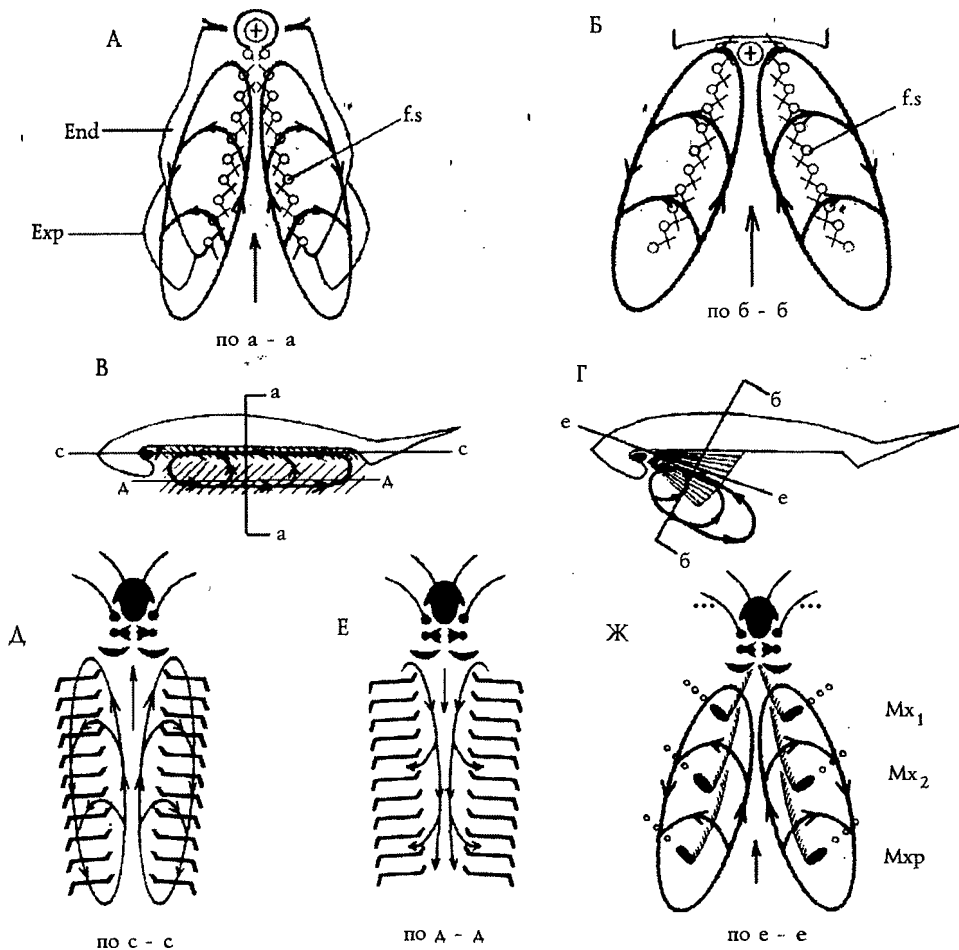


Рис. 47. К принципиальной схеме фильтрации ракообразных:

А — латеральные циркуляции на плоскости поперечных срезов через ТФА и Б — МФА; В, Г — сагиттальные циркуляции на продольных срезах через фильтрационные аппараты; Д — подающая циркуляция на фронтальном срезе на уровне "брюшного желобка"; Е — приносящие токи в ТФА на фронтальном срезе через середину конечностей; Ж — приносящая циркуляция на фронтальном срезе через МФА; End — эндоподит; Exp — экзоподит; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; f.s. — фильтрационные щетинки

задний конец “брюшного желобка”, если рассматривать фронтальное сечение фильтрационной камеры (см. рис. 44,А и 47, Е).

Если же рассматривать фронтальное сечение на уровне самого “брюшного желобка” (см. рис. 47, Е), то для пищевых частиц ротовой отдел является тем же планктонным стаканчиком. Циркуляция, которая переносит пищевые частицы в “брюшном желобке”, является аналогом пищевой циркуляции в МФА (см. рис. 47,Д и Ж). Отмеченное различие обусловлено тем, что сагиттальная циркуляция в ТФА располагается целиком в фильтрационной камере, в МФА же — только ее оральная составляющая.

С наружной стороны по отношению к фильтрационным поверхностям располагаются экзиты, или гребные плоскости листовидных конечностей. Совершая колебательные или гребные движения, они индуцируют токи, отходящие от стен фильтрационной камеры. Отток воды компенсируется ее поступлением из камеры через фильтры. Выходя из камеры, токи воды поворачивают в обратном направлении и снова входят в камеру, замыкаясь в латеральной циркуляции. За верхней губой (или ее аналогом) у ракообразных с ТФА формируется сагиттальная циркуляция. Ей принадлежит ведущая роль в транспортировке пищевых частиц. У ракообразных с более совершенным фильтрационным аппаратом сагиттальная циркуляция индуцируется экзитами. В совокупности латеральные и сагиттальная циркуляции образуют сложную систему течений, напоминающую тороидальную циркуляцию. Данная система токов находится в соответствии с основными принципами гидродинамики и реализуется во всех типах и модификациях ФА.

На рисунке показаны стационарные модели. Поскольку циркуляции замкнуты сами на себя, водообмен с окружающей средой ограничен. Поэтому эффективная фильтрация может осуществляться лишь при движении рачка у пелагических фильтраторов, или же на течении, если животное связано с субстратом.

Функциональная нагрузка у составляющих циркуляцию токов (см. рис. 47,А, Б) неодинакова. Можно выделить приносящие токи (входящие в фильтрационную камеру), фильтрационные (проходящие через фильтры) и подающие (переносящие фильтрат к ротовому отделу) токи. В системе латеральных составляющих мы находим все три тока, в системе сагиттальной циркуляции — только первый и последний, причем они в большой мере являются общими для той и другой циркуляции. Да и само выделение сагиттальной и латеральных циркуляций в какой-то степени условно. Мы видели, что верхняя губа в потоке индуцирует как сагиттальную, так и латеральную циркуляции, которые являются составляющими индуцируемого ею вихря, носящего тороидальный характер. Поэтому мы должны рассматривать всю систему в целом.

Анализируя принципиальную схему фильтрации, можно обнаружить в конструкции фильтрационного аппарата только два механизма: собственно фильтрационный (в смысле приспособления для изъятия пищевых частиц из тока воды) и гидрокинетический, индуцирующий гидродинамическое поле (в смысле системы токов, из которых происходит изъятие частиц). Наличие двух других механизмов (я имею в виду общепринятую схему Шторха) необязательно. Нужно отметить, что некоторые модификации фильтрационных аппаратов обладают специальными приспособлениями для проведения и подачи пищевого комка, формирующегося в вершине фильтрационного конуса или “брюшном желобке”, но подача отдельных частиц происходит без их участия.

Как уже было сказано, Кэннон и Мэнтон ранее даже считали, что сетальное вооружение стен фильтрационной камеры не является фильтром, а только приспособлением, ограничивающим ее объем. Основную же роль в улавливании пищевых частиц они отводили впереднаправленному течению. На этом основании пицедобывательные аппараты филлопод (ТФА), которые называли пропульсорными, противопоставляли истинным фильтрационным аппаратам (МФА), в которых осуществляется настоящая фильтрация. Любопытно, что уже в наше время к этой идее Кэннона и Мэнтон пришли некоторые авторы [Vanderploeg and Ondricek-Fallscheer, 1982; Vanderploeg and Paffenhofer, 1985], но уже отрицающие фильтрацию в истинных фильтрационных аппаратах. Впрочем, чаще за подающие механизмы принимают приспособления для очистки фильтра. Что касается специального механизма, выводящего воду из фильтрационной камеры, то его, как следует из принципиальной схемы, также не существует. Нельзя же считать, что ток, подходящий к фильтру, индуцируется одним механизмом, а отходящий от него — другим. Это один ток — фильтрационный, который является одной из составляющих латеральной циркуляции.

Как нетрудно видеть из рис. 47, схема отражает не только основные черты в конструкции, но и функциональные аспекты ФА. Можно считать, что на рисунке изображена морфофункциональная схема плана строения фильтрационного аппарата вообще. Наличие такой схемы значительно облегчает корректировку существующих описаний и помогает правильной интерпретации работы неизученных модификаций.

Пищедобывательный аппарат ранних личинок ракообразных

В разделах, посвященных пищедобывательным аппаратам эвфаузиид и декапод, я уже рассматривал способы питания и строение пищедобывательных аппаратов старших личиночных стадий — калиптописов, зоэа и мизис. Как мы видели, по плану строения они относятся к максиллярному типу (МФА СМФА). Более ранние личинки ракообразных, так называемые науплиальные стадии, имеют пищедобывательный аппарат, который нельзя отнести ни к одному из вышерассмотренных типов аппаратов.

По плану строения личинки на науплиальной стадии, принадлежащие разным группам ракообразных, удивительно сходны [Calman, 1909; Oberg, 1906; Heath, 1924; Cannon, 1924; Gurney, 1942; Storch, 1925; Beurlin, 1930; Pennak and Zinn, 1943; Dahl, 1952; Sandison, 1954; Barnes H. and Barnes M., 1959; Sanders, 1957; Costlow and Bookhout, 1957; Jones, 1961; Сажина, 1985]. Также сходны они и по способу питания [Cannon, 1924; Storch, 1925; Gould, 1959; Sanders, 1963; Вышкварцева, 1977].

Пищедобывательный аппарат науплиусов отличается большой простотой, и его план строения в целом соответствует плану строения этой личинки.

В верхней трети тела науплиуса располагается ротовое отверстие, прикрытое спереди и снизу большой верхней губой. Первая пара антенн, расположенная несколько выше верхней губы, обычно не принимает участия в захвате пищи. Как и у взрослых раков, они одноветвисты и являются сенсорным органом, а у высших ракообразных и копепод, кроме того, служат и для передвижения, а у цефалокарид — и для захвата пищи (рис. 48).

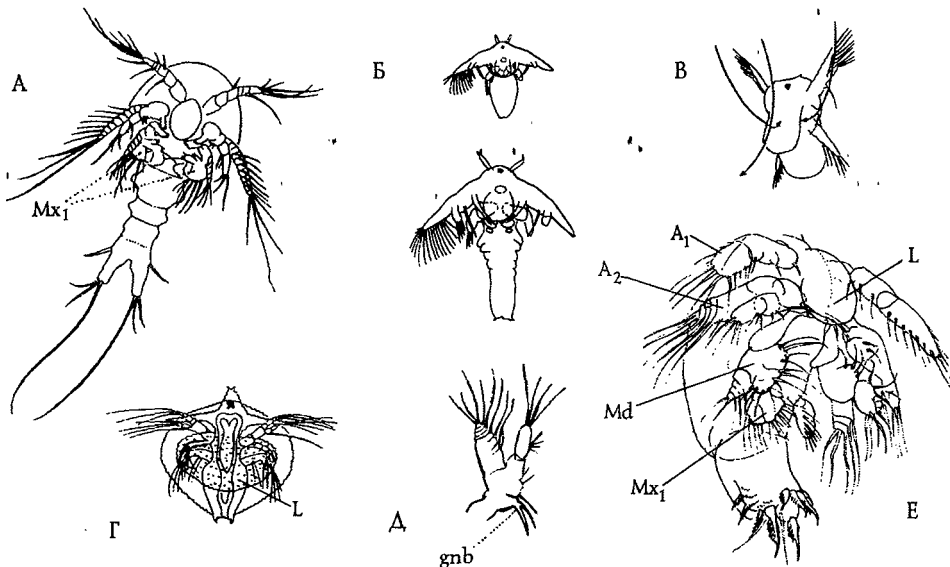


Рис. 48. Науплиальные личинки ракообразных:

А — метанауплиус цефалокарид [Sanders, 1963]; Б — науплиус и метанауплиус жаброногов [Sorgeloos, Personne, 1975, по: Заренков, 1982]; В — науплиус *Esteridae* [Cannon and Manton, 1927]; Г — науплиус *Linceus* [Linder, 1945, по: Заренков, 1982]; Д — метанауплиус копеподы *Clausocalanus* и его вторая пара антенн (Е) [Bjornberg, 1972]; A_1 , A_2 — антенны; L — верхняя губа; Md — мандибулы; Mx — максиллы; gnb — гнатобазы

Вторая пара антенн располагается по бокам рта и у личинок всех ракообразных представляет собой двуветвистую конечность. Мандибулы располагаются ниже рта. У филопод они одноветвисты, у всех остальных имеют как экзо-, так и эндоподит. Проксимальные членики второй пары антенн и мандибул несут так называемые “жевательные эндиты”, или гнатобазы. Обе пары связаны с пищедобывательной функцией.

Первые две личиночные стадии (ортонауплиус) обычно не питаются [Gould, 1959]. Питаться начинает третья стадия — метанауплиус, хотя личинка на этой стадии по форме тела и строению конечностей еще мало отличается от ортонауплиуса. С переходом на метанауплиальную стадию начинается сегментация заднего конца тела. У высших ракообразных и копепод число метанауплиальных стадий стабилизировано и не превышает четырех. На последней метанауплиальной стадии на первых постмандибулярных сегментах появляются зачатки максилл. Некоторые копеподы на последней метанауплиальной стадии могут иметь достаточно развитую и функционирующую первую пару максилл (см. рис. 48). У низших раков, включая цефалокарид, число метанауплиальных

стадий может достигать шести. Первые четыре — шесть пар постмандибулярных сегментов могут иметь хорошо развитые конечности.

По Годду [Gould, 1959], главная роль в захвате пищи у науплиусов филопод принадлежит второй паре антенн, которые, помимо этой функции, выполняют функцию локомоторного аппарата. Совершая гребные удары, антенны одновременно направляют пищевые частицы к среднеventральной линии тела — к заднему краю верхней губы. Здесь пищевые частицы подхватываются гнатобазами антенн и мандибулами и подаются ко рту под верхнюю губу. Это типичный грасперный способ питания. Однако наблюдения Годда неполны.

Поскольку питание науплиусов происходит при малых числах Рейнольдса, частица, потеряв контакт с конечностью, в силу отсутствия инерции моментально останавливается. Поэтому она не может быть переброшена с дистального конца конечности на гнатобазу той же конечности. Концевые же щетинки антенн сходятся к медиоventральной линии далеко позади гнатобаз и даже дистальных частей мандибул. Кроме того, за время гребного удара тело рачка смещается вперед, поэтому частица отстает от смещающихся вперед мандибул. Это хорошо видно при сравнении гидродинамического следа фиксированного и свободно перемещающегося рачка (рис. 49, А, Г). Антенны фиксированного рачка, сгребая тушь, укладывают ее близкорасположенными, почти параллельными рядами вдоль тела рачка. Движущийся рачок укладывает тушь дугами с большой кривизной (рис. 49, Г). При этом концы дуг, сходящиеся вдоль линии движения рачка, вытягиваются и истончаются вслед за движением рачка. Линия соприкосновения дуг остается ровной и указывает на то, что гребное движение мандибул опережает удар антенн (так и должно быть в силу метахронального движения конечностей) и не нарушает следа.

Однако большие пищевые частицы, сравнимые по размеру с верхней губой, очевидно, могут быть подхвачены мандибулами. Годд работал с *Peridinium trochoideum*, размер которого около 25 мкм, что даже превышает размер верхней губы. Что касается мелких частиц и клеток, то этим способом они не могут быть захвачены. В естественных условиях обычной пищей науплиуса филопод служат мелкие клетки (5–10 мкм). Артемии, например, потребляют *Dunaliella*, размер которых составляет 5–15 мкм. В эксперименте науплиусы артемии успешно откармливаются в нескольких поколениях на дрожжах, клетки которых еще мельче (4–6 мкм). По моим наблюдениям, рачки захватывают чаинки способом,

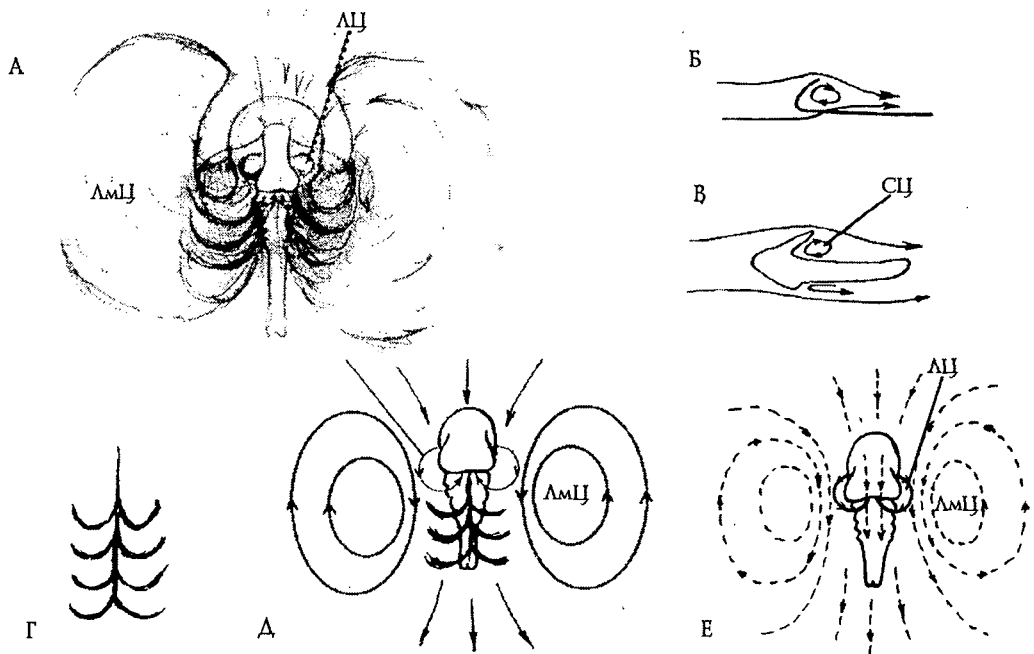


Рис. 49. Элементы гидродинамического поля, индуцируемого метанауплиусами:

А — планшетная зарисовка гидродинамического поля, индуцируемого личинкой в подсыхающей капле; В — сагиттальная циркуляция, индуцируемая моделью верхней губы; В — траектории частиц в сагиттальной плоскости вокруг мертвой личинки; Г — гидродинамический след личинки (визуализация тушью); Д — суммарное гидродинамическое поле вокруг личинки; Е — гидродинамическое поле вокруг личинки, зафиксированной среди волокон ваты (результат наблюдения за траекториями частиц); ЛмЦ — локомоторная (несущая) циркуляция; ЛЦ — латеральная циркуляция; СЦ — сагиттальная циркуляция

описанным Годдом, размером 35–40 мкм, но не поедают их. Значительно реже под губу попадают частички размером 20–30 мкм. Чаинки же размером менее 20 мкм захватываются и поедаются, но другим способом, который описал Шторх [Storch, 1925] и позднее Кэннон и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927]. Шторх обнаружил впереднаправленный под губу ток воды, с которым пищевые частицы и попадают к ротовому отверстию. Аналогичный ток обнаружил и Кэннон, правда, если судить по его рисунку, вода засасывается под губу латерально и лишь под губой поворачивает ко рту (см. рис. 48). Шторх и Кэннон, в свою очередь, игнорируют грасперный способ захвата частиц конечностями, за исключением их гнатобаз. Как видно, авторы придерживаются противоположных и крайних точек зрения. Разногласия, как мне думается, объясняются различиями в методике наблюдений и тем, что механизм индуцирования пищепринносящих токов остался неясным для обоих.

Рассмотрим рисунок Кэннона (см. рис. 48,В). На рисунке изображен, прежде всего, ортонауплиус, на этой стадии рачки не питаются, следовательно, обнаруженные токи не являются пищевыми. Хотя из текста ясно, что, помимо латеральных токов, входящих под губу, существует и выносящий ток, на рисунке показана лишь одна из составляющих обтекающего потока (линия тока, проходящая снаружи над губой). Антенны подняты в крайне верхнее положение. Это свидетельствует или об окончании возвратного удара, или о начальной стадии гребка. В это время скорость личинки минимальна или близка к нулю. Схема соответствует характеру обтекания выступа, имитирующего верхнюю губу при $R = 2,5$. Поэтому всасывающего эффекта верхней губы ожидать нельзя. Однако при гребном ударе образование токов, направленных под губу, должно иметь место. Гребные удары антенн совершаются в латеральной плоскости. Строение их таково, что при ударе гребная плоскость, образованная эндо- и экзоподитом, слегка вогнута с каудальной стороны. При возвратном ударе щетинки и дистальная часть конечности пассивно изгибаются, так, что гребная плоскость оказывается почти перпендикулярной протоподиту. Рачки совершают до 6–10 ударов в секунду. Гребной удар происходит в 4–10 раз быстрее, чем возвратный [Cannon, 1924]. Поскольку движение рачка происходит при числе Рейнольдса, близком к единице, силы вязкости значительны, и с окончанием гребного удара рачок останавливается. Возвратный удар не способствует продвижению рачка вперед. Напротив, тело рачка при возвращении конечностей в исходное для удара положение несколько соскальзывает назад. Даже при визуальном наблюдении это возвратное движение хорошо прослеживается. Возвратное движение, очевидно, не следует учитывать. Средняя скорость движения науплиуса при $t = 20^\circ$ составляет 0,5–0,6 см/с. Отсюда его скорость во время гребного удара должна быть выше средней скорости. В эксперименте при скорости водотока 0,6 см/с первые признаки циркуляции (R критическое) за выступом, имитирующим верхнюю губу, наблюдаются, если его высота не менее 0,3 мм. Высота губы у науплиуса 0,15 мм, но необходимо учесть несовершенство модели по сравнению с оригиналом. Задняя кромка губы науплиуса сама по себе тонкая и, кроме того, на ней расположен ряд волосков, что делает кромку еще более острой. Как показал Дин, $R_{кр}$ стремится к нулю по мере увеличения кривизны кромки [Dean, 1944, цит. по: Бэтчелор, 1973]. Полагая, что скорость рачка при гребном ударе выше средней, а кривизна задней кромки губы больше, чем у модели, мы должны ожидать наличие стационарного вихря за верхней губой у науплиуса. Как видно из рисунка (см. 49,Б и В), величина вихря сравнима с размером губы, и часть его недоступна для наблюдения с вентральной стороны. С боковой же стороны наблюдению мешает работа конечностей. Поэтому наблюдать его трудно, тем более, если проследить его по траектории крупной пищевой частицы, как делал Годд. Мне удалось обнаружить сагиттальную циркуляцию за верхней губой живого метанауплиуса у рачков, закрепленных среди волокон ваты при визуализации мелкопротертым чаем и дрожжевыми клетками. Размер ее составляет около 0,2 мм. Но, по-видимому, действительный размер данной циркуляции значительно больше. Представление о ней при виде сбоку складывается на основании многочисленных, но коротких отрезков траекторий частиц, прослеженных у разных рачков во время бесчисленных наблюдений. Ограничивать поступательное движение рачка в положении на боку чрезвычайно трудно.

Наблюдения с вентральной стороны позволяют достаточно легко фиксировать большую часть траектории частицы, направляющейся под губу или выходящей оттуда.

Если наложить на рисунок линий тока вокруг закрепленного рачка рисунок гидродинамического следа, мы получим близкое к действительности гидродинамическое поле движущегося рачка (рис. 49,Г, Д, Е). При этом гидродинамический след проявляет как линии тока, так и траектории частиц, направляемых антеннами к медиовентральной линии тела, и ее дальнейший путь под губу. Мне не удалось наблюдать гидродинамическое поле вокруг тела метанауплиуса в гидродинамической трубке по техническим причинам, т.к. тело метанауплиуса деформируется при закреплении. Но первую ювенильную стадию

закрепить легче (см. рис. 49,В). Характер гидродинамического поля здесь легко прослеживается. Размер латеральной циркуляции по большей части пропорционален полученному в результате наложения гидродинамических полей. Латеральные составляющие хорошо прослеживаются и при визуализации токов тушью у науплиусов, помещенных в подсыхающую каплю (см. рис. 49,А). Наблюдение за живыми рачками в подсыхающей капле показало также, что образованию стационарного вихря за губой способствует и работа конечностей (антенн и мандибул). Работа их индуцирует течение, направленное, как было показано ранее, от основания к вершине конечности. При этом течение наблюдается как при гребном, так и при возвратном ударе. Так как основание антенн и мандибул располагается по бокам от губы, эти течения должны усилить латеральные составляющие циркуляции под губой. Интересно, что этот же механизм вызывает обратный ток на дорсальной стороне тела личинки за головным выступом (см. рис. 49,В). Поскольку размеры головного выступа невелики, то, очевидно, это движение частицы вызывается дорсальной составляющей пищевого тороида. Работа антенн и мандибул не только усиливает стационарный вихрь за губой, но и поддерживает непрерывность циркуляции во все фазы локомоторного цикла.

Таким образом, верхняя губа, антенны и мандибулы науплиусов артемий представляют собой гидрокинетический механизм, индуцирующий вихревую систему токов. Орально направленная составляющая этой циркуляции способствует удержанию и подаче на гнатобазы крупных пищевых частиц, доставленных вооружением антенн к мандибулам. Мелкие пищевые частицы, захваченные циркуляцией, переносятся под губу без помощи гнатобаз и концентрируются у рта, где между губой и расходящимися токами образуется мертвая зона. Здесь формируется пищевой комок, состоящий из нескольких пищевых частиц, его легко обнаружить под губой при кормлении науплиусов дрожжами. Пищевой комок проталкивается в рот гнатобазами. Процесс концентрации является, по сути, седиментацией. По характеру тока гидрокинетический механизм науплиусов чрезвычайно напоминает пищеводобывательный аппарат таких седиментаторов, как мшанки или коловратки (рис. 50).

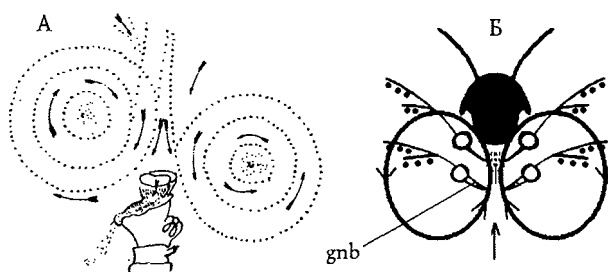


Рис. 50. Гидродинамическое поле (А), индуцируемое коловраткой [Зернов, 1934], и морфофункциональная схема гнатобазического пищеводобывательного аппарата науплиальных личинок ракообразных (В) (ориг.):
gnb — гнатобазы

В отличие от науплиусов филопод, аналогичная личинка копепод использует мандибулы несколько иначе [Gould, 1959]. Мандибулы и их вооружение в конце гребка образуют за губой некоторое подобие кармана, в который и попадают частицы из обтекающего губу тока. Расстояние между ловчими щетинками мандибул 15–20 мкм. Расстояние между вторичными щетинками около 3 мкм (науплиус диаптомуса). Но, по мнению Голда, вторичные щетинки не играют большой роли в захвате.

Голд, а также Петипа [1967а] и Вышкварцева [1977] отрицают наличие обратного тока под губу и его роль в захвате пищи, который у науплиусов копепод наблюдал Шторх [Storch, 1925]. В то же время все они описывают скользящее движение личинки, сходное с аналогичным движением фильтрующих взрослых рачков, во время которого образование обратного тока твердо установлено. Что касается науплиусов, то выводы об отсутствии обратного тока в большой степени умозрительны. Голд, например, пишет, что из-за особенностей строения личинки обнаружить их было трудно. Однако это неверно. Именно форма тела и строение конечностей позволяет со всей уверенностью говорить о существовании обратного тока.

Вентральная сторона тела в сагиттальной плоскости на стадии метанауплиуса приобретает вогнутую в дорсальном направлении поверхность. Наличие верхней губы и некоторое подгибание абдомена придают ей ковшевидную форму, сходную с профилем фильтрационной камеры жаброногов и кладоцер (см. рис. 48), что само по себе служит указанием на существование циркуляции, обратной по направлению обтекающим рачка токам. Конечности, исполняющие локомоторную функцию — вторая пара антенн и мандибулы, — имеют листовидную форму, что указывает на гидрокинетическую функцию. Поскольку они располагаются латерально по отношению к верхней губе, то индуцируемые ими токи должны вызывать течение из-под нее, что и приводит к образованию циркуляции. Так как у науплиусов многих копепод относительные размеры губы невелики, основная роль в формировании циркуляции принадлежит, по-видимому, антеннам и мандибулам.

Но возможно, что небольшие размеры губы компенсируются большей скоростью передвижения личинок. Отсутствие специального фильтрационного вооружения у науплиусов копепод указывает на то, что извлечение частиц из потока происходит так же, как у науплиусов филопод, и сходно с процессом седиментации. Примечательно, что непосредственно под губой у науплиусов имеется площадка, усеянная мелкими волосками, что, очевидно, способствует удержанию и накоплению частиц. На гнатобазах же мандибул располагаются соответствующие щетинки, снимающие частицы с волосков и подающие их ко рту.

Грасперный способ захвата пищевых частиц, описанный Голдом для науплиусов диаптомуса, безусловно, имеет место, но с теми же оговорками, которые были сделаны для науплиусов артемий. Очевидно, не следует разделять грасперный и гидрокинетический способы, оба механизма работают одновременно.

Кроме контактного и гидрокинетического способов захвата пищи науплиусами ракообразных существует еще две разновидности захвата у рачков, обитающих в бентали. Одна из них описана Сандерсом для науплиусов цефалокарид [Sanders, 1963]. Она заключается в том, что рачок, двигаясь по дну, подгребают детрит под губу движениями, аналогичными гребным. При этом он использует, помимо второй пары антенн и мандибул, первую пару антенн. Это, по-видимому, единственный случай использования ракообразными первой пары антенн для захвата пищи.

Мне удалось наблюдать питание метануплиуса гарпактициды, обитающей на водорослях литорали. Заставить плыть такого науплиуса можно лишь насильно, оторвав его от субстрата кончиком препаровальной иглы. Они плохие пловцы, но при плавании их конечности работают точно так же, как и у пелагических форм. Замечательно, что при передвижении по субстрату конечности рачков совершают те же характерные движения, что и при плавании. Для передвижения и фиксации на субстрате используются все три пары конечностей. В питании принимают участие только вторая пара антенн и мандибул, вернее, их гнатобазы. При движении конечности вперед гнатобаза движется назад. Когда конечность двигается назад, гнатобаза движется вперед, ее вооружение сметает или соскабливает обрастания и передает их вперед под губу, т.е. осуществляется та же схема, что и у пелагической и бентосной форм.

Процесс захвата пищи науплиусами ракообразных нельзя назвать фильтрационным. Тем не менее в пицедобывательном аппарате науплиусов имеются элементы, свойственные фильтрационным аппаратам: обратная циркуляция, использование гнатобаз для удержания и направления пищевых частиц, а также работа дистальных частей конечностей, подгоняющих или подгребающих частицы к вентральной стороне тела. Характер движения конечностей бентических форм науплиусов позволяет предположить и у них гидрокинетическую функцию второй пары антенн и мандибул. Это предположение подтверждается и большим сходством гидродинамического следа, оставляемого науплиусами гарпактицид, с аналогичным следом науплиусов артемий.

Сандерс называет тип питания, свойственный науплиусам, цефалическим. Мне этот термин кажется не совсем удачным, поскольку головной отдел ракообразных так или иначе всегда связан с пицедобыванием. Я называю его, вслед за Н.А. Заренковым [1982], гнатобазическим, т.к., несмотря на некоторые различия в строении отдельных элементов пицедобывательных аппаратов всех модификаций, гнатобазы функционируют однозначно, и им принадлежит важная роль, как в захвате пищи, так и в подаче ее ко рту. Может быть, данный тип аппарата следовало бы назвать седиментационным, из-за ведущей роли гидродинамического поля при захвате пищевых частиц, однако у типичных седиментаторов конечности отсутствуют и для индуцирования стационарного вихря служат реснички. У ранних личинок имеется только один отдел (см. рис. 50), который по своему составу, способу захвата и обработки пищи не гомологичен ни одному из отделов пицедобывательных аппаратов старших личиночных стадий и взрослых ракообразных.

Грасперный тип пицедобывательного аппарата

Грасперный тип питания мы находим у представителей всех отрядов ракообразных. Даже такие высокоспециализированные фильтраторы, как *Branchipus*, *Daphnia*, *Calanus* и т.д., способны производить дифференцированный захват. Жабронogi, например, осуществляют захват, складываясь пополам [White et al., 1969], дафнии используют в качестве грасперного механизма створки раковины [Павлов, 1985]. Обязательных фильтраторов, по-видимому, единицы, к ним, например, относится *Artemia salina*. Напротив, подавляющее большинство ракообразных являются обязательными грасперами. Если брать любую большую группу ракообразных, то почти всегда можно построить непрерывный ряд, который

начинается типичным фильтратором, сочетающим данный способ питания с грасперными, и кончается облигатным граспером.

Как показали Кэннон и Мэнтон, грасперная функция у ракообразных, за редким исключением, всегда связана с дистальными члениками конечностей. Грасперная функция вторична по отношению к фильтрационной и развивается из способности удерживать дистальными частями конечностей крупные пищевые частицы, попавшие в фильтрационную камеру [Cannon and Manton, 1929]. Специализация конечностей по этой функции приводит к возникновению грасперных пищедобывательных аппаратов. Переход к грасперному типу питания сопровождается редукцией фильтрационного и обслуживающего его гидрокинетического механизма [Cannon and Manton, 1929; Nemoto, 1967; Смирнов, 1969, 1971; Арашкевич, 1969; Mauchline and Fisher, 1969; Исрапов, 1992]. Процесс морфологических перестроек пищедобывательного аппарата, связанных с переходом от фильтрационного способа захвата к грасперному, был достаточно убедительно продемонстрирован Кэнноном и Мэнтон на примере сравнительного анализа фильтрационных и грасперных аппаратов представителей Anaspidacea и Mysidacea [Cannon and Manton, 1929; Manton, 1977].

Как полагали эти авторы, предками ракообразных-грасперов были какие-то мизидоподобные фильтраторы. Их пищедобывательный аппарат по плану строения был подобен максиллярному фильтрационному аппарату (по моей терминологии). По мере совершенствования грасперной функции имели место несколько процессов:

- происходило развитие и совершенствование грасперного вооружения на дистальных частях максилл и максиллипед;
- одновременно шла редукция фильтрационного вооружения этих конечностей;
- по мере утраты фильтрационной функции происходила подвижка конечностей в сторону ротового отдела.

В результате этих процессов сформировался своеобразный ротовой конус (не путать с ротовым конусом паразитов). При этом последняя пара фильтрационных конечностей (максиллипеды) взяла на себя функцию нижней губы (рис. 51).

И.М. Исрапов провел тонкий сравнительный морфологический анализ фильтрационного аппарата мизид и ротового конуса амфипод и обнаружил, что максиллы и максиллипеды гаммарид сохранили некоторые черты строения и функции, свойственные фильтрационным конечностям [Исрапов, 1992]. Переход от фильтрационного способа питания к грасперному, как мы видели, хорошо прослеживается в онтогенезе декапод. При этом у пенеидей коксальные эндиты максиллипед на ювенильной стадии развития еще несут вооружение весьма сходное с фильтрационным (см. рис. 19). У взрослых пенеидей и других декапод вооружение коксальных эндитов представлено направляющими щетинками. Кроме того, пенеидей, как и другие представители *Natantia* еще не имеют настоящего ротового конуса. Для других же декапод он обычен. Функцию нижней губы в нем выполняет третья пара максиллипед.

У многих ракообразных ротовой конус служит для захвата и предварительной обработки пищи. Другие ракообразные, например подавляющее число видов десятиногих, используют для захвата первые пары конечностей грудного отдела. В этом случае основной функцией ротового конуса служит первичная обработка пищи.

В данной главе я не ставлю своей задачей проведение морфофункционального анализа грасперного пищедобывательного аппарата. Цель ее — показать особенности размещения грасперной функции в крупных таксонах ракообразных.

При всем своем морфологическом разнообразии грасперные механизмы функционально довольно однообразны (рис. 52). Захват производится одной или несколькими парами конечностей, которые работают, за редким исключением, по принципу щипцов.

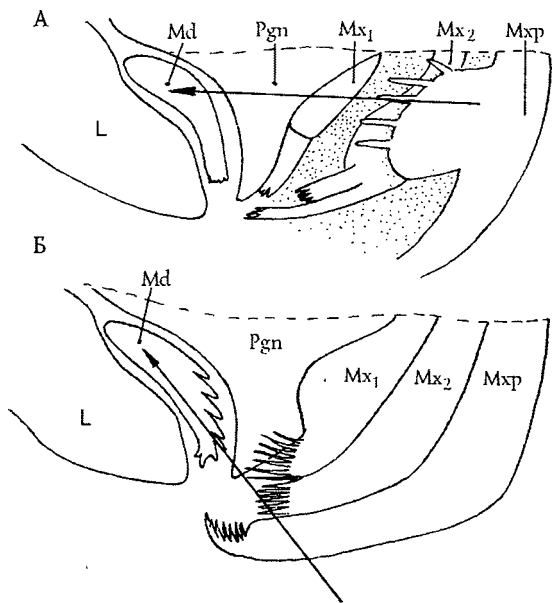


Рис. 51. Процесс перестройки фильтрационного аппарата в ротовой конус [Manton, 1977].

А — схема фильтрационного аппарата *Hemimysis* и *Parapnaspides*; Б — схема ротового конуса *Laphogaster* и *Koopunga*; L — верхняя губа; Md — мандибулы; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Pgn — парагнаты; стрелки — направление подачи пищи; пунктировано место фильтрационных поверхностей

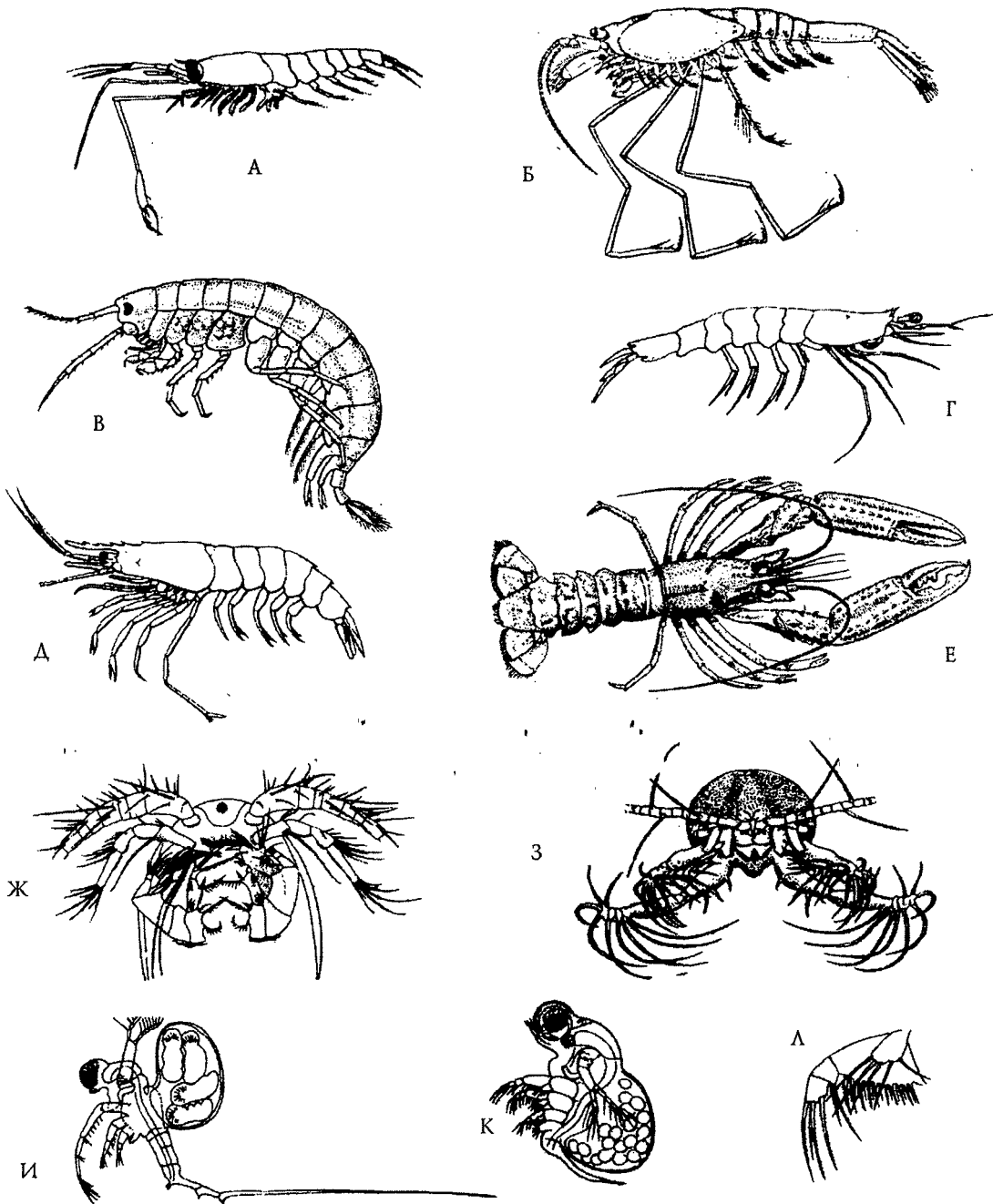


Рис. 52. Обязательные грасперы:

А — *Stylocbeiron robustum* (Euphausiacea) [Ломакина, 1978]; Б, В — *Eucopia unguiculaya* (Mysidacea, Peracarida) и *Gammarus* sp. (Amphipoda, Peracarida) [Жизнь животных, 1968]; Г —; *Acteus* sp. (Sergestidae, Decapoda) [Omori, 1975 по: Заренков, 1982]; Д — *Atyopropaeus formosus* (Penaeidae, Decapoda) [Буруковский, 1974]; Е — *Nephrops norvegicus* (Homaridae, Astacura, Decapoda) [Жизнь животных, 1968]; Ж, З — грасперные аппараты *Macroceclops* и *Pareuchaeta* (Copepoda) [Fryer, 1957 по: Заренков, 1982; Жизнь животных, 1968]; И, Л — *Bythotrephes longimanus*; К — *Polyphemus pediculus* и его конечность [Заренков, 1982]

Во многих случаях каждая из конечностей пары имеет свой собственный грасперный механизм (клешню, ложную клешню, копьевидные шипы и т.д.) и тогда она приобретает большую самостоятельность. Совокупность конечностей, несущих грасперное вооружение, может рассматриваться как один функциональный комплекс. В сочетании с отделами, осуществляющими обработку и поглощение пищи (ротовой конус), они образуют грасперный пищедобывательный аппарат.

При анализе основных типов фильтрационных отделов мы уже сталкивались с особенностями размещения грасперного функционального комплекса, свойственного каждому типу. Обычно граница между грасперным и фильтрационным механизмами обозна-

чена морфологически достаточно четко. У эвфаузиид грасперный комплекс образуют в основном три первые пары грудных конечностей (считая максиллипеду первой парой). Это не значит, что все три пары используются одинаково и одновременно. Захват может производиться той или иной парой. У эвфаузиид фильтраторов все три пары работают как капкан. Рачок разводит правые и левые торакоподы в стороны и осуществляет захват, сводя их вместе. У хищных эвфаузиид вторая или третья, а иногда и обе пары торакопод преобразованы в так называемые "ловчие ноги". Каждая из них может осуществлять захват самостоятельно или во взаимодействии с другими. Схватенная добыча передается в максиллярный отдел и затем в ротовой [Пономарева, 1954, 1955, 1963; Павлов, 1969]. Нетрудно видеть, что у эвфаузиид грасперный комплекс по отношению к другим отделам пищеводобывательного аппарата (ротовому и максиллярному) играет ту же роль, что и торакальная фильтрационная камера. Он же замещает ее при переходе на питание крупными пищевыми частицами и живыми организмами. Если у эвфаузиид фильтраторов замещение носит функциональный характер и рачки могут, в зависимости от обстоятельств, использовать или фильтрационный, или грасперный механизм, то у высокоспециализированных хищных эвфаузиид происходит полное замещение фильтрационного механизма грасперным.

Так, у эвфаузиид из рода *Stylocheiron* редуцирован не только фильтрационный механизм, но в большой степени и конечности, располагающиеся за последней грасперной конечностью [Ломакина, 1978].

У большинства декапод грасперный комплекс представлен клешненосными торакоподами. В него могут входить одна, две или даже три передних пары торакопод. Но у некоторых декапод клешни могут быть редуцированными или вообще отсутствовать. У сергестид первые три пары торакопод имеют редуцированные клешни. Кроме того, редуцированы и последние пары торакопод (см. рис. 52). В этом отношении они сходны с хищными эвфаузиидами. У протокаридий торакоподы не имеют клешней, однако также используются для захвата, осуществляя его сходным с эвфаузиидами способом [Chase and Manning, 1972; Provenzano, 1978]. Представители палинурид и сциллярид также не имеют клешней и могут осуществлять захват подобным образом. Некоторые лангусты осуществляют захват непосредственно мандибулами и максиллипедами, т.е. с помощью ротового и супермаксиллярного отделов, образующих ротовой конус. В последнем случае грасперный комплекс совмещен с отделами, которые у декапод обычно играют подчиненную роль по отношению к грасперному комплексу. В то же время у личинок декапод эти отделы составляют основу грасперного комплекса (см. рис. 21). Часто конечности этих отделов у личинок декапод выполняют одновременно и фильтрационную функцию.

Таким образом, если говорить об эукаридах, в целом мы сталкиваемся с двумя вариантами размещения грасперного комплекса. В первом варианте (эвфаузииды, некоторые декаподы и их личинки) конечности, осуществляющие захват, располагаются до границы между третьей парой максиллипед или их гомологом (эвфаузииды) и первой парой торакопод. Во втором случае грасперный комплекс располагается сразу после этой границы. У высокоспециализированных грасперов конечности, входящие в состав максиллярного и супермаксиллярного отделов, полностью утрачивают элементы фильтрационного аппарата.

У перакарид механизмом захвата чаще всего служат ложные клешни, хотя в некоторых отрядах встречаются и представители с настоящими клешнями. Точно так же, как клешни у декапод, ложные клешни могут быть развиты на одной, двух или более парах грудных конечностей, образуя аналогичный грасперный комплекс, однако граница комплекса проходит на два сегмента ближе к ротовому отделу. Многие грасперы из перакарид, например мокрицы (*Oniscoida*), используют для захвата только конечности ротового конуса.

В подклассе копеподоидея мы имеем только один вариант размещения грасперного механизма — в пределах максиллярного отдела. Граница его расположена, как и у перакарид, между первой парой максиллипед и следующей за ней грудной конечностью. Представители подотряда *Naupacticoidea* имеют ротовой конус, в состав которого входят максиллы, максиллипеды же по большей части остаются свободными и могут быть вооружены ложной клешней.

У стоматопод грасперный комплекс располагается каудальнее этой границы.

Синкариды не имеют четко выраженного морфологически грасперного комплекса. Захват крупных пищевых частиц производится грудными конечностями, [Cannon and Manton, 1929]. Максиллипеды синкарид отличаются от остальных грудных конечностей только наличием гнатобаз, передающих пищу с максилл к ротовому отделу. Функционально максиллипеда может быть связана одинаково как с челюстным, так и с грасперным отделом. У коонунга она специализирована для рытья грунта. Наряду с захватом синкариды могут добывать пищу путем фильтрации, и как раз по этому признаку максиллипеды вы-

ражены лучше всего. Как мы видели ранее, они входят в состав максиллярного фильтрационного аппарата.

Таким образом, у *Syncarida*, *Peracarida*, *Copepodoidea* и у *Stomatopoda* в целом мы сталкиваемся также с двумя вариантами развития грасперного комплекса — в пределах максиллярного отдела или за его пределами.

Аналогичная закономерность в размещении грасперной функции характерна и для филопод. Грасперы из клadoцет имеют грасперный аппарат, сформировавшийся на первых парах грудных конечностей, некогда входивших в состав фильтрационной камеры. У некоторых конхострака фильтрационный аппарат приспособлен к захвату крупных пищевых частиц, но они способны и к хищничеству, при этом орудием захвата являются конечности ротового отдела (мандибулы).

У низших раков граница между двумя вариантами развития грасперной функции лежит сразу за ротовым отделом.

Сравнивая особенности размещения грасперной функции в больших группах ракообразных, мы сталкиваемся с удивительной закономерностью. Грасперный механизм размещается или на конечностях, входящих ранее в состав фильтрационного аппарата, или на конечностях каудальнее от него. Как правило, граница, которая проходит между тем и другим вариантом размещения грасперного механизма, совпадает с границей между головным и грудным отделами. Поэтому по месту расположения грасперного механизма у любого облигатного граспера мы всегда определим тип фильтрационного аппарата, от которого он является производным, даже если все элементы фильтрационного аппарата утрачены. Иными словами, план строения пищедобывательного аппарата граспера всегда сохраняет план строения пищедобывательного аппарата первичного фильтрата, от которого он произошел. На это, если и не в такой форме, указывали еще Кэннон и Мэнтон [Cannon and Manton, 1929].

Вторичный фильтрационный аппарат

Как уже было сказано, фильтрационный способ питания является первичным по отношению к грасперному. Исходя из этого, ракообразные, сохранившие изначальный способ питания, рассматриваются как первичные фильтраторы, а свойственные им аппараты — как первичные ФА. К последним относятся все рассмотренные выше типы ФА и их модификации. Понятие “вторичный фильтратор” было введено Тигсом и Мэнтон для ракообразных, которые вторично перешли к фильтрационному способу питания [Tiegs and Manton, 1958]. Так, например, амфиподы и изоподы в подавляющем большинстве являются грасперами, вполне утратившими все элементы первичного фильтрационного аппарата. В то же время некоторые представители этих групп вторично вернулись к фильтрационному способу питания (корофииды, сферомы). Так как переход к грасперному типу питания сопровождается редукцией механизмов, присущих первичному фильтратору, то вторичный фильтрационный аппарат закладывается на новой морфологической основе. Поэтому вторичные ФА по плану строения и характеру гидродинамического поля резко отличаются от первичных ФА.

Рассмотрим план строения вторичного ФА, свойственного сферомам. Как и все представители изопод, сферомы имеют хорошо выраженный ротовой конус. Составляющие его конечности и придатки специализированы по грасперной и обрабатывающей функции (рис. 53). Непосредственного участия в процессе фильтрации они не принимают, т.к. полностью утратили элементы фильтрационного и гидрокинетического механизмов (фильтрационное вооружение и экзиты).

В качестве фильтрационного механизма сферомам служит вооружение трех пар передних торакопод, которое по строению чрезвычайно сходно с фильтрационными щетинками первичных ФА. Однако способ формирования фильтрационных поверхностей в ФА сфером совершенно другой. Щетинки располагаются на передней стороне конечностей в два ряда, образуя фильтрационные пластинки, плоскости которых находятся под углом друг к другу. Благодаря подвижности щетинок, угол между пластинками может изменяться. У мертвых рачков или у живых, перемещающихся по субстрату, пластинки сближены. У фильтрующих рачков пластинки расходятся под углом от 0 до 90° (см. рис. 53). При этом щетинки внутреннего ряда направлены более или менее орально, щетинки наружного — латерально.

При фильтрации конечности располагаются таким образом, что передние более сближены между собой, чем задние. В результате образуется система ловушек, расположенных по дуге и перекрывающих вход в широкое вентральное пространство между правым и левым рядом конечностей следующих пар торакопод (см. рис. 53). Вооружение по-

следних располагается параллельно главной оси тела и перекрывает щели между конечностями, изолируя вентральное пространство с боков. Эти щетинки собраны в несколько рядов и настолько сближены, что практически не пропускают воду снаружи. Вентральное пространство является своеобразной насосывательной камерой. Во время фильтрации плеоподы, совершая гребное движение, индуцируют сложный поток, направленный назад и выносящий воду из насосывательной камеры. Отток воды из нее компенсируется поступлением воды спереди через фильтры-ловушки. В результате вокруг рачка формируется торoidalная циркуляция, охватывающая тело рачка. В ней можно выделить орально направленные составляющие (приносящие токи) и каудальные. Последние в передней части представляют фильтрационные токи. Пройдя фильтры, они образуют выносящий ток. Пищевые частички, попадающие в фильтры ловушки, счесываются максиллипедами, имеющими соответствующее вооружение, и подаются на ротовой конус.

Большинство сфером способно производить и дифференцированный захват с помощью дистальных частей ротовых конечностей.

Таким образом, в составе пищедобывательного аппарата сфером выделяются следующие отделы:

- ротовой конус, осуществляющий дифференцированный захват пищевых частиц с субстрата или с фильтра с последующей обработкой и подачей пищи ко рту;
- фильтрационный механизм, представленный фильтрами-ловушками и обеспечивающий изъятие взвешенных частиц из приносящих токов;
- гидрокинетический механизм, индуцирующий систему течений.

Аналогичным образом устроены вторичные ФА других ракообразных, перешедших от грасперного способа захвата к фильтрационному. Нельзя не отметить большого сходства в строении фильтров ловушек сфером и корофид (см. рис. 53). Корофииды строят домики-трубочки, стенки которых играют струенаправляющую роль. Фильтры-ловушки имеются только на второй паре торакопод, но они перекрывают вход в домик. Работая плеоподами, рачки создают ток воды через ловушки, на фильтрационных щетинках которых остаются пищевые частицы. Фильтрат счесывается гребнями специальных щетинок, которые располагаются на карпусах первой пары торакопод (гнатопод), откуда снимаются и подаются к ротовому отделу конечностями ротового конуса [Исрапов, 1992].

Таким образом, вторичные фильтрационные аппараты отличаются от первичных способом формирования фильтрационного механизма, использованием локомоторного аппарата в качестве гидрокинетического механизма и упрощенной схемой токов, в которой отсутствует впереднаправленное течение и соответствующие ему циркуляции.

Я не ставил своей задачей изучение вторичных фильтрационных аппаратов, и данное отступление вызвано необходимостью исключить недоразумения, которые могут возникнуть в дальнейшем при обсуждении путей развития пищедобывательной функции у ракообразных, т.к. точного определения понятия "вторичный фильтратор", основанного на анализе плана строения, в литературе нет.

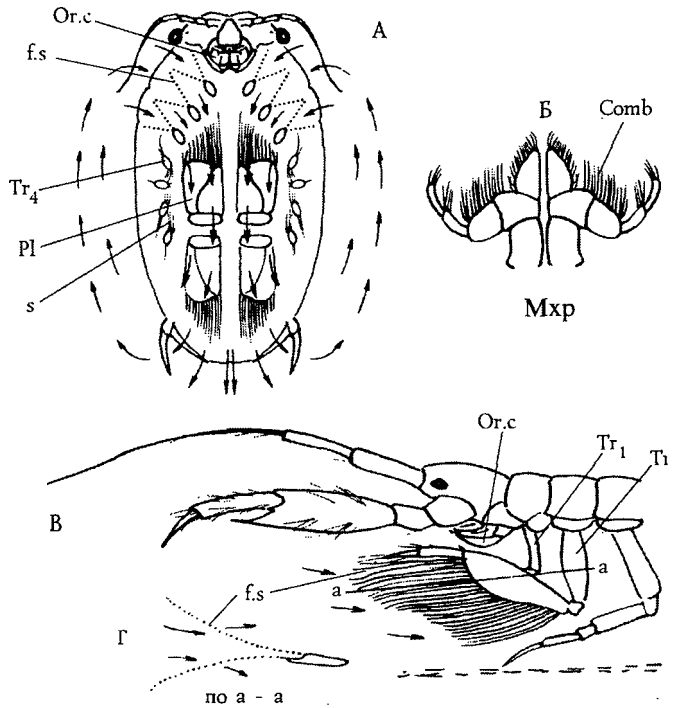


Рис. 53. Пищедобывательный аппарат вторичных фильтраторов [Павлов, Тальберг, 1992]:

A, Б — *Sphaeroma serrata*; B, Г, — *Corophium* sp.; Or.c — ротовой конус; Tr_{1,2} — торакоподы (гнатоподы); Tr₄ — торакоподы четвертой пары; Mxp — максиллипеда; Comb — гребешок; Pl — плеоподы; f.s — фильтрационные щетинки; s — щетинки

ГЛАВА III

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КАК ОСНОВА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПЕРЕСТРОЕК И ПЛАНА СТРОЕНИЯ РАКООБРАЗНЫХ

Сравнительный морфологический ряд основных типов пищеводобывательных аппаратов ракообразных

Поскольку грасперные пищеводобывательные аппараты являются производными от фильтрационных, то в качестве основных типов могут рассматриваться только последние: СМФА, МФА, ТФА. Представляется интересным рассмотреть, в каком отношении находятся эти аппараты друг к другу. Среди специалистов по функциональной морфологии на этот счет сложилась совершенно определенная точка зрения. Считается, что фильтрационные аппараты, свойственные основным группам ракообразных, сформировались независимо друг от друга [Cannon and Manton, 1927; Tiegs and Manton, 1958; Sanders 1957, 1963; Schram, 1978]. Наиболее четко эта точка зрения сформулирована в работе Тигса и Мэнтон: "... несмотря на большое сходство общего принципа фильтрации у ракообразных, принадлежащих к разным группам, фильтрационные аппараты настолько сильно различаются в деталях, что не может быть и речи о преемственности разных типов" [Tiegs and Manton, 1958]. В целом, эта точка зрения достаточно обоснована, если признать правильность методологического подхода, основанного на сравнительном анализе отдельных признаков. Аналогичный подход прослеживается и в работах Сандерса [Sanders, 1957, 1963].

В действительности строение конечностей и придатков тела, за счет которых формируется ФА, является результатом специализации по функциям, которые они выполняют в аппарате данного типа. Сравнение их мало что дает для объяснения характера связи между аппаратами. Например, по мнению Мэнтон, одним из главных аргументов, препятствующих выведению фильтрационных аппаратов, свойственных малакострака, из фильтрационных аппаратов энтомострака, является различная вогнутость фильтрационных конечностей. У энтомострака они вогнуты каудально, тогда как у малакострака орально. В споре с Мэнтон Сандерс показал, что этому признаку нельзя придавать большого значения, т.к. вогнутость конечности есть следствие специализации [Sanders, 1963]. При этом он в качестве примера приводит первую пару максилл цефалокарида, которая в процессе онтогенеза меняет каудальную вогнутость на оральную. У цефалокарида на стадии метануплиуса главная роль в захвате пищи принадлежит цефалическому (по терминологии Сандерса) пищеводобывательному аппарату, в котором основная функциональная нагрузка ложится на вторую пару антенн и мандибулы. В это время максиллы работают как остальные грудные конечности незавершенного ТФА. С переходом в ювенильное состояние число грудных конечностей увеличивается и пищеводобывательная функция целиком переходит к ТФА. Поток пищи, поступающий из "брюшного желобка", увеличивается, и максиллы берут на себя функцию подачи пищевого комка к ротовому отверстию. Коксальные эндиты максилл удлиняются, и максилла начинает совершать впереднаправленные движения в отличие от других конечностей. Она приобретает оральную вогнутость. Аналогично возникновение различной вогнутости фильтрационных конечностей у энтомострака и малакострака. В ТФА филлопод конечности совершают задненаправленные гребные движения, соответственно они вогнуты каудально. В МФА мизид обе пары максилл и максиллипеда совершают впереднаправленные движения и вогнуты орально. Характер вогнутости определяется не тем, что предки энтомострака и малакострака имели различно вогнутые конечности, как предполагала Мэнтон, а той ролью, которую они выполняют в фильтрационном аппарате. Сандерс, критикуя Мэнтон, прекрасно это понимал. Тем не менее он также не смог выйти на сравнительный анализ планов строения ни ПА, ни самих ракообразных и продолжал вести сравнительный анализ, как и Мэнтон, по отдельным признакам (главным образом, конечностей). Это привело его к несколько парадоксальным выводам. Так, он считает, что эволюция ракообразных шла по пути специализации, упрощения и редукции конечностей (specialization, simplification and reductions). Усложнение и усовершенствование органов и аппаратов ракообразных в процессе эволюции выпали из его поля зрения. Если Мэнтон считает, что фильтрационные аппараты ракообразных произошли независимо друг от друга и, следовательно, основные группы ракообразных также имели независимое друг от друга происхождение, то Сандерс все группы выводит из формы, сходной по уровню организации с цефалокаридной. В последнем случае все типы

фильтрационных аппаратов, хотя и имеют независимое друг от друга происхождение, должны выводиться из одного типа, свойственного этой цефалокаринной форме.

Таким образом, сравнительный анализ одних и тех же отдельных признаков приводит к различным выводам, которые отражают не столько действительный характер связей между отдельными типами пищедобывательных аппаратов, сколько концепции авторов в отношении полифилии или монофилии главных групп ракообразных. В чем, собственно, и заключалась дискуссия между Сандерсом и Мэнтон.

Как мы видели, во всех типах фильтрационных аппаратов реализуется одна принципиальная схема фильтрации, а многие конструктивные элементы аппаратов настолько сходны, что тезис о независимом происхождении их друг от друга представляется крайне сомнительным.

Для определения характера связи между основными типами фильтрационных аппаратов я использовал сравнительный анализ их планов строения. Графическим отображением плана строения любого пищедобывательного аппарата являются рассмотренные выше морфофункциональные схемы.

Обобщенные морфофункциональные схемы (см. рис. 14, 15, 27, 33, 44, 47, 50) отображают планы строения основных типов ПА — фильтрационных аппаратов.

Наиболее близки по плану строения, как это не трудно видеть из сравнения морфофункциональных схем (см. рис. 14, 27, 33), максиллярные типы фильтрационных аппаратов — МФА и СМФА. В их составе мы находим отделы, сходные как по строению, так и по функциям. Это прежде всего относится к ротовому и максиллярному отделам. Ротовые отделы в аппаратах обоих типов в конструктивном отношении идентичны (см. рис. 14, 33), выполняют одинаковые функции и являются аналогами в полном смысле этого слова. Что касается максиллярных отделов, то здесь, несмотря на конструктивное сходство, аналогия неполная. В СМФА главные функции максиллярного отдела — формирование пищевого комка, предварительная обработка пищи и подача ее к ротовому отделу. Фильтрационная функция для этого отдела, как мы видели, является вспомогательной. Вследствие этого максиллярный отдел является подчиненным по отношению к основному отделу — супермаксиллярной фильтрационной камере. В МФА аналогичного отдела нет, и фильтрационную функцию выполняют максиллы и первые максиллипеды, которые и образуют в МФА основной отдел — максиллярную фильтрационную камеру. В данном отделе фильтрационная функция превалирует над остальными. В этом и заключается основное различие между МФА и СМФА. Рассматривая развитие СМФА в онтогенезе эукарид, мы уже проследили основные этапы перестройки плана строения аппарата этого типа и пришли к выводу, что он формируется на базе личиночного фильтрационного. Отсюда следует, что ротовой и максиллярный отделы СМФА не только аналогичны, но и гомологичны одноименным отделам максиллярного фильтрационного аппарата. В таком же отношении находятся антеннальные и максиллярные гидрокинетические механизмы.

Если план строения СМФА легко выводится из плана строения МФА и его развитие поэтапно прослеживается в онтогенезе, то выведение плана строения МФА несколько сложнее. По степени сложности и совершенству максиллярный фильтрационный аппарат превосходит торакальный фильтрационный аппарат. Логично было бы предположить, что МФА является производным от ТФА. Однако многие конструктивные элементы этих аппаратов настолько различаются (табл. 2), что нельзя исключить независимое происхождение этих типов. Поэтому необходимо показать, что план строения МФА может быть выведен из плана строения ТФА. Главной задачей при этом будет отыскание в ТФА той морфофункциональной основы, на базе которой развивается план строения МФА. Если этого сделать нельзя, следовательно, аппараты возникли независимо друг от друга. Рассмотрим с этой точки зрения план строения ТФА и МФА.

В составе обоих аппаратов по два отдела — ротовой и фильтрационный. Ротовые отделы в аппаратах обоих типов с конструктивной точки зрения являются аналогами. Верхняя губа прикрывает ротовое отверстие и мандибулы антерально и вентрально. Вместе с парагнатами она формирует предротовую полость. Основная функция ротового отдела — обработка пищи. В то же время в ТФА верхняя губа, помимо прочего, играет важную роль в процессе фильтрации, индуцируя сагитальную циркуляцию (лабральный гидрокинетический механизм). В МФА верхняя губа не входит в состав гидрокинетического механизма.

Следующие отделы — фильтрационные — аналогичны по функции, но резко различаются в конструктивном отношении. В МФА фильтрационная камера формируется в основном за счет вооружения второй пары максилл, в ТФА — за счет вооружения всех торакальных конечностей. Конечности же, гомологичные максиллам, могут быть даже редуцированными.

Одним из наиболее существенных различий между аппаратами является наличие в МФА максиллярного гидрокинетического механизма, представленного пластинчатыми экзитами, способными самостоятельно совершать колебательные движения и индуцировать впереднаправленный ток в фильтрационной камере. В ТФА, как правило, вся конечность связана с гидрокинетической функцией (торакальный гидрокинетический механизм). Кроме того, в ТФА отсутствует антеннальный гидрокинетический механизм.

Показатели	ТФА	МФА
<i>Сходство</i>		
Принципиальная схема фильтрации	+	+
Ротовой отдел	+	+
“Брюшной желобок”	+	+
<i>Различие</i>		
Торакальная фильтрационная камера	+	-
Максиллярная фильтрационная камера	-	+
Антеннальный гидрокинетический механизм	- ^Δ	+
Лабральный гидрокинетический механизм	+	- ^Δ
Максиллярный гидрокинетический механизм	-	+
Торакальный гидрокинетический механизм	+	-

Примечание: - ^Δ — наличие данного конструктивного элемента у личинки.

Указанные различия и послужили вышеуказанным авторам основанием для выделения рассмотренных аппаратов как самостоятельных типов. В то же время указанные различия не препятствуют выведению МФА из ТФА.

Что касается сходства между ними, то в его основе, как уже говорилось, лежит принципиальная схема фильтрации. Система токов аналогична в обоих типах, хотя и имеются некоторые различия (см. рис. 47).

Одним из наиболее важных сходств в аппаратах обоих типов является наличие у фильтрационных конечностей гнатобаз. В ТФА за счет гнатобаз сформирован важный отдел — “брюшной желобок”, функция которого — передача отфильтрованной пищи к ротовому отделу. Эта же функция, наряду с фильтрационной, свойственна и проксимальным эндитам максилл МФА, которые, как и гнатобазы ТФА, образуют аналог “брюшного

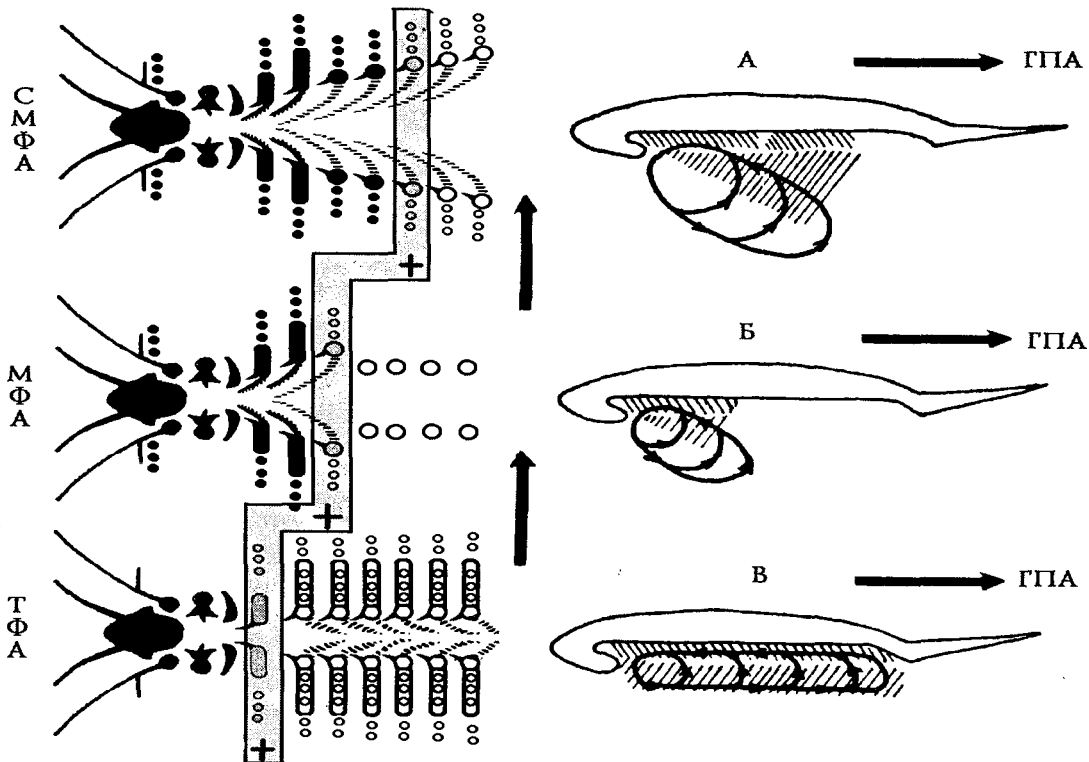


Рис. 54. Планы строения основных типов фильтрационных аппаратов ракообразных и схема связей между ними:

затиты тушью условные изображения конечностей головного функционального комплекса; пунктирные линии показывают смещение + сегмента; вертикальными стрелками показан переход к новому плану строения; ГПА (грасперные пищедобывательные аппараты) — производные от данного фильтрационного аппарата (горизонтальные стрелки)

желобка". Во всех без исключения модификациях ТФА и МФА вооружение гнатобаз перекрывает щели между соседними протоподитами конечностей одного ряда, и концы щетинок направлены орально. Направление тока воды в "брюшном желобке" также оральное. Помимо передающей и направляющей функций щетинкам гнатобаз в ТФА свойственна и фильтрационная функция, хотя это и не основная функция "брюшного желобка". Как было показано, в ТФА подающий ток выходит из "брюшного желобка" латерально в районе между первой и второй парой максилл, при этом он проходит через направляющие щетинки (см. рис. 37, 38). Это верно только для ТФА цефалокарид и филлокарид. В ТФА филлокарид вооружение проксимальных эндитов второй пары максилл представлено фильтрационными щетинками. У филлопод же вследствие редукции конечностей гомологичных максиллам ток выходит свободно через щель между парагнатами и первой торакоподой. Большое сходство имеется и между первыми парами максилл. В ТФА и МФА первой паре максилл свойственна не столько фильтрационная, сколько направляющая и подающая функции.

Все вышеизложенное позволяет с большой уверенностью утверждать, что морфофункциональной основой для развития максиллярной фильтрационной камеры послужила передняя часть "брюшного желобка", а фильтрационная функция проксимальных эндитов максилл в МФА развилась из вспомогательной и фильтрационной функций вооружения гнатобаз.

Морфофункциональной основой для развития максиллярного гидрокинетического механизма в МФА послужили эндиты конечностей гомологичных максиллам. Здесь можно провести хорошую аналогию с цефалокаридами. У этих ракообразных экзиты конечностей, гомологичных максиллам, располагаются на мощных протоподитах и в силу этого способны к некоторой самостоятельности. Что касается антеннального гидрокинетического механизма, то у личинок ракообразных с ТФА, как мы видели, таковой имеется. В то же время у личинок ракообразных с МФА лабральный гидрокинетический механизм так же хорошо развит, как и ракообразных с ТФА.

Так как морфофункциональной основой для развития МФА послужила передняя часть "брюшного желобка", то в онтогенезе МФА вряд ли можно проследить перестройку ТФА в МФА, как была прослежена перестройка МФА в СМФА в онтогенезе последнего. В этом случае новый тип фильтрационного аппарата сформировался путем надстройки фильтрационной камеры за счет новых элементов. При формировании же максиллярного фильтрационного аппарата происходила перестройка ТФА. Все же в онтогенезе копепод удастся проследить одну из первых стадий образования ТФА, в составе которого одна пара торакальных конечностей. На первых метанауплиальных стадиях у многих копепод появляются зачатки первой пары максилл, а на последних стадиях (V, VI) они уже функционируют, совершая гребные удары в каудальном направлении [Bjornberg, 1972].

Характерно, что максиллы на этих стадиях вогнуты каудально, так же направлены и щетинки (см. рис. 48,Е). Пищедобывательный аппарат личинки в это время и по составу и по функциям является аналогом пищедобывательного аппарата цефалокарид на той же стадии развития (ср. рис. 48,А и рис. 48,Е).

Таким образом, план строения ТФА позволяет вывести из него план строения МФА, поэтому мы можем принять следующую схему связей между основными типами фильтрационных аппаратов:

ТФА → МФА → СМФА.

Дополним данную схему боковыми связями, отражающими развитие грасперных типов аппаратов на базе соответствующих ФА, и заменим обозначения пищедобывательных аппаратов соответствующими морфофункциональными схемами (см. рис. 54,А-В).

Полученная схема, по-видимому, отражает основные этапы в развитии пищедобывательной функции у ракообразных. Первый переход от ТФА к МФА обусловлен развитием максиллярной фильтрационной камеры, второй — супермаксиллярной. В обоих случаях произошло коренное преобразование фильтрационного аппарата, сопровождающееся усложнением плана строения. Развитие и усложнение аппарата, органа или организма, приводящее к изменению плана строения, рассматривают обычно как повышение уровня организации. Уровень организации ракообразного с СМФА выше, чем у ракообразного с МФА, и этих последних, в свою очередь, выше, чем у ракообразных с ТФА.

Данная схема находится в соответствии с современными представлениями об уровнях организации основных групп ракообразных. Так, эукариды, безусловно, выше по уровню организации, чем остальные малакострака, а последние выше цефалокарид, филлопод и филлокарид, что и подтверждает правильность сделанных выводов.

Закономерности развития гетерономной метамерии ракообразных в связи с пищедобывательной функцией

Рассматривая развитие гетерономной метамерии членистых, В.Н. Беклемишев [1964] показал, что оно сводится к нескольким процессам, которые протекают сходным образом во всех главных группах членистоногих. К таким процессам относятся: дифференциация и интеграция сегментов, слияние сегментов, уменьшение их числа и стабилизация этого числа. Результатом этих процессов является образование отделов и тагм. В классе ракообразных эти процессы проявляются следующим образом.

У всех ракообразных происходит слияние сегментов второй пары антенн с акроном с образованием протоцефалона. Три пары конечностей следующих сегментов дифференцируются в качестве челюстей. В совокупности с акроном несущие их сегменты образуют голову ракообразного. Остальная часть тела распадается на две тагмы — грудь и брюшко [Беклемишев, 1964]. В результате идиосегментации и региональной дифференцировки сегментов внутри тагм могут возникать отделы меньшего ранга, чем тагмы. Группы конечностей (или их элементы), сходно дифференцированных сегментов, или даже дифференцированных различно, или тех и других, могут вступать в функциональную связь, и тогда образуются аппараты. Как правило, отделы, подотделы, аппараты и т.п. выделяются морфологически, но это не обязательно. Все эти процессы имеют большое значение при установлении плана строения главных групп ракообразных. Представляет интерес рассмотреть, в какой степени пищедобывательная функция связана с реализацией этих процессов. В этом отношении важны следующие моменты: формирование головного и грудного отделов как тагм, уменьшение числа грудных сегментов, образование головогрудного щита или раковины.

Цефализация и формирование головного функционального комплекса

Сравнивая планы строения основных типов фильтрационных аппаратов, нетрудно заметить, что переход от одного плана строения к другому сопровождается не только перестройкой самого аппарата, но и общего плана строения ракообразного. Наиболее важные перестройки происходят в составе головного отдела.

При определении головного отдела ракообразных я использовал не формальный признак — слияние передних сегментов тела, как это обычно делают [Snodgrass, 1935; Беклемишев, 1964; Старобогатов, 1986], а характер идиосегментации. Под идиосегментом, согласно В.Н. Беклемишеву [1964], понимают любой сегмент, отличающийся от других, независимо от принадлежности к той или иной тагме. Различия возникают по самым разным причинам, но чаще всего в результате специализации принадлежащих им конечностей. Один из вариантов образования тагмы (отдела) заключается в том, что сливаются несколько идиосегментов, "...которые представляют в функциональном отношении единое целое, различно дифференцированные и совместно адаптированные части одного аппарата. Именно такой случай представляет голова ракообразного" [Беклемишев, 1964]. Тем не менее, рассматривая процесс цефализации у ракообразных, В.Н. Беклемишев пользуется формальным критерием слияния сегментов, а не характером специализации (идиосегментации). Сам он объяснял свой выбор тем, что границы тагм, образовавшихся в результате слияния сегментов и отделов со сходно дифференцированными сегментами, не всегда совпадают. При описании процессов тагматизации очень удобен критерий слияния, так как позволяет легко находить границы тагм, тогда как критерий идиосегментации требует точного знания характера специализации.

Что касается ракообразных, специализация конечностей у них в общих чертах изучена, и выделение идиосегментов не представляет труда. В какой-то степени характер идиосегментации заложен уже в названии конечностей. Так, антеннулы мы связываем прежде всего с сенсорной функцией, максиллы — с жевательной и т.д. Использование критерия идиосегмента дает возможность рассматривать голову ракообразного как функциональный комплекс. Я называю его головным, чтобы отличать от ставшего привычным понятия "голова ракообразного", которое определяется по слиянию сегментов, вследствие чего эти понятия не всегда совпадают. Границы головного комплекса могут быть найдены или по последнему идиосегменту, если далее следует серия одинаковых сегментов, или по принадлежности (функциональная или морфологическая связь) следующего идиосегмента к другой тагме. С этих позиций головной комплекс ракообразных с ТФА включает пять идиосегментов. Первые два, несущие антенны, всегда сливаются между собой и с акроном, образуя первичную голову — протоцефалон. Эта часть головного комплекса соответствует сенсорному отделу. В то же время у личинок низших раков вторая пара антенн (а у цефалокарид и первая) принимает участие в захвате пищи, а верхняя губа входит в состав ротового отдела. В связи с этим сенсорный отдел можно рассматривать также и в составе

пищедобывательного аппарата. Два следующих сегмента несут мандибулы и парагнаты¹, которые в ТФА образуют функциональную пару в составе ротового отдела. У *Anostraca* и *Notostraca* мандибулярный сегмент обособлен от протоцефалона и от максиллярного сегмента. Максиллярные сегменты слиты между собой, но обособлены от лежащего позади них грудного сегмента.

У *Conchostraca* и *Cladocera*, а также у *Cephalocarida* границы между этими сегментами исчезли. Поэтому с помощью критерия слияния границу головной тагмы определить невозможно. Как правило (в учебной литературе особенно), максиллярные сегменты также включают в состав головы по аналогии с другими ракообразными. Как было показано, для этого нет оснований. Только первая пара максилл по своему строению и функции у некоторых ракообразных (цефалокарида, филокариды) совмещает в себе признаки головной и грудной конечности. В силу этого в составе головного функционального комплекса я, помимо протоцефалона, оставляю только конечности ротового отдела и первую пару максилл как переходную. Сегменты этих трех пар конечностей в совокупности с протоцефалоном и образуют головной функциональный комплекс ракообразных с ТФА. Я обозначаю данный комплекс как цефалон (табл. 3).

Таблица 3
Состав головного функционального комплекса у ракообразных с различным типом
пищедобывательного аппарата

Тип аппарата	Головной комплекс	Отделы					
		Акрон	Сенсорный	Ротовой	Максиллярный	Супермаксиллярный	
		Асг	A ₁ A ₂	MdPgn	Mx ₁ Mx ₂	Mxp ₁ Mxp ₂	Mxp ₃ T
СМФА	Суперцефалон	0	++	++	++	+0	+0
МФА	Псевдоцефалон	0	++	++	++	+0	00
ТФА	Цефалон	0	++	++	+0	00	00

Условные обозначения. Тип фильтрационного аппарата: СМФА — супермаксиллярный; МФА — максиллярный; ТФА — торакальный; 0 — акрон. Сегменты и их гомологи: A₁ — антеннулярный; A₂ — антеннальный; Md — мандибулярный; Pgn — условный сегмент парагнат; Mx — максиллярный; Mxp — сегмент максиллипеда; T — торакальный; + — идиосегменты головного комплекса; + — непарный идиосегмент; 0 — сегменты следующей тагмы.

Начиная с сегмента, гомологичного сегменту второй пары максилл, располагается серия одинаковых сегментов. У филопод, как было сказано, вторая пара максилл в той или иной степени редуцирована. Состав цефалона может быть записан в виде формулы:

$$\text{Асг } A_1A_2 \text{ MdPgn} + Mx_1,$$

где каждый сегмент обозначен первыми буквами латинских названий принадлежащих им конечностей (Асг — акрон). Сегменты сгруппированы попарно, что подчеркивает их функциональную и морфологическую связь (принадлежность к одному отделу, будь то головной комплекс или пищедобывательный аппарат). Знаком плюс (+) обозначен непарный сегмент с размытыми признаками.

У ракообразных с МФА в составе головного комплекса на два идиосегмента больше, чем в цефалоне (см. табл. 3). Принадлежащие им конечности — вторая пара максилл и максиллипеды — образуют основу фильтрационного отдела МФА. У грасперов эти конечности входят в состав ротового конуса и служат в качестве челюстей. В то же время, поскольку максиллы лежат за пределами ротового отдела и ограничены от него парагнатами, играющими роль нижней губы, они в привычном для нас понимании не являются истинными челюстями. Тем более, что у первичных фильтраторов их основная функция фильтрационная. Поэтому головной комплекс этого типа я называю псевдоцефалоном (см. табл. 3). Его формула:

$$\text{Асг } A_1A_2 \text{ MdPgn } Mx_1Mx_2 + Mxp_1.$$

У копепод сегменты максиллипеда прочно вошли в состав псевдоцефалона (синцефалона), а сами максиллипеды — в состав МФА. У *Bathynellacea* сегмент максиллипеда остается свободным [Беклемишев, 1964]. По сути дела, сегмент максиллипеда является аналогом непарного сегмента первой пары максилл ракообразных с ТФА, т.е. +сегментом.

Головной комплекс ракообразных с СМФА еще более усложнен. В его составе мы находим все отделы псевдоцефалона, но к ним добавляется новый — супермаксиллярный, образованный за счет двух пар максиллипед.

¹ Поскольку природа первой пары антенн и парагнат окончательно не установлена, соответствующие им сегменты вводятся условно.

У эвфаузиид фильтраторов гомологи всех трех пар максиллипед мало отличаются от следующих за ними грудных конечностей. Первая пара, в отличие от них, имеет большой пластинчатый коксальный эндит и эпиподит. Вторая пара отличается вооружением дактилуса. И третья — только положением. В функциональном отношении различия более резкие, т.к. эвфаузииды-фильтраторы используют все три пары для дифференцированного захвата и грасперное вооружение на них лучше развито. У хищных эвфаузиид вторая и третья пары максиллипед или одна из них превращены в "ловчие ноги". Таким образом, по характеру идиосегментации у эвфаузиид граница следующего за максиллярным отделом проходит или за второй, или за третьей парой максиллипед.

У декапод конечности первых трех сегментов, лежащих непосредственно за сегментом второй пары максилл, хорошо дифференцированы. Исключением является третья пара у прокаридид и почти всех натангия, имеющая много сходного с торакоподами. В целом для эукарид граница супермаксиллярного отдела может быть проведена за сегментом третьей пары максиллипед. Последний, учитывая размытые признаки его конечностей, может быть обозначен как +сегмент.

В совокупности с псевдоцефалом супермаксиллярный отдел образует функциональный комплекс — суперцефалон, формула которого:

$$\text{Acr A}_1\text{A}_2 \text{ MdPgn Mx}_1\text{Mx}_2 \text{ Mxp}_1\text{Mxp}_2 + \text{Mxp}_3.$$

Из сравнения формул головного комплекса (см. табл. 3) следует, что процесс формирования головного функционального комплекса носит закономерный характер. При переходе от одного типа пищедобывательного аппарата к другому состав головного комплекса увеличивается на одну функциональную пару сегментов. В обоих случаях от ТФА к МФА и затем к СМФА конечности этих сегментов выполняют сначала фильтрационную функцию, а затем переключаются на функцию обработки или захвата пищи. В конце каждого ряда от фильтрата к грасперу мы находим животных с хорошо развитым ротовым конусом, в котором конечность +сегмента берет на себя роль нижней губы. Исключением являются первично пелагические грасперы (эвфаузииды, копеподы).

Во всех рассмотренных случаях процесс идиосегментации и образования головного функционального комплекса идет на основе развития пищедобывательной функции, тогда как процесс цефализации, используя критерий слияния, связать с последней не всегда удается. Это видно на следующих примерах. У *Anostraca* процесс цефализации остановился на образовании протоцефалона. Мандибулярный сегмент отделен от протоцефалона, представляющего собой монолитную капсулу, хорошо выраженным швом. В то же время протоцефалон *Notostraca* сливается с максиллярными сегментами. У большинства малакострака также имеется обособленный от позадилежащих сегментов протоцефалон, но у изопод и амфипод протоцефалон сливается с сегментами максилл и максиллипед, образуя головную капсулу. У некоторых из них с головной капсулой может слиться еще один грудной сегмент. Такой же состав головного отдела у копепод. У стоматопод протоцефалон распадается на несколько метамерных склеритов, но это метамерия вторична и не совпадает с эмбриональной метамерией [Беклемишев, 1964]. Таким образом, голова ракообразных в пределах подкласса и даже отряда различается по сегментному составу.

Тем не менее в системе ракообразных критерий слияния сегментов считается основным при выделении тагм.

Тагматизация и формирование грудного функционального комплекса

Туловище ракообразных распадается, как правило, на две тагмы: торакс и абдомен. В простейшем случае сегменты этих тагм остаются свободными и не сливаются между собой, а принадлежащие этим сегментам конечности в пределах каждой тагмы мономерно метамерны. Общее число сегментов туловища ракообразных варьирует в довольно широких пределах (табл. 4). То же самое можно сказать и о сегментах, входящих в ту или иную тагму. В силу этого положение границы, отделяющей одну тагму от другой, также варьирует. Однозначного же критерия для определения границ не существует. Чаще всего переднюю границу торакса проводят между последним слившимся с головой сегментом и первым свободным сегментом торакса; заднюю границу торакса определяют по генитальному сегменту, проводя ее до или после него. Иногда границу между тораксом и абдоменом проводят между последним сегментом, имеющим конечности, и первым безногим сегментом. Как замечает В.Н. Беклемишев, для *Arthropoda* в целом термин "торакс" и "абдомен" обозначают не больше, чем средний и задний отделы тела, без всякого указания на характер специализаций и протяженность этих отделов. При такой трактовке возможность использования закономерностей тагматизации для определения плана строения и сравнительного анализа основных групп ракообразных (как и других членистых) весьма ограничена.

Группа	Общее число сегментов	Число торакальных сегментов	Число абдоминальных сегментов
Notostraca	>40	II	4-15
Conchostraca	14-36	10-32	Отдел не выражен
Anostraca	23-31	13-21	6
Cephalocarida	23	9	10
Lipostraca	23	11	8
Malacostraca	19	8	6-8
Cladocera	12-24	4-6	4
Copepodoidea	14	5	4-5
Ostracoda	5	?	?

Хотя В.Н. Беклемишеву удалось показать, что процессы развития гетерономной метамерии протекают в больших группах членистых сходным образом (своего рода закон гомологичных рядов), он не пошел дальше этого. Сам подход к проблеме не позволял этого сделать, поскольку, как и в случае цефализации, анализ процесса тагматизации был заформализован прежде, чем ему было дано функциональное объяснение.

Рассмотрим процесс тагматизации у ракообразных в связи с пищедобывательной функцией. Когда рассматривают становление плана строения ракообразного (как и при решении проблемы происхождения членистых), то становление торакального отдела связывают прежде всего с локомоторной функцией. Когда пытаешься понять, почему именно с ней, единственное, что приходит в голову, это то, что вначале с этой точки зрения были изучены высшие таксоны, т.е. венец эволюции: формы с четким планом строения, легко доступные для изучения (высшие ракообразные, насекомые, хелицеровые и т.д.).

Основные понятия и термины, такие, как голова, грудь, ротовой отдел, abdomen и др., сложились именно тогда, когда морфология оформилась как наука. Впоследствии эти понятия и термины прижились, и особенности строения животных таксонов, продвинутых не так далеко, как изученные, стали подгоняться под эти понятия. Так появился миф о пятичленистой голове всех ракообразных, миф о ротовом отделе, включающем, помимо верхней и нижней губ и пары челюстей, еще несколько пар конечностей. Так же появился и миф о первичности локомоторной функции торакса, вернее сказать, миф о ведущей роли локомоторного аппарата в эволюции плана строения.

Я вовсе не отрицаю первичную связь локомоции с торакальным отделом. У аннелид и, по-видимому, у их предков сегменты, гомологичные торакальным, были всегда связаны с локомоцией. Тем не менее мы не найдем примеров серьезных морфологических перестроек в этой группе на основе локомоторной функции. В то же время, как мы видели, коренные отличия плана строения аннелид от плана строения членистоногих заключаются не в особенностях членистого строения конечностей, а в приобретении конечностями членистоногих функции, не свойственной им ранее — пищедобывательной. Все разительные изменения плана строения членистоногих связаны именно с этой функцией.

Наиболее четко связь пищедобывательной функции с формированием торакального отдела прослеживается у низших ракообразных — цефалокарида, филопод и среди высших — у филокарида.

У примитивных ракообразных с ярко выраженной гомономной метамерией туловища мы еще не находим четкого деления его на торакс и abdomen (рис. 55).

Таковы Conchostraca, все сегменты туловища которых несут одинаковые по строению конечности, которым свойственны гидрокинетическая и фильтрационная функции. Однако в результате процесса аксиальной дифференцировки конечности передних сегментов значительно превосходят по размерам конечности задних. В силу этого фильтрационные способности передних пар значительно выше. Если руководствоваться положением пологого отверстия, которое у Conchostraca располагается на одиннадцатом сегменте, то туловище их можно разделить на два отдела — прегенитальный (prothorax) и постгенитальный (metathorax). В функциональном же отношении границу между этими отделами провести нельзя, т.к. размеры конечностей и фильтрационные способности уменьшаются в каудальном направлении равномерно.

У Notostraca прегенитальный и постгенитальный отделы различаются уже достаточно четко. Во-первых, конечности одиннадцатого сегмента специализированы как гоноподии, и, во-вторых, в фильтрации принимают участие лишь конечности прегенитального отдела. За сегментом, несущим гоноподии, следует серия сегментов, имеющих по несколь-

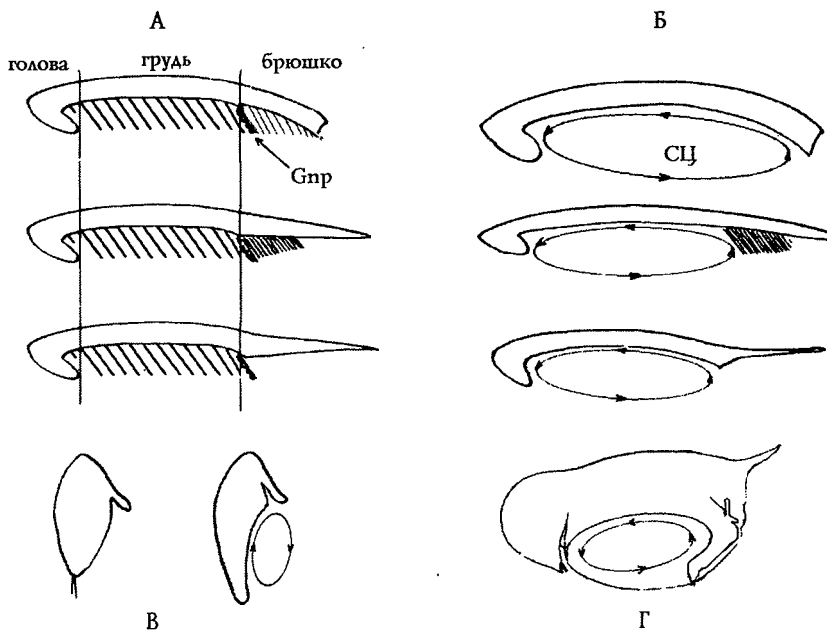


Рис. 55. Характер тагматизации и ковшевидность вентральной стороны тела у низших ракообразных:

А — сверху вниз, основные тагмы *Conchostraca*, *Notostraca* и *Anostraca*; Б — сагиттальная циркуляция, соотнесенная с ковшевидностью вентральной стороны тела у тех же ракообразных; В — у науплиуса и метанауплиуса; Г — у *Cladocera*; Gnp — гоноподии

ку пар конечностей, размер которых постепенно уменьшается, и далее следуют безногие сегменты абдомена.

Туловище *Anostraca* уже четко разделено на две тагмы: торакс и абдомен. Все сегменты торакса несут конечности, входящие в состав фильтрационной камеры. Последний сегмент торакса несет гоноподии. Далее следует серия абдоминальных сегментов, лишенных конечностей (см. рис. 55).

Serphalocarida имеют сходное деление туловища, но меньшее число сегментов торакса и большее — абдомена (см. табл. 4).

Рассмотренные филоподы и цефалокариды демонстрируют нам три варианта формирования торакального отдела:

- разделение туловища на прегенитальный и постгенитальный отделы;
- разделение туловища на проторакс, метаторакс и абдомен;
- разделение на торакс и абдомен (см. рис. 55).

Если при образовании головного функционального комплекса преобладает процесс дифференциации отдельных сегментов, т.е. идиосегментации, то при образовании грудной тагмы мы имеем дело с региональной дифференцировкой, при которой, по В.Н. Беклемишеву, группа рядом лежащих сегментов приобретает общие признаки. Как и в случае с идиосегментацией, региональная дифференцировка является результатом специализации. Тем не менее, когда дело касается грудной тагмы, у низших ракообразных на первый взгляд ни одну из функций, свойственных конечностям гомономно метамерных животных, не удается представить как ведущую в процессе специализации. Всем конечностям грудных сегментов свойственны те же фильтрационная, гидрокинетическая и локомоторная функции, что и другим конечностям гомономных метамерных животных. В этом трио функции нераздельны и равноправны (*Conchostraca*). Поэтому представляется, что отделение грудной тагмы происходит не в результате специализации входящих в нее сегментов по какой-либо функции, а в результате специализации соседних тагм или сегментов, отделяющихся от нее. Так этот процесс обычно и рассматривают. Например, если в процессе региональной дифференцировки обособляется хотя бы одна тагма, остальная часть тела автоматически приобретает значение второй тагмы В.Н. Беклемишев [1964]. С этих позиций образование грудной тагмы у филопод происходит в результате обособления головного и брюшного отделов или же, как у *Conchostraca*, в результате вклинивания между гомономными метамерными сегментами туловища идиосегмента, несущего половое отверстие.

Рассмотрим, однако, одну из наиболее характерных особенностей строения тела ракообразных с ТФА.

У всех филопод и цефалокарид на сагиттальном срезе четко выражена ковшевидность (см. рис. 55). Ее образование, как было показано, связано с улучшением гидродинамичес-

ких свойств фильтрационной камеры, вмещающей сагиттальную циркуляцию. Ковшевидность имеет место на всех стадиях онтогенеза. Первые признаки ковшевидности из-за наличия верхней губы появляются на стадии ортонауплиуса, когда рачки еще не питаются. Но вентральная сторона тела в это время еще выпуклая. На стадии метанауплиуса, когда начинает функционировать личиночный пищедобывательный аппарат, вентральная сторона тела приобретает характерную вогнутость, охватывающую оральную составляющую сагиттальной циркуляции. Особенно резкий изгиб наблюдается на каудальной границе циркуляции.

В ряду филопод мы можем наблюдать разные стадии развития ковшевидности и ее завершения. У взрослых форм верхняя губа приводит к ковшевидной форме, даже если вентральная сторона тела параллельна его главной оси.

У *Notostraca* ковшевидность вентральной стороны выражена менее всего, однако ее каудальная часть завершается сближенными гоноподиями, которые и увеличивают ковшевидность. У молодых особей ковшевидность завершается сближением конечностей первых полиподиальных сегментов.

У *Aposthraca* ковшевидность вентральной стороны тела выражена лучше, но завершается, так же как и у *Notostraca*, сближенными гоноподиями.

Завершением ковшевидности *Conchostraca* является изгиб последних сегментов тела, которые как бы охватывают каудальную часть сагиттальной циркуляции.

Если у *Notostraca*, *Aposthraca* и *Conchostraca* ковшевидность вмещает лишь оральную составляющую, то у *Cladocera*, вследствие подгибания живота, завершающего ковшевидность, последняя включает в себя циркуляцию целиком (см. рис. 55).

Формирование ковшевидности, как результат усовершенствования фильтрационной камеры, очевидно, сыграло решающую роль при образовании грудной тагмы у филопод. Во всех рассмотренных случаях, за исключением *Notostraca* и *Conchostraca*, мы не находим за пределами фильтрационной камеры сегментов, несущих конечности.

Полиподиальные конечности *Notostraca* не принимают участия в фильтрации, выполняя дыхательную функцию. По всей видимости, образование ковшевидности исключало участие конечностей, расположенных на сегментах за пределами фильтрационной камеры, в пищедобывательной функции. В результате они или сохранили только дыхательную функцию, как у *Notostraca*, или редуцировались. Правда, более вероятно, что отсутствие конечностей на абдоминальном сегменте не результат редукации, а следствие недоразвития их. На это указывает постепенное уменьшение размеров конечностей в каудальном направлении у *Notostraca* и *Conchostraca*. Предполагается, что *Conchostraca* имели ряд безногих сегментов, но утратили их [Беклемишев, 1964].

Во всех рассмотренных случаях грудная тагма филопод обязательно связана с пищедобывательной функцией, тогда как другие функции (локомоторная, дыхательная) не обнаруживают такого постоянства. У *Conchostraca* локомоторная функция в большой степени утратила связь с туловищными сегментами, хотя разделения туловища на тагмы еще не произошло. По-видимому, и *Cladocera* получили локомоторный аппарат, свойственный личинкам, еще до образования тагм. У *Notostraca* отделилась дыхательная функция и перешла к абдоминальным конечностям, хотя грудные конечности утратили ее окончательно. Если прегенитальные конечности могут длительное время оставаться без движения, то постгенитальные — всегда в движении, что указывает на их ведущую роль в дыхании.

У филокарид ковшевидность является производной роострума, индуцирующего сагиттальную циркуляцию.

У всех малакострака ковшевидность не выражена, это связано с тем, что основой гидрокинетического механизма в аппаратах максиллярного типа являются экзиты максилл и второй пары антенн, которые индуцируют впереднаправленный ток в фильтрационной камере. Каудальная составляющая сагиттальной циркуляции проходит снаружи от фильтрационной камеры.

Таким образом, нет сомнений в том, что в формировании грудной тагмы у низших раков главная роль принадлежит пищедобывательной функции.

Большое значение при формировании тагм и эволюции плана строения ракообразных имела раковина (или, иначе, карапакс). Она является производной максиллярных сегментов и выполняет множество различных функций: струенаправляющую, защитную, опорную, изолирующую, выводковой камеры и т.д. Однако для нас представляет интерес прежде всего то, что имеет отношение к тагматизации и организации плана строения в связи с пищедобывательной функцией.

Как и в случае с ковшевидностью, мы имеем различные варианты в степени развития данного приспособления:

1. Раковина покрывает туловище спереди и сверху в виде щита, оставляя часть сегментов свободными (*Notostraca*).

2. Раковина покрывает туловище спереди, сверху и с боков, оставляя свободными задние сегменты (*Phyllocarida*).

3. Раковина покрывает все туловище или все тело (*Cladocera*, *Conchostraca*, *Ostracoda*).

Сравнивая варианты между собой, мы убеждаемся, что они могут рассматриваться и как последовательные стадии развития. Ясно, что третий вариант включает в себя и первые два, а второй — только первый. Но это не означает, что раковина *Conchostraca* гомологична раковине *Phyllocarida* или *Notostraca*.

Рассмотрим, как складывается судьба тагм и плана строения при реализации этих вариантов.

Если ковшевидность является следствием специализации по пищедобывательной функции, то в случае с раковиной, по крайней мере в первом варианте, мы такой связи не находим. У *Notostraca* одной из главных функций головогрудного щита считается защитная. Он прикрывает сверху головной и грудной отделы, а также жаберный аппарат. Но функция головогрудного щита не ограничивается этим. Щит — образование достаточно сложное. Передняя его часть образована за счет головной лопасти и тергитов премаксиллярных сегментов, задняя — за счет максиллярных тергитов [Беклемишев, 1964]. В совокупности они образуют конструкцию, которая, судя по форме, играет роль гидродинамического крыла (рис. 56). В этом нас убеждает его сходство с подобными образованиями у других ракообразных, особенно их личинок. В онтогенезе представителей *Notostraca* и *Conchostraca* раковина на ранних стадиях развития представляет собой слегка выпуклый дорзальный щит, который прикрывает рачка только сверху. Поскольку на этих стадиях жаберный и фильтрационный аппараты отсутствуют, а тело рачка прикрыто только сверху, трудно предположить какую-либо другую функцию щита, кроме гидродинамической. Функция гидродинамического крыла является, очевидно, наиболее характерной для дорсального щита пелагических личинок ракообразных. Но эта функция щита сохраняется или развивается и у многих взрослых ракообразных. Очень показательны в этом отношении карпоеды (*Branchiura*), головогрудный щит которых, подобен щиту *Notostraca*.

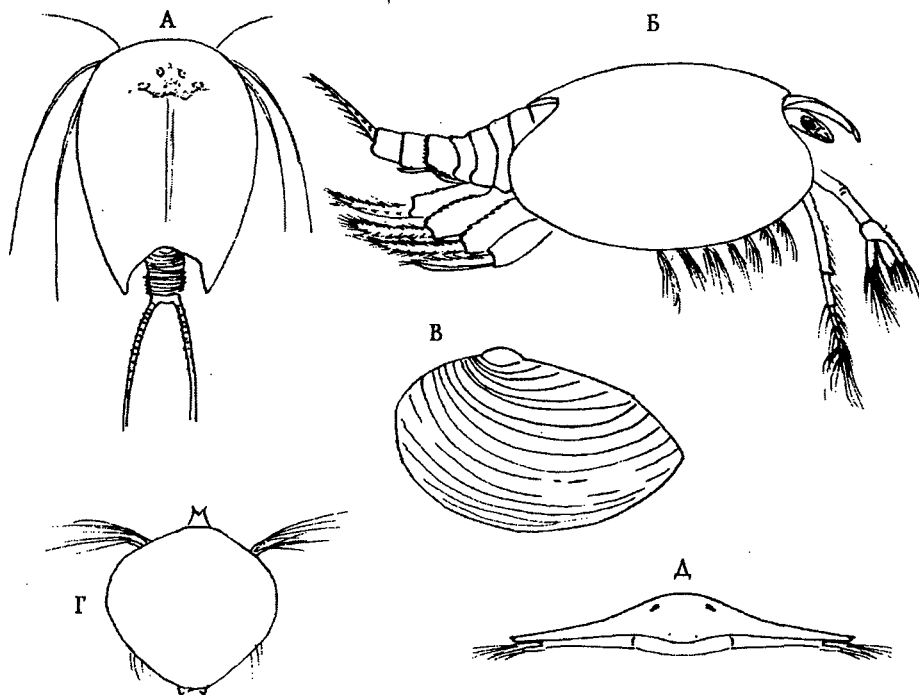


Рис. 56. Типы карапакса (рисунки разных авторов [Заренков, 1982]:

А — *Notostraca*; Б — *Leptostraca*; В — *Conchostraca*; Г — личинка конхострака на стадии хейлофоры;
Д — *Branchiura* (вид спереди)

Поскольку личинки ракообразных на ранних стадиях развития ведут пелагический образ жизни, то формирование щита происходило, безусловно, в пелагиали. В то же время уплощенная форма, которую приобрели животные благодаря головогрудному щиту, облегчает переход к придонному обитанию. Уплощенная форма — одна из адаптаций, свя-

занных с обитанием на грунте. У *Nostraca* переход к обитанию в придонном слое сопровождался одновременным переходом к питанию депонированным детритом. Питание происходит с помощью гнатобаз и эндитов при сохранении хотя и сильно видоизмененных элементов фильтрационного аппарата для улавливания и подачи взмученного детрита. В этом отношении они сходны с цефалокаридами. Такой способ питания требует контакта пищеводобывательного аппарата с грунтом. В связи с этим развитие головогрудного щита не пошло дальше использования его для защиты дыхательного аппарата. Пищедобывательный аппарат оставался открытым.

При открытом же типе ТФА локомоторная функция оставалась жестко связанной с процессом фильтрации. Вероятно, поэтому *Nostraca*, несмотря на наличие головогрудного щита, по уровню организации остались на одном уровне с *Anostraca*, т.е. сохранили те же тагмы и план строения, которые возникли в результате ковшевидности. Если же учесть, что при питании детритом они используют в основном гнатобазы и эндиты, их организация оказывается на уровне трилобитов, обладающих ГнПА (гнатобазический пищеводобывательный аппарат).

Те же ракообразные с ТФА, которые продолжали вести пелагический образ жизни, пошли по пути дальнейшего совершенствования дорсального щита и преобразования его в раковину. По всей видимости, первые шаги в этом направлении сопровождалась усовершенствованием тех же функций — защитной и гидродинамической. Охватывая тело ракообразных с боков, щит сначала прикрыл жаберный, а затем фильтрационный аппараты, изолировав их от окружающей среды. При этом функция гидродинамического крыла перешла в функцию обтекателя. Одновременно с этим появились и новые функции, важнейшей из которых стала струенаправляющая и тесно связанная с фильтрацией.

Раковина, изолировав ТФА и связанный с ним локомоторный аппарат, стимулировала разделение пищеводобывательной и локомоторной функций. Здесь определялись два направления. Одно связано с реализацией раковины по второму варианту и переходу локомоторной функции к свободным от раковины задним сегментам (см. рис. 56,Б). Другое — с реализацией раковины по третьему варианту и переходом локомоторной функции к антеннам (рис. 57). Рассмотрим сначала этот вариант.

Использование антенн в качестве локомоторного аппарата характерно для ранних личиночных стадий. Личиночный локомоторный аппарат на этих стадиях сочетается с цефалическим пищеводобывательным аппаратом. В то же время в онтогенезе *Cephalocarida* и *Anostraca* с появлением постмаксиллярных сегментов, конечности которых уже функционируют в составе ТФА, антенны еще продолжают использоваться в качестве основного органа движения. В этом и заложена функциональная предпосылка для развития раковины. С одной стороны, появление обтекателя будет способствовать более длительному использованию антенн в качестве локомоторного аппарата, несмотря на увеличение числа сегментов и общего размера тела; с другой стороны, изоляция и ослабление функции локомоторного аппарата, связанного с ТФА, прикрытым раковинной, будет компенсирована деятельностью антенн.

Изолируя фильтрационную камеру и упорядочивая систему токов, раковина способствовала более эффективному пищеводобыванию (фильтрации). В связи с этим усовершенствование фильтрационного аппарата идет по направлению уменьшения числа сегментов, несущих настоящие фильтрационные конечности и стабилизации общего числа сегментов туловища на низких цифрах. Этот процесс подробно рассмотрен В.Н. Беклемишевым [1964] при обсуждении закономерностей развития гетерономной метамерии ракообразных, поэтому я останавливаюсь только на одном следствии этого процесса — изменении характера тагматизации (на примере *Cladocera*), имеющем непосредственное отношение к пищеводобывательной функции.

Наиболее примитивные среди кладоцер представители (*Stenopoda*) имеют уже шесть пар гомономно метамерных конечностей в составе грудного отдела. ТФА ктенопод по плану строения за исключением уменьшенного числа фильтрационных конечностей еще ничем не отличается от ТФА *Conchostraca* или *Anostraca*. Все конечности, связанные

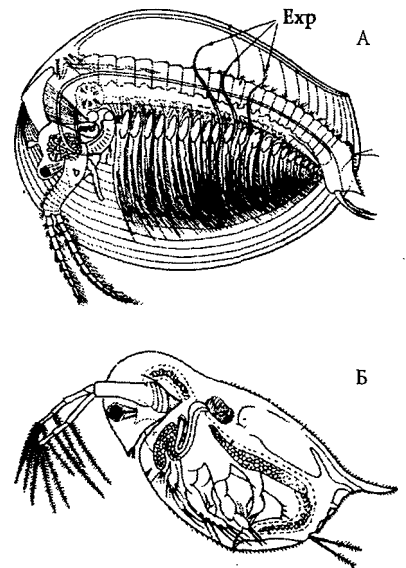


Рис. 57. Представители раковинных филопод [Заренкова, 1982]: А — конхострака; Б — кладоцера

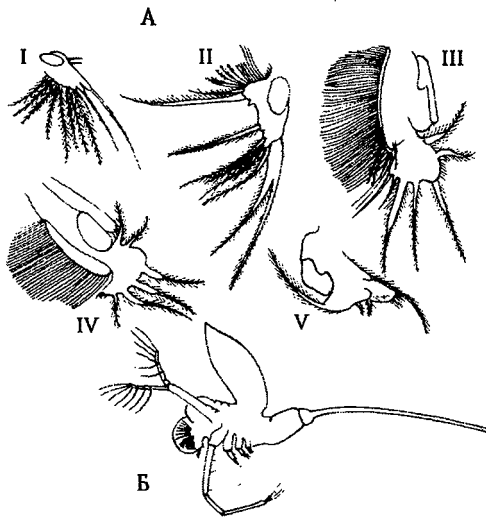


Рис. 58. Специализация конечностей ветвистоусых [Мануйлова, 1964]:
 А — туловищные конечности *Daphnia pulex*;
 Б — *Cercopages anonyx*

ленных для захвата (см. рис. 58,Б). Все это сопровождалось и уменьшением общего числа сегментов тела. Так, у полифемид их не более 12.

Как видно из рис. 57,Б, в конце морфологического ряда, отражающего развитие раковины по третьему варианту, оказались формы, высокоспециализированные по функции захвата, но вряд ли их можно назвать венцом эволюции.

Раковина, изолировав фильтрационный аппарат и все туловище, перекрыла все пути совершенствования локомоторной функции. Хотя конечности и специализировались для захвата, в результате редукции тагм произошла утрата потенциала гомономно метамерной организации для развития и совершенствования локомоторного аппарата за счет конечностей туловищных сегментов. Перейдя к грасперному типу питания, ветвистоусые сохранили примитивный личиночный локомоторный аппарат, состоящий всего из одной пары конечностей (антенн). Он был неспособен для обслуживания фильтрационного способа питания и мало приспособлен для активной охоты. Поиск добычи и осуществление захвата при помощи грасперного механизма, расположенного позади локомоторного аппарата, значительно ограничивал спектр поведенческих реакций.

Таким образом, редукция тагм и, как результат, сохранение несовершенного локомоторного аппарата, отсекали пути прогрессивного развития и дальнейшего усложнения организации кладоцер. Все сказанное справедливо и для других обладателей раковины, охватывающей все тело.

Наибольший интерес представляет второй вариант реализации раковины, который имеет место у Phyllocarida и может служить моделью для объяснения плана строения наиболее прогрессивной группы ракообразных — Eumalacostraca. Грудной отдел филлокарид заключен в двустворчатый карапакс (см. рис. 46, 56,Б). Задние оттянутые края его прикрывают с боков передние сегменты брюшка, оставляя свободными двуветвистые плеоподы, которые служат для локомоции. Линия перегиба карапакса заканчивается на границе грудного и брюшного отделов. Функция карапакса — изоляция фильтрационной камеры и дыхательного аппарата. Связь грудной тагмы с пищедобывательной функцией очевидна.

По плану строения Phyllocarida весьма сходны с Eumalacostraca, и на этом основании их объединяют в один подкласс Malacostraca. Такой союз оставляет открытым вопрос о становлении плана строения малакострака. Дело осложняется тем, что сами филлокариды часто выводятся из более продвинутой группы Eumalacostraca. Кэннон, например, считает, что предками филлокарид являются мизидоидные ракообразные [Cannon, 1927]. Н.А. Заренков [1983] также полагает, что предками филлокарид были примитивные Eumalacostraca, имевшие стеноподии, а филлоподиальность возникла в результате перехода к фильтрационному способу питания. Естественно, что с этих позиций план строения филлокарид не может привлекать внимания для объяснения плана строения малакострака и поиск предков малакострака идет по другим группам.

Одна из последних реконструкций происхождения малакострака принадлежит Ляутербаху [Lauterbach, 1975]. Предполагается, что предки малакострака имели ряд гомономно метамерных туловищных конечностей, подобных конечностям филлопод и обладаю-

с ТФА, выполняющих фильтрационную функцию. У Апатарода число конечностей, за редким исключением, равняется пяти (рис. 58,А (I—V)). Из них только две пары выполняют фильтрационную функцию, две служат для подачи пищи и одна пара полностью специализирована по гидрокинетической функции. Налицо ярко выраженная гетерономная метамерия. Ее появление обусловлено необходимостью изоляции пище-приносящих и подающих механизмов.

Здесь же еще раз отметим, что специализация передних конечностей по передающей функции послужила предпосылкой для развития грасперной. Утратив элементы, свойственные фильтрационным конечностям, они приобрели способность к захвату.

Дальнейшая специализация их по этой функции привела к редукции фильтрационного аппарата и его вспомогательных конструктивных элементов, в том числе ковшевидности и самой раковины. Завершение этих процессов мы находим у Onychopoda. Последние имеют уже только четыре пары конечностей, приспособ-

щих фильтрационной функцией. По плану строения они были близки к современным конхострака. Переход к плану строения малакострака осуществился благодаря специализации конечностей задних сегментов по локомоторной функции, а передних — по пищеводобывательной. Образовались две тагмы. Усиление функции локомоции конечностей плейона привело к его росту и выходу из-под защиты карапакса. Под карапаксом остались только фильтрационные конечности торакаса. Другими словами, он приходит к плану строения филлокарид.

По сути дела, Ляутербах при объяснении процесса развития тагм отдает, как и все, приоритет локомоторной функции. С этим трудно согласиться.

Как у современных, так и у ископаемых раннекембрийских видов, которых приводит в пример Ляутербах, хорошо выражена аксиальная дифференцировка сегментов, при которой конечности постепенно уменьшаются в размерах в каудальном направлении. То есть вклад последних пар в специализацию по любой из функций должен быть ничтожным. Трудно предположить поэтому, что такая важная функция, как локомоторная, могла развиться на этих уязвимых сегментах. Это первое.

Второе. Если брать в качестве модели план строения конхострака, то не понятно, почему локомоторная функция начала развиваться у животных, уже специализированных к передвижению с помощью антенн?

Третье. Как могла развиться локомоторная функция в условиях изолированности от внешней среды раковинной. Правда, у конхострака грудные конечности, судя по дистальным членикам и вооружению экзоподита, еще не вполне утратили локомоторную функцию. Но это относится к конечностям, входящим в состав фильтрационной камеры, конечности, лежащие за ее пределами, быстро уменьшаются в размерах (см. рис. 58). В целом у многих представителей конхострак, как и у кладоцер, имеет место уменьшение числа туловищных сегментов [Беклемишев, 1964]. К этому следует добавить, что серьезным препятствием к развитию локомоторной функции на задних сегментах служила ковшевидность. У более продвинутых в этом отношении остракод и кладоцер abdomen вообще утрачивает конечности. Таким образом, выбор *Conchostraca* для иллюстрации процесса образования тагм и выведения плана строения *Malacostraca* следует признать неудачным.

В то же время все встает на свои места, если в качестве такой модели возьмем филлокарид. Очевидно, главную роль в формировании грудной тагмы у филлокарид также сыграла ковшевидность. В ее завершении основная роль принадлежит сближению конечностей прегенитального сегмента.

В отличие от филлопод, развитие раковины филлокарид ограничилось только охватом фильтрационной камеры. Причина этого — в способе использования пищепринносящих токов. У филлопод, как мы видели, пищевые частицы изымаются фильтром из каудальной составляющей сагиттальной циркуляции. Оральная составляющая служит лишь для подачи фильтра к рту. Ток воды в ней во много раз слабее, так как большая часть потока покидает камеру с фильтрационными токами. У филлокарид пищевые частицы изымаются из оральной составляющей. По силе тока она не многим уступает каудальной составляющей. Последняя разгоняется дистальными частями эндоподитов фильтрационных конечностей.

Для индуцирования впереднаправленного тока такой силы (оральная составляющая) одной губы, очевидно, было недостаточно, что привело к образованию рострума. Наличие рострума, повышающего лобовое сопротивление, и сильного впереднаправленного тока, обратного направлению движения, требовало мощного локомоторного аппарата. В связи с этим конечности свободных задних сегментов сохранили локомоторную функцию. Возможно, вначале они функционировали одновременно с антеннами, а впоследствии локомоторная функция полностью перешла к ним. В этом отношении интересно наблюдение Кэннона за *Nebalia bipes*: первые четыре пары грудных конечностей при фильтрации совершают колебательные движения, тогда как остальные — гребные [Cannon, 1927]. Таким образом, в функциональном отношении между грудными и абдоминальными конечностями есть некоторое сходство.

После формирования грудной тагмы абдоминальные конечности утратили все функции, кроме гребной, и приобрели соответствующее строение. Таким мне представляется путь формирования грудной и брюшной тагм филлокарид.

Но надо помнить, что современные филлокариды в данном случае являются лишь моделью, иллюстрирующей переход от низших раков к высшим и образования тагм. Из всего вышеизложенного вытекает, что сходство планов строения филлокарид и малакострака, по всей видимости, носит конвергентный характер. В этом, очевидно, одна из основных причин различий взглядов разных авторов на характер филогенетической связи между филлокаридами и малакострака. Здесь следует отметить один очень важный момент, проясняющий процесс формирования грудной тагмы у малакострака. Как и у остальных ра-

ковинных ракообразных, конечности филокарид, входящие в состав фильтрационного аппарата, утратили локомоторную функцию. Это верно как по отношению к использованию эндоподитов для плавания, так и для хождения. Если выводить малакострака из филокаридных предков, то малакострака пришлось вернуться к стеноподиальным конечностям и учиться ходить заново. Это один из доводов в пользу того, что предками малакострака не были филокариды, во всяком случае взрослые формы.

Отмечу еще одну важную особенность плана строения филокарид, которая позволяет рассматривать их среди низших раков. Она связана с направлением дыхательного тока в раковине, который имеет то же направление, что и у других филопод. У голых жаброносов — это обтекающие рачка токи, у раковинных филопод дыхательные токи между створками раковины и фильтрационными поверхностями аналогичны им и направлены каудально. У малакострака дыхательный ток направлен вперед.

Дальнейшее развитие общего плана строения Eumalacostraca также в большой степени связано с пищедобывательной функцией. Переход от ТФА к максиллярным типам пищедобывательных аппаратов осуществляется в результате специализации гомологов максилл с образованием максиллярной фильтрационной камеры и, самое главное, развития максиллярного гидрокинетического механизма. Филокаридная модель в полной мере обладает той морфофункциональной основой, на которой мог осуществляться переход от ТФА к МФА. Гомологи второй пары максилл имеют впереднаправленное фильтрационное вооружение, филоподиальность и оральную вогнутость протоподита. Они в полной мере обладают гидрокинетической функцией. Обособление максиллярной камеры могло произойти в результате педоморфоза, если предки филокарид обладали пелагическими личинками, что более чем вероятно. На возможность реализации филокаридной модели указывает отсутствие экзоподита на первой паре максилл у большинства малакострака. У тех же, у кого он есть, он появляется вторично, что зафиксировано в онтогенезе зукарид.

С обособлением максиллярной фильтрационной камеры и специализацией экзоподитов второй пары максилл по гидрокинетической функции конечности грудного отдела, за исключением гомолога максиллипод, освободились от фильтрационной функции и могли специализироваться сначала по грасперной и, при переходе к придонному образу жизни, по локомоторной функции (передвижение по субстрату). В результате сформировалась тагма с фиксированным числом конечностей и сегментов грудного отдела, равным семи.

Важным моментом в переходе от ТФА к МФА при использовании филокаридной модели была частичная редукция раковины, поскольку максиллярные типы фильтрационных аппаратов не нуждаются в ней. Раковина сохранилась лишь в качестве защитного приспособления для грудного отдела сверху и прикрытия жаберного аппарата. Данный морфотип мы находим у синкарид и перакарид.

У зукарид план строения изменился в соответствии с формированием СМФА. При этом грудной отдел потерял два сегмента, вошедших в состав суперцефалона.

Таким образом, образование грудной тагмы у малакострака, так же как и головного функционального комплекса, является результатом специализации сегментов по пищедобывательной функции.

Несколько иначе обстоит дело с представителями отряда Serepodoidea, характер тагматизации которых отличается от зукаридного. Чтобы понять его, необходимо вернуться опять же к низшим ракам, а именно, к отряду Lipostraca.

Представитель этой вымершей группы низших ракообразных *Lepidocaris rhiniensis* по плану строения близок к бранхиоподам и по внешнему виду напоминает ракообразных из отряда Anostraca (рис. 59). Однако, в отличие от Anostraca, липидокарисы имеют хорошо развитую вторую пару антенн, которая функционировала подобно второй паре антенн клоадоцер и конхострак. Совершая гребные удары, рачок, очевидно, перемещался в толще воды скачками, как науплиусы и метанауплиусы современных филопод. Но такой способ передвижения не сочетается с процессом фильтрации, для которой характерна небольшая скорость и плавность движений. Отсутствие гнатобаз у второй пары антенн свидетельствует о том, что эта пара конечностей служила только для локомоции, во всяком случае у взрослых рачков.

Первая пара постмандибулярных придатков, судя по рисунку, не похожа на парагнаты, скорее, есть сходство с гнатобазами редуцированных максилл.

Следующие три пары конечностей напоминают листовидные конечности с гнатобазами, направленными, как и у других бранхиопод, в сторону ротового отдела. Протоподит имеет пять эндитов, вооруженных щетинками, которые, судя по сохранившимся отпечаткам (см. рис. 59,Б), направлены каудально, как у жаброносов. По всей видимости, эти мелкие рачки имели ТФА, в составе которого были три пары типичных фильтрационных конечностей. В то же время фильтрационная камера распространялась за пределы сег-

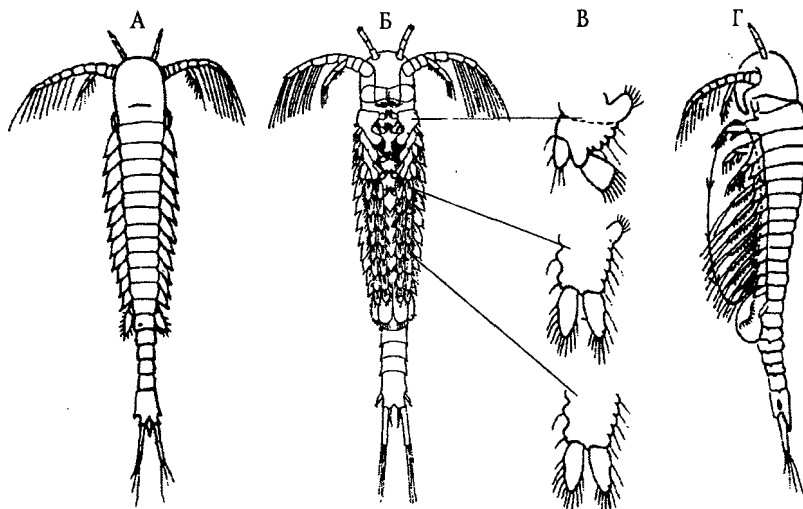


Рис. 59. *Lepidocaris rhiniensis* (Lipostraca), девон, самка (реконструкция по работе Скофилда [Scourfield, 1926]):
 А, Б, Г — внешний вид; В — дифференцировка конечностей. Рисунки из работ В.Н. Беклемишева [1964] и Н. А. Заренкова [1983] с изменениями

ментов, несущих фильтрационные конечности, по крайней мере, еще на два сегмента, конечности которых имеют гнатобазы. На внутреннем крае протоподита они имеют тоже количество эндитов, несущих щетинки. Следующие шесть пар конечностей не имеют гнатобаз, но во всем остальном они подобны четвертой и пятой паре, в том числе наличием эндитов. Хорошо развитая верхняя губа и заметная ковшевидность торакального отдела (см. рис. 59,Б,Г) дают основание считать, что сагиттальная циркуляция распространялась до сегментов, несущих гоноподии. Однако основу фильтрационного механизма составляли первые пять пар торакопод. Очевидно, такое количество конечностей, входящих в состав фильтрационной камеры, обеспечивало пищевые потребности этих мелких рачков. Общие размеры тела лепидокарисов около 3 мм. С этим связаны особенности дифференцировки конечностей грудного отдела и образование грудной тагмы.

По степени дифференцировки грудных конечностей лепидокарисы превосходят современных анострак. Строение конечностей изменяется в каудальном направлении (см. рис. 59,В), по всей видимости, эти изменения связаны с ослаблением фильтрационной функции. Экзоподиты и эндоподиты пятой и шестой пар торакопод смещаются терминально относительно протоподита, что приводит к ослаблению гидрокинетической и усилению локомоторной функций. У следующих пар исчезают гнатобазы и ослабляется направляющая и передающие функции. Остальные использовались для локомоции во время фильтрации. Метахрональный ритм в работе конечностей обеспечивал согласованность скорости плавания и фильтрации. Вторая пара антенн во время фильтрации не функционировала и, возможно, служила для стабилизации тела во время фильтрации, играя роль парашюта, как у современных дафнид.

Таким образом, мы видим, что формирование грудной тагмы у лепидокариса, как и у других филопод, изначально связано с пищедобывательной функцией. Затем или одновременно началась дифференцировка грудных конечностей на собственно фильтрационные и локомоторные с обособлением локомоторного отдела, которое, однако, не привело к образованию новых тагм. Эволюция головного функционального комплекса не пошла дальше развития цефалона. Полного слияния сегментов, конечности которых образовали ротовой отдел, с сегментами протоцефалона, как и у большинства филопод, не произошло.

Нечто подобное, в смысле дифференцировки грудных конечностей, произошло и с представителями отряда Soropodoidea. Образование максиллярного фильтрационного аппарата освободило последующие конечности от фильтрационной функции, и они взяли на себя основную локомоторную функцию. Торакальный локомоторный аппарат копепод никак не связан с пищедобывательной функцией. Перемещение рачка при фильтрации обеспечивается, как мы видели, вращательными движениями второй пары антенн. Торакальный же локомоторный аппарат во время фильтрации не функционирует. Особенности функционирования МФА копепод определили более глубокий характер дифференциации конечностей, входящих в его состав. Эти особенности, как мы видели, связаны с разделением функций максилл и конечностей ротового отдела, исполнение которых тре-

бовало большей независимости и в то же время большей согласованности в работе конечностей при захвате, обработке и поглощении пищи. Это приводило к поглощению грудных сегментов головным функциональным комплексом, вплоть до слияния сегментов. В связи с этим у копепод сформировалась своеобразная тагма, которую называют синцефалоном.

Таким образом, и у копепод процесс образования грудной тагмы происходил также и без влияния пищедобывательной функции. Развитие локомоторных конечностей на сегментах грудного отдела привело к образованию безногого абдомена.

Абдоминальная тагма

Что касается брюшка ракообразных, то эта тагма обособляется скорее автоматически после образования задней границы грудной тагмы. Сегменты, не вошедшие в состав торакального функционального комплекса, образуют абдомен [Беклемишев, 1964]. Кроме малакострака, мы больше не знаем случаев использования конечностей абдоминальной тагмы для локомоции. Конхострака и нотострака не являются исключением. Первые потому, что их постгениальные сегменты могут лишь условно рассматриваться как абдомен, вторые потому, что у них аналогичные сегменты связаны более с дыханием, чем с локомоцией.

Если не считать случаев использования абдоминальных конечностей для создания пищепринносящего тока у вторичных фильтраторов (амфиподы, изоподы), то у высших ракообразных образование абдомена не связано с пищедобыванием. Но это относится только к первичным фильтраторам.

В тех же случаях, когда брюшко принимает участие в завершении ковшевидности (*Cladocera*, *Ostracoda*), можно также говорить о его связи с пищедобывательной функцией. Но можно ли в данном случае говорить о брюшке. Во многих случаях сегменты абдомена утрачивают конечности. С этим связаны различия в величине сегментов абдомена у ракообразных, имеющих локомоторные конечности и соответствующую мускулатуру и лишенных их. Абдомен, лишенный конечностей, берет на себя функцию стабилизатора и руля, облегчающего маневренность при плавании.

В этом отношении представляют интерес абдоминальные тагмы копепод и филокарид. У копепод последние торакальные сегменты с утратой конечностей приобрели форму абдоминальных. У филокарид первые четыре сегмента абдомена, несущих гребные конечности, по своим размерам не уступают грудным сегментам, в результате чего эта часть абдомена является как бы естественным продолжением грудного отдела, в то время как остальные сегменты имеют вид типичных абдоминальных сегментов низших раков, так что создается впечатление присутствия еще одной тагмы. Рассмотренные процессы тагматизации тела ракообразных разрешают более обоснованно перейти к обсуждению и сравнительному анализу общих планов строения главных групп ракообразных на функциональной основе. Кроме того, анализ схемы связей между основными типами пищедобывательных аппаратов на рис. 54 и в табл. 3 позволяет перейти к обсуждению процессов тагматизации и планов строения трилобитообразных на основе рассмотренных закономерностей.

ГЛАВА IV

ПЛАНЫ СТРОЕНИЯ РАКООБРАЗНЫХ В СВЯЗИ С ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИЕЙ

Планы строения главных групп ракообразных

Так как состав и положение границ тагм и отделов более низкого ранга, чем тагмы, в главных группах ракообразных варьируют довольно сильно, то в определениях плана строения всегда присутствует определенная доля субъективизма. Поскольку две основные тагмы — головной функциональный комплекс и грудной отдел — формируются, как мы видели, в первую очередь под влиянием пищедобывательной функции, естественно, что и общий план строения ракообразных является в большой степени производным от этой функции. Поэтому однозначное толкование плана строения возможно лишь на функциональной основе. С этих позиций и рассматриваются в дальнейшем планы строения главных групп ракообразных. Таким образом, в теле ракообразных я выделяю три тагмы: головной функциональный комплекс, грудной функциональный комплекс и абдомен.

Графически план строения ракообразного может быть представлен морфофункциональной схемой (МФС), отображающей его конструктивно морфологические и функциональные особенности. В основу этих схем положены МФС пищедобывательных аппаратов, дополненные по другим аппаратам и функциям. Из них наиболее значимым для отображения на схеме плана строения является локомоторный аппарат.

Поскольку основные конструктивные элементы плана строения ракообразных, имеющие отношение к головному и грудному функциональным комплексам, были рассмотрены мною ранее, а описание других конструктивных элементов, например образующих локомоторный аппарат, можно найти в любом руководстве по зоологии, в данном разделе я ограничусь лишь кратким описанием упрощенных МФС общего плана строения. При построении последних я использовал, помимо, вышеупомянутых в работе, следующие источники: [Calman, 1917; Cannon, 1931; Walcott, 1931; Gurney and Lebour, 1940; Störmer, 1949; Manton, 1977; Whittington, 1957; Новожилов, 1960; Siewing, 1956; 1978; Fryer, 1968; Bergstrom, 1969, 1973; Barthel, 1974; Hessler and Newman, 1975; Briggs, 1976; Dahl, 1977], а также, если это было необходимо, результаты собственного морфофункционального анализа.

В настоящей работе я не обсуждаю планы строения ракообразных, специализация которых пошла в направлении скрытого образа жизни, паразитизма, а также целой группы ракообразных, которые перешли к “сидячему” образу жизни, так как эти направления связаны со снижением уровня организации и упрощением плана строения.

План строения ракообразных, обладающих СМФА

Обладатели СМФА и его производными по грасперной функции являются Eucarida. Общепринято считать, что голова эукарид состоит из одного протоцефалона (protocephalon), поскольку он подвижно сочленен со следующим сегментом — мандибулярным. Все челюстные и грудные сегменты сливаются между собой, образуя особую тагму, которую называют челюстегрудью (gnathothorax). Следующая тагма — абдомен. Это деление основано на общепринятом критерии слияния сегментов. Как я уже говорил ранее, мой подход основан на критерии идиосегментации, отражающем морфофункциональные аспекты процесса тагматизации.

Поэтому в составе тела эукарид я различаю: головной функциональный комплекс (суперцефалон), состоящий из девяти сегментов и четырех отделов; торакс, включающий пять сегментов, и абдомен, в составе которого шесть сегментов (рис. 60). Седьмой абдоминальный сегмент обнаруживается в онтогенезе некоторых эвфаузиид. У остальных он утрачен и в онтогенезе, как принято считать, в результате его слияния с шестым сегментом. Таким образом, общее число сегментов в теле эукарид равно 21, включая условные сегменты первой пары антенн и парагнат. На морфофункциональных схемах последний абдоминальный сегмент не показан, и за эталон принят набор из 20 сегментов. Границы тела (верхняя и нижняя) на всех рисунках, изображающих планы строения, включают только 20 сегментов.

Первые три отдела суперцефалона (сенсорный, ротовой и максиллярный) с морфологической и функциональной точек зрения являются аналогами у всех эукарид. Что касается четвертого, супермаксиллярного отдела, то, как мы видели, у большинства эвфаузиид,

Условные обозначения конструктивных элементов к морфофункциональным схемам

	Протоцефалон, две пары антенн и верхняя губа
	Вторая пара антенн с локомоторной функцией
	Вторая пара антенн с гидрокинетической функцией
	Мандибулы
	Парагнаты
	Максиллы или их гомологи
	Максиллы с фильтрационной функцией
	Максиллипеды или их гомологи
	Максиллы с фильтрационной функцией
	Гидрокинетическая функция
	Фильтрационная функция
	Грасперная функция конечности
	Грасперная клешненоносная конечность
	Локомоторная (ходильная) функция конечностей
	Локомоторная (плавательная) функция конечности
	Листовидная полифункциональная конечность
	Стеноподиальная полифункциональная конечность
	Грасперная функция гнатобаз
	Редуцированные конечности
	Безногие сегменты
	Крылья
	Жабры
	Параподии
	Ротовое отверстие
	Уроподы
	Уроподы прыгательные
	Тельсон с фуркой
	Постабдомен
	Анальная лопасть
	Хвостовая игла

Серым цветом на схемах закрашены +сегменты

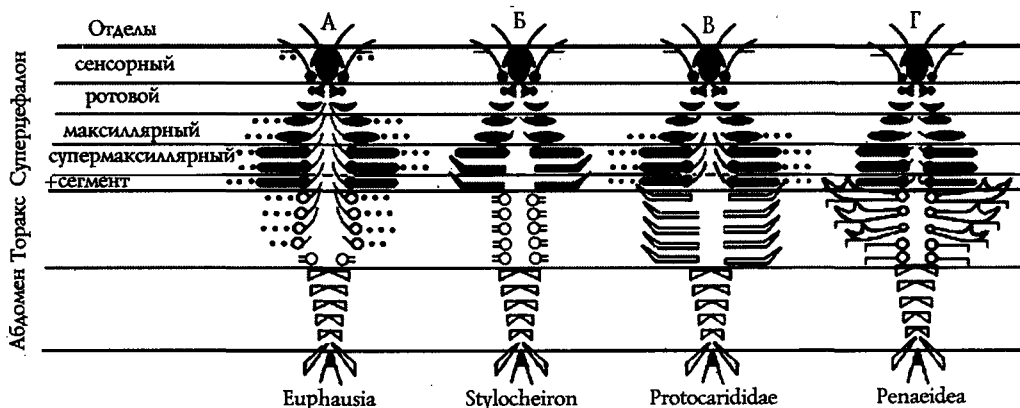


Рис. 60. Планы строения некоторых Eucarida:
А, Б — Euphausiacea; В, Г — Decapoda

и прокаринид, он связан с фильтрационной функцией, а у большинства остальных декапод — с функцией предварительной обработки пищи и подачи ее максиллярному отделу. Фильтрация у пелагических декапод носит факультативный характер, и фильтрационная функция максиллипед слабо развита (исключение — некоторые сергестиды).

У хищных эвфаузиид супермаксиллярный отдел осуществляет функцию захвата (цефалический тип грасперного аппарата). У декапод данный тип встречается крайне редко. Только некоторые представители *Palinura* осуществляют захват с помощью ротового нолуса, который образуется и за счет супермаксиллярного отдела. В целом же для декапод характерен торакальный тип грасперного аппарата, когда захват проводится одной или несколькими парами передних торакопод. Поэтому следующие за суперцефалом пять сегментов я отношу к тораксу.

Торакс эукаринид так или иначе связан с пищедобывательной функцией (см. рис. 60). У эвфаузиид конечности торакального отдела выполняют фильтрационную функцию. У хищных форм передние две пары могут участвовать в захвате как вспомогательные грасперные конечности, остальные в той или иной степени подвергаются редукции. Редукция последних пар торакальных конечностей характерна также и для эвфаузиид фильтраторов.

Прокариниды используют все конечности торакального отдела для захвата (см. рис. 60, В), но одновременно, если судить по вооружению, они играют вспомогательную роль при фильтрации. Однако настоящее фильтрационное вооружение на них отсутствует. Сергестиды используют две-три передние пары для захвата. Остальные в сильной степени подвержены редукции.

У подавляющего большинства декапод одна-две, реже более пар передних конечностей торакса являются грасперными (см. рис. 60, Г) и имеют клешни. Остальные (три или четыре пары) используются для локомоции, являясь ходильными ногами. Поэтому у декапод в составе торакса можно выделить два отдела — грасперный и локомоторный. В некоторых случаях и грасперные клешненоносные конечности используются для локомоции или опоры.

У эвфаузиид и декапод из *Macrura* (*Natantia* и *Reptantia*) abdomen хорошо развит и несет пять пар плавательных конечностей и уроподы. В совокупности они образуют плавательный локомоторный аппарат. У остальных декапод (*Anomura* и *Brachyura*) абдоминальные конечности утратили локомоторную функцию и могут быть, в той или иной степени, редуцированы, а сам abdomen обычно подогнут на вентральную сторону.

Благодаря короткому, монолитному телу, четырем парам бегательных конечностей и клешням крабы обладают высокой степенью подвижности и наиболее сложным комплексом движений [Беклемишев, 1964].

Планы строения ракообразных с МФА

К ракообразным с МФА и производными от него грасперными аппаратами я отношу представителей надотрядов *Synsacarida*, *Peracarida* и *Horplocarida*, а также представителей подкласса *Copepodoidea*.

Среди *Synsacarida* только представители отряда *Anaspidacea* обладают МФА и ведут открытый образ жизни. Однако и у них преобладающий тип питания грасперный. Захват осуществляется с помощью максиллярного отдела, и основная функция принадлежит

максиллипеде (цефалический тип грасперного аппарата). Остальные отряды *Bathynellacea* и *Stygocaridacea* обитают в интерстициали и обладают грасперным типом питания. Захват осуществляется с помощью конечностей максиллярного отдела. Головной функциональный комплекс синкарид — псевдоцефалон.

Торакальный отдел *Synsacarida* состоит из семи сегментов, конечности которых приспособлены для хождения. У *Bathynellacea* конечности последнего сегмента преобразованы в копулятивный орган.

Абдомен состоит из шести сегментов (у ископаемых форм имеется семь сегментов), конечности которых связаны с локомоцией, но у *Bathynellacea* и *Stygocaridacea* плеоподы частично или полностью редуцированы. Считается, что утрата плеопод в этих отрядах связана с неотенией [Serban 1972; Schminke, 1973]. Характерной особенностью *Synsacarida* является отсутствие карапакса, Зивинг [Siewing, 1963, цит. по: Заренков, 1982] считает этот признак вторичным.

Среди *Peracarida* максиллярным фильтрационным аппаратом обладают представители отряда *Mysidacea*. Головной функциональный комплекс — псевдоцефалон. У всех мизид в той или иной степени развита способность к захвату (рис. 61). Захват осуществляется с помощью торакопод (торакальный тип грасперного аппарата).

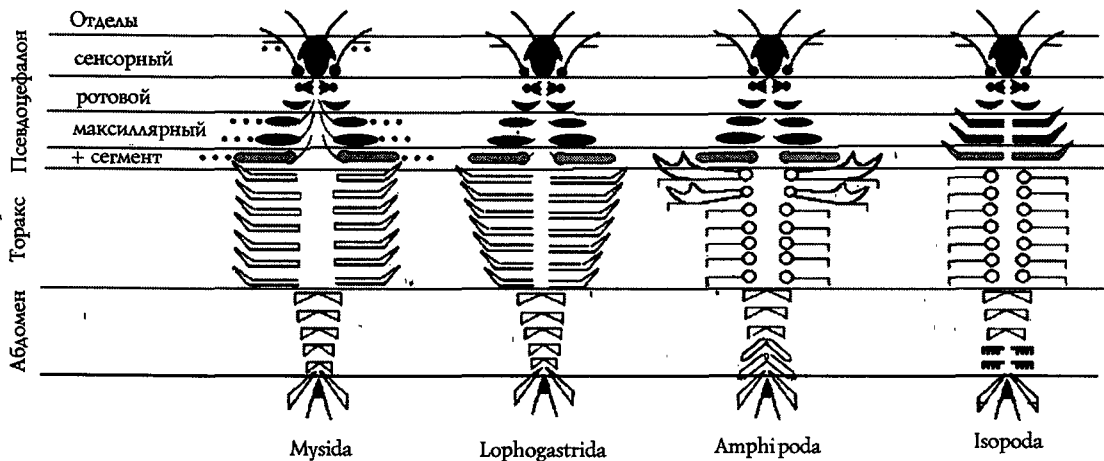


Рис. 61. Планы строения некоторых *Peracarida*

Представители всех остальных отрядов *Peracarida* являются грасперами. Грасперный аппарат цефалического или торакального типа (рис. 61). Головной функциональный комплекс — псевдоцефалон — формируется на основе МФА. Но элементы фильтрационного и гидрокинетического механизмов утрачиваются или меняют функции.

Торакас состоит из семи сегментов. Конечности торакальных сегментов могут быть приспособлены для выполнения самых различных функций. Наиболее часто они образуют ходильный локомоторный аппарат. Передние одна или несколько пар могут быть приспособлены для захвата.

Абдомен шестисегментный, седьмой сегмент утрачен. Часто последние несколько сегментов сливаются, образуя плеотельсон. Основные функции абдоминальных конечностей — локомоторная, плавательная, дыхательная. В отрядах *Speleogriphacea*, *Thermosbaeacea* абдоминальные конечности частично или полностью редуцированы. У *Cumacea* абдоминальные конечности отсутствуют у самок, но развиты у самцов. В остальных отрядах утрата абдоминальных конечностей явление более редкое.

За исключением *Isopoda* и *Amphipoda* имеется карапакс, который прикрывает голову и переднюю или большую часть торакса, срастаясь с несколькими (не более четырех) сегментами.

Из подкласса *Copepodoidea* я рассматриваю только отряд *Copepoda*. Остальные четыре отряда сильно специализированы. Копеподы-фильтраторы имеют типичный МФА. Соответственно головной функциональный комплекс копепод — псевдоцефалон. Производные от МФА грасперы имеют всегда цефалический тип грасперного аппарата (рис. 62).

Торакас пятичленистый. Грудные сегменты несут двуветвистые плавательные конечности. Абдомен четырехсегментный, лишен конечностей. Общее число сегментов равно 16.

Бентосные копеподы — гарпактициды — используют для передвижения по субстрату вторую пару антенн и обе ветви первой пары торакопод. Таким образом, их ходильный,

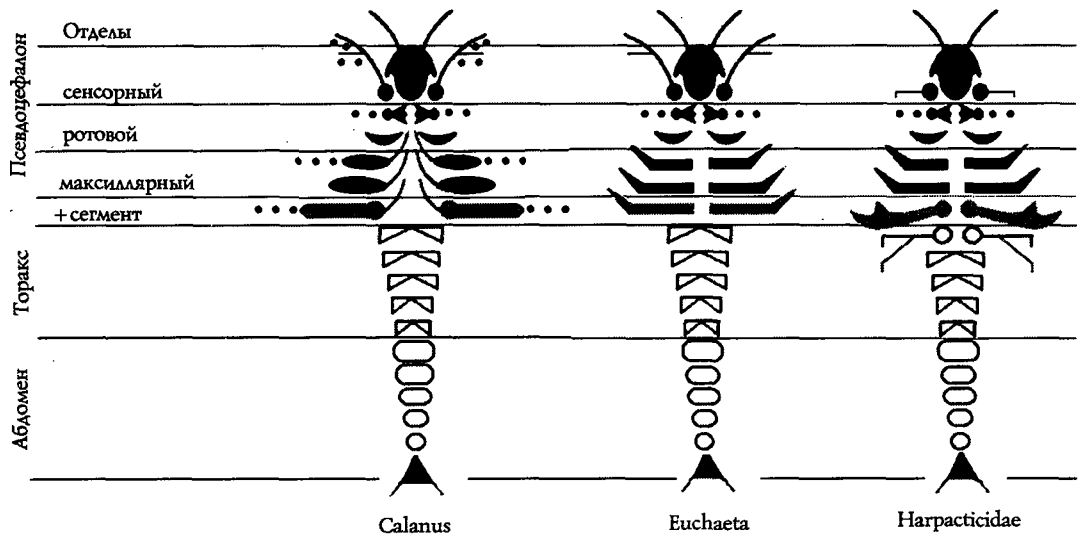


Рис. 62. Планы строения некоторых Copepoda

если так можно выразиться, локомоторный аппарат, имея в своем составе только две пары конечностей, приобретает шестиногость (см. рис. 62). Остальные грудные конечности представлены двуветвистыми плавательными ножками.

План строения ракообразных с ТФА

К ракообразным с ТФА относятся рассмотренные выше представители подкласса Cephalocarida, подкласса Branchiopoda и представители надотряда Phyllocarida из подкласса Malacostraca.

Головной функциональный комплекс — цефалон, состоящий из пяти сегментов (рис. 63).

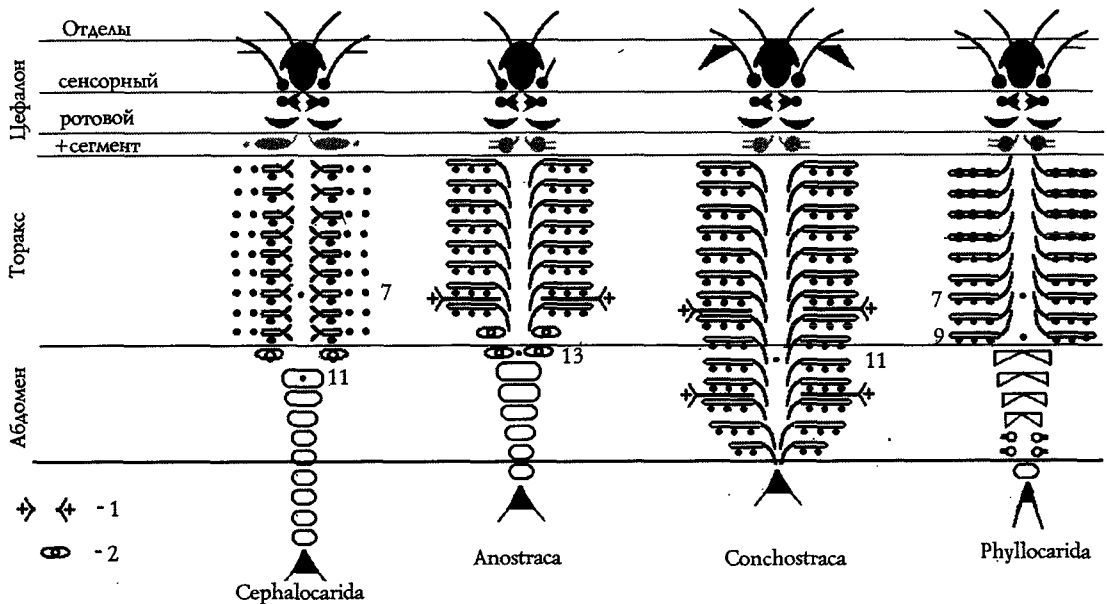


Рис. 63. Планы строения некоторых Entomostraca и Phyllocarida:
1 — действительное число сегментов тагмы больше, чем на схеме; 2 — гоноподии

Число торакальных сегментов у представителей этих групп сильно варьирует, различаясь внутри отрядов и семейств. Конечности торакальных сегментов всегда участвуют в образовании пищедобывательного аппарата. У большинства форм это фильтрационный аппарат. Чистая грасперная функция конечностей торакального отдела известна лишь для хищных кладоцер.

Cephalocarida в составе торакса имеют девять сегментов. Конечности последнего сегмента частично редуцированы и представлены гоноподиями. Абдомен лишен конечностей и состоит из десяти сегментов (см. рис. 63). Общее число сегментов равно 24.

Жаброноги из отряда *Anostraca* имеют в составе торакса 13, 19 или 21 сегмент и соответствующее число пар конечностей (две последние пары представлены гоноподиями). Абдомен лишен конечностей, шестисегментный (см. рис. 63).

Notostraca в составе грудного отдела имеют 11 сегментов, несущих полифункциональные конечности. На одиннадцатом сегменте располагается половое отверстие. Все постгенитальные сегменты, числом от 16 до 20, несут по несколько пар конечностей (от 2 до 16 на каждом сегменте). Следующие за полиподиальными сегменты числом от 4 до 15, безногие и принадлежат абдомену (рис. 64).

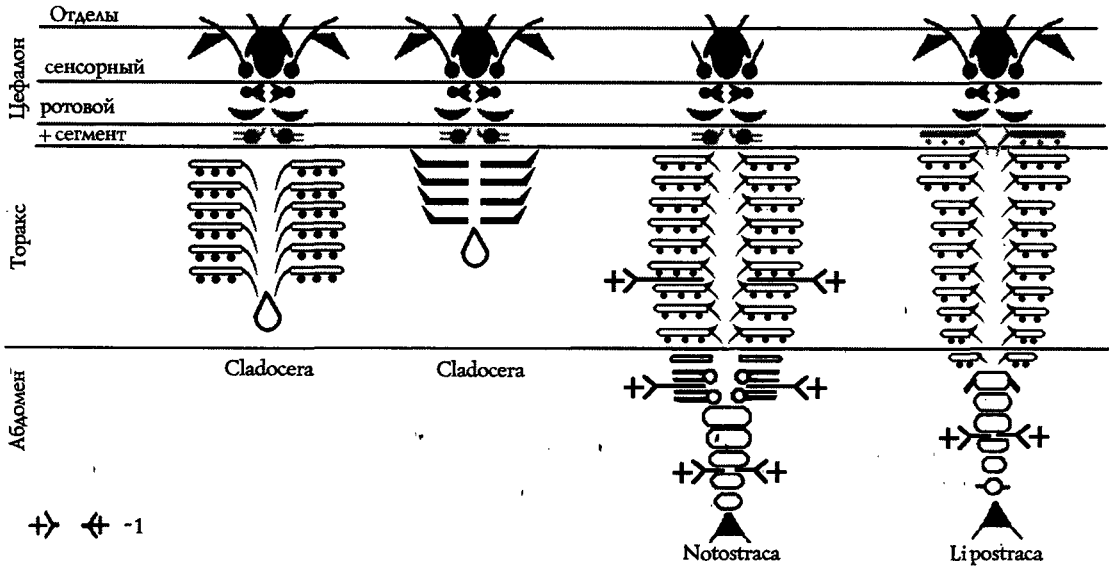


Рис. 64. Планы строения некоторых Entomostraca:
1 — действительное число сегментов тагмы больше, чем на схеме

В составе туловища *Conchostraca* имеется от 11 до 32 пар сегментов, несущих полифункциональные конечности. Половое отверстие располагается на одиннадцатом сегменте, однако постгенитальные сегменты несут такие же по строению конечности, как и прегенитальные. Деление на торакс и абдомен не выражено (см. рис. 63).

В составе торакального отдела *Cladocera* имеется от четырех до шести сегментов. Безногие сегменты брюшка слиты между собой (см. рис. 64).

У хищных представителей кладоцер конечности утрачивают листовидность и приобретают стеноподиальный вид. Грасперный аппарат кладоцер торакального типа. С развитием хищничества связана, очевидно, редукция раковины.

При построении морфофункциональной схемы плана строения филокарид возникают те же трудности, что и при определении типа фильтрационного аппарата. Филокариды прочно заняли место среди представителей подкласса малакострака. По современным представлениям филокариды, как и другие высшие раки, имеют в составе головного отдела четыре сегмента (A_2 , Md , Mx_1 , Mx_2), восемь грудных и шесть-семь брюшных.

Как мы видели, пищедобывательный аппарат филокарид относится к торакальным фильтрационным аппаратам. В аппаратах этого типа различия между максиллами и торакоподами возникают по двум причинам: вследствие редукции первых и некоторой специализации. Специализация связана, главным образом с усилением функции передачи пищи ротовому отделу из "брюшного желобка". Но поскольку передача пищи является главной функцией "брюшного желобка", функциональных различий между максиллами и следующими за ними торакоподами нет. В конструктивном отношении максиллы являются элементами "брюшного желобка". Точно так же сам "брюшной желобок" является конструктивным элементом фильтрационной камеры.

Первая пара максилл филокарид полностью утратила экзоподит, а эндоподит приобрел форму длинного щупика и служит для очищения полости раковины. У *Nebaliopsis tyrica* редуцирован и эндоподит. Вторая пара максилл отличается от остальных торакопод только наличием эндитов на протоподите. Если учесть, что для низших раков характерно

присутствие эндитов на всех торакоподах, то мы не имеем основания для выделения у филлокарид максиллярного отдела и включения его в головной функциональный комплекс. Поэтому у филлокарид головной функциональный комплекс не более чем цефалон низших ракообразных. Грудная тагма филлокарид, таким образом, включает девять сегментов. Абдомен филлокарид содержит семь сегментов. Первые четыре несут двуветвистые гребные конечности, конечности двух следующих сегментов рудиментарны, седьмой сегмент не имеет конечностей.

Головной функциональный комплекс *Lipostaca* (см. рис. 64) безусловно цефалон, но, в отличие от других низших ракообразных, конечности +сегмента ничем не отличаются от следующих за ним конечностей. Поэтому он является идиосегментом по положению — ближайшим к ротовому отделу сегментом, и его конечности функционально связаны с этим отделом. Вот почему я не включаю его в состав грудной тагмы, которая содержит, таким образом, 10 сегментов. Абдомен состоит из восьми сегментов, первый из которых несет гоноподии, а последний — рудименты конечностей.

План строения остракод

Весьма своеобразен план строения представителей подкласса *Ostracoda* (рис. 65, 66). По В.Н. Беклемишеву [1964], остракодам свойственна крайняя степень олигомеризации. Возможно, в связи с этим, а также тем, что они встречаются в самых разнообразных биотопах, вплоть до наземного, обитая в лесной подстилке тропических лесов, конечности остракод скорее полифункциональны, чем специализированы. Все конечности стеноподиального типа.

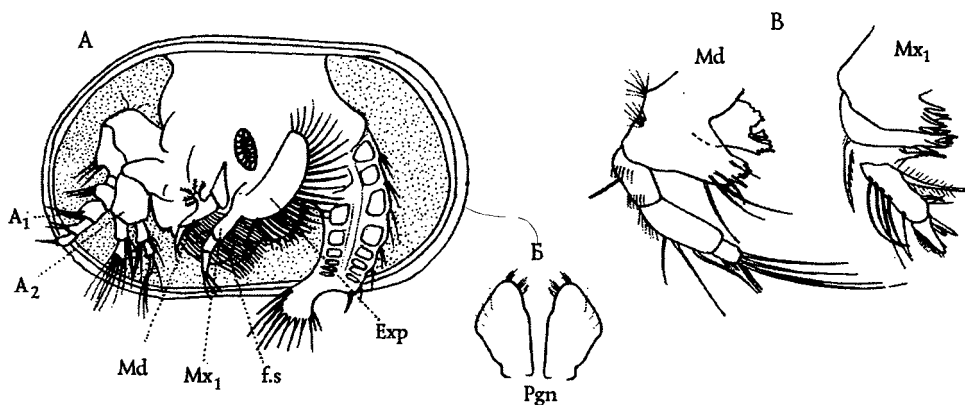


Рис. 65. Строение острагоды фильтратора (А) *Cytherella abissorum* [Howe et al. по: Заренков, 1982]; парагнаты (Б): *Conchaecia* sp. (ориг.), мандибула и максилла (В) хищной острагоды [Muller, 1899].

A_{1,2} — антенны; Md — мандибулы; Mx — максиллы; Exp — экзоподит; Pgn — парагнаты; fs — фильтрационные щетинки

Первая пара антенн в зависимости от образа жизни может выполнять наряду с сенсорной и локомоторную функции (плавание или ползание). Вторая пара антенн может выполнять самые разнообразные функции: плавания, ползания, захвата и манипуляций, закрепления на субстрате с помощью паутиной железы. Характер специализации определяется по вооружению, но недостаточно четко.

Головной функциональный комплекс остракод представляется как цефалон и соответствует таковому низших раков. У остракод, как и у всех ракообразных, имеются парагнаты, которые служат завершением ротового отдела. Первая пара максилл дифференцирована и представляет +сегмент. Но при определении основного типа пищедобывательного аппарата я оказался в большом затруднении. Фильтрационный аппарат отличается от ТФА тем, что в его образовании принимают участие только две пары конечностей: мандибулы и первая пара максилл (см. рис. 65). У других низших раков мандибулы не принимают участия в фильтра-

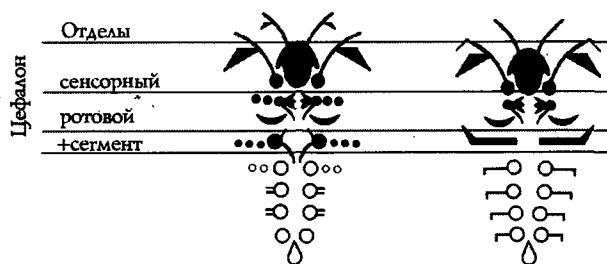


Рис. 66. Планы строения остракод фильтратора и граспера

ции. У остракод-грасперов мандибулы по строению и вооружению весьма сходны с первой парой максилл. Это наводит на мысль, что первичным способом питания остракод был грасперный и фильтрационный аппарат фильтраторов из остракод вторичен.

Считается что остракоды имеют одну пару максилл, но допускается, что первая пара торакопод является второй парой максилл [Заренков, 1982]. В.Н. Беклемишев [1964] присоединяется к тем авторам, которые считают второй парой максилл первую торакоподу. Традиционно границу между головным отделом и туловищем проводят за конечностью, гомологичной второй паре максилл. При таком делении в торакальном отделе остракод не более трех сегментов и соответствующее число пар торакальных конечностей. У представителей рода *Polysora* торакоподы редуцированы. Число абдоминальных сегментов, как и у *Cladosega*, определить невозможно. Границу между головным и торакальным отделом, как и у других низших раков, я провожу сразу за парагнатами. Таким образом, торакальный отдел остракод, по моему счету, имеет четыре пары конечностей без +сегмента.

Остракоды имеют две основные личиночные стадии: науплиуса и метанауплиуса. Вторая пара антенн и мандибулы науплиуса остракод одноветвисты и приобретают вторую ветвь на стадии метанауплиуса. По всей видимости, утрата внешней ветви постантеннулярными конечностями связана с бентическим образом жизни. А план строения этих личиночных стадий соответствует планам строения аналогичных личинок других ракообразных.

Планы строения основных личиночных стадий

За основную личиночную стадию я принимаю серию стадий, во время развития которых так происходит смены основного типа пищедобывательного аппарата. У ракообразных таких стадий не более четырех.

Первая основная личиночная стадия — науплиус — характерна для большинства ракообразных, развитие которых протекает с метаморфозом. Обычно развитие науплиуса проходит в шесть стадий. Первые три стадии — ортонауплиус — имеют три пары конечностей и несегментированное тело (рис. 67, А). Стадии ортонауплиуса различаются между собой степенью вооружения конечностей. Первые две стадии не питаются. На третьей стадии начинает функционировать гнатобазический пищедобывательный аппарат, основу которого составляют, как мы видели, вторая пара антенн и мандибулы. Две следующие стадии, которые обычно называют метанауплиальными, отличаются от ортонауплиуса сегментированным телом, но имеют тот же тип пищедобывательного аппарата, ГнПА. Согласно определению, данная серия (пять стадий) личинок представляет первую стадию развития (см. рис. 67, А). Для обозначения ее я использую привычный термин "науплиус".

Следующая за науплиальной стадией, метанауплиальная, также характерна для всех ракообразных, особенно низших (см. рис. 67, Б). На этой стадии у личинки появляются одна-две пары функционирующих постмандибулярных конечностей. Происходит закладка остальных конечностей, которые начинают функционировать в составе ТФА. Увеличивается общее число безногих сегментов. У копепод метанауплиус сразу переходит в копеподитную стадию. У цефалокарид и филопод происходит дальнейшее увеличение числа конечностей в ТФА. Некоторое время личиночный ТФА функционирует совместно с личиночным ГнПА. Сандерс считает, что личиночная стадия метанауплиус заканчивает

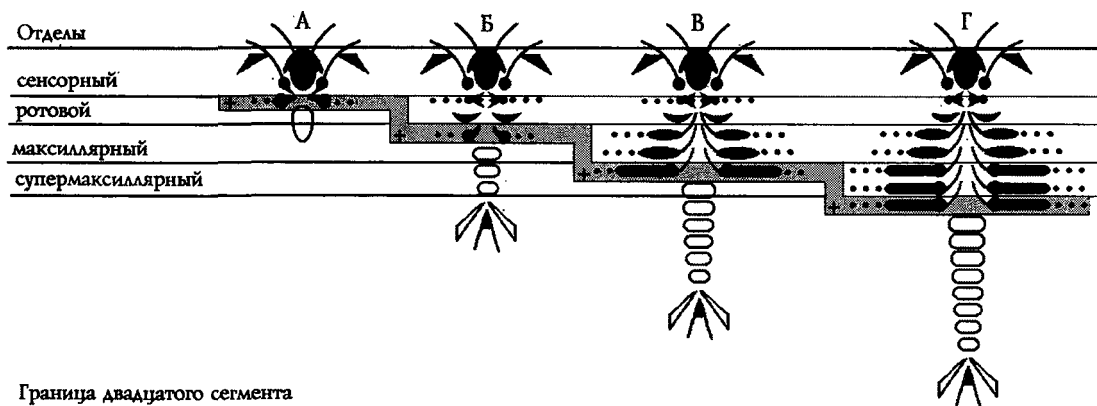


Рис. 67. Планы строения основных личиночных стадий:

А — науплиус; Б — метанауплиус; В — ранняя зоэа, калиптопис; Г — поздняя зоэа, вторая фурцилия. Серая линия обозначает смещение +сегмента от одной стадии к другой

свое развитие после отключения ГнПА. В это время цефалокариды имеют четыре пары грудных конечностей, не считая максилл. Следующая стадия уже ювенильная. План строения личинки на этой стадии идентичен таковому взрослых раков. У филлопод отключение ГнПА и переход к питанию с помощью ТФА происходит, когда в составе последнего имеется четыре — шесть пар конечностей. Личинки с большим числом уже относятся к ювенильным стадиям.

Следующая основная личиночная стадия имеется у копепод и представителей вышших ракообразных (см. рис. 67,В). У копепод это копеподит, у эвфаузиид — калиптопис; у декапод — ранняя зоза. Все три личинки обладают личиночным МФА. У копепод на копеподитной стадии метаморфоз заканчивается. Рачки на этой стадии приобретают план строения и облик взрослого ракообразного. Личинки же декапод и эвфаузиид достигают этого лишь после следующей (четвертой) основной личиночной стадии, на которой они приобретают СМФА (см. рис. 67,Г).

Как видно из табл. 5, в онтогенезе ракообразных, имеющих больше одной основной личиночной стадии, повторяются все предыдущие основные стадии, при этом наблюдается последовательная смена основных типов пищедобывательных аппаратов по соответствующей схеме связи между ними:

$$\text{ГнПА} \rightarrow \text{ТФА} \rightarrow \text{МФА} \rightarrow \text{СМФА}.$$

Соответственно меняется и план строения личинок (см. рис. 67).

Каждая основная стадия представлена несколькими стадиями, во время развития которых изменения основного типа ПА и плана строения личинки не происходит.

Таблица 5

Основные личиночные стадии ракообразных с различным типом пищедобывательного аппарата

Тип ФА	Cephalocarida, Phyllopoda	Copepodoidea	Euphausiida, Decapoda
СМФА	—	—	Фурцилия Поздняя зоза
МФА	—	Копеподит	Калиптопис Ранняя зоза
ТФА	Метанауплиус	Метанауплиус	Метанауплиус
ГнПА	Науплиус	Науплиус	Науплиус

Изменения внутри этих стадий носят количественный характер. Меняется число конечностей, степень вооружения, количество безногих сегментов и т.п. На рис. 67 показан план строения личинок на первой из таких стадий. Интересно, что набор конечностей и число несущих их сегментов у таких личинок выражаются формулой головного функционального комплекса ракообразного, имеющего тот же тип пищедобывательного аппарата, что и личинка (ср. рис. 67 и табл. 3). А переход одного типа пищеварительного аппарата личинки к другому сопровождается увеличением числа сегментов, несущих функционирующие конечности, на два. То есть мы сталкиваемся с той же закономерностью, которая имеет место при переходе от одного головного функционального комплекса к другому. Остальные сегменты тела личинки лишены конечностей или несут зачатки последних. Только личинки копепод на первой копеподитной стадии (третья основная) имеют на две пары конечностей больше, чем соответствующий им головной функциональный комплекс. Они специализированы по локомоторной функции.

ГЛАВА V

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И СИСТЕМА РАКООБРАЗНЫХ

Основные жизненные формы ракообразных

Если основные конструктивные блоки, определяющие общий план строения ракообразных, изменяются в результате морфологических перестроек основного типа пищеводобывательного аппарата, то в становлении конструктивно-морфологических особенностей представителей таксонов, находящихся на одном уровне организации, ведущая роль принадлежит процессам, связанным с освоением различных адаптивных зон (включая и источники пищи). Освоение этих зон приводит к образованию жизненных форм. В настоящее время проблема жизненных форм усиленно разрабатывается для разных групп беспозвоночных [Петипа, 1967; Кривоуцкой, 1967; Шарова, 1973, 1981; Буруковский, 1981; Алеев, 1980, 1986; Алеев, Бурдак, 1984; Свешников, 1982а, б; Свешников, Кантор, 1985; Несис, 1985; Свешников, Алигаджиев, 1986; Виноградов, 1988; Вигман, 1987; Исапов, 1992].

Подробный анализ и обзор различных концепций и понятия “жизненные формы” (экоморфы) можно найти у Ю.Г. Алеева [1980]. Он считает, что “жизненная форма — целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющая общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа”. В формулировке В.А. Свешникова: “Жизненная форма — это сходная морфоэкологическая организация (габитус) группы организмов на любой фазе жизненного цикла, независимая от степени родства, отражающая характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме и возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора” [Свешников, 1985].

Несмотря на некоторые нюансы, из обеих формулировок следует, что в самом общем виде под жизненной формой подразумевается адаптивный морфологический тип. Так как адаптации происходят по многим факторам, при выделении жизненных форм может быть использован любой критерий. Так, Бернард при выделении экоморф использовал приуроченность к определенной зоне океана, наличие жировых включений и глаз, способ питания [Barnard, 1962]. О.Е. Каменская, [1984] при экологической классификации глубоководных амфипод выделяет экоморфы, учитывая образ жизни, местообитание, способность к локомоции, род пищи и способ ее захвата. При этом, как и Бернард, критериями, связанными с пищеводобывательной функцией О.Е. Каменская пользуется в последнюю очередь.

Возможно, что в каждом конкретном случае любой критерий может играть ведущую роль при выделении жизненных форм, однако в историческом аспекте должна соблюдаться соответствующая иерархия признаков, по которым ведется определение. Как считают Ю.Г. Алеев и В.Д. Бурдак [1984], существует иерархия адаптаций, которая и определяет иерархию жизненных форм. В частности, при выделении жизненных форм высшего ранга наибольшее значение имеют особенности общей организации процессов метаболизма и особенности питания. На этих критериях они и строят свою экоморфологическую систему организмов [Алеев, Бурдак, 1974]. Как мы видели, при формировании планов строения ракообразных ведущая роль принадлежит пищеводобывательной функции. В связи с этим основным критерием при выделении жизненных форм я также взял пищеводобывательную функцию.

Пищевые ресурсы в морских экосистемах представлены тремя основными категориями:

- взвешенными в воде мелкими пищевыми объектами (фитобактериопланктоном, детритом и т.д.);
- пищевыми объектами, депонированными на дне или в толще грунта в виде детрита;
- животными жертвами, обитающими как в пелагиали, так и бентали. В этой же категории находятся макрофиты [Кузнецов, 1980; Соколова, 1976].

В соответствии с источниками пищи и способом питания все ракообразные могут быть разделены на три большие группы: фильтраторов, грасперов и группу ракообразных, у которых оба способа более или менее равноправны. Как мы видели (гл. IV) основной тип пищеводобывательного аппарата определяет общий план строения основных групп ракообразных.

Вторым по значимости критерием можно взять образ жизни. По образу жизни всех ракообразных можно разбить на пять групп: пелагических, пелаго-бентосных, бентосных, амфибиальных и наземных в соответствии с основными биотопами. Образ жизни в соответствии с биотопами в большой степени определяет габитуальные признаки и способы передвижения ракообразных, впрочем, как и других членистоногих. В связи с этим в иерархии признаков, определяющих план строения членистоногих, признаки, связанные со строением локомоторного аппарата, являются подчиненными по отношению к признакам пищеводобывательных аппаратов. Перемещения животных связаны прежде всего с поиском и захватом пищи. Ракообразные, ведущие прикрепленный образ жизни, во взрослом состоянии могут вообще утратить локомоторный аппарат.

Среди пелагических и пелаго-бентосных ракообразных имеются представители всех трех жизненных форм, выделенных по способу питания. Представители остальных групп в основном грасперы. Исключением являются как ракообразные фильтраторы, перешедшие к обитанию на грунте, так и формы, перешедшие к фильтрационному способу питания вторично. Представители этих групп в настоящей работе подробно не рассматриваются. В свою очередь, среди пелагических грасперов есть как организмы, производные от пелагических же фильтраторов, так и перешедшие к пелагическому образу жизни вторично. Представители последней группы рассматриваются попутно.

Как уже было сказано, фильтрационный способ питания ракообразных является первичным по отношению к грасперному, а первичной средой обитания ракообразных считается пелагиаль [Tiegs and Manton, 1958; Беклемишев, 1964]. Из пелагиали ракообразные заселили бенталь и через переходную зону вышли на сушу. Отсюда следует, что жизненные формы могут быть представлены в виде последовательного ряда: 1 — пелагический фильтратор, 2 — пелагический фильтратор и одновременно граспер, 3 — пелагический граспер, 4 — пелаго-бентосный граспер, 5 — бентосный граспер, 6 — амфибиальный граспер и 7 — наземный граспер.

Необходимо отметить, что при выделении жизненных форм одновременно по способу питания и образу жизни в некоторых случаях возникают трудности, связанные с тем, что специализация по образу жизни не всегда сопровождается морфологическими перестройками и происходит в некоторых случаях на основе изменения поведения. Так, филлокариды по типу пищеводобывательного аппарата и по общему плану строения являются настоящими фильтраторами, приспособленными к пелагическому образу жизни [Cannon, 1927]. Однако среди них чисто пелагической формой является лишь один вид — *Nebaliopsis typica* [Cannon, 1949]. Все другие ведут придонный образ жизни, т.е. должны быть отнесены к бенто-пелагической жизненной форме. То же самое можно сказать о цефалокаридах, которые относятся к интерстициальной фауне. Тем не менее они, как и филлокариды, сохраняют план строения пелагических фильтраторов. В таких случаях я отдаю предпочтение плану строения.

Первый член в ряду выделенных жизненных форм — пелагический фильтратор — может быть представлен жизненными формами, различающимися по основному типу пищеводобывательного аппарата (СМФА, МФА, ТФА). Соответственно будут различаться и производные от них формы с грасперным типом пищеводобывательного аппарата. Таким образом, мы получаем три ряда жизненных форм. Разместив их один над другим в соответствии со схемой связи между основными типами пищеводобывательного аппарата, получим двухмерную таблицу (рис. 68).

Основной тип ФА	Основные жизненные формы							
	ПФ	ПФГ	ПГ	ПБФ	ПБГ	БГ	АГ	НГ
СМФА	ПФ	ПФГ	ПГ	ПБФ	ПБГ	БГ	АГ	НГ
МФА	ПФ	ПФГ	ПГ	ПБФ	ПБГ	БГ	АГ	НГ
ТФА	ПФ	ПФГ	ПГ	ПБФ	ПБГ	БГ	АГ	НГ
Личиночный ГнПА	ПФ	ПФГ	ПГ	ПБФ	ПБГ	БГ	АГ	НГ

Рис. 68. Экологическая решетка жизненных форм, различающихся по основному типу пищеводобывательного аппарата и основному биотопу.

ПФ — пелагический фильтратор с грасперной потенцией; ПФГ — пелагический фильтратор и одновременно граспер; ПГ — пелагический граспер; ПБФ — пелаго-бентосный фильтратор; ПБГ — пелаго-бентосный граспер; БГ — бентосный граспер; АГ — амфибиальный граспер; НГ — наземный граспер

Как мы видели, каждый основной тип пищеводобывательного аппарата может быть представлен несколькими модификациями. СМФА, например, имеет две модификации, одна из которых свойственна эвфаузидам, другая — декаподам.

МФА имеет три модификации: копеподную, синкаридную и перакаридную.

ТФА дает пять модификаций. Поскольку мной рассмотрены не все модификации пищеводобывательных аппаратов, то речь идет лишь о тенденции.

Таким образом, на каждом из уровней выделяются соответствующие модификации жизненных форм, которые, в свою очередь, образуют последовательные ряды. Однако большинство модификаций не дает полного ряда, а в некоторых случаях представлены лишь одним членом (например, нотострака).

Обозначим каждый ряд по принадлежности к той или иной группе животных. В результате таблица приобретает трехмерный характер (рис. 69). Изобразим ее в виде трех плоскостей, размещенных одна над другой. В таком виде она будет отображать уровни организации ракообразных в соответствии с основным типом пищеводобывательного аппарата и общим планом строения.

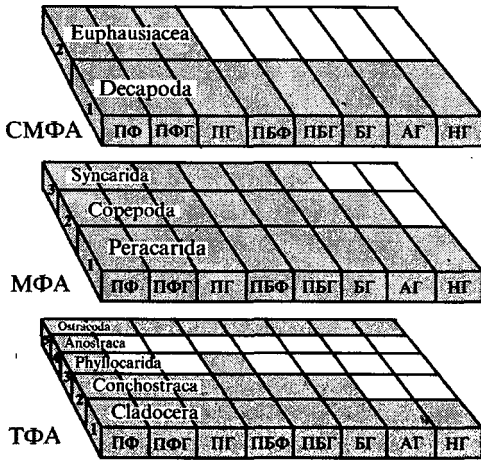


Рис. 69. Трехмерная экологическая решетка жизненных форм, различающихся по основному типу пищеводобывательного аппарата, его модификациям и основным биотопам: заштрихованы ячейки, занятые жизненными формами данной группы ракообразных

Модификации, принадлежащие к одной жизненной форме, например пелагические фильтраторы из мизид и копепод (см. рис. 69), занимают сходные биотопы и используют сходные пищевые ресурсы. Я обозначаю такие формы как изотопные. Изотопные формы образуют изотопные ряды (от пелагических фильтраторов к грасперам. Число изотопных форм (рядов) от верхнего к нижнему уровню возрастает. Изотопные формы, принадлежащие к одной жизненной форме, но разным уровням, я называю аналогичными, например формы того же пелагического фильтратора первого и второго уровня.

Поскольку жизненная форма, по определению, является собой адаптивный морфологический тип, каждая данная в таблице жизненная форма может быть представлена морфофункциональной схемой, отражающей общую конструкцию тела ракообразного — его план строения.

Система ракообразных

Разворачивая первоначальный ряд жизненных форм сначала в двухмерную, а затем в трехмерную таблицу, мы дифференцировали жизненные формы по основному типу (и модификациям) пищеводобывательного аппарата. А так как план строения основного типа ПА и его модификаций в большой степени определяют общий план строения животных с конкретным типом ПА, то понятия “адаптивный морфологический тип” и “общий план строения” приобретают смысл синонимов. Таким образом, удастся связать сравнительно-морфологический ряд, отражающий закономерности морфофункциональных перестроек плана строения от фильтратора к грасперу с экологическим рядом, отражающим последовательность освоения таксоном основных биотопов и пищевых ресурсов.

Кроме того, зная закономерности перехода от одного типа пищеводобывательного аппарата к другому, удастся отследить совершенно определенные закономерности в формировании аналогичных форм (рядов) по вертикали. Но прежде чем перейти к этим закономерностям, представим в таблице жизненные формы в виде их морфофункциональных схем.

Сведение морфофункциональных схем в трехмерной таблице сильно усложняет сравнительный анализ жизненных форм, двухмерная же таблица с совмещением всех изотопных форм в одной ячейке неудобна для чтения. Все же я остановился на двухмерной таблице, но значительно сократил в ней число жизненных форм, оставив лишь наиболее интересные для сравнительного анализа. Предпочтение было отдано изотопным рядам с наибольшим набором форм и изотопным формам пелагических фильтраторов. Группа ПФГ объединена с фильтраторами, ПБГ с бентосными грасперами, амфибиальные грасперы объединены с наземными. Большинство изотопных форм грасперов в таблицу не попали. Это сильно упростило таблицу и в то же время не отразилось на ее информативности.

ТИП ФА	ГРАСПЕРЫ			ФИЛЬТРАТОРЫ										
	СУША	ВЕНТАЛЬ		Г	А	Е	Ж	З	И	К	ПЕЛАГИАЛЬ			
		А	Б								В			
С М Ф А	9 A ₁ A ₂ Md Pgn Mx ₁ Mx ₂ Mxp ₁ Mxp ₂ + Mxp ₃													
М Ф А	7 A ₁ A ₂ Md Pgn Mx ₁ Mx ₂ + Mxp ₁													
Т Ф А	5 A ₁ A ₂ Md Pgn + Mx ₁													

Рис. 70. Периодическая система ракообразных

В соответствии с таблицей (рис. 69), все морфофункциональные схемы размещены в трех горизонтальных рядах (рис. 70), которые рассматриваются как уровни организации. Главным критерием уровня организации служат основной тип пищедобывательного аппарата и строение головного функционального комплекса; характер онтогенеза, особенности развития гетерономной метамерии и некоторые другие признаки. В основу размещения рядов, как уже было сказано, легла схема связей между основными типами пищедобывательных аппаратов.

Слева в таблице (см. рис. 70) показаны основной тип пищедобывательного аппарата, формула головного функционального комплекса и число сегментов в нем. Морфофункциональные схемы каждого уровня размещаются между двумя тонкими линиями, проходящими вверху через условное обозначение акрона и внизу через тельсон. Между линиями размещаются условные обозначения сегментов. Их всего 20, так как за эталон принята морфофункциональная схема плана строения эукарид. Морфофункциональные схемы животных с числом сегментов тела, меньшим 20, изображены с полным набором, большим — изображены с уменьшенным числом сегментов. Толстая штриховая линия обозначает границу головного функционального комплекса и проходит через +сегмент. Хотя каждая морфофункциональная схема, представленная в таблице, соответствует плану строения конкретной группы (групп) животных, принадлежность их к данной жизненной форме в таблице обозначена и дается в тексте.

На верхнем уровне в вертикальных колонках **З, И** размещены две изотопные формы пелагических фильтраторов из эукарид. Первая принадлежит фильтраторам из декапод, вторая — эвфаузидам. Форма пелагического граспера (**Г**) может быть представлена двумя модификациями — с торакальным (сергестиды) и цефалическим (эвфаузида) типом грасперного аппарата. В таблице я даю только одну первую. Форма бентосного граспера (**В, Б**) представлена обеими модификациями. Из них форма **Б**, представляющая морфотип с цефалическим типом грасперного аппарата, является наиболее редкой. К ней относятся прежде всего представители ракообразных, торакоподы которых лишены клешней и которые могут использовать мандибулы для непосредственного захвата. Форма **В** наиболее обычна, к ней принадлежит подавляющее большинство декапод, но в таблице показан лишь морфотип, свойственный *Natantia*, обладающий абдоминальным локомоторным аппаратом. Форма **А** представляет *Reptantia*, ведущих амфибиальный образ жизни, взрослые особи которых освоили наземные биотопы. Для них характерна, как, впрочем, и для многих бентосных *Reptantia* (*Brachyura*, *Anomura*), редукция плавательного локомоторного аппарата.

Формы с МФА и его производными размещаются на среднем уровне. Морфофункциональная схема **З** соответствует плану строения фильтраторов из перакарид (мизиды). Как нетрудно видеть, она является аналогом жизненной формы **З** верхнего ряда. Слева от нее размещаются производные от фильтраторов грасперы **Г-А**. К форме **Г** могут быть отнесены грасперы из мизид же и лафогастриды. Морфофункциональные схемы **В, Б** соответствуют плану строения многих бентосных грасперов из перакарид и синкарид. Обе модификации достаточно обычны. Показаны только амфиподы (**В**) и изоподы (**Б**). Форма **А** представляет наземных (изоподы) и амфибиальных грасперов. Так же, как и у аналогичной ей формы **А** верхнего ряда, плавательный локомоторный аппарат у формы **А** среднего уровня отсутствует. Жизненная форма пелагического фильтратора **Ж** принадлежит копеподам. Производные от нее изотопные формы грасперов не показаны.

В принципе, любая изотопная форма пелагического фильтратора дает производные от нее формы грасперов. Однако в силу тех или иных причин не все они реализуются. Так, жизненная форма пелагического фильтратора из эвфаузид является производной для пелагических грасперов (в таблице не показана), но бентосные грасперы среди эвфаузид не известны. Пелагические фильтраторы из копепод являются производными для пелагических и бентосных грасперов, но ни одна из этих форм не освоила наземного биотопа.

Жизненные формы, обладающие ТФА, и производные от него формы грасперов располагаются на самом нижнем уровне.

В отличие от ракообразных с максиллярными типами фильтрационных аппаратов, головной функциональный комплекс ракообразных с ТФА не принимает участия в фильтрации (если не считать личиночного пищедобывательного аппарата). Поэтому морфотипа пелагического фильтратора, полностью аналогичного таковому третьего уровня, мы не найдем. Все же, как мы видели у пелагических фильтраторов с МФА, конечности торакального отдела наряду с грасперной функцией несут в некоторых случаях и фильтрационную, хотя она всегда является вспомогательной к фильтрационной функции головного функционального комплекса. Для эвфаузид, обладающих СМФА, фильтрационная функция торакопод обычна. Поэтому мы вправе провести аналогию по этой функции между торакальным отделом ракообразных с СМФА, МФА и ТФА. Что касается абдоминального

отдела, то они могут быть полностью аналогичными. В связи с этим морфофункциональную схему филокарид я рассматриваю как аналог морфотипа З и помещаю ее в ту же колонку З на нижнем уровне. Производные от этой формы грасперы отсутствуют.

Что касается изотопных форм пелагического фильтрата, отличающихся по морфотипу от формы З, то число их по сравнению с изотопными формами высших уровней значительно больше (см. рис. 69, 70). Так, к жизненной форме пелагического фильтрата относятся представители кладоцер (Д), анострака (Е), конхострака (И) и нотострака (не показана). Очень интересна жизненная форма (Ж) вымершей группы липострака — *Lepidocaris rhiniensis* [Scoutfield, 1926]. Она имеет морфотип, подобный морфотипу жизненной формы пелагического фильтрата из копепоид.

Представители интерстициальной фауны цефалокариды имеют тот же тип фильтрационного аппарата, как и остальные фильтраты нижнего уровня. По морфотипу они идентичны форме Е. Образ жизни цефалокарид не позволяет причислять их к жизненной форме пелагического фильтрата. Однако нам известны многие формы фильтратов, перешедших к бентосному образу жизни и сохранившие при этом план строения, свойственный пелагическим фильтраторам. К ним относятся представители филокарид, кладоцер, конхострака и т.д. Поэтому, если рассматривать такие формы в историческом аспекте, то они могут быть отнесены в равной степени к жизненной форме пелагического фильтрата.

Из всех изотопных форм пелагических фильтратов нижнего уровня только кладоцера имеют почти полный набор жизненных форм, начиная от пелагического фильтрата и кончая наземным (вернее, амфибиальным) граспером. Данные формы аналогичны формам высших уровней по способу питания и образу жизни, но отличаются от них по морфотипу, т.к. являются производными от формы Д, а не З.

В вертикальной колонке К располагаются морфофункциональные схемы, отражающие план строения основных личиночных стадий ракообразных. На первом уровне располагается вторая основная личиночная стадия ракообразных (метанауплиус). Она обладает личиночным ТФА и набором конечностей, соответствующим набору конечностей цефалона.

На среднем и верхнем уровне размещены третья и четвертая основные личиночные стадии, имеющие соответствующие этим уровням типы пищедобывательных аппаратов и головные функциональные комплексы.

В результате введения в таблицу морфофункциональных схем, отражающих план строения конкретных групп ракообразных, меняется акцент понятия жизненной формы. Поэтому в данном контексте под жизненной формой понимается ряд форм, аналогичных по способу питания, образу жизни и сходных по морфотипу. При этом следует учитывать характер сходства. Жизненные формы, гомологичные по плану строения, различаются по способу питания и образу жизни (это формы изотопных рядов). Аналогичные по плану строения формы сходны по обоим критериям.

На этом основная часть таблицы была закончена. По-видимому, следующий этап должен заключать в себе ее объяснение, поскольку объяснение, вытекающее из способа ее построения, совершенно недостаточно. В законченном виде таблица приобретает ряд свойств, возникающих из совокупности связей, объединяющих ее элементы в систему. Чтобы выделить эти свойства и определить характер системы, следует провести хотя бы краткий анализ самой таблицы именно как системы. Задачей такого анализа является отыскание закономерностей сопровождающих переход от одного элемента системы к другому. Результатом — прогноз и реконструкция неизвестных элементов системы.

Основными элементами в системе являются морфофункциональные схемы (МФС) жизненных форм, отражающие планы строения ракообразных. МФС располагаются в трех горизонтальных рядах, соответствующих уровням организации. Как видно из таблицы, при переходе от одного уровня к другому меняется основной тип пищедобывательного аппарата. Это главный признак, с которым все остальные признаки, определяющие план строения ракообразных, находятся в коррелятивной связи, что и делает систему периодической. Характер этих связей был рассмотрен в главах III и IV; здесь же рассмотрим некоторые простые закономерности, сопровождающие переход от одного основного типа пищедобывательного аппарата к другому и соответствующие изменения планов строения ракообразных. Для этого обратимся сначала к рис. 54 и табл. 3.

Анализируя схему связей между основными типами пищедобывательных аппаратов, я пришел к выводу, что она не является законченной и схему связей между основными типами пищедобывательных аппаратов следует дополнить неизвестным мне типом фильтрационного аппарата

? → ТФА → МФА → СМФА.

Он мог быть тем аппаратом, на основе которого возник ТФА, но для этого, как я полагал, необходимо было составить общее представление и о плане строения его обладателя. Эта возможность появилась в полной мере после построения таблицы, представленной на рис. 70.

Для реконструкции плана строения этого гипотетического пищедобывательного аппарата я применил два способа.

Во-первых, я понял, что используя самые общие закономерности в изменении плана строения пищедобывательных аппаратов при переходе от одного типа к другому, нетрудно выйти и на исходный тип пищедобывательного аппарата. Коротко рассуждения сводятся к следующему.

1. Поскольку от СМФА к ТФА принципиальная схема фильтрации, несмотря на изменения плана строения, не меняется, есть все основания полагать, что в исходном типе сохранится та же схема. Латеральные циркуляции индуцируются экзитами, сагиттальная циркуляция — верхней губой.

2. У всех типов фильтрационных аппаратов конечности, формирующие фильтрационную камеру, имеют проксимальные эндиты (гнатобазы) или их производные. Основная их функция — направление и подача пищи к ротовому отделу. Наличие гнатобаз — одна из наиболее характерных черт фильтраторов с ТФА и вообще низших ракообразных [Беклемишев, 1964]. Одна из вспомогательных функций гнатобаз — фильтрационная. Она связана с концентрацией пищи в “брюшном желобке”.

3. Упрощение ТФА с одновременным изменением его плана строения можно представить лишь с утратой фильтрационной функции эндоподитами конечностей. Это допущение основано на выводах Кэннона, Мэнтон и Ляутербаха о первичной подающей функции гнатобаз по сравнению с фильтрационной функцией эндоподитов [Cannon and Manton, 1927; Lauterbach, 1975, 1978].

4. За счет гнатобаз формировалась примитивная гнатобазическая “фильтрационная” камера, являющаяся морфологически и функционально гомологом “брюшного желобка” низших раков.

5. Поскольку у личиночного гнатобазического аппарата ракообразных настоящее фильтрационное вооружение отсутствует, как и в “брюшном желобке” низших раков, такая гнатобазическая фильтрационная камера, очевидно, не будет являться фильтрационной в полном смысле этого слова. Ее обладатели были, очевидно, не столько сестонофагами, сколько детритофагами вроде *Notostraca*.

6. Закладка аппарата происходила анаморфно, как у низших раков. Характер метамерии конечностей, входящих в состав аппарата, гомономный.

7. Ротовой отдел должен быть более упрощен, чем у цефалокарид и других низших раков, мандибулы и особенно первая пара максилл, очевидно, подобны остальным конечностям; в частности, их гнатобазы подобны гнатобазам торакальных конечностей.

8. Как следствие из пункта 7 — отсутствие парагнат.

9. Эндоподиты были членистыми и служили для передвижения по грунту. Экзиты несли гидрокинетическую функцию, служили жабрами или использовались для плавания.

Во-вторых, план строения исходного для ТФА пищедобывательного аппарата можно было бы вывести значительно проще из гнатобазического пищедобывательного аппарата личинки ракообразных на стадии науплиус. Последняя, как мы видели, имеет три пары конечностей, из которых вторая пара антенн и мандибулы имеют гнатобазы.

Стоит только представить себе, что последующие конечности в процессе анаморфоза развиваются по образу и подобию личиночных конечностей, мы получим гнатобазический тип пищедобывательного аппарата (ГнПА), который будет исходным типом для ТФА (рис. 71). В нем можно выделить только два отдела: сенсорный, соответствующий протоцефалону, и “фильтрационный”. Последний является гомологом “брюшного желобка” торакального фильтрационного аппарата.

У рецентных ракообразных, за исключением личинок, мы не находим этот тип пищедобывательного аппарата. По всей видимости, полученная морфофункциональная схема ГнПА должна

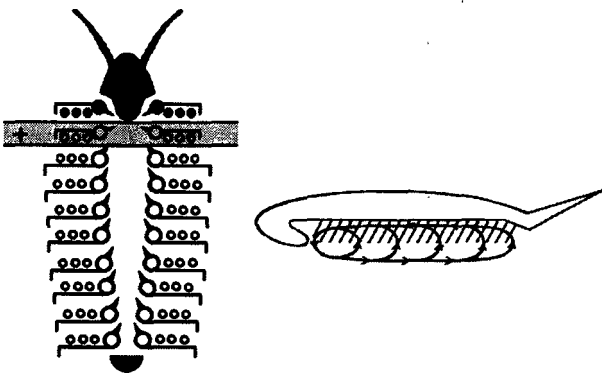


Рис. 71. Морфофункциональная схема гипотетического гнатобазического пищедобывательного аппарата: справа — характер сагиттальной циркуляции, ее каудальная составляющая проходит вне “брюшного желобка”

соответствовать плану строения пищедобывательного аппарата каких-то вымерших форм. Продолжая ряд основных типов пищедобывательных аппаратов, получим:

ГнПА → ТФА → МФА → СМФА.

Обратимся теперь к составу головного функционального комплекса этих неизвестных нам членистоногих.

Из табл. 3 и рис. 54, 70 следует, что их головной функциональный комплекс должен иметь на одну функциональную пару сегментов меньше, чем цефалон у ракообразных с ТФА (см. рис. 71).

Кроме того, поскольку от МФА к ТФА различия между последней головной конечностью (принадлежащей +сегменту) и первой грудной все больше стираются, можно предположить очень небольшую специализацию (или ее отсутствие) у гомологов мандибул. Как мы уже видели, ГнПА личинок современных ракообразных (науплиус) также имеет сходные по строению и функции антенны и мандибулы. Поэтому можно думать, что у этих неизвестных нам форм различия между конечностями, гомологичными антеннам и мандибулам, должны быть такого же порядка, как и у науплиусов ракообразных. В связи с этим выделение у них идиосегментов должно быть затруднительно. Бесспорным идиосегментом является, очевидно, сегмент первой пары антенн. Гомолог сегмента второй пары антенн, скорее всего, является идиосегментом (по положению и функции), и его конечности связаны с пищедобыванием. В функциональном отношении он отличается от следующих за ним сегментов тем, что гнатобазы его конечностей передают пищу непосредственно к ротовому отверстию. В силу этого гомологи второй пары антенн у этих форм должны быть специализированы несколько иначе, чем гомологи мандибул. Гомолог же мандибулярного сегмента можно отнести к идиосегментам уже с большой натяжкой. Мне думается, что формула

$As A_1 A_2 + Md$

должна достаточно надежно отражать характер идиосегментации головного функционального комплекса нашей гипотетической формы. Ее головной функциональный комплекс, исходя из формулы, является ничем иным, как протоцефаломом. В некотором отношении, он совпадает с понятием протоцефалона в понимании В.Н. Беклемишева, поскольку "+сегмент" по определению является переходным и может принадлежать как передней, так и задней тагме. В то же время по аналогии с ракообразными можно предположить, что у продвинутых форм он может быть представлен хорошо выраженным идиосегментом, несущим специализированные конечности, подобные мандибулам ракообразных.

По аналогии же с ракообразными за +сегментом, или начиная с него, должна следовать серия сегментов, несущих одинаковые конечности и принадлежащих туловищу (см. рис. 71). Можно также из сравнения с ракообразными предположить, что в результате региональной дифференцировки у этих гипотетических членистоногих происходило разделение туловища на грудной и абдоминальный отделы.

Теперь, зная основной тип пищедобывательного аппарата, формулу головного отдела, характер тагматизации и закономерности перехода от фильтраатора к грасперу, можно построить морфофункциональные схемы, отражающие общий план строения членистоногих, находящихся на более низком, чем раки, уровне организации, и образующих ряд жизненных форм; аналогичных жизненным формам ракообразных. Естественно, что первая построенная мной морфофункциональная схема отображала план строения пелагического фильтраатора (рис. 71 и 72, И). Все морфофункциональные схемы, представленные на рис. 72, были построены сначала как схемы, отражающие план строения неизвестных мне гипотетических ракообразных. В этом ряду нашлось место и для наиболее ранней основной личиночной стадии ракообразных — науплиуса. Я поместил его в соответствующей личинкам колонке К. Таким образом для таблицы на рис. 70 был построен четвертый ряд (рис. 72, ячейки А–К).

Как я уже говорил во введении, самое интересное заключалось в том, что, построив МФС нового ряда, я стал искать соответствующих им животных среди ракообразных. Этому способствовало то, что за каждой морфофункциональной схемой стоял мысленный образ ракообразных. Но среди современных ракообразных их, естественно, не было. Обратившись к палеонтологической литературе, я не нашел их и среди ископаемых форм. Лишь после знакомства с трилобитообразными из работ Мура [Moog et al., 1952] и Симонетта [Simonetta and Delle Cave, 1975] я пришел к выводу, что морфофункциональные схемы моих гипотетических ракообразных принадлежат как трилобитам, так и другим представителям трилобитообразных.

Тип ПА	Формула и число сегментов головного отдела	ГРАСПЕРЫ				ФИЛЬТРАТОРЫ					
		СУША	БЕНТАЛЬ		ПЕЛАГИАЛЬ						
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К
Г н П А	3										
	A ₁										
	A ₂										
	+ Md										

Рис. 72. Первые морфофункциональные схемы, построенные мной для гипотетических форм четвертого ряда [Павлов, 1988,6]

Таким образом, четвертый ряд в таблице оказался представленным жизненными формами трилобитообразных, обладающих гнатобазическим типом ПА.

До этого я имел самое поверхностное представление о трилобитах и ничего не знал о других формах трилобитообразных, поэтому мне не удалось избежать ошибок при составлении гипотетических морфофункциональных схем трилобитообразных. В частности, я предположил, что некоторые из этих форм имели на абдомене конечности, подобные плеоподам, а также, что ракушковые формы использовали для плавания двуветвистые антенны (см. рис. 72,Д). Но в целом общий план строения многих групп трилобитообразных был выведен достаточно точно. И конечно, символ второй пары антенн не должен был отличаться от символа торакальных конечностей ГнПА. Насколько близким он оказался к действительности, станет ясно после обсуждения морфофункциональных особенностей трилобитообразных.

ГЛАВА VI

ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ (TRILOBITOMORPHA)

Трилобиты (*Trilobita*)

Логика развития настоящего исследования пищедобывательной функции ракообразных уже неоднократно подводила меня к необходимости обратиться к наиболее примитивным водным членистоногим, известным только в ископаемом состоянии, — трилобитообразным. Но я вышел на них только после анализа системы ракообразных (см. рис. 70).

За исключением трилобитов представители этой группы, если не считать палеонтологов и систематиков, мало кому достаточно знакомы из специалистов по членистоногим. Поэтому необходимо поближе познакомиться с этой чрезвычайно интересной во всех отношениях группой ископаемых членистоногих.

В системе В.Н. Беклемишева [1964], которой я предпочитаю пользоваться, трилобитообразные (*Trilobitomorpha*) занимают ранг класса в подтипе *Arthropoda* и надклассе *Trilobitoidea*. Трилобитообразные включают в себя четыре подкласса вымерших членистоногих: достаточно хорошо изученных *Trilobita* и менее известных *Merostomoidea*, *Arthropleurida* и *Hemicrustacea*. Последний подкласс объединяет *Marellomorpha* и *Pseudocrustacea*.

По Ф. Шраму, *Trilobitomorpha* являются типом и включают два класса: *Trilobita* и *Trilobitoidea*, в последний входят три оставшиеся подкласса — *Merostomoidea*, *Hemicrustacea* и *Arthropleurida* В.Н. Беклемишева [Schram, 1978]. В системе Я.И. Старобогатова *Hemicrustacea* попали в надкласс *Marellidees* [Старобогатов, 1991]. В одной из последних работ, посвященных системе членистоногих, *Hemicrustacea* рассредоточены по разным надклассам [Bousfield, 1995]. Вообще для последних работ характерно повышение таксономического ранга большинства групп трилобитообразных [Старобогатов, 1991; Bousfield, 1995], филогенетические схемы, представленные в них, могут различаться достаточно сильно. В связи с тем что систематическое положение *Hemicrustacea* нельзя считать окончательно установленным, я вместо *Hemicrustacea* употребляю термин Стермера [Störmer, 1949] — *Pseudocrustacea*, который, на мой взгляд, лучше всего отражает габитуальные и морфологические особенности представителей этой группы. При этом я под этим названием объединяю представителей трех подклассов — *Merostomoidea*, *Arthropleurida* и *Hemicrustacea*, которые в соответствии с системой В.Н. Беклемишева входят в класс *Trilobitomorpha*. Таким образом, я рассматриваю две группы *Trilobita* и *Pseudocrustacea*, не придавая им таксономического значения.

Trilobita представляют однородную и весьма сходную по внешнему облику группу примитивных членистоногих, обитавших в палеозое, процветавших в кембрии и ордовике и вымерших к триасу. Примитивность трилобитов выражается в одинаковом строении конечностей, за исключением первой пары антенн [Беклемишев, 1964]. Тело трилобитов в простейшем случае подразделяют на голову и туловище (рис. 73). Сегменты туловища у примитивных трилобитов остаются свободными, но у более продвинутых форм задние сегменты сливаются между собой, образуя пигидиальный щит.

В состав головы входит акрон и сливающиеся с ним пять сегментов: предротовой (дейтоцеребральный), несущий первую пару антенн (антеннулы), и четыре постантеннулярных сегмента, гомологичных ротовым конечностям ракообразных. Многочленистые антеннулы всегда одноветвисты. По В.Н. Беклемишеву [1964] антеннулы принадлежат акрону, но сейчас их считают конечностями первого туловищного сегмента, занимающего предротовое положение [Старобогатов, 1991; Bousfield, 1995]. По ставшему классическим описанию Стермера [Störmer, 1939], остальные конечности трилобитов одноветвисты и противопоставляются двуветвистым

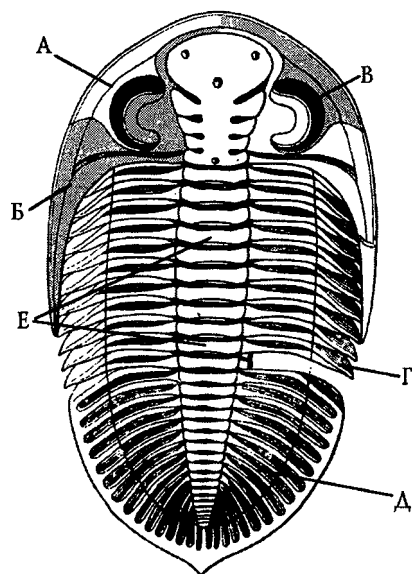


Рис. 73. Схема строения трилобита (дорсальный взгляд) [Moore et al., 1952]: А — свободные щеки; В — неподвижные щеки; В — сложные глаза; Г — паранотальные выступы; Д — пигидиальный щит; Е — сегменты торакса

конечностям ракообразных. Они состоят из прекокса, несущей многочленистый преэпиподит с жаберными листочками, коксы и шестичленистого телоподита с терминальными когтевидными шипами. Кокса, а иногда и более дистальные членики вооружены, как считается до сих пор, “жевательными” эндитами. Коксальные эндиты более принято называть гнатобазами. Они могут быть вооружены щетинками, простыми или зубовидными шипами (рис. 74, 76). Однако в настоящее время предложено другое толкование строения конечностей трилобитов, по которому кокса Стермера гомологизируется с базальным члеником ракообразных [Walossek and Muller, 1990]. Кокса же ракообразных рассматривается как производное от проксимального эндита базального членика трилобитов. Таким образом, конечность трилобитов трактуется как двуветвистая, и ее наружная ветвь рассматривается как экзоподит.

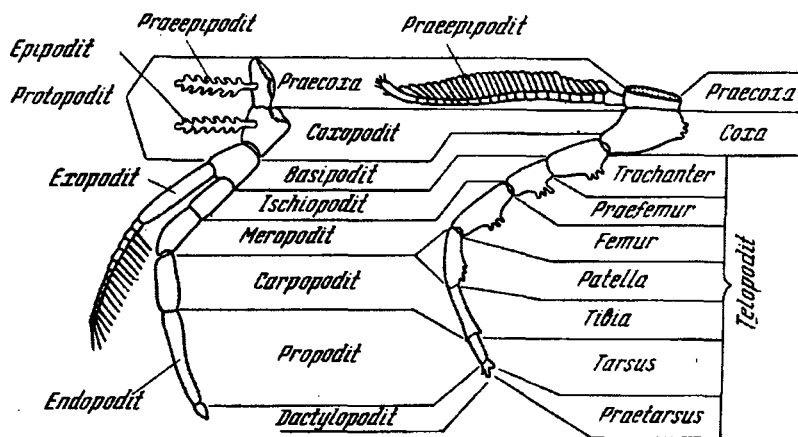


Рис. 74. Строение туловищных конечностей ракообразных (слева) и трилобитов [Störmer, 1939 по: Беклемишев, 1964]

Своеобразие и обособленность трилобитам, как однородной группе, отличающейся от других групп трилобитообразных, придают головной щит и туловищные сегменты (см. рис. 73).

Каждый сегмент состоит из основной выпуклой части и отделенных от нее бороздой плоских расширенных боковых частей — паранотальных выступов. Поэтому тело трилобита с дорсальной стороны представляется трехраздельным, отсюда и название. Средняя выпуклая часть носит название глабеллы.

Строение головного щита у представителей различных отрядов несколько различается. В наиболее типичном случае передняя и боковые части акрона, загибаясь назад, образуют так называемые “свободные щеки” (free cheek), несущие глаза и отделенные от остальной части щита лицевым швом (facial suture). Как полагают, по лицевому шву происходит разрыв кутикулы во время линьки трилобитов. Тергиты и паранотальные выступы головных сегментов образуют неподвижные щеки (fixed cheek). Боковые углы головного щита обычно продолжают кзади в виде шипов, охватывая то или иное число сегментов. Головной щит других трилобитообразных устроен проще, а в некоторых случаях отсутствует.

Долгое время трилобиты рассматривались как наиболее примитивные членистоногие, стоявшие у корня филогенетического древа типа Arthropoda, но по мере изучения псевдокрустацей их стали рассматривать как более продвинутые формы.

Псевдокрустацей (Pseudocrustacea)

Pseudocrustacea — большая группа раннепалеозойских и более поздних ископаемых членистоногих (рис. 75), которые по внешнему облику напоминают ракообразных, иногда хелицеровых или даже многоножек.

Эти членистоногие всегда вызывали большой интерес у специалистов, который возрастал с увеличением числа находок и реконструкций. В основе интереса лежала надежда на то, что изучение этих находок прольет свет на происхождение и филогению членистоногих. Однако, если судить по последним работам специалистов, которые вплотную занимались этой группой [Schram, 1978; Simonetta, Delle Cave, 1975, 1978, 1980, 1981; Whittington, 1979; Weygoldt, 1985, Старобогатов, 1985, 1986, 1991, Bousfield, 1995], надежды эти нельзя считать оправдавшимися. Система этих членистоногих непрерывно меняется.

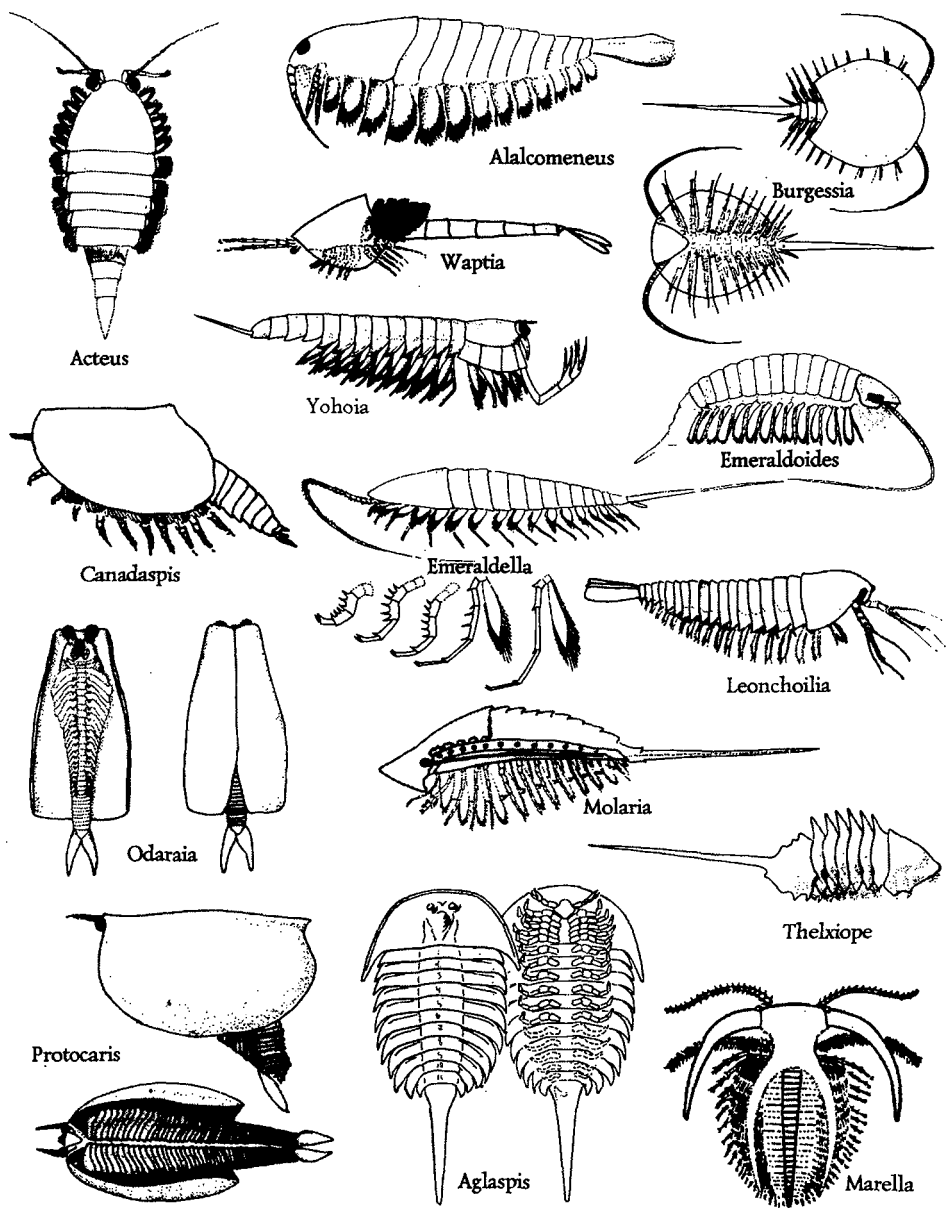


Рис. 75. Характер метамерии трилобитообразных [Moore R.C., et al., 1952; Schram, 1978; Simonetta A.M. and Delle Cave L., 1981]

Несмотря на то что в распоряжении авторов имеются одни и те же материалы, различия в методических подходах сказываются и на предлагаемых ими системах, и на представлениях о филогенетических связях этой группы с другими группами членистоногих. Не останавливаясь на обсуждении этих различий, я продолжу анализ трилобитообразных на основе собственных представлений об основных этапах развития пищедобывательной функции и процессах тагматизации.

Характер развития гетерономной метамерии Trilobitomorpha

В предыдущей главе я пришел к выводу, что пищедобывательный аппарат первых членистоногих принадлежал к гнатобазическому типу пищедобывательных аппаратов (ГнПА). Морфофункциональные особенности этого пищедобывательного аппарата уже рассматривались. Сейчас же, чтобы перейти к плану строения трилобитообразных, необходимо обсудить характер развития гетерономной метамерии этих членистоногих.

Из анализа плана строения гнатобазического пищедобывательного аппарата вытекает, что он определяет и план строения первых членистоногих — трилобитообразных (см. рис. 54, 70). Однако, как и в случае с ракообразными, мой вывод не совпадает с существующим

ющими представлениями о плане строения трилобитообразных. Это объясняется тем, что я, как и раньше, при определении отделов тела трилобитообразных использую критерий идиосегментации.

Рассмотрим с этой точки зрения головной отдел трилобитообразных. При определении состава головного отдела у трилобитообразных воспользуемся еще раз закономерностями, полученными при анализе состава головного функционального комплекса ракообразных (см. табл. 3 и рис. 54, 70).

Рассмотрим, в какой степени наше предыдущее построение соответствует действительности на примере реконструкций псевдокрустацей, хотя сами реконструкции, очевидно, не всегда ей адекватны.

По внешнему облику и характеру тагматизации псевдокрустацей представляют довольно разнородную группу, не менее разнородную, чем современные ракообразные (см. рис. 75). Во всяком случае в системе Я.И. Старобогатова [1991] число классов псевдокрустацей в два раза превышает число классов ракообразных. Однако по степени дифференцировки конечностей это на удивление однородная группа, хотя у некоторых псевдокрустацей дифференцировка первых двух пар постантеннулярных конечностей выражена значительно лучше, чем у трилобитов (см. рис. 75).

Например, у *Alalcomeneus cambriens*, *Acteus armatus*, *Yohoia tenuis* и некоторых других, судя по рисункам и описанию из работы А. Симонетта и Делле Каве [Simonetta and Delle Cave, 1975], антеннальный сегмент несет дифференцированные конечности, т.е. является идиосегментом (см. рис. 75). Именно этих трилобитообразных причисляют к ракообразным [Старобогатов, 1986] или их предкам [Simonetta and Delle Cave, 1975]. Гомологи антенн могут быть дифференцированы по сенсорной или грасперной функциям, осуществляя в последнем случае захват пищи. В этих случаях идиосегментом по положению становится гомолог мандибулярного сегмента. Все остальные конечности у большинства псевдокрустацей одинаковы связаны с локомоторной (ходильной) и пищедобывательной функциями, имеют гнатобазы и входят в состав ГнПА, образуя грудной функциональный комплекс. Но у некоторых форм, например у *Yohoia*, гнатобаз нет.

Нужно отметить, что во многих случаях реконструкции псевдокрустацей по объективным причинам не позволяют составить представление о способе захвата пищи этими животными. Хорошо сохранившиеся конечности известны для немногих форм. Мое суждение об основном типе пищедобывательного аппарата псевдокрустацей подтверждается тем, что во всех тех случаях, когда строение конечностей достоверно известно, мы сталкиваемся именно с ГнПА и/или его производными по грасперной функции. Весьма примечательно, что у псевдокрустацей развитие грасперного вооружения не всегда подчиняется правилу Мэнтон о связи грасперной функции с дистальными члениками конечностей, и по большей части оно располагается на проксимальных члениках (рис. 76). И в этом нет ничего удивительного, если исходить из представлений о первичности гнатобазического способа питания, строения ГнПА и образующих его конечностей, а также способе передвижения трилобитообразных.

Таким образом, заключение о характере идиосегментации у псевдокрустацей, сделанное на основе закономерных изменений головного функционального комплекса при переходе от наиболее совершенного МФА к ТФА и далее к гнатобазическому типу пищедобывательного аппарата (ГнПА) трилобитов из анализа реконструкций псевдокрустацей, оказывается вполне обоснованным.

Если быть последовательным и использовать критерий идиосегментации, то в теле у псевдокрустацей можно выделить следующие отделы: головной функциональный комплекс (протоцефалон), грудной функциональный комплекс и abdomen, характерный для многих псевдокрустацей. Сегменты abdomen, как правило, лишены конечностей.

При такой трактовке связь пищедобывательной функции с процессом тагматизации очевидна. Таким образом, основной план строения псевдокрустацей в этом отношении аналогичен плану строения низших ракообразных, но головной функциональный комплекс включает на два сегмента меньше, чем у ракообразных. В дальнейшем при сравнительном анализе плана строения псевдокрустацей с планами строения других групп членистоногих я буду исходить из полученной схемы, основанной на критерии идиосегментации.

Но вряд ли с этим согласятся специалисты по трилобитообразным, привыкшие выделять головную тагму в первую очередь по критерию слияния. И действительно, рассматривая псевдокрустацей (см. рис. 75), невозможно отрешиться от представления, что их передний конец тела, прикрытый головным щитом из нескольких слившихся сегментов, не что иное, как голова. Степень несоответствия развития головного щита и других тагм псевдокрустацей характеру идиосегментации значительно выше, чем у низших ракообразных. При взгляде с дорсальной стороны мы всегда обнаруживаем четкие границы, разделяющие тело псевдокрустацей на три отдела: голову, торака и у многих — abdomen.

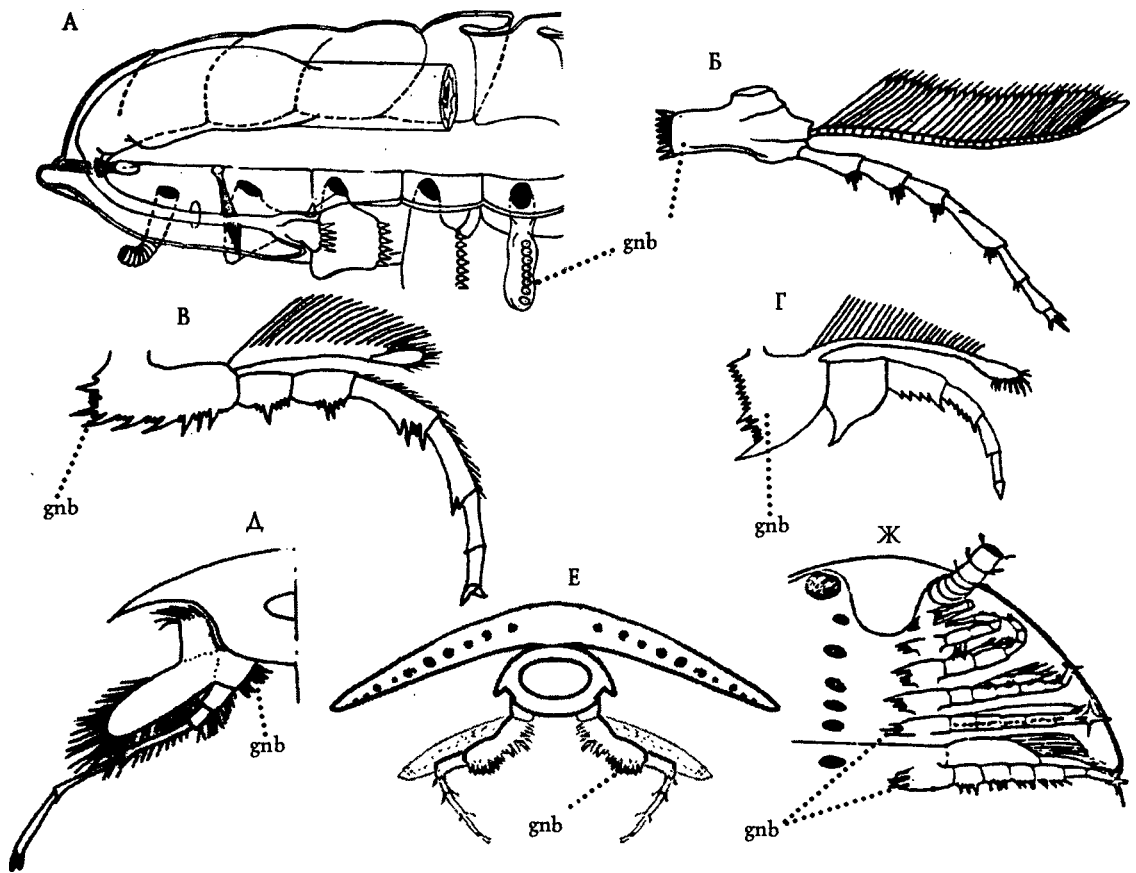


Рис. 76. Гнатобазы и вооружение проксимальных члеников конечностей некоторых трилобитообразных [А–Г — Schram, 1978; Д, Е — Simonetta and Delle Cave, 1975; Ж — Bousfield, 1995]; *gnb* — гнатобазы

При взгляде с вентральной стороны на конечности мы обнаруживаем предельную степень гомонимности и другой состав тагм.

Поэтому следует, хотя бы в первом приближении, найти функциональное объяснение процессу этой двойной тагматизации у трилобитообразных.

Если в головном функциональном комплексе псевдокрустацей возможно выделить не более трех идиосегментов, то голова этих членистоногих, как ее обычно понимают, образуется в результате слияния от 2 до 8 постантеннулярных сегментов [Старобогатов, 1985]. За исключением двух-трех передних сегментов конечности остальных совершенно одинаковы, независимо от того принадлежат ли они голове или тораксу. Это, как считает Я.И. Старобогатов, один из наиболее важных признаков, отличающих трилобитообразных от других групп членистоногих. Но можно ли в таком случае считать слившиеся сегменты головой, в том смысле, который мы придаем этому понятию. Вряд ли. Здесь более подходит понятие головного щита, образования, свойственного и ракообразным, которое, как мы видели, совсем не обязательно связано с процессом цефализации.

В сравнительной анатомии и особенно в систематике членистоногих тагмам придается ранг высших конструктивных единиц, определяющих план строения [Беклемишев, 1964; Я.И. Старобогатов, 1985, 1991]. Собственно, общепринятый способ выделения тагм, как мы видели на примере ракообразных, достаточно произвольный, в том смысле, что, например, в состав головы включаются только слившиеся между собой передние сегменты тела, тогда как сегменты грудной или абдоминальной тагм могут сливаться или оставаться свободными.

По большей части отдельные сегменты абдомена у некоторых ракообразных сливаются, образуя пигидиальный щит. Число сегментов, сливающихся при образовании головного или пигидиального щита, варьирует в широких пределах. Все это приводит к тому, что одноименные тагмы в разных группах ракообразных далеко не гомологичны. Возникает почти неограниченный простор в смысле субъективного толкования плана строения.

Функциональный подход с использованием критерия идиосегментации к выделению тагм позволяет объяснить особенности плана строения, причины дифференцировки и ин-

теграции, тогда как критерий слияния позволяет лишь зарегистрировать конечный результат.

Использование критерия слияния сегментов при определении состава головного отдела членистоногих сыграло свою положительную роль в сравнительной анатомии некоторых групп. Однако благодаря этому критерию процесс цефализации был заформализован прежде, чем ему было найдено функциональное объяснение. Поэтому в сравнительной анатомии всего типа членистых значение процесса цефализации ограничивалось лишь установлением состава головного отдела. При этом возникло немало проблем. Например, почему наиболее примитивные из членистоногих — трилобиты по степени интеграции головного отдела превосходят многих ракообразных.

В последней же группе однозначное определение головного отдела оказывалось вообще невозможным не только в пределах класса, но даже в пределах некоторых отрядов (например, у копепод или амфипод).

Процесс цефализации в одних случаях опережает формирование головного функционального комплекса (трилобиты), в других случаях отстает (филлоподы). Хотя в том и в другом случаях проявляется тенденция к увеличению числа сегментов, сливающихся с протоцефалом, процессы эти шли (если так можно выразиться о животных, живших в разное время) параллельно.

У трилобитообразных процесс идиосегментации ограничился двумя или, в редких случаях, тремя сегментами, тогда как головной щит захватил и часть гомономно метамерных сегментов. У ракообразных все сегменты, входящие в состав головного функционального комплекса, являются идиосегментами и несут резко дифференцированные конечности. Развитие же головного щита или головной капсулы трилобитообразных не соответствует характеру идиосегментации. Ясно, что причины цефализации в том и другом случае различны.

У трилобитов слияние сегментов при образовании головы на первый взгляд не находит функционального объяснения в связи с пищедобывательной функцией. Можно предположить, что слияние передних сегментов связано с развитием головного щита, приспособленного к выполнению других функций. Судя по форме головного щита (см. рис. 55, 77), одной из них, возможно главной, является гидродинамическая (гидродинамическое крыло). Форма также благоприятна для закапывания в грунт. Другой возможной функцией является защитная. Трилобиты, как и некоторые другие членистоногие (например, представители сем. *Oniscoida*), обладали способностью сворачиваться в шар, прикрывая головным и пигидиальным щитами брюшную сторону (рис. 77). В этом отношении интересна аналогия с броненосцами, у которых реализовался тот же способ защиты. Структурированность панциря некоторых трилобитов также указывает на защитную функцию (см. рис. 77).

Так или иначе, слияние передних сегментов у трилобитов вряд ли правильно рассматривать как процесс цефализации, особенно если иметь в виду, что аналогичный процесс идет на противоположном конце тела. Поскольку состав головного отдела является важным признаком при определении плана строения членистоногого, использование критерия слияния для этих целей не всегда оправдано.

Все же остается мыслимой и связь головного щита с пищедобывательной функцией. Дело в том, что гомономно метамерная организация гнатобазического аппарата хорошо соответствует способу захвата детрита, менее — фильтрационному способу и меньше всего — грасперному способу питания. Основным препятствием к этому способу захвата пищи служил метахрональный ритм в работе конечностей. Грасперный же способ захвата требует больше степеней свободы у конечностей для захвата и манипуляций с пищевым объектом. Поэтому можно предположить, что при сохранении морфологической однородности конечностей те из них, которые принадлежали сегментам, вошедшим в состав головного щита, в функциональном отношении отличались от конечностей свободных сегментов. Другими словами, конечности головного отдела были более самостоятельны по отношению друг к другу, чем конечности торакса. В этом случае мы имеем дело с региональной дифференцировкой по определению В.Н. Беклемишева [1964].

Что касается псевдокрустацей, то к ним применимы те же соображения.

Надо думать, что головной щит псевдокрустацей, как у трилобитов и ракообразных, выполнял несколько функций, среди которых наиболее значимыми были гидродинамическая и защитная.

Развитие головного щита у псевдокрустацей, как и у ракообразных, происходит внешне сходным образом. У *Burgessia*, например, сливаются три постантеннулярных сегментов [Старобогатов, 1985], что приводит к образованию головогрудного щита, сходного по форме со спинным щитом *Notostraca*, но не трилобитов. У *Waptia*, *Canadaspis*, *Hymenosparis* развитие головного щита привело к образованию своего рода карапакса (см. рис. 75).

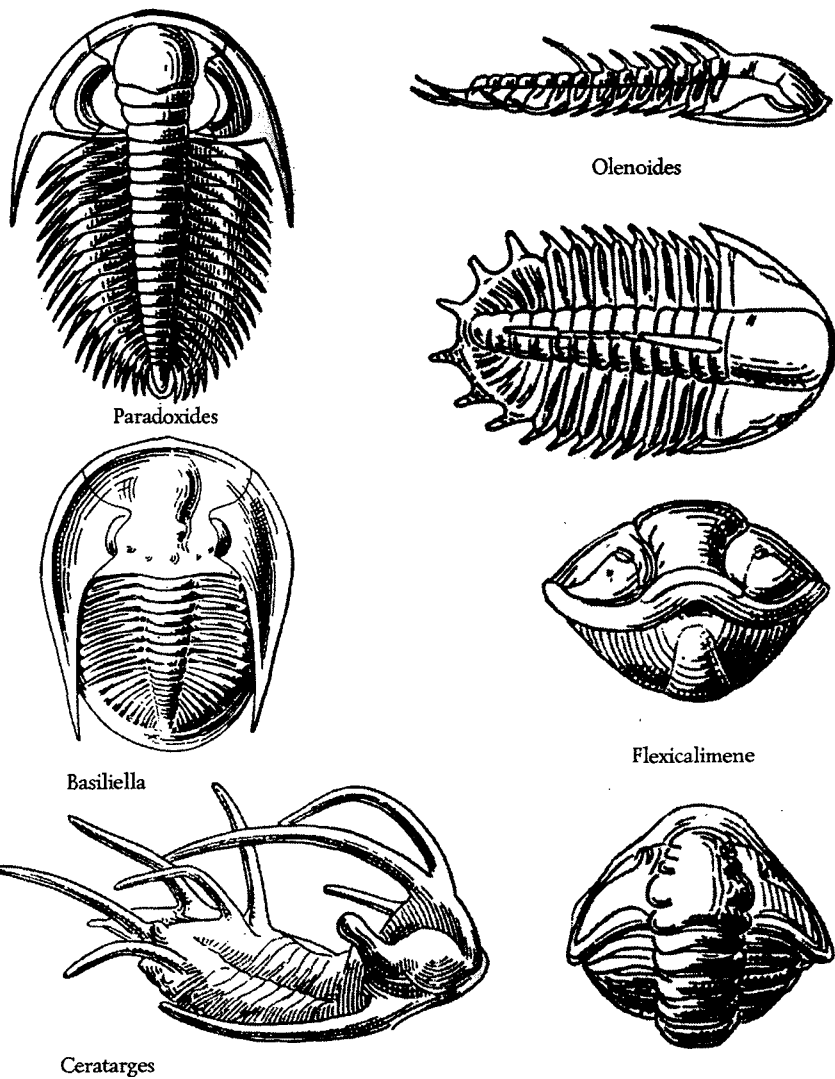


Рис. 77. Форма тела некоторых трилобитов, иллюстрирующая гидродинамическую и защитную функции (рисунки из [Moore et al., 1952])

Среди псевдокрустацей имеются и раковинные формы (см. рис. 75), причем по строению и форме раковины они весьма сходны с раковинами ракообразных и выполняют, очевидно, сходные функции, среди которых и струенаправляющая. Головной щит других псевдокрустацей [Acteus, Alalcomeneus, Leonchoilia, Emeraldella и др.] подобен головной капсуле таких ракообразных, как изоподы или амфиподы. Сходство этих образований у псевдокрустацей и ракообразных заставляет предположить и сходство функций, которых мы коснулись выше. Экология находит достаточно оснований для проведения аналогий между современными и самыми древними членистоногими, объясняя иногда поразительное сходство между ныне живущими и ископаемыми членистоногими сходством условий и образом жизни (параллелизмы, конвергенции). Все же во многих случаях, хотя и не явно, это не принимается во внимание [Simonetta, Delle Cave, 1981].

С другой стороны, многие авторы придают большое значение сегментному составу тагм. Так, например, в одной из последних работ Я.И. Старобогатова [1985] по системе трилобитообразных все раковинные формы псевдокрустацей были изъяты из таксона Nemicrustacea в пользу ракообразных. Эта же участь постигла и формы, имеющие в составе головного щита равное с ракообразными число сегментов. В данной работе приоритет был отдан сегментному составу тагм и габитуальному сходству. Это привело к тому, что такие формы с крайней степенью гомономности конечностей, как, например, Canadaspis или Protocaris, оказались среди ракообразных. Но это, пожалуй, единственная работа по системе членистоногих, в которой среди ракообразных оказалось так много типичных псевдокрустацей.

Так как в моих дальнейших построениях трилобитообразные занимают ключевую позицию, я должен более подробно остановиться на доводах Я.И. Старобогатова [1991] относительно всей группы тех псевдокрустацей, которые, по его мнению, относятся к ракообразным.

В качестве фундаментальных признаков, определяющих план строения трилобитообразных и отличающих их от других членистоногих, Я.И. Старобогатов приводит следующие:

1. Голова трилобитообразных включает от двух до пяти ларвальных сегментов, с которыми иногда сливаются 1–3 постларвальных. От ракообразных они отличаются тем, что у последних голова всегда состоит из пяти ларвальных сегментов. Образование головного или головогрудного щита связано с последовательным слиянием сегментальных тергитов с тергитом постгастроулярного тела. Этот процесс не имеет сходства с образованием карапакса у ракообразных, где организующим центром является четвертый постантеннулярный сегмент.

2. Все конечности причленяются к телу вентролатерально. По этому пункту они сходны с ракообразными.

3. Все головные сегменты несут придатки. Первый ларвальный сегмент несет одноветвистые антеннулы с чувствительной функцией. Все остальные сегменты головного отдела, как и сегменты туловища, несут однородные по строению ноги. У всех остальных членистоногих, в том числе и у ракообразных, конечности головного отдела резко гетерономны.

4. Все не вошедшие в состав головы сегменты образуют однородную массу сегментов туловища, несущих одинаковые по строению ноги. Задняя часть тела может объединяться в пигидиальный щит.

5. В отличие от хелицеровых вентральный изгиб заднего конца тела незаметен.

6. К числу более частых особенностей можно отнести отсутствие стебельчатых глаз, характерных для многих ракообразных.

Собственно, пункты второй и пятый содержат признаки, отличающие трилобитообразных от хелицеровых, и к ракообразным отношения не имеют. Пункты четвертый и шестой не являются универсальными и не позволяют уверенно отличать трилобитообразных от ракообразных, поскольку среди последних нередко гомономная метамерия туловища и имеются представители без стебельчатых глаз. Рассмотрим остальные пункты.

По первому пункту можно высказать следующие замечания.

По Я.И. Старобогатову, у всех ракообразных голова всегда состоит из пяти ларвальных сегментов, которые могут сливаться или не сливаться. Имеются и случаи образования головного отдела за счет присоединения к голове одного-двух постларвальных сегментов (изоподы, амфиподы, копеподы). По этому признаку, следовательно, трилобитообразные не четко отличаются от ракообразных.

То же самое можно сказать и о способе образования головогрудного щита (раковинные формы), поскольку свободная часть щита образуется за счет разрастания тергита последнего сегмента, сливающегося с головой. А мы не можем определить, является ли головной щит трилобитообразных производным постгастроулярного тела, или же он появляется в результате сдвига признака на более раннюю стадию развития, как это часто бывает у ракообразных.

Наиболее четкие признаки, отличающие трилобитообразных от ракообразных, содержит третий пункт. Но по этому признаку такие псевдокрустацеи, как *Canadaspis*, *Protocaris*, *Acteus*, *Alalcomeneus*, *Leonchoilia*, *Emeraldella* и другие, не могут быть причислены к ракообразным, т. к. у них дифференцированы только одна или две пары постантеннулярных конечностей.

Четвертый пункт также не является универсальным из-за наличия безногих абдоминальных сегментов, свойственных вышеуказанным видам и разделяющих данный признак с другими членистоногими. Кроме того, *Canadaspis*, и *Protocaris*, в отличие от раковинных ракообразных, плавают не с помощью второй пары антенн, а используют в равной степени все постантеннулярные конечности.

Из этого краткого анализа основных доводов Я.И. Старобогатова следует, что достаточных оснований для причисления вышеуказанных псевдокрустацей к ракообразным нет.

При изучении реконструкций трилобитообразных я пришел к выводу, что существует еще один важный признак, отличающий трилобитообразных от ракообразных, — это отсутствие у них парагнат. Единственное указание на парагнаты я обнаружил в работе Хоу с соавторами, посвященной раковинному трилобитообразному *Kunmingella* [Hou et al., 1996]. Однако, как видно из реконструкции представителей *Phosphatocopids* (рис. 78), эти парагнаты представляют собой парные бугорки на вентральной стороне тела сразу за гомологами мандибул, а не пластинки, свойственные ракообразным. Каудальнее от них располагаются еще две пары таких же бугорков. Скорее всего это сериальные гомологи

каких-то образований (возможно, стернитов). Вследствие этого они никак не могут рассматриваться в качестве гомологов парагнат. Но привлекать этот признак для диагноза крупного таксона не корректно. Этот признак имеет значение, только если он рассматривается в совокупности с другими признаками, определяющими ротовой отдел в пищеводобывательном аппарате. Парагнаты завершают конструкцию ротового отдела, являясь функционально антиподами верхней губы. В противном случае парагнаты не более чем редуцированная конечность, утратившая свое значение или простой придаток с неизвестной функцией.

Таким образом, только характер идиосегментации, определяющей план строения пищеводобывательного аппарата, дает надежную методическую основу для различения псевдокрустацей и ракообразных. Поэтому при составлении морфофункциональных схем, отражающих план строения псевдокрустацей, я отдаю ему предпочтение.

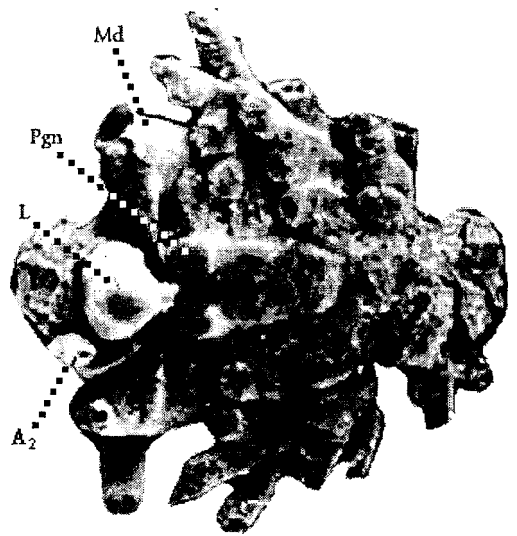


Рис. 78. Микрофотография *Hesslandona* sp. (Phosphatocopida) (фото К. Мюллера [Müller in: Hou et al., 1996]).
A₂ — вторая пара антенн; L — верхняя губа; Pgn — парагнаты; Md — мандибулы

Планы строения Trilobitomorpha

Общий план строения трилобитов и псевдокрустацей отличается большой простотой, которая обусловлена гомономно метамерной организацией гнатобазического типа пищеводобывательного аппарата (ГнПА). Он может быть представлен морфофункциональной схемой, изображенной на рис. 79, А. Однако на его основе возникает несколько модификаций, характеризующих планы строения отдельных групп псевдокрустацей. Как и в случае с ракообразными, переход от сестонофагии к детритофагии, всеядности и грасперному типу питания сопровождается морфологическими преобразованиями отдельных конструктивных элементов пищеводобывательного аппарата. Эти перестройки связаны главным образом с реализацией различных способов захвата, а также с образом жизни. Поэтому, прежде чем переходить к описанию планов строения отдельных групп трилобитообразных, необходимо более подробно остановиться на этих аспектах их биологии.

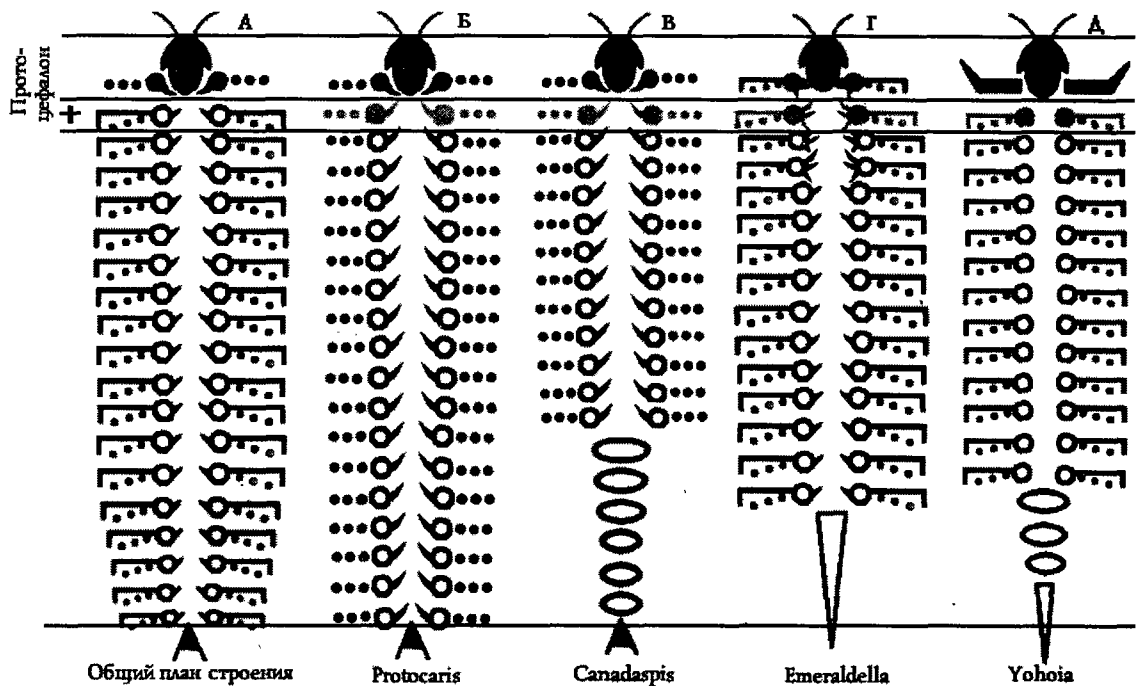


Рис. 79. Планы строения некоторых трилобитообразных

У трилобитообразных, как и у ракообразных, выделяются два основных направления в специализации и совершенствовании гнатобазического типа пищедобывательного аппарата. Одно из них связано с развитием сестонофагии и пелагическим образом жизни. Другое — с развитием грасперного способа питания и соответствующим освоением основных морских биотопов.

Наиболее интересной модификацией по первому направлению, на мой взгляд, является план строения *Protocaris* (см. рис. 79). Этих членистоногих обычно относят к ракообразным на том основании, что отпечатки конечностей сохранились в виде филлоподиев, а по габитусу они чрезвычайно напоминают представителей конхострок (см. рис. 75). К сожалению, реконструкция не позволяет судить о более тонком строении конечностей, но из них ясно, что членистый эндоподит, свойственный трилобитообразным, отсутствует. На реконструкции мы видим лишь серию многочисленных пластин, постепенно уменьшающихся в каудальном направлении. Это характерный для многих членистоногих тип аксиальной дифференцировки. Головной функциональный комплекс протокариса — типичный протоцефалон, а гомолог второй пары антенн ничем не отличается от последующих конечностей. Этими признаками он отличается от конхострок и ракообразных вообще. Наличие раковины, пластинчатая фурка и филлоподиальные конечности свидетельствуют о том, что протокарис вел пелагический образ жизни и основным источником пищи для него был сестон. Но мы не знаем, было ли у него настоящее фильтрационное вооружение.

Отсутствие локомоторной плавательной антенны свидетельствует о том, что протокарис плавал с помощью экзоподитов, как и все трилобитообразные. Кроме того, экзоподиты выполняли одновременно гидрокинетическую и дыхательную функцию. Я полагаю, что именно пелагический образ жизни протокариса привел к редукции эндоподита. Тенденция к редукции эндоподита свойственна и многим современным филлоподам, у которых эндоподит утратил членистость и был низведен до степени небольшой пластинки, уступающей по размерам протоподиту. Это, как мы видели, связано с тем, что фильтрационная функция у ракообразных более свойственна проксимальным членикам конечности. При этом членистость исчезает и эндоподит приобретает плавательную функцию. Поскольку псевдокрустацеи имели гнатобазический тип пищедобывательного аппарата, то у них филлоподиальность должна была развиваться за счет протоподитов, образующих "брюшной желобок", и экзоподитов, выполняющих гидрокинетическую и локомоторную (плавательную) функцию. На морфофункциональной схеме, отображающей план строения протокариса (см. рис. 79,Б), конечности представлены только экзоподитами. На реконструкции мы не находим и гнатобаз, но, возможно, мне не попалась более современная реконструкция. Если же исходить из общего стремления рассматривать этих членистоногих как ракообразных, аналогичных конхострокам, то они безусловно были или же, что более вероятно, по аналогии с дафнидами вошли в состав единой фильтрационной лопасти протоподита (см. рис. 58,А). Сходным планом строения обладали и псевдокрустацеи из рода *Odaraia*, но, в отличие от протокариса, они имели серию безногих сегментов, образующих абдоминальную тагму. Раковина протокариса и одарая не прикрывала задних сегментов и фурку (см. рис. 75). Это, очевидно, связано с тем, что *Protocaris* и *Odaraia* плавали с помощью экзоподитов, а не антенн, как раковинные ракообразные, и свободные задние сегменты и пластинчатая фурка служили для стабилизации и изменения положения тела в пространстве. Раковинные ракообразные используют для этого вторую пару антенн.

Среди раковинных трилобитообразных представляют интерес также олигомерные остракоподобные формы, такие, как *Kunmingella* [Hou et al., 1996] и другие.

Второе направление — специализация по грасперной функции у трилобитообразных — было затруднено. Это связано прежде всего с особенностями строения ГнПА. В гнатобазическом типе пищедобывательного аппарата основным механизмом захвата служили гнатобазы, эффективность работы которых зависела от близости субстрата (осажденный детрит). При питании детритом эндоподиты были широко расставлены. Это мешало развитию грасперной функции у эндоподитов. Кроме того, гомономно метамерная организация ГнПА и, возможно, метахрональный ритм работы конечностей при движении также не способствовали развитию грасперной функции. В этом отношении они сходны с низшими раками. Немалое значение имело и отсутствие специализированного ротового отдела.

Детритофагия, по аналогии с низшими ракообразными, сопровождается усилением передающей функции и появлению грубого сетального вооружения на гнатобазах и ближайших к ним членикам. Например, у цефалокарид это вооружение представлено шиловидными щетинками, почти лишенными вторичного вооружения. У щитней на протоподите развиваются пластинчатые эндиты, вооруженные грубыми щетинками.

Поскольку депонированный детрит служит субстратом для обитания различных мелких беспозвоночных, то естественно ожидать развития у псевдокрустацей грасперной

функции, которая происходила на основе ГнПА. Вооружение гнато баз, которое раньше служило для захвата детрита, стало специализироваться на функции захвата и передачи добычи к ротовому отверстию. Специализация по грасперной функции привела к тому, что гнато базы и ближайšie к ним членики приобрели шиповидные щетинки и шипы. С помощью этого вооружения пищевые организмы захватывались и передавались ко рту. Переход к этому способу питания зафиксировался у трилобитообразных в строении эндоподитов (см. рис. 75, 76). Большинство трилобитообразных с этой модификацией ГнПА, по всей видимости, были всеядны. К ним относятся прежде всего большинство трилобитов и псевдокрустацей (*Olenoides*, *Naroria*, *Burgesia*, *Molaria*, *Canadaspis* (см. рис. 75), *Waptia* и т.д.).

Дальнейшая специализация ГнПА по грасперной функции приводила к появлению облигатных грасперов. Грасперное вооружение распространялось на более дистальные членики конечностей. При этом наиболее мощное грасперное вооружение располагалось на конечностях передних сегментов тела, образующих головной щит, тогда как конечности задних, свободных, сегментов, не имели грасперного вооружения, например *Emeraldella* (см. рис. 75 и 79, Г). Но все конечности имели гнато базы. Кроме того, на реконструкции самые дистальные членики всех конечностей имеют некоторое подобие клешней. У близкого к *Emeraldella* трилобитообразного *Sanctacaris* первые пять пар постантеннулярных конечностей имели хорошо развитое грасперное вооружение [Bousfield, 1995]. Но гнато базы отсутствовали (или не обнаружены).

У *Leanchoilia* грасперное вооружение в виде шипов имелось практически на всех члениках, а дистальные членики, судя по реконструкции, имели несколько шипов. Гнато базы, во всяком случае на рисунке из работы Бушфилда (рис. 80) не видны [Bousfield, 1995]. И по всей видимости, это более продвинутая по грасперной функции модификация, чем предыдущие.

Возникновение грасперного механизма на конечностях первых сегментов не обязательно могло быть связано с развитием грасперной функции на гнато баззах.

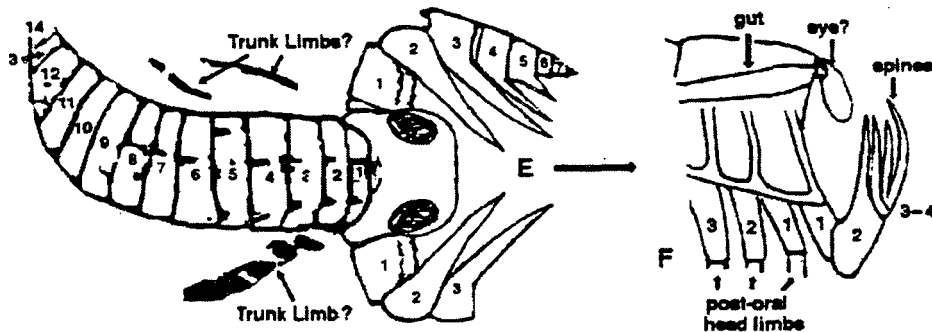


Рис. 80. Облигатные грасперы из трилобитообразных: *Cassubia* и головной отдел *Yohoia tenuis* [Bousfield, 1995]

Yohoia обладала всего одной парой грасперных конечностей, гомологичных второй паре антенн (см. рис. 80). Только дистальные членики этих конечностей несли хорошо развитые шипы. Все остальные конечности были без шипов и гнато баз (см. рис. 75). Однако на реконструкции Голда (Gould, 1989) из работы Бушфилда [Bousfield, 1995] гомолог первой пары антенн не показан. А грасперная конечность трактуется как гомолог первой пары антенн. На рис. 79, отображающем планы строения псевдокрустацей, морфофункциональная схема *Yohoia* построена по первому варианту реконструкции. Сходный грасперный аппарат имела *Cassubia* (см. рис. 80). Таким образом, у трилобитообразных, как и у ракообразных, прослеживается совершенно определенная последовательность в развитии пищедобывательного аппарата от основного чисто гнато базического типа к чисто грасперной модификации. Следует также отметить, что шипы и шиповидные щетинки на внутренней стороне члеников торакальных конечностей не обязательно связаны с пищедобывательной функцией. У современных форм ракообразных, ведущих донный образ жизни, они играют роль зацепов, предотвращая погружение конечности в грунт. По всей видимости, эту функцию несло и вооружение конечностей свободных сегментов у трилобитообразных.

Как уже говорилось, большинство авторов, обсуждавших эволюцию конечностей, считают, что гнато базы на конечностях членистоногих появились позже самой конечности [Walossek and Müller, 1995; Bousfield, 1995]. При такой трактовке естественно считать,

что первичным способом питания является грасперный. Сейчас это, можно сказать, общепринятая точка зрения. С этих позиций наиболее примитивными среди членистоногих считаются формы с конечностями без гнатобаз. Поэтому в этих работах последовательность морфологического ряда, иллюстрирующего развитие конечностей членистоногих обратна вышеописанной. Хотя мои доводы в пользу того, что гнатобазы появились одновременно с членистой конечностью, были изложены в главе, посвященной происхождению пищедобывательного аппарата, и в ранних работах [Павлов, 1986; 1988а, б], я еще вернусь к этой теме. Но сначала необходимо познакомиться с реконструкциями членистоногих, чья систематическая принадлежность установлена недостаточно четко.

Это прежде всего представители кембрийских членистоногих (т.н. "Orsten"-тип), открытых Мюллером более двадцати лет назад [Müller, 1979]. По общему мнению, они являются представителями эволюционной ветви, ведущей к ракообразным [Bousfield, 1995; Müller, 1983; Walossek and Szaniawski, 1991; Walossek, 1995].

В большинстве своем эти мелкие членистоногие представлены личиночными и ювенильными стадиями (рис. 81).

В системе Бушфилда [Bousfield, 1995] одни из них рассматриваются как представители ракообразных из класса Maxillopoda и подкласса Skaracarida (*Scara*, *Wallosekia*, *Bredocaris*). Некоторые ракушковые формы включены в подкласс *Ostracoda* того же класса (*Bradoriidae*, *Phosphatocorida*). В то же время *Kunmingella* из *Bradoriidae* по Ху с соавторами имеет лишь конвергентное сходство с рецентными остракодами [Hou et al., 1996].

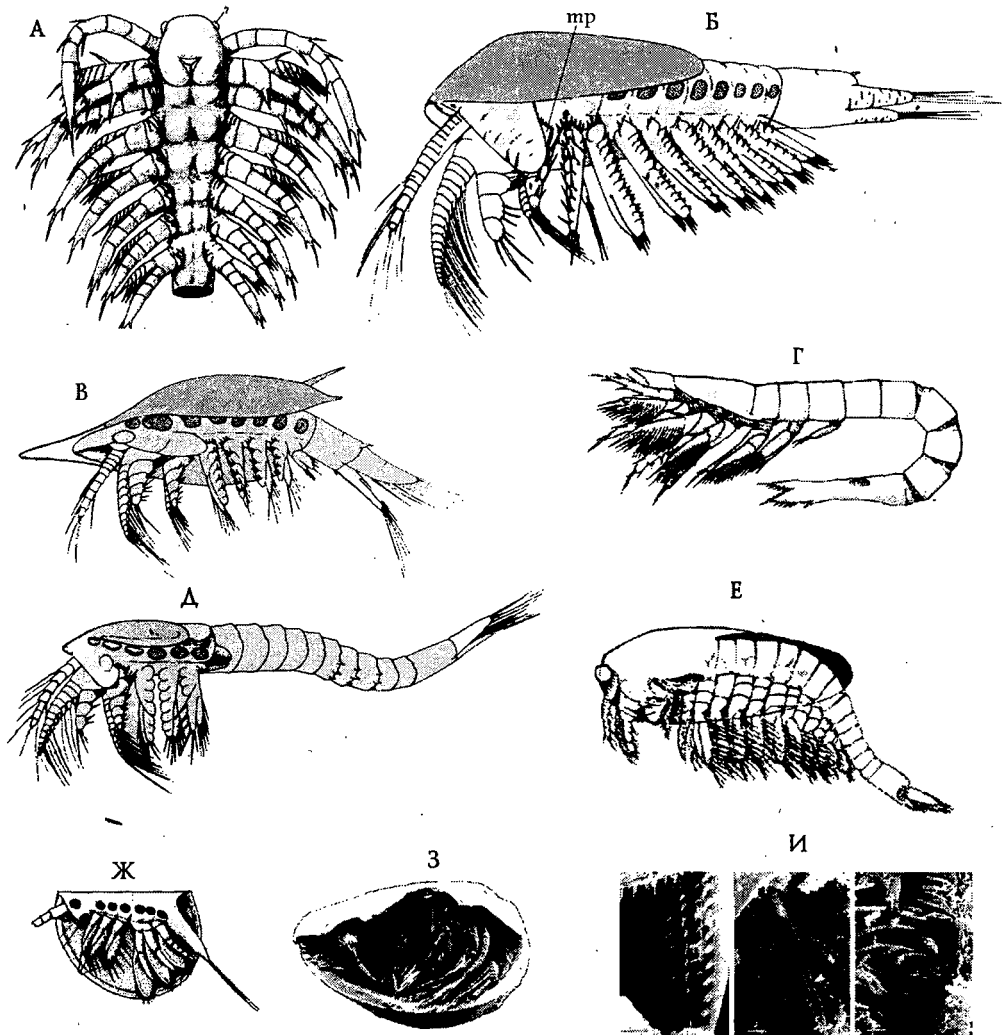


Рис. 81. Некоторые представители фауны "Orsten"-типа:

A — *Cambrocaris baltica* [Walossek and Szaniawski, 1991]; B — *Bredocaris admirabilis*; mp — мандибулярная пластинка; C — *Wallosekia quinquespinosa*; D — *Scara anulata*; [Müller, 1983]; E — *Rebbachiella kimmekullensis* [Walossek, 1995]; F — *Martinsonia elongata* [Walossek and Müller, 1990]; Ж — *Kunmingella maotianshanensis*; З — *Hesslandona unisulcata* [Hou et al., 1996]

По Бушфилду, *Rebbachiella kinnekullensis*, хотя и под вопросом, относится скорее к псевдокрустацеям, чем к ракообразным, и включена в класс Canadaspididea. Валоссек же уверенно относит ее к ракообразным и рассматривает ее как раннего представителя Branchiopod [Walossek, 1995]. Систематическое положение многих представителей фауны "Orsten"-типа также не ясно. Рассмотрим более внимательно реконструкции, представленные на рис. 81,Б–Е. Все членистоногие, изображенные на этих рисунках, являются неполовозрелыми животными. По числу конечностей и характеру развития грудной и абдоминальной тагмы они на первый взгляд соответствуют метанауплиальной стадии низших ракообразных. Однако по степени специализации конечностей они отличаются от них. Первая пара антенн — одноветвистая и, судя по всему, как и у ракообразных, выполняет сенсорную функцию. Гомологи второй пары антенн и мандибул двуветвистые с хорошо развитыми гнатобазами. Гнатобазы мандибул представлены нераздельной пластинкой с режущим краем, по которому располагаются мелкие зубчики. По форме и, очевидно, по функции мандибулы напоминают таковые метанауплиусов копепод. У *Rebbachiella kinnekullensis*, представляющей более позднюю стадию развития, мандибулярная пластинка непропорционально большая [Walossek, 1995].

Все постмандибулярные конечности гомономно метамерны и снабжены гнатобазами (см. рис. 81). Обращают на себя внимание большие размеры верхней губы, почти полностью прикрывающей гнатобазы вторых антенн и мандибулы. Но предротовая полость еще открыта, т.к. парагнаты отсутствуют. Конечность, гомологичная первой паре максилл по форме и вооружению, не отличается от остальных конечностей грудного функционального комплекса. Но на поздней стадии развития у *Rebbachiella* ее размеры уменьшаются. Валоссек [Walossek, 1995] усматривает в этом сходство с ракообразными, но уменьшение размеров без изменения формы является следствием аксиальной дифференцировки и характерно для всех членистоногих с гомономно метамерной организацией и связано с подстройкой грудного функционального комплекса к ротовому отделу.

Хорошая сохранность представителей фауны "Orsten"-типа позволяет реконструировать очень мелкие детали в строении членистоногих, вплоть до вторичных щетинок сеталяного вооружения конечностей (рис. 81,Е). Это дает возможность с большой уверенностью судить о способе захвата и основных источниках пищи. Представления Валоссека [Walossek, 1995] о сестонофагии *Scara*, *Wallosekia*, *Bredocaris Rebbachiella* безусловно правильны, так же как и о наличии гидрокинетического механизма (хотя он и использует общепринятую схему фильтрации). Но вряд ли пищедобывательный аппарат *Rebbachiella* и других представителей этой группы псевдокрустацей можно назвать фильтрационным, поскольку их конечности не имеют фильтрационного вооружения. Основным отличием фильтрационных щетинок от других типов вооружения является размер вторичных щетинок, которые превосходят по длине диаметр первичных во много раз. На микрофотографии же их размер сравним с диаметром несущих их первичных щетинок (см. рис. 81,Е). Кроме того, хотя щетинки *Rebbachiella* в зависимости от местоположения изменяются в размерах, их устройство однообразно, они везде одинаковы, и это нельзя объяснить трудностью реконструкций. Если можно так выразиться, они так же гомономно метамерны, как и конечности. Набор сеталяного вооружения в аппаратах фильтрационного типа значительно разнообразнее.

Исходя из характера идиосегментации, головной функциональный комплекс рассмотренных членистоногих является не более чем протоцефалоном и характеризует их как псевдокрустацей, но более продвинутых по сравнению с другими трилобитообразными. С этой точки зрения показанные на рис. 81 реконструкции представляют не метанауплиальные, а скорее ювенильные стадии псевдокрустацей, поскольку в онтогенезе дифференцируются только конечности протоцефалона, и, следовательно, основной личиночной стадией этих форм является науплиус.

Наиболее интересной формой из фауны "Orsten"-типа является *Cambrocaris baltica* [Walossek and Szaniawski, 1991]. Этого представителя псевдокрустацей авторы также помещают у основания филогенетической ветви, ведущей к ракообразным. Для *Cambrocaris baltica* характерна, можно сказать, высшая степень гомономно метамерной организации. Только первая пара конечностей, возможно гомологичная антеннулам, одноветвиста. Причем по характеру членения и вооружению она фактически ничем не отличается от эндоподитов следующих за ней конечностей, которые двуветвисты. Помимо эндоподита они несут многочленистый экзоподит. Гнатобазы отсутствуют. Ротовое отверстие, если реконструкция надежна, располагается на вентро-каудальной стороне гипостома (рис. 82). Строение конечностей и расположение конечностей свидетельствует о принадлежности камброкариса к облигатным грасперам.

Гомономно метамерная организация и характер идиосегментации говорят о крайней примитивности этого членистоногого. Вероятно, поэтому строение его конечностей

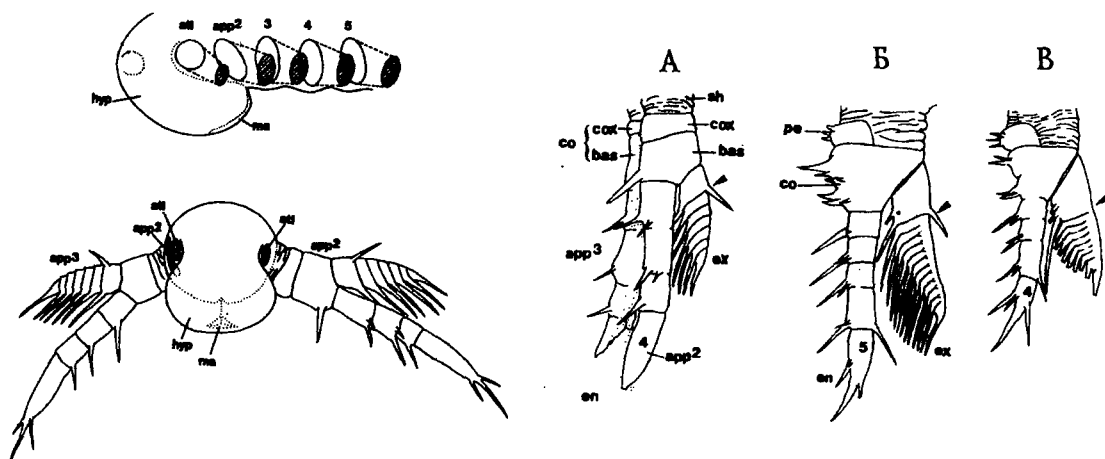


Рис. 82. Строение головного отдела и второй пары конечностей у *Cambrocaris baltica* (слева). Справа схема образования коксы и гнатобаз из проксимального эндита протоподита [Walossek and Szaniawski, 1991]:
 А — разделение протоподита на коксу и базис у *Cambrocaris baltica*; Б, В — конечности *Martinssonella elongata* с проксимальным эндитом — предшественником коксы и гнатобаз

Валоссек и Заниавский рассматривают как удобную модель для выведения конечности ракообразных [Walossek and Szaniawski, 1991]. Они считают, что гнатобазы являются новоприобретением членистой конечности, предназначенным для размельчения и подачи пищи к ротовому отверстию. Но, судя по всему, камброкарис справлялся с добычей и без гнатобаз, и естественнее предположить, что он их утратил в связи с переходом на грасперный способ питания. По мнению Валоссека, морфофункциональной основой, на которой произошло развитие гнатобаз, является проксимальный эндит протоподита, который был предшественником коксального членика (см. рис. 82).

Если исходить из моих представлений о первичности гнатобазического типа пищедобывательного аппарата, камброкарис, как облигатный граспер, является более специализированной формой трилобитообразных, чем *Martinssonella elongata* и *Rehbachella kinnekullensis*. В то же время отсутствие головного щита, расположение ротового отверстия и предельная степень гомонимности выделяет его как очень специфического трилобитообразного.

Подобной специфичностью отличается и другая группа трилобитообразных с неясным таксономическим положением — аномалокариды (*Anomalocarida*). По мнению Ху с соавторами, аномалокариды являются ближайшими родственниками представителей подцарства (Subkingdom) асхельминтов (*Aschelminthes*) и сближаются с киноринхами [Hou et al., 1995]. Другие полагают, что это все-таки представители артропод [Bousfield, 1995; Collins, 1996]. История реконструкции главного представителя этой группы *Anomalocaris canadensis* (рис. 83) достаточно поучительна и может служить примером того, с какими трудностями сталкиваются палеонтологи при идентификации отпечатков [Collins, 1996].

Отдельные фрагменты этих животных были найдены еще в прошлом веке. Многочленистый придаток, вооруженный зубовидными шипами, был описан как конечность членистоногого, а околоротовое кольцо — как отпечаток медузы. Понадобилось сто лет, чтобы прийти к реконструкции, показанной на рис. 83 из работы Коллинза.

Аномалокариды достаточно крупные животные с неминерализованной кутикулой. Общая длина тела некоторых из них, если судить по длине члеников головного придатка (1,7 см), а их насчитывается до 16, достигала нескольких десятков сантиметров [Hou et al., 1995]. Тело аномалокарид подразделяют на две тагмы, уподобляя их просоме и метасоме хелицеровых. Сегментация переднего отдела (тагмы) не выражена. Она несет пару преоральных придатков, каждый членик которых вооружен зубовидными шипами, пару глаз и вентрально расположенный рот, снабженный круглыми челюстями и радиально расположенными зубами. Некоторые формы имеют дополнительные ряды зубов и три или четыре пары постротовых гнатобазических конечностей.

Торакс — метамерный, обычно содержит около 13 сегментов, несущих направленные в стороны перекрывающиеся плавники и жабры, и заканчивается трехплавниковой хвостовой частью, некоторые формы имеют гнатобазические торакальные конечности [Collins, 1996]. В системе артропод, по Коллинзу, они занимают ранг класса (*Dinocarida*),

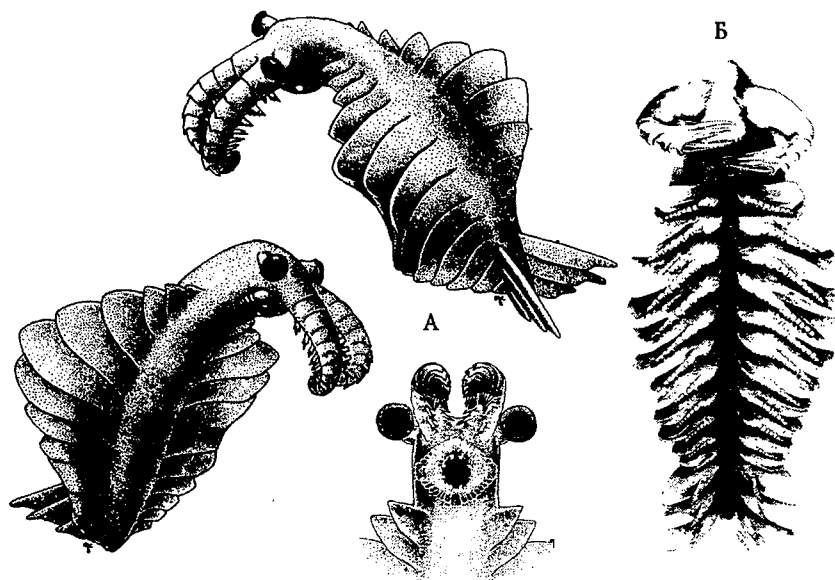


Рис. 83. Представители аномалокариды:
 А — реконструкция *Anomalocaris* и его головной отдела [Collins, 1996] Б — *Parapeytoia* [Hou et al., 1995]

куда входят *Anomalocaris*, *Laggania*, *Hurdia*, *Proboscicaris Cassubia*, *Peytoia* и *Opabinia* [Collins, 1996]. Название класса подчеркивает принадлежность их к крупным хищникам морей Кембрия.

Мне представляется, что реконструкции аномалокариды в общих чертах близки к действительности, но еще не окончательны. Разногласия в интерпретации конечностей *Anomalocaris*, отмеченные Коллинзом, заставляют предположить, что еще будут обнаружены признаки, указывающие на редукцию членистых эндоподитов. Но сам по себе факт полной утраты эндоподитов не имеет большого принципиального значения. Гораздо важнее для меня указание на присутствие гнатобаз у некоторых представителей аномалокариды с вытекающим из него выводом о гнатобазическом типе пищедобывательного аппарата. Как и в предыдущих случаях, мы можем рассматривать утрату гнатобаз у аномалокариды в связи с переходом к облигатному грасперному типу питания. Судя по отсутствию членистых эндоподитов аномалокариды вел пелагический образ жизни, в то время как парапетоия была пелаго-бентосным организмом. Она имела гнатобазические членистые конечности и специальный орган захвата и, судя по всему, была всеядной. В этом смысле она была близка к всеядным формам псевдокрустацей. Но она, как и все аномалокариды (возможно, за исключением *Cassubia*), сильно отличалась по плану строения от вышерассмотренных псевдокрустацей, прежде всего по особенностям ротового аппарата и грасперного механизма.

Я разделяю мнение Бушфида о сходстве ротового аппарата аномалокариды с таковым аннелиды [Bousfield, 1995]. Однако не могу разделить его представлений о первичном плане строения членистых конечностей и новообразовании гнатобаз. Тем более в том варианте, который предлагает Бушфид. По его мнению, предротовой придаток "uniantennate" артропод, к которым относятся трилобитообразные, был первоначально хищным хватательным аппаратом, который во вторую очередь стал жгутовидным и сенсорным органом. А это означает, что аномалокариды является исходной формой для всех "uniantennate" трилобитообразных и хелицероных. Кроме того, он предполагает, что и предротовые придатки "biantennate" испытали подобный метаморфоз. Другими словами, он видит гомологию между головными придатками аномалокариды, антеннами трилобитообразных, хелицерами и антеннулами ракообразных [Bousfield, 1995].

Как я понял из цитированных выше работ по аномалокаридам, гомология между предротовыми придатками аномалокариды и конечностями антеннулярного (действующего) сегмента членистоногих не установлена. Единственным доводом в пользу такой гомологии является предротовое положение грасперных придатков аномалокариды. Этого явно недостаточно, учитывая возможность редукции антеннул, как это произошло у хелицероных. Возможно также, что гомологи сенсорных придатков (антеннулы или их производные) просто не сохранились, поскольку кутикула не была кальцифицирована. Странно, что пелагический хищник, каким был аномалокариды, не имел никаких дистанционных органов для обнаружения добычи, кроме глаз.

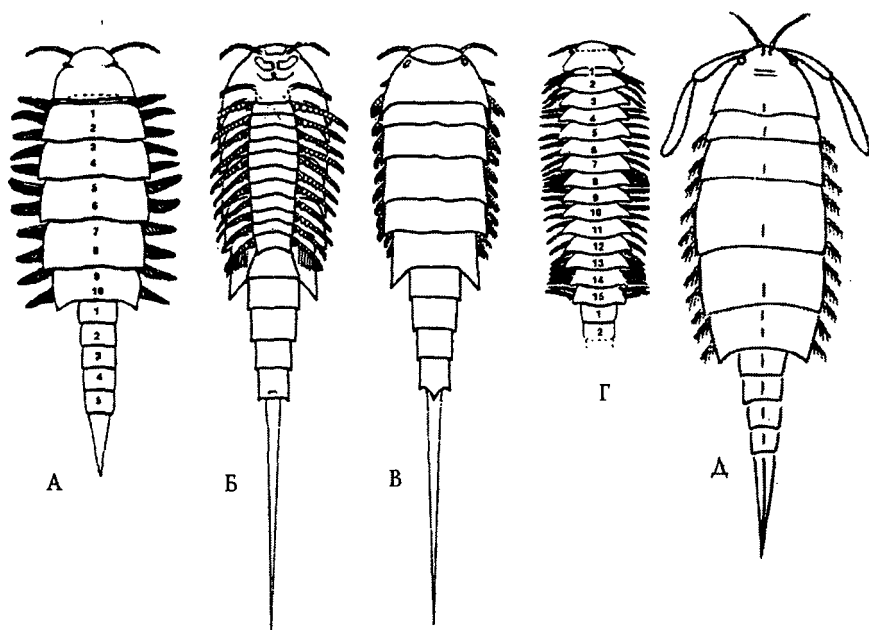


Рис. 84. Реконструкции эвтикарцинид (рисунки из работ Бушфилда [Bousfield, 1995] и Я.И. Старобогатова [1988] по разным авторам):
 А — *Pieckoxerxes piekooae*, Г — *Kottixerxes gloriosus*; (Schram & Emerson, 1991); Б, Б — *Eutbycarcinus kessleri* (Bergström, 1979); А — *Synaustus brookvalensis* (Riek, 1982)

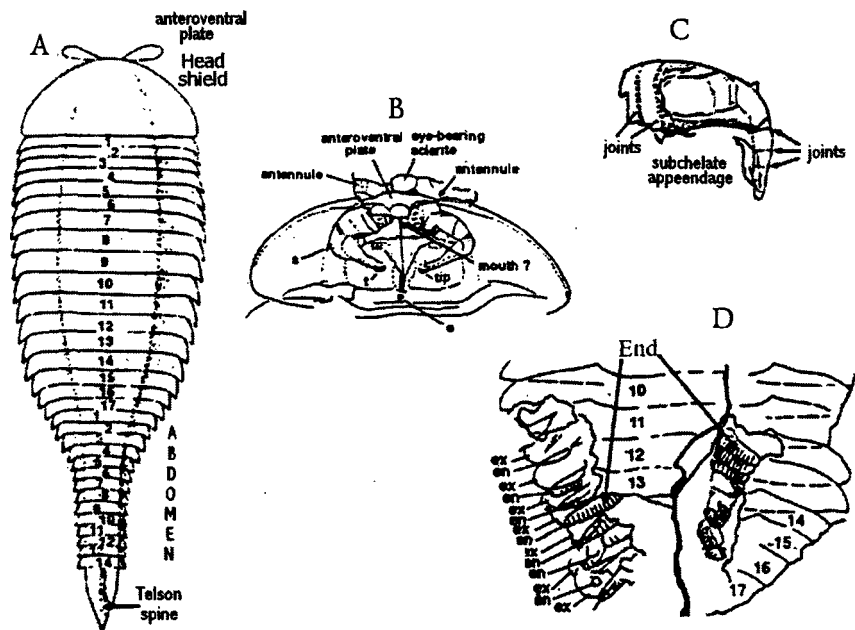


Рис. 85. *Fuxianhuia protensa* [Нои, 1987 из Bousfield, 1995]:
 А — дорсальная реконструкция; В — вентральная реконструкция; С — подклешня; D — реконструкция абдоминальной части

Следует рассмотреть еще одну интересную группу псевдокрустацей с неясным систематическим положением — эвтикарцинид (рис. 84, 85).

Эта группа ископаемых членистоногих известна с триаса до карбона. Характерной особенностью эвтикарцинид является необычная для псевдокрустацей тагматизация [Старобогатов, 1988; Bousfield, 1995]. Определение Бушфилда по отношению к этой груп-

пе как загадочной совершенно оправдано, поскольку, помимо неясного систематического положения, специалисты не могут договориться и относительно интерпретации имеющихся отпечатков, что, безусловно, связано с плохой сохранностью образцов. Я даю это краткое описание эвтикарцинид по Я.И. Старобогатову с дополнениями из Бушфида.

В головном отделе эвтикарцинид выделяют два отдела, разделенных иногда хорошо заметным швом. Первый отдел включает акрон и слившийся с ним сегмент первой пары антенн. Следующий отдел, его называют гнатоцефалом, состоит из четырех слившихся сегментов, прикрытых единым тергитом. Строение конечностей гнатоцефалона изучено недостаточно. Описаны только одноветвистые антенны (не на всех реконструкциях) и мандибулы. Предполагается, что остальные конечности гнатоцефалона были подобны торакальным конечностям, если они были. За гнатоцефалом следует первый, обычно рудиментарный тергит торакса и затем серия политергитов. Все торакальные сегменты несут конечности (см. рис. 84). Конечности имеют жгутовидную форму, многочленистые и, как замечает Бушфид, без терминального когтя. Конечности тонкие одноветвистые, но, по Я.И. Старобогатову, *Euthycarcinus kessleri* имели небольшие эпиподиты. Конечности некоторых эвтикарцинид несли на заднем крае каждого членика простые или пластинчатые щетинки, что наряду с многочленистостью придает им вид экзоподитов, свойственных трилобитообразным. Как полагают, они могли использоваться для плавания и дыхания. Безногий абдомен состоял из пяти или шести безногих сегментов и заканчивался игловидным тельсоном.

Хоу [Hoу, 1987, цит по: Bousfield, 1995] приводит реконструкцию членистоногого *Fuxianhuiia protensa* из среднего Кембрия, которого Бушфид сближает с эвтикарцинидами (см. рис. 85). Головной отдел *Fuxianhuiia* состоял из трех сегментов. Конечности второго сегмента были представлены жгутовидными антеннулами, а конечности, гомологичные антеннам, состоявшие из нескольких члеников, несли подклепню (*subchelate*). Они были грасперами с цефалическим типом грасперного аппарата. Конечности торакса имели две ветви: многочленистый эндоподит и широкий пластинчатый экзоподит (см. рис. 85).

Наличие политергитов у эвтикарцинид и полиподиальность некоторых из них придает им сходство с многоножками (см. рис. 84).

Особенности строения представителей "Орстен фауны" аномалокарид и эвтикарцинид не позволяют пока обсуждать план строения этой группы членистоногих, и я вернусь к этому позже.

ГЛАВА VII

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВОДНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Общие закономерности перестройки планов строения в системе водных членистоногих

Как видно из сравнения морфофункциональных схем, построенных на основе реконструкций трилобитообразных (см. рис. 79), и морфофункциональных схем гипотетических членистоногих (см. рис. 72), построенных на сравнительном анализе аналогичных форм ракообразных, между ними имеется большое сходство. Некоторые же формы оказались просто идентичными.

Таким образом, системные свойства таблицы (см. рис. 70) дают возможность на основе сравнительного анализа морфофункциональных схем и закономерностей изменения планов строения членистоногих по вертикали и горизонтали предсказывать неизвестные формы. Чем я и не преминул воспользоваться, попытавшись построить еще один ряд морфофункциональных схем и выйти на исходный уже для ГнПА тип пищедобывательного аппарата.

Я рассуждал так: на следующем, самом нижнем уровне организации должны располагаться животные с крайней степенью гомономной метамерии. В головном функциональном комплексе должно быть на два сегмента меньше, чем у трилобитообразных (табл. 6). Формула головного отдела, следовательно, должна выглядеть как:

$$A_{сг} + A_1,$$

где $A_{сг}$ — акрон, а +сегмент — гомолог сегмента первой пары антенн. Все остальные сегменты должны нести конечности, подобные конечностям первого сегмента. Но как они выглядят? У всех членистоногих первая пара антенн выполняет сенсорную функцию, многочлениста и одноветвиста. Представить себе такие конечности на всех остальных сегментах просто невозможно. Тем более невозможно представить себе такие конечности в качестве пищедобывательных. Мы видели, что при переходе от ТФА к ГнПА произошло упрощение фильтрационного аппарата за счет утраты эндоподитами конечностей фильтрационной функции. Дальнейшее же упрощение пищедобывательного аппарата типа ГнПА можно представить лишь с утратой пищедобывательной функции конечностями. За конечностями в таком случае остается локомоторная и гидрокинетическая функции. Отсюда следует, что конечности не были подобны конечностям первого сегмента. Но поскольку его конечности принадлежат +сегменту, они могут быть сериальными гомологами туловищных сегментов. Если мы примем все это, то наш вывод о первичности фильтрационной функции окажется неверным. Но я предположил, что фильтрационная функция возникла на основе седиментационной и в аппарате исходного для ГнПА типа важную роль играла структура, подобная верхней губе науплиусов ракообразных, и гидрокинетическая функция конечностей. В этом отношении к науплиусам близки личинки аннелид. Так я вышел на кольцецов.

Таблица 6

Состав головного функционального комплекса у членистоногих с различным типом пищедобывательного аппарата

Тип аппарата	Головной комплекс	Отделы				
		Акрон $A_{сг}$	Сенсорный $A_1 A_2$	Ротовой $MdPgn$	Максиллярный $Mx_1 Mx_2$	Супермаксиллярный $Mxp_1 Mxp_2 Mxp_3 T$
СМФА	Суперцефалон	●	①①	③④	①②	①② ③④
МФА	Псевдоцефалон	●	①①	③④	①②	⑦⑧ ⑨⑩
ТФА	Цефалон	●	①②	③④	⑤⑥	⑦⑧ ⑨⑩
ГнПА	Протоцефалон	●	①①	③④	⑤⑥	⑦⑧ ⑨⑩
ПАА	Процефалон	●	①②	③④	⑤⑥	⑦⑧ ⑨⑩

Условные обозначения. Тип фильтрационного аппарата: СМФА — супермаксиллярный аппарат; МФА — максиллярный фильтрационный аппарат; ТФА — торакальный фильтрационный аппарат; ГнПА — гнатобазический; ПАА — пищедобывательный аппарат аннелид; $A_{сг}$ — акрон. Сегменты и их гомологи: A_1 — антеннулярный; A_2 — антеннальный; Md — мандибулярный; Pgn — условный сегмент паранат; Mx — максиллярные; Mxp — сегменты максиллипод; T — торакальные; ● — акрон; ① — идиосегменты головного комплекса; ② — непарный идиосегмент; ③ — сегменты следующей тагмы.

Головной функциональный комплекс аннелид в простейшем случае состоит из акрона, несущего сенсорный аппарат. Вслед за акроном располагается сегмент (метастомий), на котором открывается рот. Пищедобывательный аппарат большинства аннелид представлен выворачивающейся глоткой. А конечности первого сегмента несут такие же паралодии, как и остальные сегменты. Морфофункциональная схема (рис. 86) отражает план строения аннелид. Хотя конечности аннелид не связаны с пищедобывательной функцией и среди них нет пелагических фильтраторов, они выполняют локомоторную и гидрокINETическую функции и могут рассматриваться в качестве той морфофункциональной основы, на базе которой сформировались конечности членистоногих.

Таким образом, к таблице (см. рис. 70) оказалось возможным добавить еще два ряда морфофункциональных схем, отражающих планы строения трилобитообразных и кольцецов. Ряд, включающий трилобитообразных, я обозначаю как первый уровень организации членистоногих. Исходный для него ряд аннелид принят за нулевой уровень организации. С прибавлением этих рядов состоялся переход от системы ракообразных к системе членистых (рис. 87). Система приобрела законченный вид, вследствие чего закономерный характер переходов от одного элемента системы к другому окончательно проявился и стал возможным более глубокий анализ системы.

Жизненные формы аннелид резко отличаются по морфотипу от жизненных форм членистоногих. Отсутствие пищедобывательной функции у конечностей и, как следствие этого, слабое развитие гетерономной метамерии приводит к большому однообразию морфофункциональных схем. Форма (0—К) представляет личинку аннелид на стадии нектохета. Она имеет три пары конечностей и личиночный пищедобывательный аппарат аннелид и только один сегмент, прямо связанный с пищедобыванием. В совокупности с акроном данный сегмент представляет головной функциональный комплекс аннелид — процефалон.

На первом уровне (I—K) размещена первая из основных личиночных стадий ракообразных — науплиус, обладающий гнатобазическим типом пищедобывательного аппарата (ГнПА), в составе которого три пары конечностей, что соответствует протоцефалону. Рассмотрим теперь, в каком отношении находится науплиус к трилобитообразным.

Личинка трилобитов — протаспис — имеет, так же как и ортонауплиус, несегментированное тело и не более трех пар конечностей [Cisne, 1973].

На следующей стадии — метапротаспис — глабела личинки распадается на несколько сегментов. Число их равно трем или четырем. Кроме того, между первым сегментом и головной лопастью у некоторых трилобитов обнаруживают еще один сегмент. Таким образом, личинка трилобита на этой стадии имеет четыре-пять сегментов и соответствующее им число пар конечностей. Все они принадлежат головному отделу. Строение конечностей личинок на этих стадиях развития трилобитов неизвестно. Однако у взрослых трилобитов конечности головного и туловищного отделов (за исключением антенн) имеют одинаковое строение, из чего следует, что строение конечностей личинок было таким же одинаковым, как и у взрослых. При этом личинки, как и взрослые, имеют пищедобывательный аппарат гнатобазического типа. Очевидно, что смены основного типа пищедобывательного аппарата в онтогенезе не происходило и они имели только одну основную личиночную стадию, соответствующую науплиусу ракообразных. Обычно же, кроме стадии протаспис, выделяют еще две — метапротаспис и мераспис. Это связано с тем, что трилобиты имеют в большинстве случаев тагму, которую принято считать головным отделом. Она образуется как результат развития щита, захватывающего, помимо первых четырех-пяти сегментов, еще и первый грудной, так называемый окципитальный сегмент.

У псевдокрустацей число сегментов головного отдела может различаться довольно сильно. Кроме того, многие из них имеют головогрудной щит или раковину, охватывающую часть или все туловище. Тем не менее конечности псевдокрустацей так же гомономны метамерны, как и конечности трилобитов. Однако, как было показано, у некоторых групп конечности, гомологичные второй паре антенн, несколько отличаются от всех остальных. Очевидно, у личинок, гомологичных науплиальной стадии, они также дифференцированы. Судя по строению, личинки, как и взрослые, имеют гнатобазический тип пищедобывательного аппарата.

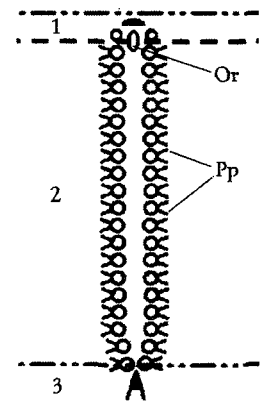


Рис. 86. Морфофункциональная схема кольчатого червя: 1 — Асг и +сегмент; 2 — сегменты туловища; 3 — анальная лопасть; Or — ротовое отверстие; Pr — паралодии

Уровень организации и тип ПА	Формула и число сегментов головного отдела	ГРАСПЕРЫ					ФИЛЬТРАТОРЫ				
		СУША		БЕНТАЛЬ			ПЕЛАГИАЛЬ				
		А	Б	В	Г	А	Б	Ж	З	И	К
IV	С М Ф А	A_1 A_2 Mд Pgn Mx ₁ Mx ₂ Mxp ₁ Mxp ₂ + Mxp ₃									
			9	A_1 A_2 Mд Pgn Mx ₁ Mx ₂ + Mxp ₁							
III	М Ф А	7									
II	Т Ф А	5									
I	Г Н П А	A_1 A_2 + Mд									
			3								
0	П А А	1									

Рис. 87. Периодическая система членистоногих. На морфофункциональных схемах аннелид показаны только первые пять сегментов

В целом у трилобитоморфа можно выделить лишь одну основную личиночную стадию, аналогичную или, вернее, гомологичную науплиусу. Данная личинка является также основной и единственной личинкой трилобитообразных, МФС которых размещены на этом же уровне.

Как следует из табл. 6, которая является продолжением табл. 3, и рис. 87, состав головного функционального комплекса имеет +сегмент (+С) и отличается от головного отдела животного соседнего уровня на два сегмента. Эту закономерность можно изобразить в виде формулы нечетного числа:

$$H = 2n + C,$$

где H — общее число сегментов, а n — номер уровня. Коэффициент при n — представляет пару сегментов, связанных между собой в один функциональный отдел (+С) = 1.

На нулевом уровне ($n = 0$) в составе головного функционального комплекса только один +сегмент. С переходом на следующий уровень головной функциональный комплекс увеличивается на два сегмента и т.д. Из табл. 6 следует, что каждый раз специализации подвергается последний идиосегмент (+С) головного функционального комплекса и ближайший к нему простой сегмент (0), которые и образуют новую функциональную пару. Число таких пар в головном функциональном комплексе соответствует числу отделов в нем и номеру уровня. Последовательность числа сегментов в головном функциональном комплексе с нулевого по четвертый уровень выражается рядом нечетных чисел: 1, 3, 5, 7, 9.

В соответствии с увеличением числа сегментов и отделов головного функционального комплекса уменьшается число сегментов грудного функционального комплекса. Однако в данном случае закономерность уже не такая четкая, так как процесс формирования грудной тагмы происходит на фоне общей олигомеризации. Так, у животных второго уровня число сегментов грудной тагмы от 5 (4) до 21. Причем, как правило, нечетное число 5—7—9—11—13—19—21. У животных третьего уровня — 5, 7. У животных четвертого — 5. Здесь мы также сталкиваемся со своеобразной ритмикой в изменении числа сегментов через 2.

При переходе от нижнего уровня к верхнему увеличивается степень гетерономной метамерии. Это соответствует выводам В.Н. Беклемишева [1964] о характере развития гетерономной метамерии членистоногих. Из числа закономерностей, которые не нашли отражения в таблице, следует отметить уменьшение изменчивости в числе сегментов от нижнего уровня к верхнему и стабилизацию числа сегментов с повышением уровня организации [Беклемишев, 1964]. К этому следует добавить закономерное увеличение числа отделов в головном функциональном комплексе от нижнего уровня к верхнему. Еще одна закономерность — увеличение числа сегментов, которые срastaются с карапаксом, и способ образования головного щита. У псевдокрустацей головной щит образуется за счет постгастрального тела. У животных второго уровня головной щит образуется за счет максиллярного сегмента и связан только с сегментами головного отдела (главным образом, максиллярным). У животных третьего уровня он срastaется с частью передних (обычно таких сегментов три), на четвертом уровне — со всеми грудными. Впрочем, процесс последовательного присоединения сегментов к головному отделу (цефализация) имеет место и по горизонтали (трилобитообразные). Но имеет, как мы видели, другие причины.

Если по вертикали прослеживаются закономерности в изменении общего плана строения животных, характеризующие повышение уровня организации, то каждый уровень представлен рядом (набором) форм, образующихся в результате экологической специализации (по способу питания и образу жизни). На каждом из уровней ряд начинается с формы, представляющей пелагического фильтратора и заканчивается наземным граспером. Закономерности данного перехода достаточно хорошо изучены [Cannon and Manton, 1927; Nemoto, 1967; Смирнов, 1971; Петипа, 1967, 1975, Исрапов, 1992]. Некоторые из них рассмотрены мной выше при обсуждении закономерностей преобразования пищеводобывательной функции. Поэтому кратко перечислю лишь основные, которые могут быть проиллюстрированы морффункциональными схемами в таблице на рис. 87.

В начале ряда — пелагический фильтратор, у которого фильтрационный тип питания всегда преобладает, хотя облигатных фильтраторов не существует. У большинства этих форм имеется хотя бы потенциальная возможность дифференцированного захвата с помощью каких-либо неспециализированных структур (формы I—IV, И). Далее следуют формы, имеющие уже специализированный орган захвата, но в то же время сохраняющие в полной мере фильтрационные способности (I—IV, 3). Начиная с колонки Г следуют специализированные грасперы, не способные к фильтрации.

Переход к облигатному грасперному способу питания сопровождается редукцией основных элементов фильтрационного аппарата. Но обычно вместо редукции происходит замещение функций, чаще всего фильтрационная замещается функцией обработки и по-

дачи пищи, а гидрокинетическая переключается на обслуживание дыхательного аппарата (декаподы). На следующем этапе (переход к бентосному, вернее, пелаго-бентосному грасперу) вдобавок к плавательному локомоторному аппарату приобретает ходильный (ползательный), служащий для передвижения по грунту. С переходом на чисто бентосный образ жизни редуцируется или меняет функции плавательный аппарат.

Наконец, формы, освоившие сухопутный образ жизни, приобретают целый комплекс приспособлений, связанных с этим переходом. Эти адаптации достаточно хорошо изучены и вошли в учебную и научно-популярную литературу¹.

Фактически, зная положение любой жизненной формы в таблице (см. рис. 87) мы можем на основании закономерностей морфофункциональных перестроек по вертикали и горизонтали описать любую неизвестную нам форму или же исчерпывающе объяснить ее отсутствие в данном месте. Например, в таблице пустует ячейка IV, Ж. По положению форма, занимающая данное место, является пелагическим фильтратором, обладающим СМФА и суперцефалом. Торакальный отдел по аналогии с формой III, Ж должен быть связан с плавательной локомоторной функцией. Абдомен лишен конечностей. Среди взрослых эукарид такой формы нет. Однако имеется личиночная стадия, обладающая именно этим планом строения. Правда, плавает она с помощью экзоподитов грудных конечностей, а не с помощью двуветвистых весловидных конечностей. Мы можем достаточно убедительно объяснить причину отсутствия изотопных форм III, IV, Д. Жизненные формы с максиллярным типом аппарата не нуждаются в раковине как струенаправляющем приспособлении. Можно назвать и другие причины, вытекающие из характера онтогенеза. Например, одна из наиболее интересных и, может быть, фантастических, с точки зрения специалистов, является морфофункциональная схема (III, И) гипотетического животного, обладающего МФА и псевдоцефалом с томономно метамерной сегментацией туловища, несущего плавательные конечности (см. рис. 87). Производный от этой формы пелагический граспер не так давно обнаружен. К нему относится, *Speleonectes lucayensis* (рис. 88) представитель нового класса членистоногих Remipedia [Jager, 1981].

Имеется еще одна интересная закономерность, которая, однако, не бросается в глаза при анализе таблицы. Сравнивая планы строения аналогичных форм в любой из верти-

кальных колонок, можно обнаружить два резких перехода, во время которых происходит переориентация функциональных нагрузок соответствующих тагм. В результате первого перехода от жизненных форм аннелид к таковым трилобитообразных, конечности членистых приобретают пищедобывательную функцию, последняя от головного отдела переходит к торакальному.

В результате второго перехода от жизненных форм ракообразных с ТФА к таковым с МФА пищедобывательная функция снова переходит к головному отделу. Если первый переход интересен тем, что отделяет собственно членистоногих от остальных групп членистых, то второй — тем, что отделяет высших ракообразных (включая подкласс копеподоидеа) от всех других членистоногих. При этом оказывается, что между низшими ракообразными больше сходства с трилобитообразными, чем с высшими ракообразными. Удивительное сходство между ними имеется не только на уровне морфофункциональных схем, но и в габитусе, а морфофункциональные схемы позволяют реконструировать не только план строения, но и внешний облик животного. Характер данного сходства

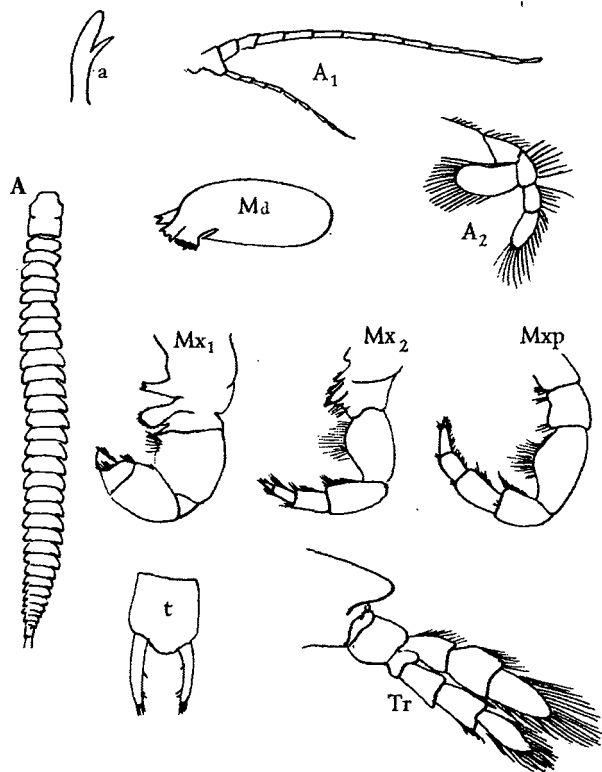


Рис. 88. *Speleonectes lucayensis* [Jager, 1981]:

A — дорсальный взгляд на тело спелеонектуса; A₁, A₂ — антенны; Md — мандибулы; Mx — максиллы; Mxp — максиллипеды; Tr — торакоподы; a — преантенны; t — телсон

¹ См.: Заренков Н.А. Членистоногие. Ракообразные.—М.: МГУ, 1982.— Ч.1.— 197 с.; Жизнь животных.— М.: Просвещение, 1968.— Т. 2.— 577 с.

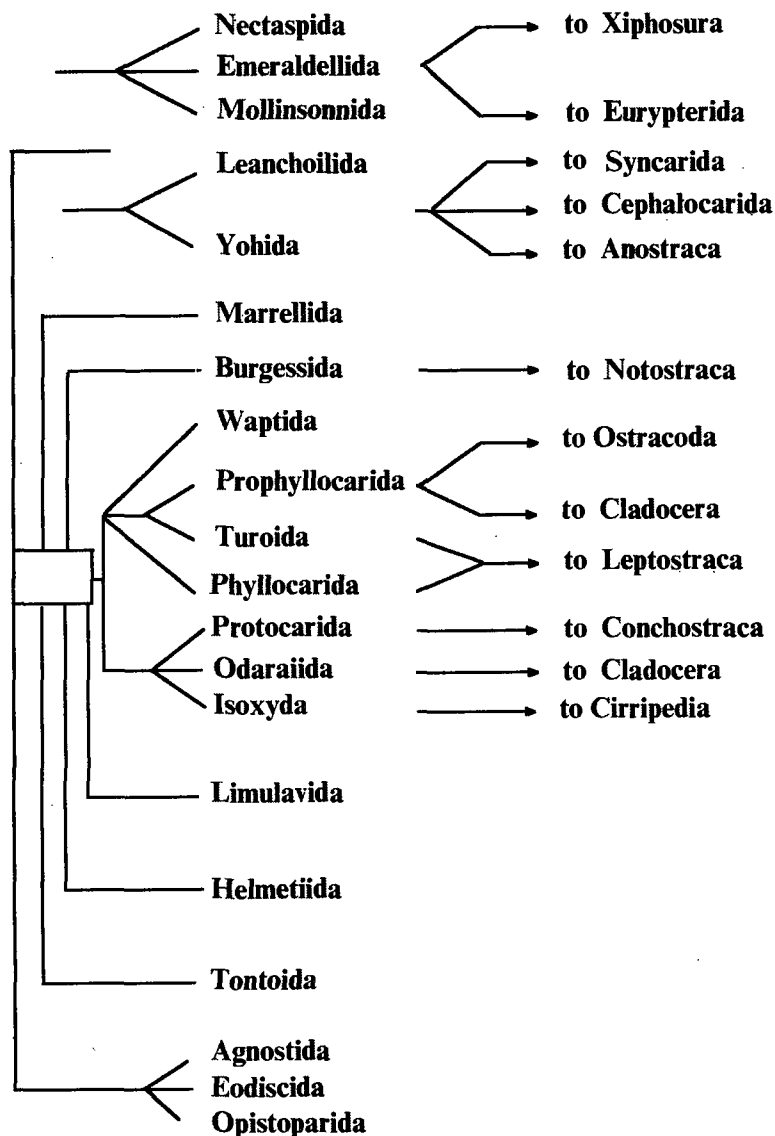


Рис. 89. Филогенетические связи псевдокрустачей и ракообразных [Simonetta and Delle Cave, 1975]

послужил Симонетта с соавторами для построения двух параллельных рядов трилобитообразных и ракообразных, позволяющих, по мнению авторов, обнаружить родственные связи между теми и другими группами (рис. 89). Правда, авторы нашли среди трилобитов предполагаемых предков не только низших раков. Собственно, эта работа заставила меня серьезно задуматься над возможностью обнаружения скрытых в таблице (см. рис. 87) филогенетических связей. До этих пор я рассматривал ее лишь как систему жизненных форм, не основанную на родстве.

Введение в таблицу морфофункциональных схем, отражающих план строения, сблизило ее в какой-то степени с таксономической системой, но, поскольку положение жизненных форм таксонов в таблице не совпадало с положением таксонов в общепринятой системе, сначала я не придавал этому серьезного значения. Схема Симонетта, по сути дела, лишь в деталях отличалась от сопоставления форм I и II уровней. Но в то же время, сравнивая переходы от одной жизненной формы к другой по вертикали, я сразу отказался от мысли, что они могут быть связаны родством. Мне казалось, что, если таблица представляет собой систему, то характер перехода должен быть одинаков независимо от того, в каком месте таблицы размещены сравниваемые формы. Если, допустим, сравнить формы III,B и IV,B, то сразу станет ясно, что вторую просто невозможно вывести из первой, как бы хитроумно мы это ни делали. В самом деле, почему, например, грасперная функция должна была переместиться на два сегмента назад, а связанные с ней конечности ут-

ратили грасперный механизм (клевши, подклевши) и вошли в состав головного отдела. При аналогичном сравнении двух любых пар соседних уровней сделать это невозможно. Невозможно потому, что переход от одного типа пищедобывательного аппарата к другому должен сопровождаться совершенно необъяснимыми морфологическими перестройками не только самого аппарата, но и общего плана строения животного, который, как мы видели, определяется именно типом аппарата. Если по горизонтали переходы от одной формы к другой легко поддаются реконструкции, то по вертикали возникают непреодолимые трудности, и суть перехода остается загадочной.

В этом отношении исключительно важным является закономерное увеличение числа основных личиночных стадий при переходе от одного уровня к другому и соответствие личиночного пищедобывательного аппарата основному типу ПА — уровня, на котором находится личинка (вертикальная колонка К). А как раз переходы от одного типа пищедобывательного аппарата представляют уже известную нам последовательность в преобразовании головного функционального комплекса. Это, а также сравнение планов строения личинок, принадлежащих к одной из основных личиночных стадий навело меня на мысль о неотении. На эту же мысль наводит сравнение изотопных форм пелагических фильтраторов, принадлежащих к одному уровню и обладающих разным числом и характером дифференцировки сегментов грудной и абдоминальной тагм (ср. III, К и Ж, З, И) или аналогичные формы второго уровня.

Неотения и педоморфоз

Если изменение основного плана строения пищедобывательного аппарата личинок осуществляется в процессе педоморфоза, то оно должно приводить к изменению общего плана строения животного и образованию нового морфологического ряда. Соответственно новые формы образуются в результате освоения тех же главных экологических ниш, что и исходные формы. Таков принцип. Доказательство же такой схемы чрезвычайно трудно и вряд ли возможно для каждого отдельного перехода. Тем не менее есть надежда преодолеть эти трудности в общей схеме, так как имеется возможность интерполировать любой положительный аргумент с одного звена схемы на другое. Однако прежде следует выяснить, какие предпосылки имеются для неотенического развития. Для этого вернемся к плану строения и развития аннелида.

Если искать предка членистоногих среди кольчатых червей, как это следует из таблицы, то естественно нужно обратиться к наиболее простому уровню их организации. В прототипе это формы с полимерно-гомономной организацией (такие, какие имеются и среди современных аннелид).

В простейшем случае план строения аннелида имеет следующий вид: головная лопасть, метастомий (идиосегмент), входящий в ларвальный отдел тела, остальные ларвальные сегменты (минимальное их число равно трем), постларвальные сегменты и анальная лопасть.

В онтогенезе ларвальные сегменты закладываются одновременно, поэтому различия между ними минимальны. Исключением является метастомий, несущий ротовое отверстие. В отличие от них, сегменты постларвального отдела образуются путем субтерминального роста, в зоне нарастания. Они отделяются один за другим на ее переднем конце. Естественно, что первый отделившийся сегмент старше отделившегося последним на время, необходимое для образования промежуточных сегментов. То же верно и для любой пары более или менее отдаленных друг от друга сегментов. Эти различия приводят к разнокачественности сегментов, которая внешне выражается в уменьшении размеров сегментов спереди назад и уменьшении степени развития морфологических признаков. Тело червя, обладающего в полной степени этим способом роста, приобретает весьма характерную форму.

Физиологические аспекты разнокачественности сегментов выражаются прежде всего в готовности репродуктивной системы. В то время, как первые сегменты уже достигли "половозрелости", последние еще не имеют готовых гонад. Хотя современные аннелиды тем или иным образом пришли к более или менее равновесному физиологическому и морфологическому состоянию, следы разнокачественности сегментов в постларвальном отделе можно найти у любой современной формы. Подробно этот вопрос разработан В.Н. Беклемишевым.

В основе образования неотенической формы лежит, как известно, разновременность в достижении дефинитивности половой системой и всем габитусом животного. При этом совершенно безразлично, увеличивается ли скорость созревания гонад или уменьшается скорость развития признаков, свойственных взрослому животному.

Так, одним из механизмов, отключающих новообразование сегментов у аннелид (и многоножек), является созревание половых продуктов [Беклемишев, 1964; Durchon, 1975]. Есть все основания считать, что этот механизм является первичным по отношению ко всем другим, поэтому преждевременное достижение половозрелости первыми сегментами может отключить, остановить рост животного прежде, чем оно достигнет дефинитивного состояния. По сути дела, формы с различным числом сегментов в таком случае могут считаться неотеническими. Таким образом, в морфологической и физиологической разнокачественности сегментов постларвального отдела тела аннелид, обусловленной субтерминальным ростом, заложены предпосылки для самой широкой неотении. То же самое верно и для низших членистоногих. Однако непостоянство в числе сегментов, довольно широко распространенное у аннелид и изредка встречающееся у членистоногих, само по себе не приводит к образованию новых форм. В самом деле, так ли важно — имеет животное 32 или 34 сегмента, если по всем остальным признакам — полное сходство. Следовательно, неотенические формы, возникшие таким способом, могут служить лишь основой, на которой разыгрываются все остальные процессы новообразования.

Теперь рассмотрим другое свойство анаморфного развития. Сегменты при таком способе роста штампуются по одному образцу и подобию, на что указывает полимерно-гомономная организация аннелид и низших членистоногих. В этом одно из препятствий развития гетерономности. До тех пор, пока идет процесс штамповки, специализация отдельных сегментов по каким-либо признакам невозможна, может специализироваться лишь вся совокупность сегментов тела. Это приводит к тому, что образуются аппараты, построенные из множества одинаковых элементов: локомоторный аппарат аннелид, пищедобывательный и локомоторный аппарат трилобитов и т.д. Специализация отдельных сегментов, или идиосегментация, становится возможной лишь у сегментов ларвальных или выведенных тем или иным образом из процесса анаморфоза. Кроме того, известная степень гетерономности может возникнуть и на основе различий, возникающих в постларвальном отделе тела у передних и задних сегментов на границе, разделяющей, например, вполне сформировавшиеся и еще не до конца развитые сегменты. В этом случае мы также имеем аппараты, построенные из большого числа элементов.

У аннелид и членистоногих процессы развития гетерономности шли несколько различными путями [Беклемишев, 1964].

Гетерономность у аннелид развивалась на основе последовательного включения в ларвальный отдел сегментов постларвальных по схеме 3, 5, 7, 9, 11, 13 и т.д. Имеются случаи и четного числа ларвальных сегментов. Таким образом образуется головной или грудной отделы тела у аннелид. Кроме того, в большинстве случаев мы находим возможность и для выделения заднего (абдоминального) отдела тела.

У членистоногих постларвальные сегменты не включаются в число ларвальных, а сам процесс непрерывного анаморфоза заменяется ступенчатым анаморфозом по той же схеме, как это видно из примера специализации головного отдела ракообразных и развития личиночных стадий. Ступенчатый анаморфоз дает возможность для последовательной специализации ряда конечностей, появляющихся одновременно на данной ступени.

Закладка грудного и абдоминального отделов происходит как у аннелид.

Ступенчатый анаморфоз — это всего лишь своеобразный способ выведения необходимых сегментов из анаморфоза. Так как он происходит спереди назад, эти выведенные из анаморфоза сегменты получают возможность специализироваться раньше — на личиночных стадиях, в то время как остальная часть тела еще не развита. Поскольку личиночные стадии чаще всего и питаются, и живут в условиях, значительно отличающихся от условий, в которых обитают взрослые формы, создается предпосылка для педоморфоза. Педоморфоз в сочетании с неотенией и дает возможность для образования новых форм, резко отличающихся от исходных. Завершается неотения утратой большинства черт, присущих взрослым животным. Как следствие этого — отсутствие переходных форм.

Идея неотенической эволюции не нова. Она высказывалась целым рядом авторов, и в работе В.Н. Беклемишева можно найти множество указаний на неотеническое происхождение отдельных групп беспозвоночных. Особенно часто неотения упоминается в связи с членистыми. Сандерс считает, что малакострака возникли от цефалокаринного предка путем неотении и педоморфоза [Sanders, 1957]. Неотеническое происхождение копепод вошло в учебную литературу. Гарстангом построена модель перехода от аннелид к первым членистоногим. При помощи неотении выводили олигомерных аннелид, некоторые группы клещей и насекомых (гриллоблаттиды). Не получив логического завершения, идея почти утратила популярность. Однако в последнее время к ней снова начали возвращаться [Löwtrup, 1974; Красилов, 1975, 1986; Gould, 1977; Чайковский, 1990]. Множественность неотенических переходов не должна отпугивать, поскольку, как видно из таблицы, переходы на всех уровнях происходят по одной схеме.

Сравнивая планы строения изотопных форм пелагических фильтраторов и планы строения основных личиночных стадий одного с ними уровня, нетрудно заметить, что планы строения первых представляют собой различные комбинации конструктивных элементов туловищного отдела и его придатков. В этих комбинациях можно увидеть различные варианты реализации плана строения личинки, которые повторяются на каждом из уровней. Среди них наибольший интерес для гипотезы неотенического происхождения представляют формы с безногим абдоменом и олигомерные формы. Утрату конечностей сегментами абдомена, а также олигомеризацию во многих случаях можно рассматривать как результат незаконченного развития вследствие неотении по вышеописанной схеме.

Другой неотенический признак — сохранение локомоторной функции за второй парой антенн у некоторых ракообразных. В качестве неотенического признака следует, по видимому, рассматривать различные варианты развития раковины. В таблице (см. рис. 87) прорисовывается общая для всех переходов с уровня на уровень схема. Переход с одного уровня на другой обусловлен закономерным изменением основного типа пищедобывательного аппарата личинки, что приводит к изменению ее основного плана строения. Личинка первой выходит на новый уровень организации. Основная личиночная стадия в норме содержит в себе серию простых личиночных стадий, которые, сохраняя общий план строения, различаются по количеству или по степени развития тех или иных конструктивных элементов. На их основе и возникают различные варианты изотопных форм. Неотения обрубают дальнейшие стадии онтогенеза. Несмотря на то, что количество неотенических форм резко возрастает, все переходы осуществляются по одной схеме.

Рассмотрим с этих позиций переход от кольцецов к трилобитообразным.

Происхождение первых членистоногих: от аннелид к трилобитообразным

Схема связей между основными типами пищедобывательных аппаратов позволяет реконструировать основные этапы развития пищедобывательной функции и соответствующие перестройки плана строения, начиная от высших раков и кончая наиболее вероятными предками ракообразных — аннелидами, но теперь после построения системы удобнее начинать анализ с нулевого уровня.

Первый этап развития пищедобывательной функции связан с переходом от аннелид к первым членистоногим — трилобитообразным (*Trilobitomorpha*).

Ранее членистоногих выводили непосредственно из аннелид (полихет). Сейчас популярно независимое происхождение тех и других от общего (гипотетического) предка [Schram, 1978; Siewing, 1978; Lauterbach, 1978]. Что это за предок и откуда он взялся? Следствием этого стал отказ от представления о гомологии параподий полихет конечностям членистоногих. Все это не только не упростило, но сильно усложнило проблему. Поскольку у предполагаемого гипотетического предка и конечность, естественно, гипотетическая.

Между ранними и поздними теориями имеется определенное сходство. Как те, так и другие используют для реконструкции конечности локомоторную функцию. Между тем с точки зрения общего плана строения различия в локомоции аннелид или подобных им гипотетических предков и членистоногих не столь существенны. Те и другие передвигаются с помощью парных придатков, расположенных на большем или меньшем числе сегментов тела. Основным же различием является свойственная только конечностям членистоногих пищедобывательная функция. Поэтому основные трудности при выведении членистоногих связаны с реконструкцией исходного типа питания. Наиболее примитивная конечность, свойственная как современным ракообразным, так и трилобитообразным, сочетает в себе как локомоторную, так и пищедобывательную функцию. Других вариантов нет. Любая гипотеза, основанная на попытке представить себе развитие конечности *по одной из функций*, малоубедительна.

У наиболее простых и примитивных членистоногих (за исключением *Pararthropoda*) захват пищи осуществляется с помощью эндитов кокс — гнатобаз [Беклемишев, 1964]. Поэтому можно думать, что гнатобазы возникли раньше или, по крайней мере, одновременно с членистой конечностью. Обычно же тем или иным способом сначала выводят членистую конечность, а уж затем гнатобазы. В этом отношении современные гипотезы ничем не отличаются от представлений двадцатых годов. Так, например, Кэннон и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927], одни из наиболее авторитетных специалистов в этой области, представляли себе следующую картину. Гипотетический предок членистоногого был бентосной формой и имел простую двуветвистую весловидную конечность (рис. 90). Первоначально она не имела никакой связи с пищедобывательной функцией. Как появился сам гипотетический предок членистоногих и от кого, неясно.

По представлениям этих авторов, при перемещении животного по грунту благодаря верхней губе и работе максилл на вентральной стороне тела животного возникал впереднаправленный ток воды. В то же время перемещения животного взмучивали ил. Взмученные частицы детрита подхватывались впереднаправленным током и переносились в сторону ротового отверстия. Появилась функциональная основа для развития гнатобаз, которые могли бы способствовать направлению и удержанию этих частиц. После развития гнатобаз животное получало возможность использовать их и для захвата частиц с грунта. Необходимость в максиллах отпала.

Логическая на первый взгляд схема содержит в себе два глубоких противоречия. Если гипотетический предок был детритофагом, зачем ему большая скорость передвижения (как предполагали авторы). Если предок имел весловидные конечности (см. рис. 90, А), то, очевидно, он обитал в пелагиали. Если у него, как предполагают авторы, имелась верхняя губа, которая могла индуцировать сагиттальную циркуляцию, и максиллы, то он был сестонофагом. Но как он улавливал сестон? Если же животное переходило на питание депонированным детритом, это проще было делать с помощью аппарата собирания детрита (с помощью дистальных частей тех же максилл), а не взмучивать его и затем снова концентрировать. Живой моделью для такого способа послужили, безусловно, мизиды, аналогичный способ питания которых описан авторами в этой же работе. Для первичных фильтраторов, каковыми являются мизиды, этот способ естественен, так как они имеют аппарат, приспособленный для улавливания и концентрации взвешенных частиц. А гипотетический предок ракообразных начал с взмучивания частиц и лишь потом получил аппарат для их концентрации. Представить себе это с энергетической точки зрения невозможно. Кроме того, модель не дает ответа на вопрос, как сформировался первичный вододвигательный (гидрокинетический) аппарат — верхняя губа и максиллы. На какой морфофункциональной основе они возникли? Что послужило морфофункциональной основой для развития гнатобаз? Еще более странна дальнейшая метаморфоза максилл. После образования гнатобаз необходимость в них отпала. В дальнейшем же перед авторами встает проблема возникновения “максиллярной помпы” у фильтраторов из малакострака. Однако в построениях авторов много ценного: во-первых, указание на роль верхней губы как функциональной основы для создания гидрокинетического механизма будущего пищедобывательного аппарата; во-вторых, роль гнатобаз для последующего развития фильтрационной функции у низших и высших раков.

Современная модель Ляутербаха [Lauterbach, 1978, 1979, 1980] содержит в основном те же недостатки, что и модель Кэннона и Мэнтон. По Ляутербаху, конечности членистоногих специализировались первоначально по локомоторной функции и лишь впоследствии приобрели пищедобывательную (рис. 91).

В отличие от Кэннона и Мэнтон, Ляутербах считает, что первые членистоногие были грасперами и осуществляли захват с помощью дистальных члеников. “Пищевые частицы, вероятно, захватывались эндоподитами и переносились в пространство между основаниями конечностей, которое превратилось в “брюшной желобок” для транспортировки пищи”. Транспорт пищи к ротовому отверстию осуществлялся при помощи симподитов (протоподитов), работающих в метахрональном ритме. Отсюда развитие гнатобаз уже нетрудно представить. Данная схема, так же как и первая, не дает объяснения, почему нужно было передавать пищевые частицы в “брюшной желобок”, а не прямо в рот ближайшими к нему конечностями.

Если в схеме Кэннона и Мэнтон еще присутствует, хоть какое-то функциональное (хотя и противоречивое) обоснование, то в схеме Ляутербаха какое-либо обоснование отсутствует, и он пользуется классическим приемом выведения прототипа из плана

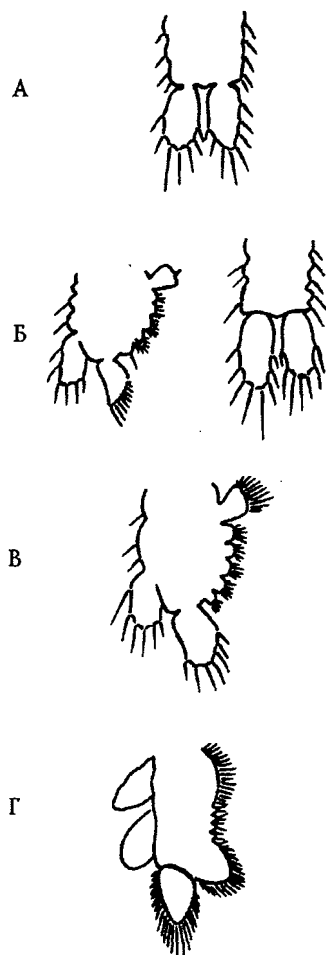


Рис. 90. Происхождение конечностей ракообразных [Cannon and Manton, 1927]:

- А — конечность гипотетического членистоногого; Б — конечности первых трех грудных сегментов и последующих вымершего ракообразного (*Lepidocaris*, Lipostraca); В — конечности щитня (*Triops*, Notostraca); Г — конечность жабронога (*Apostraca*)

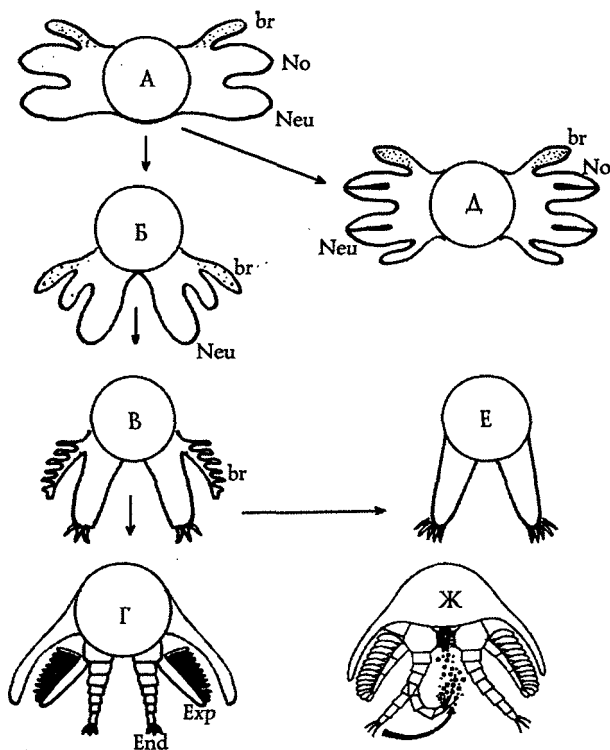


Рис. 91. Происхождение конечностей аннелида и членистоногих [Lauterbach, 1978];

A — конечности гипотетической формы; Б, В, Г — предполагаемые перестройки гипотетической конечности в конечность членистоногих; Д — в конечность аннелида и Е — Pararthropoda; Ж — способ захвата пищи [Lauterbach, 1980]

званий хелицероных). Первичность и множественность гнатобаз (первичная полимаксиллярия) несомненна. До настоящего времени ракообразные продолжают избавляться от этого наследия прошлого почти в любой большой группе ракообразных.

Именно в первичности гнатобаз и полимаксиллярии зарыт ключ к решению основных проблем происхождения членистоногих — эволюции конечностей и перехода к новому типу питания.

Что же послужило морфофункциональной основой для развития гнатобаз? Ответить на этот вопрос — значит не только решить проблему происхождения пищедобывательной функции конечностей членистоногих, но и понять эволюцию самой конечности, а также конкретизировать исходную форму для членистоногих.

Рассмотрим в самых общих чертах план строения трилобитообразных и аннелид применительно к пищедобывательной функции.

На сагиттальном срезе вентральная сторона тела трилобитообразных имеет ковшевидную форму (рис. 92). Дистальный край гипостома, прикрывающего верхнюю губу, направлен каудально. Передняя часть кишечной трубки загнута также каудально, так, что ротовое отверстие обращено назад. Каудальное направление ротового отверстия указывает на то, что пища поступает в ротовой отдел сзади вдоль вентральной стороны тела [Cannon and Manton, 1927; Dahl, 1956a; Беклемишев, 1964; Manton, 1977]. Ковшевидность — на наличие сагиттальной циркуляции (рис. 93), индуцируемой в данном случае гипостомом, играющим роль верхней губы. Вентрально вдоль средней линии тела попарно на n-ом числе сегментов располагаются двуветвистые конечности, коксальные членики которых несут гнатобазы. Про-

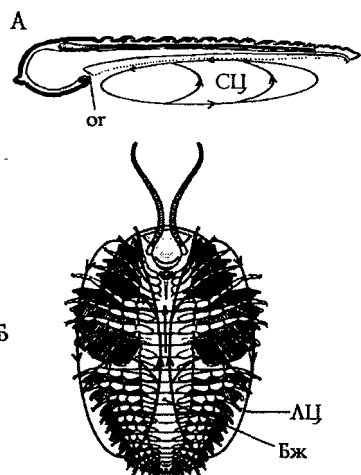


Рис. 92. Пищедобывательный аппарат трилобитов (на рисунки, взятые из книги Мура [Moore et al., 1952], наложены схемы токов):

A — сагиттальная циркуляция; Б — латеральные циркуляции; Or — рот; Бж — "брюшной желобок"

строения современного членистоногого, помещая между ним и прототипом несколько гипотетических форм (см. рис. 91, Б, В). В предыдущей схеме чистой гипотетической формой является лишь одна (см. рис. 90, А). Естественно, что в таком случае набор признаков, которым наделяются гипотетические формы, является субъективным. Представлений Бушфилда [Bousfield, 1995] о первичности грасперной функции членистой конечности я уже касался в главе, посвященной трилобитообразным. Его построения являются сугубо не ординарными, но не выходят за рамки обычного методологического подхода.

По-видимому, только В.Н. Беклемишев отметил существенное значение гнатобаз при сравнении общего плана строения аннелид и членистоногих.

Проводя гомологию между конечностями аннелид и членистоногих, он делает интересное сопоставление, указывая на то, что "... серии гнатобаз располагаются по краям замкнувшегося бластопора" [Беклемишев, 1964].

Никто никогда не задумывался над тем, зачем трилобиту челюсти в таком количестве и в таком неудобном месте. Эволюция заставила буквально расплаться "челюстобрюших" трилобитов и как бы в насмешку над логикой произвела "бедроротых" (одно из старых на-

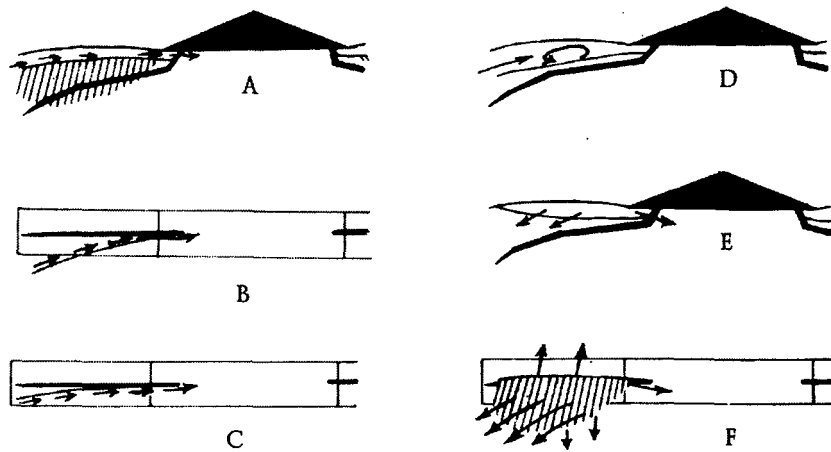


Рис. 93. Расположение экзоподитов и индуцируемых ими токов у трилобитов [Schram, 1978].

A—C — по Кэннону и Мэнтон [Cannon and Manton, 1927], D—F — по Стермеру [Störmer, 1939]

топодиты конечностей правого и левого рядов образуют “брюшной желобок”, служащий для проведения пищи [Störmer, 1939; Tiegns and Manton, 1958; Беклемишев, 1964; Cisne, 1973, 1975].

По аналогии с цефалокаридами и филлоподами, функция “брюшного желобка” которых хорошо изучена, можно считать, что вооружение гнатобаз перекрывало щели между протоподитами задней и передней конечности и выполняло фильтрационно-направляющую функцию. Следы этого вооружения можно видеть у некоторых трилобитообразных. Как принято считать, у многих трилобитообразных эндоподиты конечностей были широко расставлены. Экзоподиты (преэпиподиты) располагались параллельно эндоподитам и были прикрыты паранотальными выступами или створками раковин, как у некоторых трилобитообразных.

По Кэннону и Мэнтон, плоскости экзитов располагались перпендикулярно плоскости паранотальных выступов, по Стермеру — параллельно (рис. 93). В обоих случаях направление фильтрационных токов, индуцируемых экзитами, показывалось от вершины экзитов к их основаниям и далее в “брюшной желобок” [Cannon and Manton, 1927; Störmer, 1939]. Как мы видим, здесь реализуются те же представления, что и в работах Кэннона и Мэнтон.

Существующие разногласия по поводу строения и функционирования фильтрационных аппаратов всех без исключения членистоногих негативно отражаются на любых построениях. Касаются ли они конструктивной морфологии, филогении, изучения поведения или способов захвата и состава пищи. В палеоэкологии это имеет исключительно большое значение. Поэтому я считаю необходимым каждый раз возвращаться к принципиальной схеме фильтрации, чтобы исключить всякое недоразумение при интерпретации работы пищедобывательных аппаратов.

По-моему, в соответствии с принципиальной схемой фильтрации экзоподиты конечностей трилобитов совершали гребные движения и индуцировали токи, направленные от основания экзоподита к его вершине и замыкавшиеся в латеральные циркуляции, аналогичные таковым фильтраторов из низших раков (см. рис. 38, 47). Составляющие латеральных циркуляций, проходящие через вооружение гнатобаз, являются ничем иным, как фильтрационными токами. В совокупности сагиттальные и латеральные циркуляции образовывали вокруг тела трилобитов, как и у ракообразных, сложную систему токов, в которой также выделяются приносящие и подающие пищу составляющие.

Я хочу еще раз подчеркнуть, что способ питания с помощью гнатобазического пищедобывательного аппарата лишь условно можно назвать фильтрационным, т. к. этот аппарат не имеет настоящего фильтрационного вооружения.

У пелагических форм (некоторые из трилобитообразных) при плавании животного взвешенные в воде частицы поступали с приносящими токами воды в “брюшной желобок”, отфильтровывались вооружением гнатобаз и с впереднаправленным течением неслись в сторону рта. Аппарат этого типа я называю гнатобазическим пищедобывательным аппаратом (ГнПА).

Судя по вооружению гнатобаз, у большинства трилобитов все же преобладал грасперный способ питания. При движении животных по субстрату гнатобазы захватывали

детрит и передавали его от конечности к конечности вперед вдоль "брюшного желобка". Но и в этом случае система течений, индуцируемая экзоподитами на вентральной стороне тела, способствовала проведению и концентрации пищи у рта.

У трилобитов и наиболее примитивных трилобитообразных конечности, за исключением антенн, не дифференцированы и в процессе онтогенеза закладываются последовательно путем анаморфоза. В связи с этим план строения ГнПА в онтогенезе не меняется. Аппарат, как это можно понять из рис. 92, функционирует одинаково как у особей с полным и большим набором конечностей, так и у особей с одной-двумя парами, т.е. у самых ранних личинок (см. рис. 50, 92).

Свойственная трилобитам личинка протаспис, по Кисне [Cisne, 1973], вела пелагический образ жизни, подобно науплиусам современных ракообразных, и питалась мелкими, взвешенными в воде частицами путем фильтрации и, очевидно, была подобна им по плану строения.

При выведении плана строения пищедобывательного аппарата, свойственного трилобитам, мы сталкиваемся с целым рядом трудностей, что, очевидно, и заставило многих авторов отказаться использовать при реконструкции ПА план строения аннелид.

Во-первых, ни одна пара конечностей аннелид никогда не связана с пищедобывательной функцией. Поэтому все попытки "отрастить" гнатобазы у животного, ведущего бентосный образ жизни, оказались невозможными, и основным препятствием этому было положение гнатобаз при проксимальной части конечностей. У взрослых аннелид, кроме того, отсутствует какая-либо морфофункциональная основа для развития верхней губы и переориентации ротового отверстия в каудальное направление.

Во-вторых, развитию гнатобазического типа питания препятствовал способ передвижения полимерных аннелид, особенно пелагических. Аннелиды как при плавании, так и при беге пользуются волнообразными движениями тела, в силу чего ось тела никогда не бывает прямолинейной, что препятствует развитию впереднаправленного движения воды вдоль брюшной стороны тела, даже если бы существовали предпосылки для его возникновения. Кроме того, при движении каждая пара параподий работает по принципу байдарочного весла. В то время как одна параподия двигается вперед, другая движется назад, и смещение их происходит вместе с сегментом. Конечности же членистоногих двигаются самостоятельно относительно сегмента. Функционирование гнатобаз у трилобитообразных и низших раков возможно только при фиксированном положении оси тела. Такое положение не мешает впереднаправленному движению пищеприносящего тока. Наконец, латеральное положение параподий также затрудняло морфологическую перестройку локомоторного аппарата аннелид в локомоторно-пищедобывательный аппарат первых членистоногих.

Таким образом, к животным, давшим первого членистоногого с ГнПА, предъявляются следующие требования:

1. Животное не должно вести бентосный образ жизни.
2. Должно иметь стабилизированную ось тела.
3. Должно иметь морфофункциональную основу для развития верхней губы и каудальное направление ротового отверстия.
4. Должно иметь вентрально расположенные конечности.
5. Должно иметь морфофункциональную основу для развития гнатобаз.

По-видимому, предков первых членистоногих следовало искать в пелагиали. Это могли быть как пелагические аннелиды или их личинки, так и пелагические личиночные стадии бентосных форм. Стабилизация оси тела при полимерной организации, очевидно, затруднительна, следовательно, это была форма с небольшим числом сегментов, не препятствующим стабилизации.

Лучше всего этим требованиям удовлетворяют личинки аннелид. На стадии метатрохофоры даже многие современные аннелиды имеют всего три сегмента и три пары конечностей. Личинка еще не способна использовать параподии для локомоции. При движении личинка пользуется главным образом ресничным аппаратом (рис. 94). В то же время последний с увеличением веса и размеров тела становится малоэффективным. В этом, по-видимому, и лежит предпосылка развития активной локомоторной функции параподиального комплекса. Идея эта принадлежит Гарстангу, впервые высказавшему гипотезу о неотеническом происхождении ракообразных. Возникла она как результат сравнительного анализа метатрохофоры и науплиуса. Однако Гарстанг рассмотрел лишь локомоторную функцию. Если к идее Гарстанга добавить представление о способе развития пищедобывательной функции на морфофункциональной основе метатрохофоры, мы получим вполне реальный переход от кольцевого к первым членистоногим.

На большое сходство основных планов строения метатрохофоры и науплиуса указывали многие [Беклемишев, 1964]. Наиболее характерными особенностями личинки даже

современных полихет на стадии метатрохофоры, сближающих их по плану строения с науплиусами, являются положение ротового отверстия и конфигурации кишечника (см. рис. 94, А, Б). У тех и других рот и глотка направлены каудально, как и у всех ракообразных фильтраторов. Имеется много общего и в характере гидродинамического поля, индуцируемого личинками.

На стадии метатрохофора личинки двигаются с помощью прототроха, который индуцирует систему вихрей (см. рис. 94, В). Надротовой выступ, образованный нависающей эписферой, является аналогом верхней губы науплиуса. В функциональном отношении он играет роль структуры, индуцирующей сагиттальную циркуляцию. По-видимому, надротовой выступ и послужил морфофункциональной основой для развития верхней губы. Интересно, что у некоторых современных личинок и даже взрослых полихет надротовой выступ может быть представлен структурой, напоминающей двулопастную губу [Беклемишев, 1964].

Наличие сагиттальной циркуляции у метатрохофор, имеющих невротрохоид, не вызывает сомнений. Биение ресничек невротрохоида индуцирует на вентральной стороне тела личинки впереднаправленное пищепринносящее течение, подающее пищевые частицы ко рту [Daro and Polk, 1973; Иванова-Казас, 1979, 1985; Иванова-Казас, Иванов, 1987]. При взаимодействии с обтекающими личинку токами оно необходимо замыкается в сагиттальную циркуляцию (см. рис. 94, А, Б). Усиление пищепринносящего течения требует увеличения надротового выступа. В этом и заключается предпосылка для развития верхней губы. При переходе к стадии нектохеты все описанные структуры некоторое время сохраняются. Глотка у нектохеты уже сформирована, но еще не способна выворачиваться, и на первых порах нектохета питается так же, как метатрохофора [Ушаков, 1972; Иванова-Казас, 1979]. Кроме того, к описанным структурам добавляется параподиальный комплекс. Параподии на стадии нектохеты уже способны функционировать [Ушаков, 1972]. Минимальное число их равно числу конечностей у науплиуса. Совершая гребные движения, параподии индуцируют несущие токи, которые сливаются в единую циркуляцию с несущими токами, индуцируемыми прототрохом. Помимо этого, параподии, как и всякая гребная лопасть, индуцируют токи, направленные латерально от тела по их передней поверхности, что способствует усилению латеральных циркуляций, индуцируемых верхней губой. Все это создает предпосылку для возникновения гидрокинетического механизма на основе придатков конечности. Как нетрудно видеть, характер гидродинамического поля вокруг нектохеты и науплиуса идентичен (ср. рис. 49, 50 и рис. 94). Кроме того, при возвращении параподий в исходное для гребка положение щетинки нейроподия, концы которых располагаются ближе к среднеventральной линии тела, будут способствовать удержанию пищевых частиц в районе рта. В этом заложена функциональная основа для перестройки нейроподия в гнатобазу и приобретения параподиальным комплексом личинки пищедобывательной функции.

Способность совершать гребные движения у параподий исчезает с увеличением числа метамер и переходом к способу движения, свойственного взрослым аннелидам. Поэтому на более поздней стадии переход к новому типу питания невозможен.

Между пищедобывательной и локомоторной функциями конечности личинки имеется противоречие.

Первая требует смещения нейроподия (будущей гнатобазы) к среднеventральной линии и не требует обязательного увеличения его размеров. Это требование связано с необходимостью улавливания и передачи пищевых частиц к ротовому отделу. Возможно, что у личинок древних аннелид параподиальный комплекс располагался ближе к среднеventральной линии вдоль замкнувшегося бластопора, чем у современных аннелид. Так, например, у личинки аннелиды *Loradorhynchus* зачатки параподий первых трех сегментов располагаются ближе к среднеventральной линии, чем остальные (рис. 95).

Вторая (локомоторная) функция конечности должна стремиться сохранить латеральное положение нотоподия и увеличить его размеры. Противоречие снимается в том

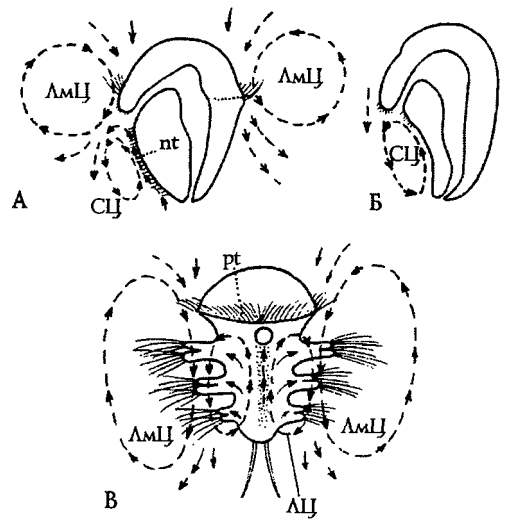


Рис. 94. Гидродинамические поля, индуцируемые личинками:

Сагиттальное сечение через метатрохофору (А) и науплиуса (Б), личинка аннелид на стадии нектохеты (В); ЛМЦ — локомоторная циркуляция, индуцируемая прототрохом; ЛЦ — сагиттальная циркуляция; ЛЦ — латеральная циркуляция; nt — невротрохоид; pt — прототрох

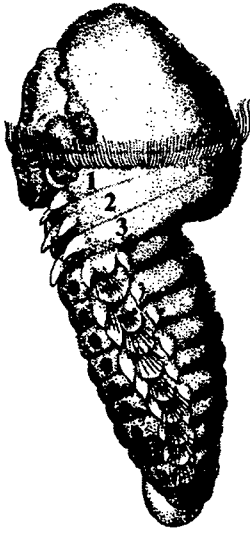


Рис. 95. Метатрохофора *Lopadorhynchus*
[Беклемишев, 1964]
1, 2, 3 — ларвальные сегменты

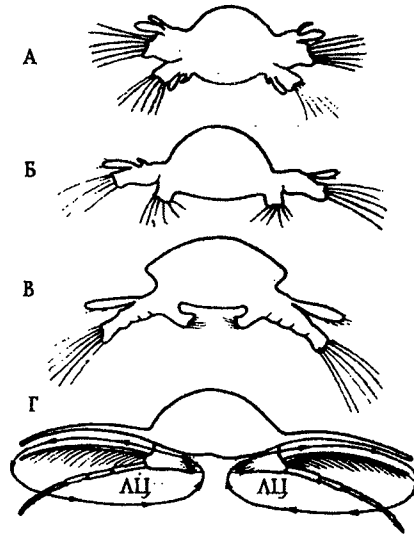


Рис. 96. Гомология между ветвями конечностей
аннелид и трилобитообразных:
А — параподиальный комплекс аннелид; Б — начальная стадия
преобразования параподиального комплекса у личинки аннелид;
Б — образование гнатобаз и членистого эндоподита; Г — конечности
Trilobitomorpha; ЛЦ — латеральная циркуляция

случае, если конечность в целом сместится вентрально (если она не была в таком положении раньше), а нотоподий удлинится, сохранив латеральное направление. Развитие гребной функции у нотоподия и специализация нейроподия по функции передачи пищи приводит к образованию типичной конечности, свойственной науплиусам и трилобитообразным (рис. 96).

Очевидно, все три процесса (развитие верхней губы, гнатобаз и локомоторной конечности) происходили одновременно. Минимальное число ларвальных сегментов у личинок современных аннелид равно трем, у науплиусов ракообразных — 3–5, в зависимости от точки зрения. И в том и другом случае не существует препятствий для преобразования параподий в конечности членистоногих.

Одновременная специализация параподиального комплекса нектохеты по пищедобывательной и локомоторной функциям дает самое простое объяснение процессу формирования стеноподиальной конечности низших членистоногих.

Вопрос о гомологии ветвей членистой конечности конструктивным элементам параподии, с моей точки зрения, не является принципиально важным, но систематики придают ему большое значение. До настоящего времени этот вопрос остается темой для оживленных дискуссий. Если вести построения на основе параподиального комплекса, то здесь имеются только два варианта: одноветвистая или двуветвистая параподия. Я остановился на втором варианте (см. рис. 96), но не исключаю и первого. Для меня кажется закономерной прочная связь между локомоцией и пищедобыванием. Одноветвистая параподия дает простор для развития только локомоторной функции, полиподиальность позволяет в дальнейшем путем морфологических перестроек и смены функций перейти к развитию гребной функции, но тогда возникают непреодолимые трудности с выведением гнатобаз и общего плана строения трилобитообразных. Становится непонятным, на какой морфофункциональной основе и почему сформировались гнатобазы. Рассматривать в качестве гомологии гнатобаз параподиальные цирры мне представляется некорректным, поскольку мы не знаем случаев приобретения этими придатками пищедобывательной функции у членистоногих. Но преобразование локомоторной функции в пищедобывательную довольно обычно. В то же время вододвигательная функция нотоподиальных жабр аннелид могла легко трансформироваться у личинок в локомоторную функцию экзоподита. У личинок трилобитообразных из “Орстен фауны”, как видно из реконструкций, экзоподиты служили органами локомоции (рис. 97). Мелкие ракообразные, так же как и личинки, не нуждаются в жабрах. Но, как полагают, экзоподиты многих взрослых трилобитообразных первоначально служили жабрами.

Что касается эпиподитов и преэпиподитов ракообразных, которые некоторыми авторами рассматриваются в качестве самостоятельных ветвей, то они, с моей точки зрения, являются сериальными гомологами тех же нотоподиальных жабр аннелид и их множественная закладка — результат мультичленистости конечностей.

Мы не знаем, как выглядели конечности педоморфной личинки, давшей начало первым членистоногим. Наглядным изображением тенденции развития в направлении к членистой конечности является рис. 96, Б. Единственное, в чем можно быть уверенным, — это то, что они были подобны по плану строения конечностям личинок низших ракообразных и конечностям взрослых трилобитов. Нужно учитывать то, что конечности личинок даже продвинутых трилобитообразных не только продолжали специализироваться по способу захвата и образу жизни, но и получили ряд дефинитивных признаков, отражавших способ питания и образ жизни старших стадий развития. Об этом можно судить также по различиям личиночных стадий современных ракообразных, принадлежащих к разным группам. Можно добавить также, что конечности педоморфных личинок определенно не были листовидными.

На вопросе о способе образования членистости у конечностей, по-видимому, не следует останавливаться. Образование членистости связано с обеспечением степеней свободы при функционировании хитинизированных конечностей. Вопрос этот достаточно хорошо изучен. Значительно интереснее понять, что стимулировало развитие членистости? Как она, членистость, возникла у первых членистоногих? Хотя подавляющее число видов полихет обитает в бентали, мы не находим ни одного случая появления членистости конечностей у этих животных. По всей видимости, развитию членистости способствовал пелагический образ жизни личинки и способ перемещения с помощью гребных движений параподиального комплекса. Увеличиваясь в размерах, нотоподий одновременно приобретал членистость. Передвижение с помощью гребных ударов возможно лишь при уменьшении площади гребной лопасти при возвратном движении в исходное положение. Это достигается при изгибании ее с одновременным развитием членистости у животных с твердой кутикулой. Точно так же формируется членистое строение гребных щетинок у многих современных ракообразных.

Критический момент перехода личинки от движения с помощью параподий к способу движения ювенильной стадии ознаменовался появлением физиологического механизма передачи свойств ларвальных сегментов к постларвальным. И постларвальные сегменты стали штамповаться в процессе анаморфоза по образцу и подобию ларвальных. А признаки, приобретенные конечностями ларвальных сегментов, передавались конечностям последующих сегментов. Увеличение в процессе анаморфоза числа сегментов, несущих конечности, свойственные педоморфной личинке, приводит к плану строения ГнПА, свойственного трилобитообразным, и дает объяснение полимаксиллярии. Самое же главное — появление нового типа животных, а именно первых членистоногих.

Стадия нектохеты аннелид является последней перед оседанием личинки на дно и переходу к бентосному образу жизни. Наличие у педоморфной личинки верхней губы и гнатобаз позволили ей питаться не только взвешенными в воде пищевыми объектами, находясь в толще воды, но и использовать депонированный детрит при посадке на дно. Причем новый способ питания с помощью гнатобаз оказался не менее эффективным, чем захват детрита с помощью выворачивающейся глотки, свойственный аннелидам. Одно из преимуществ такого питания заключается в том, что минеральные частицы выпадают из приносящего тока, и становится возможной чисто механическая сортировка частиц.

Конечности педоморфной личинки были двуветвисты и одинаково использовались для локомоции и индуцирования пищеприносающих токов. Но при посадке личинки на дно внутренняя ветвь стала использоваться для передвижения по грунту, за наружной ветвью осталась гидрокинетическая, а у некоторых трилобитообразных и локомоторная (плавание) функция. Она обеспечивала создание латеральных циркуляций; составляющими которых были, во-первых, “фильтрационные” токи и, во-вторых, дыхательные (каудальная составляющая).

Предложенная схема исчерпывающим образом объясняет совершенно непонятный до этого способ формирования механизма захвата пищи с помощью эндитов проксимальных члеников конечности — “челюстебрюхость” трилобитов. Появление этого механизма обеспечило дальнейшее совершенствование пищедобывательного аппарата всех членистоногих.

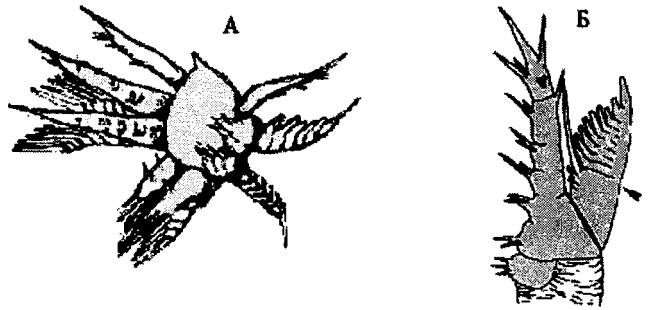


Рис. 97. Науплиусовидная личинка (А) и конечность ювенильной стадии (Б) трилобитообразного *Martinssonella elongata* [Walossek, 1995]

После возникновения членистоногих в океане образовались две большие группы беспозвоночных, которые в равной мере были потребителями депонированного детрита и сестона, — аннелиды и собственно трилобитообразные. Но сестон в качестве основного источника пищи был доступен аннелидам только на личиночных стадиях.

Свободноживущие бродячие аннелиды с их пищедобывательным аппаратом и, главное, специфическим способом передвижения осваивали грубосперные способы питания. Седиментационный способ питания в пелагиали был им недоступен. Он мог прокормить мелкую личинку, но не взрослого червя. Гидродинамическое поле, индуцируемое ресничным аппаратом, слишком мало, поэтому необходимо перемещаться в толще воды. На это надо затрачивать энергию. Седиментационный пищедобывательный аппарат не сочетается с активным перемещением. Этот способ питания осваивали формы, предпочитавшие вести оседлый образ жизни, выработавшие ряд приспособлений для улавливания сестона из набегающего придонного слоя воды или же использующие гидродинамическое поле, индуцируемое многими особями (колониальность).

Трилобитообразные хотя и получили пищедобывательный аппарат, подобный фильтрационному, все же не смогли использовать его достаточно эффективно в пелагиали. Питание с помощью гнатобаз было более эффективным в бентали.

Поэтому основными потребителями сестона в пелагиали были их личинки и немногочисленные формы, которые смогли усовершенствовать гнатобазический аппарат для улавливания сестона. К таким формам относятся представители раковинных трилобитообразных. Раковина изолировала сагиттальную циркуляцию, но не в полной мере. Каудальная составляющая сагиттальной циркуляции оставалась в системе несущих токов, для пищедобывания использовалась только ее оральная составляющая. Поэтому, богатейшая кормовая база пелагиали осваивалась трилобитообразными с трудом за счет немногих, но обладающих большой численностью видов.

С энергетической точки зрения личинкам трилобитообразных было выгодно дольше оставаться в пелагиали. Именно такие личинки первыми освоили фильтрационный способ питания, свойственный настоящим ракообразным. Это следующий этап в развитии пищедобывательной функции членистоногих.

В 1995 г. вышли сразу две работы, касающиеся раннепалеозойских артропод [Bousfield, 1995; Walossek, 1995]. Авторы этих работ широко используют представление о первичности грубосперной функции членистоногих.

Этих же взглядов придерживается и Я.И. Старобогатов, который в разговоре со мной высказал мнение, что первичные членистоногие были падальщиками и первичным способом питания трилобитообразных являлся грубосперный. Ниже я вернусь к обсуждению этих взглядов.

Происхождение первых ракообразных и эволюция пищедобывательного аппарата

Следующий этап развития пищедобывательной функции связан с переходом к уровню организации низших раков на основе дальнейшего усовершенствования пищедобывательного аппарата личинок трилобитообразных.

Мы не знаем, на какой стадии развития личинка трилобитов переходила к обитанию на дне. Если судить по тому, что конечности трилобитов гомономно метамерны, а гнатобазический аппарат функционирует с минимальным числом конечностей, то оседание личинок могло происходить довольно рано. Может быть, уже на стадии протаспис, но это не обязательно. По определению основной личиночной стадии, если с прибавлением конечностей в процессе анаморфоза не происходит смены основного типа пищедобывательного аппарата, она переходит в ювенильную стадию (табл. 7). Таким образом, у трилобитообразных личинка с четырьмя парами конечностей, по сути дела, уже относится к ювенильной стадии. Трилобитообразным на ювенильной стадии, пока они имели возможность питаться сестоном, энергетически выгоднее было оставаться в толще воды, поскольку сестон более качественный вид пищи, чем детрит, пусть даже и обогащенный бактериями. Но с увеличением числа конечностей и размеров тела гнатобазический пищедобывательный аппарат становился малоэффективным при питании сестоном, и личинка оседала на дно.

Сколько пар функционирующих конечностей она при этом имела, мы тоже не знаем. Поздний протаспис имел два постмандибулярных сегмента, не считая окципитального. Общее число постантеннулярных конечностей, если все они уже функционировали, равнялось, таким образом, пяти. Все они были одинаковыми.

При педоморфозе первые две пары должны были специализироваться как вторая пара антенн и мандибулы. Остальные — как фильтрационные конечности.

Основные личиночные стадии членистоногих

Тип ФА	Trilobitomorpha	Cephalocarida Phyllopoда	Copepodoidea	Euphausiida Decapoda
СМФА			*	* Фурцилия Поздняя зоэа Калиптопис Ранняя зоэа
МФА		*	Копеподит	Метанауплиус
ТФА	*	Метанауплиус	Метанауплиус	Метанауплиус
ГнПА	Науплиус Протаспис	Науплиус	Науплиус	Науплиус

* — педоморфная личинка.

Личинка цефалокарид появляется на свет на стадии метанауплиуса. Вторая пара антенн имеет типичные науплиальные гнатобазы, но мандибулы уже вооружены жевательной лопастью. Они еще двуветвисты, но эндоподит имел только два членика. По сравнению с науплиусами, метанауплиус цефалокарид имеет еще одну функционирующую пару, которая считается гомологом первой пары максилл. На этой стадии метанауплиус цефалокарид подобен последней метанауплиальной стадии копепод. Цефалокариды переходят от метанауплиальной к ювенильной стадии после четырех линек, в результате которых появляются четыре пары функционирующих грудных конечностей.

У метанауплиусов филопод гомологи максилл представлены зачатками. На последней метанауплиальной стадии появляются зачатки нескольких пар грудных конечностей. С переходом в ювенильную стадию обе пары максилл остаются недоразвитыми. Первые четыре пары торакопод появляются одновременно. По строению и функции это уже типичные фильтрационные конечности. Если считать четыре пары фильтрационных конечностей за тот минимум, который обеспечивает нормальное функционирование торакального фильтрационного аппарата, то его формирование началось у педоморфной личинки, имеющей четыре — шесть пар постмандибулярных конечностей. Это достаточно умозрительное заключение пригодно, однако, для дальнейших построений.

В конструкции пищедобывательного аппарата низших ракообразных по сравнению с гнатобазическими типами пищедобывательных аппаратов произошли две существенные морфологические перестройки: образование ротового отдела с функцией обработки пищи и развитие фильтрационной камеры на основе вооружения телоподитов торакопод. Обе перестройки являются результатом интенсификации функций структур (конечности и верхняя губа), определяющих характер и интенсивность гидродинамического поля при питании личинки.

Увеличение размеров верхней губы личинки приводит к усилению пищепринносящих токов с сагиттальной циркуляцией и увеличению ее размеров. Однако такое усиление возможно лишь при одновременном усилении локомоторной функции, так как большие размеры верхней губы увеличивают лобовое сопротивление и снижают скорость плавания. Кроме того, в оральной составляющей сагиттальной циркуляции направление токов противоположно токам локомоторной циркуляции. Поэтому локомоторный аппарат должен преодолевать и силу тяги, направленную против движения.

Появление в процессе анаморфоза у личинки трилобитов постмандибулярных конечностей, сходных по строению со второй парой антенн и мандибулами, усиливало локомоторную функцию, если личинка все еще оставалась в толще воды. Здесь, однако, следует помнить, что у ранних личинок ракообразных более развиты экзоподиты, как антенн, так и мандибул. Экзоподитам принадлежит ведущая роль в создании как несущей циркуляции, так и в создании латеральных циркуляций. Эндоподиты имеют более слабое сетальное вооружение по сравнению с экзоподитами. Очевидно, и у личинок трилобитообразных экзоподиты выполняли аналогичные функции. Это подтверждают реконструкции науплиальных и ювенильных стадий трилобитообразных "Орстен фауны" (см. рис. 97). Тем не менее именно на основе функций эндоподитов (вернее, телоподитов) происходило преобразование гнатобазического аппарата в торакальный фильтрационный. Вероятно, на первом этапе развития фильтрационного аппарата усиление локомоторной функции шло за счет эндоподитов.

Усиление локомоторной функции эндоподитов возможно за счет увеличения гребной поверхности конечности. Это может достигаться двумя способами: за счет изменения размеров самой конечности и (или) развития сетального вооружения. Кроме того, не менее

важным является изменение формы конечности. Развитие гребной функции сопровождается уплощением тела конечности и изменением кривизны гребной плоскости. Гребная лопасть конечности всегда вогнута в направлении удара. Соответственно щетинки, располагающиеся по краю гребной лопасти, направляются более или менее каудально.

Для развития фильтрационной функции также важно увеличение ширины гребной поверхности за счет опущения ее щетинками. Щетинки, располагающиеся по внутреннему краю гребной поверхности, из-за своего каудального направления оказываются на пути латеральной циркуляции и препятствуют потере пищевых частиц с латеральными токами. Так мог появиться фильтр на уровне эндоподита (рис. 98).

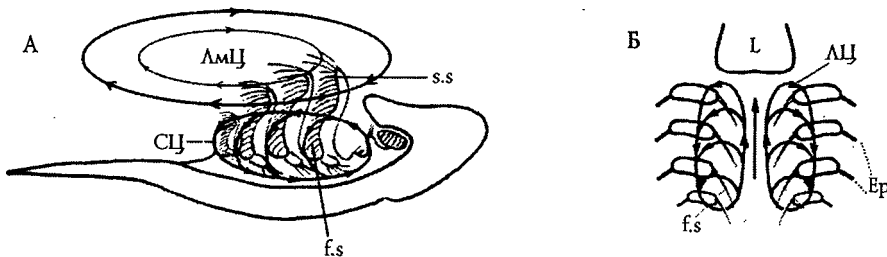


Рис. 98. Ювенильная стадия *Artemia salina* как модель педоморфной личинки: сагиттальный (А) и фронтальный (Б) срез на уровне проксимальной части конечностей; ЛмЦ — локомоторная (несущая) циркуляция; ЦЦ — латеральная циркуляция; ЦЦ — сагиттальная циркуляция; L — верхняя губа; Ep — эпиподиты; s.s — гребные щетинки; f.s — фильтрационные щетинки

Последующее увеличение числа конечностей и сближение эндоподитов правого и левого ряда приводит к образованию торакальной фильтрационной камеры. Эффективность аппарата резко повышается как за счет предотвращения уноса пищевых частиц с латеральной циркуляцией на уровне эндоподитов, так и за счет каудальной составляющей сагиттальной циркуляции, которая оказывается внутри камеры, сформированной вооружением эндоподитов правых и левых конечностей.

Дальнейшее совершенствование фильтрационной камеры шло по пути усиления фильтрационной функции за счет увеличения числа щетинок и их упорядочивания. Однако увеличение частоты фильтра требовало усиления гидрокинетической функции, что привело к расширению эндоподитов, которые приобрели листовидную форму. Как полагают Кэннон и Мэнтон, увеличение длины конечности способствует усилению локомоторной функции, а ширины — гидрокинетической, обслуживающей фильтр [Cannon and Manton, 1927]. Но это лишь упрощенный вариант выведения листовидной конечности. Он скорее объясняет происхождение фильтрационного аппарата настоящих филопод. Нам же, помимо прочего, важно знать, как выглядела и функционировала конечность у первых ракообразных, так как листовидная конечность филопод — неподходящая модель для дальнейших построений преобразования фильтрационных аппаратов.

Поэтому необходимо более детализировать морфологические перестройки конечностей при формировании аппарата фильтрационного типа из гнатобазического, хотя излишняя детализация вообще-то нежелательна в таких построениях.

Более вероятно, что развитие телоподита происходило в определенной последовательности. На первом этапе гнатобазы сохраняли основную фильтрационную функцию, но сетальное вооружение стало распространяться дистально. При этом оно способствовало как усилению фильтрационной, так и локомоторной функции. Однако фильтрационная функция усиливалась на проксимальных члениках, а локомоторная на дистальных.

При гребных ударах дистальные членики движутся с большей скоростью, чем проксимальные. Эта разница способствует разделению функций сетального вооружения члеников телоподита. Небольшая скорость благоприятна для возникновения фильтрационных токов, тогда как увеличение скорости благоприятно для локомоции. В первом случае сетальное вооружение работает как фильтр, во втором — как сплошная плоскость.

Усиление фильтрационной функции стимулировало расширение проксимальных члеников конечности (члеников протоподита и ближайших к нему члеников эндоподита).

За счет сетального вооружения дистальных члеников увеличивалась гребная поверхность эндоподита. При этом изменение формы члеников не было обязательным. При возвращении конечности в исходное для следующего гребного удара положения важно было уменьшить сопротивление воды. Это достигалось как за счет членистого строения, так и за счет изгибания щетинок, которые и сами могли приобрести членистое строение.

Таким образом, эндоподит приобретал полифункциональность, что отразилось и на его строении.

При таком варианте развития листовидный характер эндоподита выражен только на уровне проксимальных члеников. По всей видимости, конечности низших ракообразных по форме первоначально были похожи на конечности представителей современных конхострока или конечности филлокарид (рис. 99, А, Б). Конечности этих ракообразных еще не вполне утратили следы первичной членистости, как это произошло, например, у жаброногов. Но и у них наличие эндитов указывает на первичную членистость эндоподита.

Широкие проксимальные членики при фильтрации работали как колебательные пластинки, а дистальные членики как гребные лопасти. Это обеспечивало наилучшее сочетание фильтрационной и локомоторной функций эндоподитов.

За экзоподитом остается гидрокинетическая функция, но увеличение фильтрационных поверхностей и наличие сагиттальной циркуляции, работающей против несущих

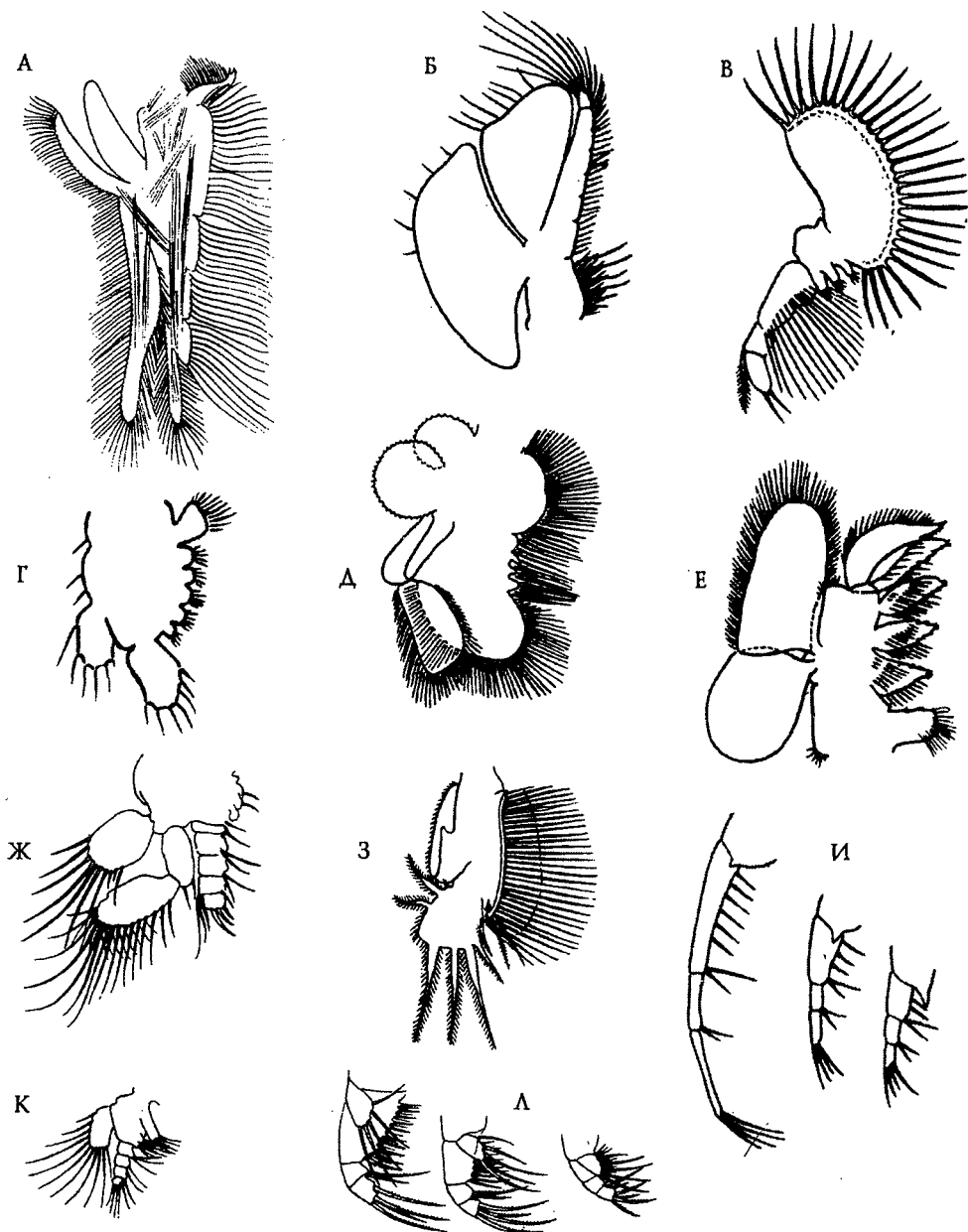


Рис. 99. Конечности низших ракообразных (в том числе филлокарид).

Рисунки разных авторов из книги Н.А. Заренкова [1982];

А — Conchostraca; Б — Phyllocarida; В — Ostracoda; Г — Lipostraca; Д — Anostraca; Е — Notostraca; Ж, К, И — Daphnia, Bythotrephes, Polyphemidae (Cladocera); Ж, К — Cephalocarida; А, Б, Д, З — сестонофаги; Е, Ж, Г — детритофаги; И, Л — грасперы

токов, стимулировало развитие локомоторной функции и у экзоподита. Здесь, как в случае с развитием гнатобазического аппарата, невозможно отделять локомоторную функцию от пищедобывательной.

Но отождествлять конечности конхострак или филлокарид с первичными конечностями ракообразных вряд ли следует, т.к. у раковинных филлопод и тех же филлокарид обе ветви конечностей выполняют, главным образом, гидрокинетическую функцию. Это связано с утратой локомоторной функции фильтрационными конечностями.

У конхострак она перешла к антеннам, а у филлокарид к абдоминальным конечностям. Вероятно, в этом смысле конечности анострака будут ближе к прототипу, несмотря на то, что эндоподит утратил членистость. Во всяком случае и эндоподит и экзоподит сохранили локомоторную функцию.

Теперь необходимо обратиться к морфофункциональным предпосылкам формирования ротового отдела у ракообразных с торакальным фильтрационным аппаратом.

Развитие верхней губы привело к тому, что гнатобазы первых пар конечностей педоморфной личинки оказались прикрытыми ею.

Первоначально гнатобазы этих конечностей входили в состав "брюшного желобка" и составляли часть конвейера гнатобазического пищедобывательного аппарата, проводящего пищу. Пищевые частицы отфильтровывались вооружением гнатобаз и током воды транспортировались ко рту. Функциональная нагрузка ближайших ко рту гнатобаз, естественно, была больше, чем остальных, так как здесь собирались пищевые частицы со всего желобка и формировался пищевой комок. Специализация гнатобаз ближайшей к ротовому отверстию пары конечностей по функции обработки пищи привела к образованию мандибул. Весьма вероятно также, что развитие мандибул стимулировало появление в планктоне твердокремненных диатомей и началось задолго до образования ротового отдела. В этом отношении чрезвычайно интересны реконструкции мандибул ювенильной стадии трилобитообразного *Rebbachiella kinnekullensis* (рис. 100), выполненные Валоссеком [Walossek, 1995].

Валоссек рассматривает *Rebbachiella* как раннего представителя Branchiopod. Но возможно, его реконструкция представляет собой первое открытие педоморфного перехода от трилобитообразных к ракообразным.

Очевидно, гнатобазы, не прикрытые верхней губой, не могли специализироваться по функции обработки, так как измельчение пищевых частиц в открытой среде приводило



Рис. 100. Последовательность развития мандибулярной пластинки у *Rebbachiella kinnekullensis* [Walossek, 1995]:
gnb — гнатобазы; m.l — мандибулярная пластинка

бы скорее к ее потере. Предротовая полость, образованная верхней губой, после формирования мандибул оказалась прикрытой ими с боков, что еще больше сокращало потери пищи при обработке.

В то же время верхняя губа, распространяясь в каудальном направлении, сильно ограничивала работу эндоподитов конечностей, которые располагались непосредственно за мандибулами. Во всяком случае оно препятствовало их сближению. В результате развитие их могло происходить в плоскости, почти параллельной вентральной стороне тела животного. Этот процесс прослеживается в онтогенезе *Artemia salina* на примере первой пары максилл (рис. 101).

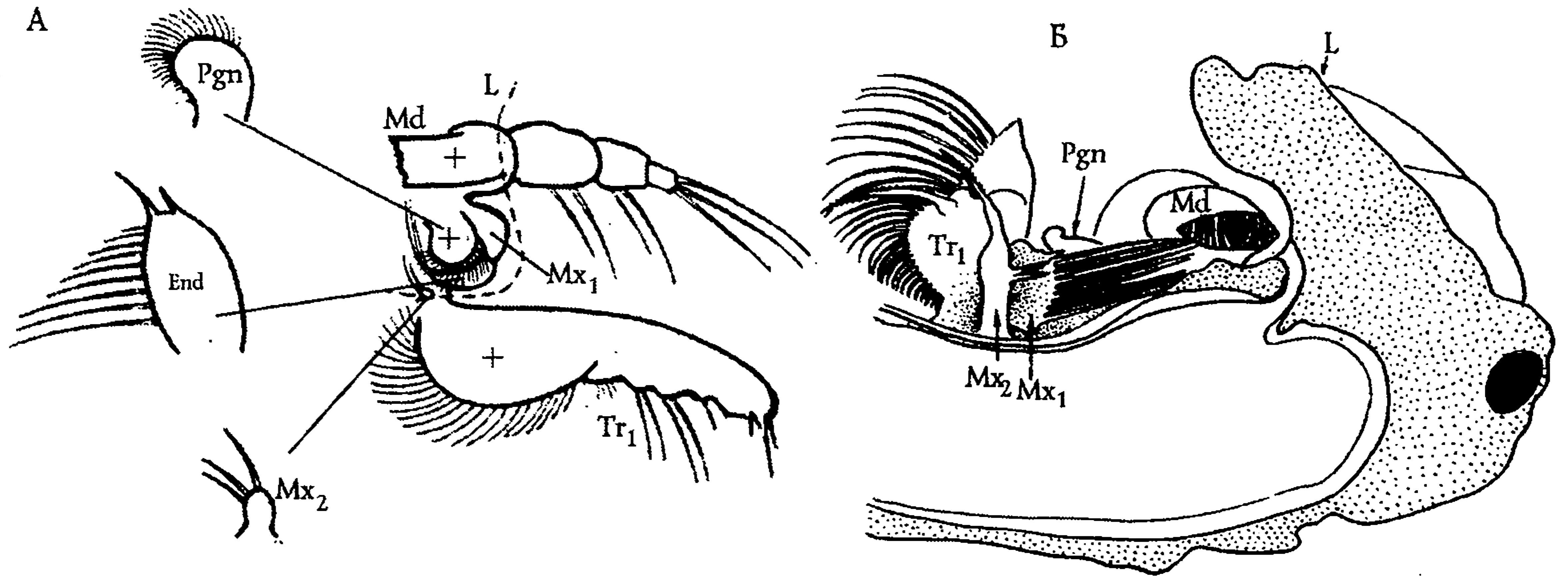


Рис. 101. К происхождению парагнат:

А — гомологичные части конечностей ювенильной стадии *Artemia salina* (ориг.); Б — сагиттальный срез через головной отдел взрослого рачка [Cannon, 1933]; L — верхняя губа; End — эндоподит; Md — мандибулы; Mx — максиллы; Pgn — парагнаты; Tr — торакоподы; знаком "+" обозначены гомологичные части конечностей

На метанауплиальной стадии сразу за мандибулами заметны две пары бугорков, первый из которых несколько больше и по положению может быть определен как зачаток первой пары максилл. Он достаточно хорошо обособлен от мандибул.

После первой линьки уже можно различить основные элементы будущей максиллы, хорошо видимые, однако, на более поздней стадии развития. Основание максиллы представляет собой пузыревидный бугорок, на заднем крае которого намечается ложбинка, как бы разделяющая его на две доли, верхняя из них располагается более латерально. Телоподит отходит латерально от этой доли. Он имеет две перетяжки, благодаря которым представляется трехчленистым. Огибая каудально основание максиллы, он своим концом направлен в "брюшной желобок" (см. рис. 101). Его концевые щетинки уже с внутренней стороны основания максиллы своими концами направлены в сторону ротового отверстия. На еще более поздней стадии верхняя доля основания приобретает лопастевидный вид. По заднему краю ее появляются щетинки, и она приобретает типичный вид парагнат. Я полагаю, что эта лопасть гомологична проксимальному эндиту протоподита простой конечности. В это время максилла имеет вид недоразвитой грудной конечности, телоподит которой завернулся вокруг основания (см. рис. 101). Поскольку развитие максиллы происходит как бы в лежащем положении, проксимальный эндит несколько возвышается над огибающим его телоподитом. У молодых рачков с полным набором конечностей парагнаты редуцируются, а на их месте образуются гантелевидные валики, сидящие по краям "брюшного желобка" и которые обычно трактуются как парагнаты. Позади валиков располагаются рудименты телоподита. При этом собственно максиллами считается только дистальная часть телоподита, на рисунках ее изображают отдельно. У *Notostraca* и *Conchostraca* парагнаты сохраняются и спаяны с рудиментом телоподита, который в данном случае имеет также лопастевидную форму.

У остальных групп ракообразных, за исключением цефалокарид, парагнаты развиты хорошо, а телоподит, по-видимому, полностью редуцирован. В этой связи я предполагаю, что первые пары максилл низших раков и высших не гомологичны, т.е. первая пара максилл высших ракообразных является гомологом второй пары максилл низших раков. Парагнаты играют роль нижней губы, поэтому они конструктивно завершают ротовой отдел.

С образованием парагнат заканчивается формирование ротового отдела, который теперь четко обособлен от фильтрационной камеры. Что касается гомологов максилл, то они

ни по функции, ни по строению не могут рассматриваться как челюсти в общепринятой трактовке.

Максиллы низших раков почти никогда не бывают связаны с функцией обработки пищи. У многих низших ракообразных от этих конечностей сохраняются рудименты протоподита (особенно это касается первой пары), функции которого ничем не отличаются от функции гнатобаз фильтрационных конечностей. Они несут направляющее сетальное вооружение и в некоторых случаях служат для подачи пищи к ротовому отделу. Исключением являются максиллы щитней, которые вооружены крепкими шиповидными щетинками. Большой степенью специализации к подаче пищи отличается первая максилла цефалокарид.

Формирование ротового отдела и фильтрационной камеры на основе эндоподитов торакопод привело к изменению плана строения ГнПА. Образовался торакальный фильтрационный аппарат — ТФА. Он, так же как ГнПА, легко совмещается с анаморфозом, и в этом их основное сходство.

В соответствии с изменением основного типа фильтрационного аппарата произошло преобразование общего плана строения трилобитообразных в свойственный низшим ракообразным план строения.

По сравнению с ГнПА торакальный фильтрационный аппарат имел ряд преимуществ. Во-первых, значительно увеличилась поверхность фильтрационной камеры, которая теперь вмещала всю сагиттальную циркуляцию, что сделало процесс фильтрации более эффективным; во-вторых, рачки получили возможность для обработки пищевого комка, что было особенно важным при питании одноклеточными водорослями с твердым панцирем. В то же время первичный ТФА был еще далек от совершенства. Один из наиболее существенных его недостатков — наличие внутри фильтрационной камеры двух противоположно направленных токов (см. рис. 37, А, 98), один из которых переносил пищевые частицы в каудальном направлении, а другой — в оральном, что, естественно, приводило к существенным потерям фильтрата. Это связано и с тем, что каудальная составляющая сагиттальной циркуляции не была отделена от каудальной составляющей локомоторной циркуляции, сила тока в которой всегда больше, что затрудняло срыв, в вентральный желобок токов, обтекающих рачка. Одно из конструктивных решений, способствующих устранению этого недостатка, мы находим у *Anostraca*. Эндоподит конечностей этих ракообразных потерял членистость и укоротился, а экзоподит взял на себя основную локомоторную функцию. В результате усилились латеральные циркуляции, а каудальные составляющие правой и левой локомоторных циркуляций оказались удаленными от сагиттальной циркуляции.

Потери фильтрата происходили также в районе парагнат, где орально направленное течение выходило из фильтрационной камеры с латеральными составляющими впереднаправленного тока, выходящего из “брюшного желобка”. Кроме того, ТФА поскольку входящие в его состав конечности выполняли одновременно локомоторную и гидрокинетическую функцию, ограничивал спектр поведенческих реакций ракообразных. Поэтому дальнейшее совершенствование ТФА было направлено на устранение этих недостатков, причем каждая группа ракообразных решала эту задачу по-своему. Многие из филопод решили проблему встречных токов в камере тем, что приобрели канавку в покровах на вентральной стороне тела. В результате орально направленное течение оказалось более изолированным. К числу приспособлений, ограничивающих вынос частиц в каудальном направлении и упорядочивающих сагиттальную циркуляцию, относится развитое в той или иной степени подгибание абдомена (ковшевидность), особенно выраженное у кладоцер. Большое значение для усовершенствования ТФА имело развитие раковины, которая стала играть струнаправляющую роль. В то же время раковина, изолировав ТФА, стимулировала разделение локомоторной и гидрокинетической функции. Первая перешла к антеннам или к абдоминальным конечностям.

Можно было бы перечислить еще целый ряд приспособлений, направленных на усовершенствование ТФА, однако нас прежде всего должны интересовать те из них, которые привели к дальнейшему прогрессу пищедобывательной функции и повышению уровня организации ракообразных. К таким приспособлениям относятся максиллярный фильтр и обслуживающий его гидрокинетический механизм, на основе которых возник максиллярный фильтрационный аппарат (МФА), свойственный копеподам, синкаридам и перакаридам.

С конструктивно-функциональной точки зрения суть перехода от ТФА к МФА заключается в том, что вооружение проксимальных эндитов, гомологов максилл, выполняющее в ТФА роль направляющего канала, специализируется по фильтрационной функции. Как мы видели, в ТФА (см. рис. 37, 38) отфильтрованная пища попадает сначала в “брюшной желобок” и уже по нему транспортируется впереднаправленным током к ротовому отделу.

Здесь поток расходится латерально, так что развитие фильтра на пути выходящих токов функционально оправдано. Мало того, для их развития имелась уже сходная в функциональном отношении морфологическая основа — щетинки гнатобаз. Своими концами они были направлены вперед к ротовому отделу. Однако этот процесс мог происходить лишь на ранних стадиях онтогенеза, до образования функционирующего ТФА, у личинки на стадии метанауплиуса, когда у нее появились лишь первые за парагнатами две-три пары конечностей. В противном случае продолжалась бы специализация ТФА. Необходимо отметить, что у современных филопод ТФА закладывается не путем последовательного увеличения числа конечностей, а возникает сразу, имея в своем составе четыре — шесть пар функционирующих конечностей. Лишь после этого идет последовательное прибавление к аппарату новых пар. До закладки же ТФА рачки используют личиночный гнатобазический пищедобывательный аппарат. Какое-то время оба эти аппарата функционируют совместно. Значит ТФА с небольшим числом конечностей работает не эффективно. В этой связи понятно развитие такого структурного приспособления, как раковина. При наличии раковины фильтрация осуществляется успешней. С этой же точки зрения следует рассматривать и гипертрофию верхней губы, значительно облегчающей работу личиночного ГнПА. Полностью анаморфная закладка ТФА сохранилась лишь у цефалокарид [Sanders 1963].

Однако само по себе развитие фильтра с оральным направлением щетинок еще не приводило к исключению ТФА. Передача этого приспособления к последующим конечностям в процессе анаморфоза приводит к тому же ТФА, только с иным направлением щетинок. Пример этому — ТФА филокарид.

Развитие у личинки максиллярного фильтра, препятствующего свободному выходу латеральных токов, способствовало развитию гидрокинетического механизма, компенсирующего ослабление этих токов, иначе усилились бы вынос и потеря пищевых частиц с сагиттальной циркуляцией. Функцию этого механизма взяли на себя экзиты максилл, которые ранее, наравне с эндоподитами, выполняли локомоторную и гидрокинетическую функцию. Так возникло то, что называют “максиллярной помпой” [Cannon and Manton, 1927; Tiegs and Manton, 1958]. Деятельность ее находится в противоречии с гидрокинетическим механизмом ТФА. По этой причине вышеназванные авторы считали, что максиллярный фильтрационный аппарат не мог возникнуть на основе ТФА, что принципы их работы несовместимы. Поддерживая эту точку зрения, я вижу в этом один из доводов в пользу педоморфного развития МФА. Этот переход прослеживается, как было показано выше в онтогенезе цефалокарид [Sanders, 1963].

Переход к следующему уровню организации связан с развитием супермаксиллярного фильтрационного аппарата, свойственного эукаридам. Этот переход хорошо прослеживается в онтогенезе эукарид и был описан мной ранее (см. гл. II). Суть его заключается в том, что к МФА личинки добавляются еще две или более пар конечностей, к которым и переходит основная фильтрационная функция. Конечности же, входящие в состав МФА, принимают на себя роль формирования пищевого комка и обработки пищи, выделяясь в самостоятельный максиллярный отдел пищедобывательного аппарата.

Фильтрационные аппараты всех типов и модификаций, в том числе и личиночные, за редким исключением обладают способностью производить дифференцированный захват отдельных частиц и организмов. Эта функция развивается из способности удерживать дистальными частями конечностей крупные пищевые частицы, попавшие в фильтрационную камеру. Специализация конечностей по этой функции приводит к возникновению грасперных пищедобывательных аппаратов. Переход к грасперному типу питания, как уже было сказано, сопровождается редукцией фильтрационного и обслуживающего его гидрокинетического механизма [Cannon and Manton, 1929; Manton, 1977].

До этого мы проводили сравнительный анализ планов строения разных типов аппаратов с точки зрения развития и эволюции пищедобывательной функции. Однако нам неоднократно приходилось привлекать для объяснения строения или функции аппаратов и локомоторную функцию. Как я уже говорил, эти функции всегда тесно связаны. В конце концов, эту связь мы обнаруживаем у всех животных, ведущих подвижный образ жизни. Мы также вскользь коснулись дыхательных аппаратов, тесно связанных с активностью конечностей, входящих в состав пищедобывательных аппаратов. Поскольку локомоторные и дыхательные аппараты всегда были объектом пристального внимания специалистов по членистоногим, они оказались лучше изученными, чем пищедобывательные аппараты. Поэтому я в данной работе не ставил целью их изучение и анализ. Но я должен остановиться на некоторых моментах особенностей связи пищедобывательных аппаратов с локомоцией и дыханием, которые сыграли если не ведущую, то весьма важную роль в становлении общего плана строения членистоногих. Как-то получилось, что эти связи не привлекали внимания.

Всем хорошо известно, что трилобиты и большинство псевдокрустацей имели локомоторный аппарат, хорошо приспособленный для перемещения по грунту. В качестве ходильных ног им служили внутренние ветви конечностей — эндоподиты. Отсюда, очевидно, и возникло пристрастие специалистов к выведению всех типов конечностей, в том числе и связанных с пищедобыванием, от стеблевидных (стеноподиальных) конечностей. Но, как мы видели, с переходом к плану строения низших раков их конечности полностью утрачивают способность использовать эндоподиты для хождения по субстрату.

Среди низших раков мы не найдем ни одного вида, способного передвигаться как трилобиты. Даже цефалокариды, конечности которых больше всего напоминают ходильные конечности трилобитов, передвигаются среди субстрата с помощью гребных движений. В этом отношении низшие раки сходны с раковинными псевдокрустацеями, но резко отличаются по плану строения от настоящих трилобитов и в меньшей степени — от высших ракообразных. У последних наиболее примитивные формы также не имеют настоящих ходильных конечностей (эвфаузииды, мизиды, пенеидеи, сергестиды, протокариды). В лучшем случае они передвигаются, цепляясь за грунт. Торакоподы у ракообразных с максиллярными типами пищедобывательных аппаратов выполняли сначала пищедобывательную функцию (фильтрация или дифференцированный захват) и лишь затем, в связи с переходом к бентосному образу жизни, приобрели локомоторную (ходильную) функцию. Настоящие ходильные конечности имеются только у бентосных грасперов. Эти соображения свидетельствуют и в пользу первичности плавательного локомоторного аппарата на абдомене. Кроме того, это служит подтверждением происхождения высших раков от раковинных форм низших раков.

Следует отметить также способ дыхания, если для него используется гидрокинетическая функция конечностей. У трилобитов и низших раков жабры и респираторные поверхности омываются набегающим потоком воды. У большинства же высших раков жабры омываются обратным и впереднаправленным током воды. Эти различия связаны с особенностями строения максиллярного фильтрационного аппарата. Главным гидрокинетическим механизмом в аппаратах этого типа, как мы видели, является, по образному выражению Кэннона и Мэнтон, "максиллярная помпа". Индуцируемые ей фильтрационные токи направлены всегда вперед, навстречу набегающему потоку. Этими же токами, выходящими из фильтрационной камеры, омываются и жабры. В этом я вижу основную причину образования жаберной полости с впереднаправленным движением воды в ней у мизид и декапод.

Гидрокинетическую функцию у представителей этих отрядов выполняют те же экзиты, которые индуцируют впереднаправленное течение в пищедобывательных аппаратах максиллярного типа.

Таким образом, в становлении плана строения ракообразных развитие пищедобывательной функции играло решающую роль.

Следующий вывод, который можно сделать из сравнительного анализа пищедобывательных аппаратов, касается большого значения адаптивного характера строения конечностей. Форма, размер, характер членистости, сетального вооружения, число эндитов и экзитов обусловлены основным типом пищедобывательного аппарата, его модификациями и, конечно, образом жизни. Поэтому сравнительный анализ строения конечностей членистоногих, излюбленный систематиками, имеет ограниченное значение.

ГЛАВА VIII

ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТЫХ

Характер и направление адаптивной радиации в эволюции членистых

Рассмотренный вариант схемы перехода от одного уровня к другому и образования изотопных жизненных форм основан на специализации личинки по фильтрационному типу питания и пелагическому образу жизни. Однако педоморфная личинка, выйдя на новый уровень организации, может специализироваться в нескольких направлениях (рис. 102). Как мы видели раньше, науплиус может специализироваться не только по фильтрационной, но и по грасперной функции. Кроме того, науплиусы, как и взрослые ракообразные, могут осваивать основные биотопы. Мы рассмотрели только первое. Это направление ведет к первичным пелагическим фильтраторам и через них — к грасперам (см. рис 102).

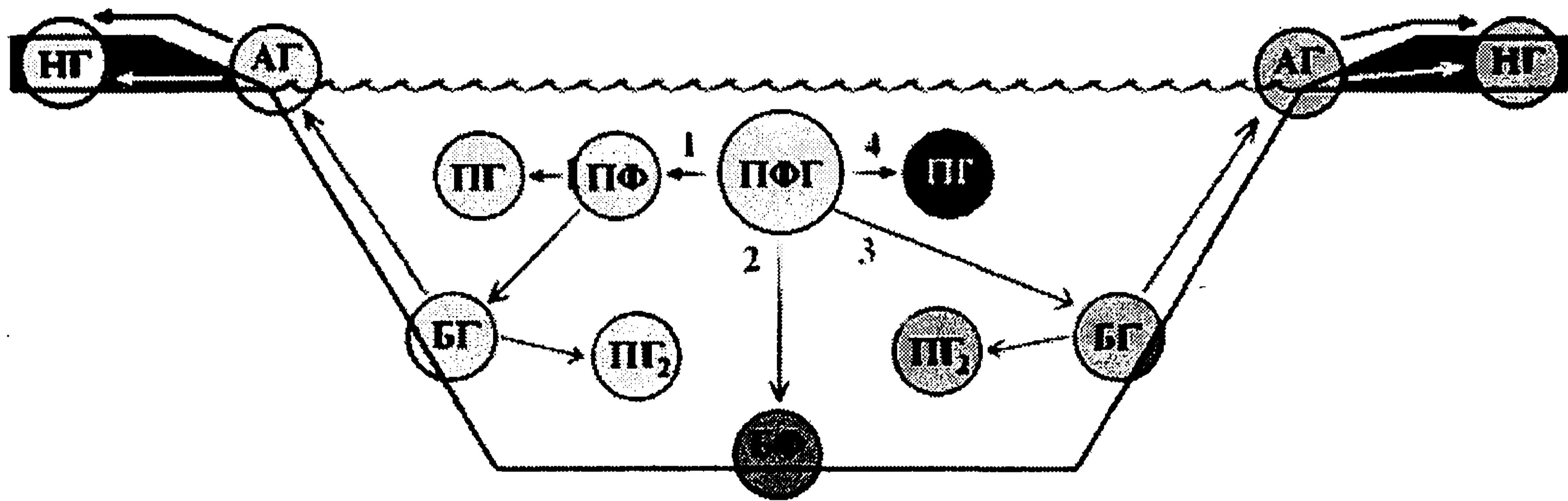


Рис. 102. Основные направления развития педоморфной личинки и пути освоения основных биотопов членистоногими:

ПГ₂ — вторичный пелагический граспер, остальные условные обозначения как на рис. 68. Цифрами обозначены основные направления развития

Второе направление — специализация педоморфной личинки по фильтрационному способу питания в придонном слое или непосредственно в бентали.

Одним из существенных условий успешной фильтрации является обмен воды в гидродинамическом поле, индуцируемом рачком во время фильтрации. Обмен воды происходит при движении рачка в толще воды либо если рачок закрепился на субстрате при наличии течения. Очевидно, свободный образ жизни в придонном слое не приведет к существенным морфологическим перестройкам. Образ жизни рачка в таких условиях мало чем отличается от существования в толще воды. Если в зоне контакта водной массы с дном имеет место достаточная подвижность вод, то педоморфная личинка, тем или иным способом закрепившись на субстрате, сможет извлекать взвешенные в воде частицы из набегающего потока. Собственно, так питается значительное число сидячих беспозвоночных бентосных сообществ, в том числе некоторые вторичные фильтраторы. Можно с уверенностью предсказать морфологические перестройки у педоморфных личинок в данной ситуации. Перечислю основные: совершенствование способа фиксации на субстрате; редукция локомоторного аппарата; образование нового типа фильтрационного аппарата и редукция гидрокинетического механизма; развитие защитных приспособлений.

Данное направление в целом — морфологический регресс. Так, очевидно, возникли все сидячие формы ракообразных.

Поскольку я не проводил морфофункционального анализа сидячих форм ракообразных, дальнейшее обсуждение данного вопроса нецелесообразно.

Третье направление (см. рис. 102) — специализация личинки по грасперному способу питания в пелагиали. Оно, по-видимому, мало перспективно для реализации грасперных потенций пищеводобывательного аппарата личинок. Это связано с тем, что выход личинки на новый уровень определяется специализацией по фильтрационной функции, которая и доминирует у педоморфной личинки. Локомоторный аппарат личинки приспособлен к обслуживанию этой функции, главным образом, к созданию гидродинамическо-

го поля и медленному плаванию. Грасперная же функция требует более совершенного локомоторного аппарата. На примере личинок декапод мы видели, с каким трудом осуществляется переход к дифференцированному захвату. Существует, однако, один вариант, при котором данное направление могло реализоваться у личинки первого уровня.

Конечности используются личинкой в основном для плавания, и фильтрационный аппарат не развивается. Гнатобазы же малоэффективны для захвата, в то же время педоморфная личинка могла сохранить грасперный аппарат личинок аннелид. Личинки современных аннелид успешно осуществляют захват с помощью рта, который у некоторых форм снабжен своеобразными губами или даже хоботом. На более поздней стадии нектохеты появляется и основное орудие захвата аннелид — выворачивающаяся глотка, снабженная хитиновыми крючьями. Подобное орудие захвата могло быть и у педоморфной личинки. По-видимому, именно по третьему направлению развития педоморфной личинки возникли такие загадочные формы, как *Opabinia*, *Parapeytoia*, *Anomalocaris* (см. рис. 86, 103). Переход такой личинки к грасперному питанию стимулировал только локомоторную функцию членистых конечностей. Сочетание гнатобаз и глоточного грасперного механизма позволяло педоморфной личинке добывать пищу как в пелагиали, так и в бентали. Скорее всего их можно отнести к пелаго-бентосной жизненной форме. Из них *Parapeytoia* обладает признаками этой жизненной формы. *Anomalocaris* в связи с развитием только грасперной функции утратил не только гнатобазы, но и членистые конечности. Его можно отнести к вторичным пелагическим грасперам, по аналогии с вторичными пелагическими грасперами ракообразных. Возможно, к этой же жизненной форме принадлежит *Opabinia*. Она отличается своеобразием грасперного придатка, представляющего собой подобие гибкого хобота, снабженного на конце парными многочленистыми “челюстями”, каждый членик которых несет крупные шипы (рис. 103, Г). Первоначально я познакомился с реконструкцией опабинии по работе А.Г. Шарова [1965а, б], который считал, что хобот внутри полый. В таком случае его гомология с глоткой аннелид стала бы реальной. Сейчас грасперный орган опабинии считают гомологом сросшихся конечностей, которые первоначально были сходны с конечностями аномалокарисов [Bousfield, 1995].

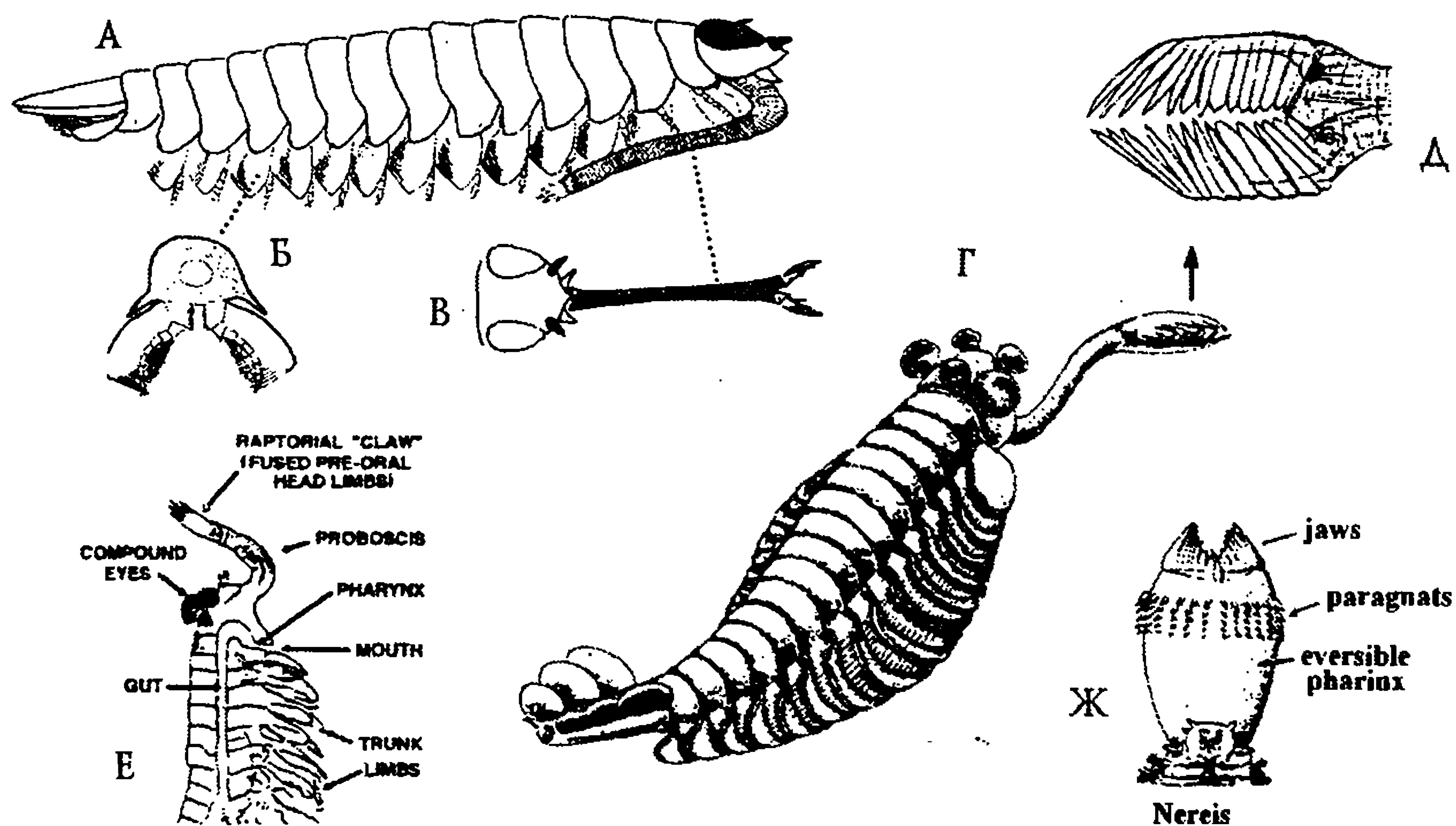


Рис. 103. Различные реконструкции *Opabinia*:
 А–В — из работы А. Симонетта и Л. Делле Каве [Simonetta and Delle Cave]; Г–Е — из работы Бушфилда [Bousfield, 1995]; Ж — головной отдел аннелиды из той же работы Бушфилда

Грасперные конечности этой группы трилобитообразных считают гомологами конечностей предротового (антеннального) сегмента [Bousfield, 1995]. Я позволю себе несколько фантастическое предположение, а именно их гомологию с глоточными челюстями (jaws) аннелид. На это предположение меня навела необычная членистость и вооружение грасперной конечности аномалокариса, а также сходство с расположением радиальных зубов аномалокариса и вооружением глотки аннелид. По моим представлениям, если педоморфная личинка начала использовать для захвата глотку, то дальнейшее развитие грасперной функции должно развиваться на морфофункциональной ос-

нове ее механизма захвата (см. рис. 103, Ж). Возможно, будущие находки и реконструкции прольют свет на гомологию грасперной конечности этих интересных членистоногих.

Значительно больший интерес представляет четвертое направление — специализация педоморфной личинки по грасперной функции с переходом в бенталь. Развитие в этом направлении сильно облегчается тем, что практически любая личиночная стадия, обладая самым примитивным грасперным механизмом, может обеспечить себя пищей в виде депонированного детрита, бактериальных пленок, эпифитов и, наконец, талломов макрофитов. При этом отпадает необходимость на первых этапах реализации грасперной функции иметь совершенный локомоторный аппарат.

По всей видимости, для реконструкции данных форм можно воспользоваться известными нам закономерностями перехода от пелагического граспера к бентосному по первому направлению. Следует лишь учесть тот факт, что переход к грасперному типу питания с одновременной утратой фильтрационной функции уже на личиночной стадии приведет к более глубокой редукции элементов фильтрационного пищедобывательного аппарата. В связи с этим и характер морфологических перестроек как самого пищедобывательного аппарата, так и основного плана строения может оказаться более глубоким. Задача несколько облегчается тем, что можно сразу предсказать тип грасперного аппарата. Грасперная функция будет связана с конечностями головного функционального комплекса, так как у основной личиночной стадии функционируют только конечности и придатки данного комплекса. Следует ожидать также сходных модификаций в плане строения неотенических форм, поскольку даже у фильтраторов они представляют собой различные комбинации степени развития элементов основного плана строения. Следует учесть и разнообразие условий в бентали.

С учетом этих замечаний я реконструировал более двадцати морфофункциональных схем, отражающих план строения животных, которые возникли в результате реализации четвертого направления в развитии педоморфной личинки. Так же как и в случае с реконструкцией трилобитообразных форм, я, в силу инерции мышления, пытался обнаружить их среди ракообразных как современных, так и ископаемых, прежде чем догадался, что это направление выводит на трахейных членистоногих.

Поскольку реконструкции выводят на известные всем формы, я ограничусь несколькими примерами. Начну с самой простой личинки — науплисовидной I, K (см. рис. 87 и 67, A). Морфофункциональной основой для развития грасперной функции у такой личинки могут быть следующие структуры: гнатобазы гомологов второй пары антенн и мандибул, дистальные членики этих же конечностей и рот, особенно если он снабжен чем-то вроде хобота. Соответственно будем иметь три варианта.

1. Осевшая на субстрат личинка, имея даже две пары конечностей, может передвигаться с помощью телоподитов и использовать гнатобазы для захвата детрита, бактериальной пленки и других обрастаний. Так передвигаются и питаются науплиусы современных гарпактицид. Если представить себе такую личинку у членистоногих с анаморфозом, мы придем к плану строения трилобитообразных. Реконструкция этих форм по первому направлению уже рассматривалась. Основное различие между формами первого и четвертого направления определило, по-видимому, разницу между псевдокрустацеями и настоящими трилобитами.

2. Использование в качестве грасперного механизма дистальных частей конечностей.

Для осуществления дифференцированного захвата достаточно одной пары конечностей, для локомоции — двух пар. У личинки, обладающей только тремя парами конечностей, специализироваться по грасперной функции может только одна, и скорее всего — первая, поскольку локомоторный аппарат по отношению к грасперному располагается, как правило, сзади. Для реализации этого варианта имеется лишь одна трудность — первая пара уже у личинки была специализирована по сенсорной же функции. В то же время и у современных ракообразных мы знаем случаи развития специальных органов захвата именно на первой паре антенн (геникулирующие антенны). Первая пара антенн у цефалокарид принимает участие в захвате пищи, с помощью специализированных щетинок. В то же время личинка могла приобрести орган захвата, связанный со второй парой конечностей на следующей личиночной стадии, когда число конечностей увеличилось на одну, две или более пар.

Так как две последние пары конечностей специализируются по локомоторной функции, следовательно, все остальные в процессе анаморфоза также будут локомоторными. Что касается плана строения неотенической формы, то можно представить несколько вариантов, аналогичных плану строения пелагических фильтраторов одного с ними уровня. Из них после построения гипотетических морфофункциональных схем наиболее удачными оказались только две. Первую из них удалось отождествить с пред-

ставителями эвтикарцинид и артроплеура (*Arthropleura*), хотя о строении головного отдела этого животного сведений нет. Вторая форма может быть отождествлена с представителем примитивных меростомовых — *Aglaspis* (см. рис. 75).

3. Захват с помощью рта также малоэффективен. Но если личинка имела хобот, то эта возможность могла реализоваться. Данный вариант, очевидно, привел к пантоподам.

Лаконичность в описании реконструкций морфофункциональных схем вызвана желанием не выходить за рамки доказательств, вытекающих из закономерностей, заложенных в таблицу. Отождествление идет по плану строения. Из него же не ясна, например, форма тела или механизм захвата грасперной конечности. Но если, например, представить план строения *Aglaspis* в виде морфофункциональной схемы, мы увидим их идентичность. В принципе, возможна более детальная проработка реконструкций, включая габитуальные признаки. При реконструкции габитуса следует использовать признаки известных аналогичных форм.

Рассмотрим другой пример — реконструкцию формы на основе развития педоморфной личинки четвертого уровня (IV, K). В плане строения личинки заложены все элементы, облегчающие переход ее к грасперному типу питания и бентосному образу жизни.

Личинка на этой стадии имеет две пары антенн, из которых первая связана уже исключительно с сенсорной функцией; а вторая — с локомоторной и гидрокинетической. Ротовой и максиллярный отделы представляют собой комплекс, приспособленный для обработки и поглощения пищи. Экзиты максилл выполняют гидрокинетические функции. Три пары конечностей (гомологи максиллипед) имеют сходное строение. Их экзиты выполняют локомоторную и гидрокинетическую функции, а телоподиты образуют или ловчую сеть, или фильтрационную камеру. При этом дистальные членики способны осуществлять дифференцированный захват и проводить манипуляции с пищевым объектом.

Представим посадку такой личинки на субстрат. Здесь будет много зависеть от качества субстрата. Если личинка садится на дно и питается детритом, существенных морфологических перестроек не следует ожидать. В этих условиях фильтрационные и грасперные функции пищедобывательного аппарата прекрасно сочетаются. Так, например, личинки эвфаузиид на соответствующей стадии питаются, опускаясь на дно, как мизиды [Cannon and Manton, 1929]. Иное дело, если такая личинка осваивает макрофиты. В природе и аквариальных условиях личинки некоторых декапод на данной стадии развития садятся и длительное время удерживаются не только на растениях, но даже на стекле аквариума. Способность телоподитов к манипуляции дает возможность личинке закрепляться на талломе и передвигаться по растению, в то время как экзоподиты служат для переплывания с одного растения на другое. Конечности и придатки ротового и максиллярного отделов могут быть использованы для захвата эпифитона или даже захвата нежных частей растений. В совокупности они представляют морфофункциональную основу для развития грызущего ротового аппарата, подобного тому, который мы находим у фитофагов из гаммарид и изопод. Если взрослые формы данной личинки обитали в литоральной зоне, последняя могла приобрести некоторые приспособления к амфибиальному образу жизни.

Рассмотрим характер морфологических перестроек такой личинки (рис. 104, А). Переход к грасперному способу питания, как мы видели, сопровождается прежде всего редукцией гидрокинетических механизмов, обслуживающих личиночный фильтрационный аппарат. Таких механизмов три: антеннальный, максиллярный и торакальный. Гидрокинетическая функция в антеннальном механизме личинок связана с обеими ветвями конечности. Поэтому, если помимо гидрокинетической функции у второй пары антенн не было других, следует ожидать редукции этой конечности. Одновременно или раньше происходит редукция экзитов максилл, как основного гидрокинетического механизма. Одновременно же шла функциональная переориентация и частичная редукция фильтрационного вооружения.

Конечности максиллярного отдела, главным образом вторая пара максилл, сблизилась с первой парой и в совокупности с конечностями ротового отдела образовали ротовой конус. Вторая пара максилл взяла на себя функции нижней губы. Конечности, гомологичные первой паре максиллипед, остались в составе локомоторного лазательного аппарата. Это предположение основано на том, что в онтогенезе эукарид первая пара максиллипед приобретает вид, свойственный максиллипедам на более поздней стадии. Что касается гидрокинетической функции экзитов максиллипед, то она слилась с локомоторной (плавательной). Из трех пар экзитов первая пара функционально сильнее связана с гидрокинетической функцией, поскольку находится ближе к максиллярному отделу и у предыдущей личиночной стадии выполняет исключительно гидрокинетическую функцию. В связи с этим следует ожидать частичной редукции экзитов первой пары максиллипед. И действительно, у современных личинок, обладающих грасперным ти-

Периодическая система членистых

	Уровень организации и тип ПА	Формула и число сегментов головного отдела	ГРАСПЕРЫ							
			СУША	БЕНТАЛЬ		Г	Д	Е		
			А	Б	В	Г	Д	Е		
ARTHROPODA	IV	С М Ф А	A ₁ A ₂ Md Pgn Mx ₁ Mx ₂ Mxp ₁ Mxp ₂ + Mxp ₃	9						
	III	М Ф А	A ₁ A ₂ Md Pgn Mx ₁ Mx ₂ + Mxp ₃	7						
	II	Т Ф А	A ₁ A ₂ Md Pgn + Mx ₁	5						
	I	Г Н П А	A ₁ A ₂ + Md	3						
ANNELIDES	0	П А А	+ A ₁	1						

ФИЛЬТРАТОРЫ				ГРАСПЕРЫ			
ПЕЛАГИАЛЬ		БЕНТАЛЬ		БЕНТАЛЬ		СУША	
Ж	З	И	К	Л	М	Н	О

Периодическая система членистых

	Уровень организации и тип ПА	Формула и число сегментов головного отдела	ГРАСПЕРЫ					
			СУША	БЕНТАЛЬ		Г	Д	Е
			А	Б	В	Г	Д	Е
ARTHROPODA	IV	$A_1, A_2, Md, Pgn, Mx_1, Mx_2, Mxp_1, Mxp_2, + Mxp_3$						
	III	$A_1, A_2, Md, Pgn, Mx_1, Mx_2, + Mxp_3$						
	II	$A_1, A_2, Md, Pgn, + Mx_1$						
	I	$A_1, A_2, + Md$						
ANNELIDES	0	$+ A_1$						

ФИЛЬТРАТОРЫ ПЕЛАГИАЛЬ				ГРАСПЕРЫ			
Ж	З	И	К	Л	М	Н	О

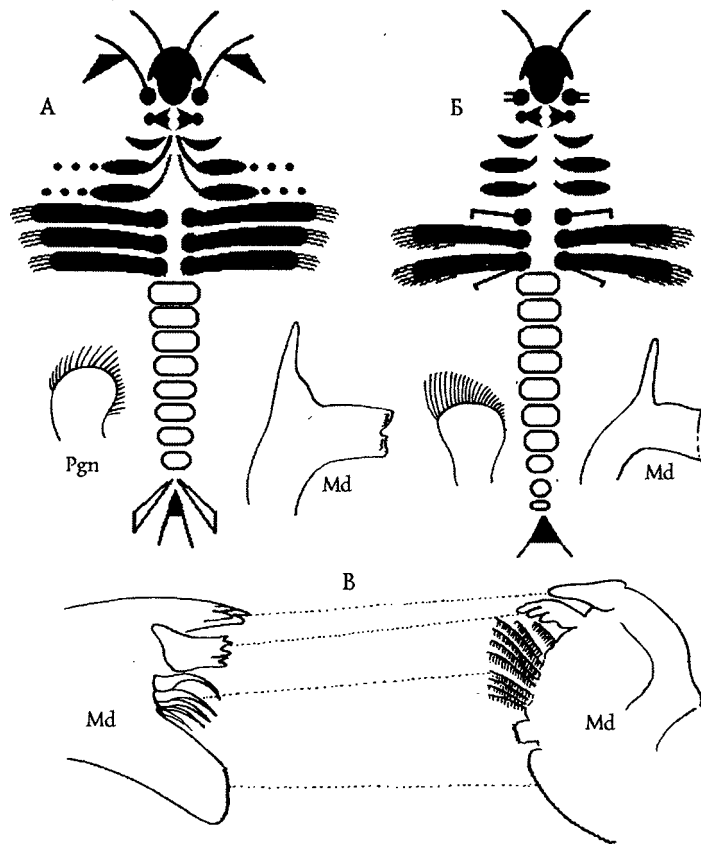


Рис. 104. Планы строения основной личиночной стадии (поздняя зоэа) и насекомого (Ephemeroptera):

A — B — планы строения, рядом парагнаты и мандибулы, парагнаты насекомого принадлежат нимфе эфемерид, мандибулы — *Nesomachilis* (Arterigota); B — мандибулы диплопода (слева) и перакарида (справа). Пунктиром соединены возможно гомологичные структуры

пом пищеводобывательного аппарата, экзиты первой пары максиллипед развиты значительно слабее, чем экзиты следующих пар. Возможно также, что происходило усиление локомоторной функции лишь у экзитов второй и третьей пары, в связи с тем, что они располагались ближе к центру тяжести личинки. Если довести редукцию первой пары экзитов до логического конца, мы придем к плану строения насекомых (см. рис. 104, Б). Представить дальнейший переход уже нетрудно.

Обитая в литоральной зоне, личинка могла освоить водные растения, часть которых находилась уже в другом биотопе — в воздушной среде. Личинка, освоив подводную часть растений, легко освоила и надводную. Это могло происходить во время отливов и при волнении. Одной из серьезных проблем выхода личинки из водной среды в воздушную считается трудность преодоления поверхностной пленки. Но сначала личинка могла преодолеть натяжение пленки пассивно, удерживаясь на растении во время отката воды. Другая сложность связана с дыханием. Однако эта проблема снимается, если влажность воздуха среди зарослей растений, как это часто бывает, близка к стопроцентной. Вентиляция же осуществлялась с помощью экзоподитов, которые в воздушной среде работают не менее эффективно, чем в водной.

Современные гарпактициды во время отлива очень часто остаются в обрастаниях макрофитов и прекрасно себя там чувствуют. Судя по всему у них нет проблем с преодолением поверхностной пленки и с дыханием. Они часто встречаются и в выбросах макрофитов. Гарпактициды, к слову, могут рассматриваться как аналог модели педоморфной личинки, обитающей в сходных условиях. Многие виды гарпактицид и их личинки обитают на макрофитах. Питаются они обрастаниями, и конечности ротового и максиллярного отделов собраны у них в конус. При этом конечности ротового отдела образуют ротовой конус, который завершается второй парой максилл, выполняющих функции нижней губы. Максиллипеды располагаются свободно и вооружены ложными клешнями. Самое интересное, что гарпактициды обладают и шестиногостью. В качестве первой пары ног

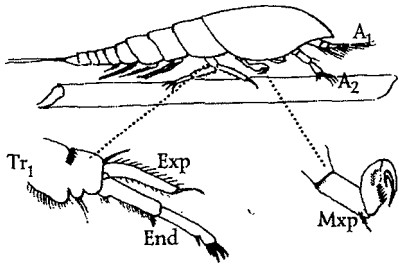


Рис. 105. Гарпактицида на талломе водоросли:
 А — антенны; End — эндоподит; Exr — экзоподит;
 Mxr — максиллипеды; Tr — торакоподы

они используют вторую пару антенн, а в качестве второй и третьей пар — экзоподиты и эндоподиты первой пары торакопод (рис. 105). Так что эта шестиногость ложная. С помощью этих конечностей они проворно бегают по растениям не только в воде, но и внутри влажных растений. Науплиусы гарпактицид так же свободно передвигаются по водорослям. При этом они используют вторую пару антенн и мандибулы. Их передвижение по субстрату похоже на плавание.

Амфибиальный образ жизни широко распространен среди ракообразных. Амфибионты известны даже среди ракушковых форм — остракод и кладоцер.

Переход педоморфной личинки в новый биотоп закрепился неотенией, в результате связь с ракообразными была утрачена. Неотеническая форма может рассматриваться уже как крылатое насекомое. Морфофункциональной основой для возникновения крыльев послужили экзоподиты. Аэродинамические характеристики крыла, по-видимому, могут быть выведены из гидродинамических характеристик экзоподита.

Характер аэродинамического следа насекомых [Бродский, Иванов, 1985; Brodskiy, 1986] во многом сходен, по моим наблюдениям, с гидродинамическим следом личинок ракообразных. Скорость вращения экзоподитов у современных ракообразных и их личинок лежит в диапазоне скоростей движения крыльев насекомых.

Первоначально работа экзоподитов личинки способствовала перепрыгиванию с одного стебля на другой, что позволило личинке не опускаться под воду для того, чтобы переплыть на новое растение. Затем насекомое стало перепархивать и, наконец, пролетать с одного растения на другое. Постепенно коксальный и базальный членики вошли в состав боковой стенки тела, экзоподит (крыло) сместился к спинной стороне, а в составе конечности осталось лишь пять члеников. Описанная некоторыми авторами [Бочарова-Месснер, 1959, 1968] миграция зачатка крыла и наличие плеурального шва между эпимеритом и эпистернитом у современных насекомых могут служить одним из доказательств изложенной точки зрения на эволюцию крыла и конечностей насекомых.

Указанием на неотеническое происхождение насекомых от личинок ракообразных, помимо плана строения, может служить поразительное сходство мандибул и парагнат личинок ракообразных с таковыми примитивных насекомых (см. рис. 104). Миграцию экзоподита в зависимости от условий жизни можно наблюдать и у современных ракообразных. Так, у мизид, использующих активное плавание, коксальные и базальные членики торакопод сильно укорочены и экзоподит размещается почти вплотную к боковой стенке тела, у мизид, живущих в толще воды на больших глубинах и приспособленных не столько к плаванию, сколько к парению (планктонные формы), коксальные и базальные членики торакопод очень длинные и экзоподиты находятся на большом расстоянии от стенок тела. Эту же закономерность можно проследить у многих личинок декапод на стадии зоэа.

Жизненная форма многоножек сформировалась, видимо, в результате скрытого выхода на сушу. На рис. 104, В показаны возможные гомологи между мандибулами диплопод и перакарид. Объяснить подобные сходства с помощью конвергентного развития невозможно, так как ракообразные и трахейные обитают в разных условиях.

Нужно отметить также, что выход насекомых и многоножек происходит, в отличие от других групп, через переходную зону между морем и сушей (водная растительность на мелководьях, выбросы). Очевидно только, в этих условиях конкуренция за пищевые ресурсы была ослаблена. Кроме того, переходная зона давала возможность для старта в новые — наземные биотопы, еще не освоенные другими группами.

По плану строения ракообразные и насекомые очень близки. Головной функциональный комплекс насекомых состоит из сенсорного отдела, включающего акрон и первую пару антенн. Вторая пара антенн редуцирована, но обнаруживается в онтогенезе некоторых насекомых. У взрослых насекомых они представлены у *Camprodea* и *Machilis* в виде небольших бугорков [Беклемишев, 1964]. Ротовой отдел представлен мандибулами и параглоссами (парагнаты). Максиллярный отдел состоит из максилл и лабиума (нижняя губа). Грудной отдел насекомых состоит из трех сегментов и гомологичен супермаксиллярному отделу личинки ракообразных четвертого уровня. Далее следует серия безногих сегментов, абдомена. Другим словами план строения насекомого соответствует плану строения личинки ракообразного. На это впервые указал Фриц Мюллер, который на основе сравнения

планов строения зоеа и насекомых выводил последних неотенически [Muller, 1864, цит. по: Абрикосов, 1961]. Но в отличие от меня он выводил крылья насекомых из паранотальных выступов бескрылых насекомых. У личинок ракообразных таковые отсутствуют.

Паранотальная гипотеза происхождения крыльев насекомых достаточно популярна независимо от того, от какой группы членистоногих выводят самих насекомых [Шаров, 1965б; Расницын, 1976; La Greca, 1980]. Помимо паранотальной гипотезы существует еще целый ряд гипотез. Крылья выводят из гипертрофированных дыхалец [Бочарова-Месснер, 1968]; от параподий полихет [Goldschmidt, 1945]; от нотоподия полихет [Raw, 1956]; трахеальных жабр примитивных водных насекомых [Kukalova-Pek, 1978] и т.д. Этот небольшой перечень работ свидетельствует о принципиальных разногласиях авторов, которые, безусловно, пользуются одним и тем же фактическим материалом и тем не менее приходят к различным выводам.

Мне кажется, здесь, как и в случае филогенетических построений, совершается одна и та же методологическая ошибка, которая, применительно к происхождению крыльев, заключается в игнорировании того, что совершенный локомоторный орган выводится на основе структур, не связанных с локомоцией. У многих членистоногих имеются конечности, наружная ветвь которых связана с локомоцией. Ее и следует рассматривать как морфофункциональную основу для развития крыльев. Мы не знаем случаев возникновения машущего полета на какой-то другой функции кроме локомоторной. Это мой основной довод, который даже более убедителен, чем реконструкция плана строения насекомого на основе педоморфоза ракообразных с последующей неотенией.

Морфофункциональную схему плана строения крылатых насекомых я разместил на четвертом уровне (IV, O; см. цветную вклейку). Что касается аптеригот, то они являются аналогами птеригот, но размещаются на третьем уровне (III, O). Почему?

Для ответа на этот вопрос обратимся к основной личиночной стадии третьего уровня. Эта стадия по плану строения отличается от личинки четвертого уровня отсутствием супермаксиллярного отдела, т.е. у нее конечности, гомологичные максиллипедам второй и третьей пары, находясь в зачаточном состоянии или отсутствуют. В то же время она обладает всеми конечностями, гомологичными головным конечностям насекомых, и максиллипедами (конечности + сегмента). Плавает эта личинка только с помощью антенн, а экзоподиты максиллярного отдела связаны только с гидрокинетической функцией. Как у всякого фильтратора с максиллярным типом аппарата, дистальные членики образующих его конечностей служат для удержания, манипуляций и даже захвата. С помощью телоподитов этих конечностей личинка может закрепляться на субстрате. Если переход к грасперному типу питания осуществляется на этой стадии, то в результате утраты гидрокинетической функции экзоподиты редуцируются. Поэтому у педоморфной личинки с усилением грасперной функции произойдет и утрата экзоподитов следующих пар конечностей (гомологов второй и третьей пары максиллипед). Если педоморфная личинка осваивала макрофиты, то для передвижения по ним достаточно было трех пар конечностей (гомологи максиллипед). Неотения на этой стадии приводила к шестиногости (аптеригота). Задержка неотения приводила к полиподии (многоножки).

Подобные реконструкции были проведены и для педоморфных личинок второго и третьего уровня.

В данной работе нет необходимости представить все реконструкции. Проще представить план строения остальных групп трахейных в виде морфофункциональных схем и разместить их согласно плану строения по соответствующим уровням (см. цветную вклейку). Хочу отметить только, что при реконструкции плана строения неотенической формы, которую удалось отождествить с планом строения хелицеровых, я допустил ошибку. Считается, что хелицеры гомологичны телоподиту второй пары антенн, я же гомологизировал их с гнатобазами мандибул. Я предположил, что основой для развития хелицер послужили клешневидные выросты гнатобаз основных личиночных стадий низших раков (см. рис. 50).

Я хочу обратить внимание на одну особенность в размещении морфофункциональных схем на втором уровне по первому направлению развития педоморфной личинки (исключением являются ракушковые формы (остракоды и кладоцеры). В этой части отсутствуют формы бентосных грасперов, аналогичные грасперам других уровней. В морских биоценозах грасперы по числу видов превосходят фильтраторов. Жизненные формы бентосных грасперов не заполняли все экологические ниши, свойственные этому биотопу. Это несоответствие сильно меня смущало до тех пор пока я не проанализировал развитие педоморфной личинки по четвертому направлению и не вышел на хелицеровых и эвриптерид.

В системе хелицеровые и многоножки (Raucropoda и Diplropoda) размещены на втором уровне (II, M, H), а многоножки (Symphyla, Chilopoda) и аптеригота — на третьем

(Ш, Н, О), эвтикарциниды (Л, Н) и пантоподы (М) — на первом. Кроме того, я реконструировал развитие педоморфной личинки аннелид (О, К) по четвертому направлению и разместил на нулевом уровне онихофор (О, Н), тардигрид (О, М). Здесь же размещена морфофункциональная схема ископаемой многоножной формы *Aysbaia* (О, Л). Таким образом, удастся объединить в систему все основные группы членистых (см. цветную вклейку). Нужно отметить, что некоторые реконструкции отождествить не удалось.

К происхождению основных групп членистоногих

До настоящего времени история происхождения почти всех классов беспозвоночных и даже более мелких групп остается загадкой. Каких-либо "... палеонтологических данных не существует, т.е. ни биохронологических фактов, ни остатков промежуточных и исходных форм у нас пока нет" [Беклемишев, 1964]. Членистые в этом отношении не составляют исключения. Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить последние работы по происхождению и филогенетическим связям ракообразных, проведенные как на основании сравнительно-анатомических данных, так и на обширном палеонтологическом материале [Dahl, 1956a, б; Бирштейн, 1960; Siewing, 1960; Шаров, 1965a; Manton, 1977; Schram, 1969, 1978, 1981; Lauterbach, 1978, 1979; Simonetta and Delle Cave, 1975, 1981; Briggs, 1985; Weygoldt, 1986; Старобогатов, 1986, 1991; Bousfield, 1995]. И это далеко не полный перечень работ по данной проблеме. Однако, как совершенно справедливо замечает Я.И. Старобогатов, все усилия в этом направлении ничего не дали. Аналогичным образом обстоят дела и с другими большими группами членистоногих. От кого только, например, не выводили насекомых: от ракообразных [Lankester, 1881; Hansen, 1893; Carpenter, 1903, 1906; Crampton, 1924; Handlirsch, 1937], от безногого червя через ряд переходных форм к протомандибулята [Snodgrass, 1938, 1958], от онихофор через многоножек [Tiegs and Manton, 1958]; неотенически от многоножек [G. de Beer, 1949, цит. по: Беклемишев, 1964], от водяных членистоногих, близких к многоножкам [Расницын, 1976], от трилобитообразных [Bousfield, 1995], даже от аннелид [Raw, 1956]. Фриц Мюллер на основе сравнения планов строения зооа и насекомых выводил последних неотенически [Muller, 1864, цит. по: Абрикосов и др., 1961].

Трудности, связанные с установлением путей развития и филогенетических связей между основными группами членистых, помимо отсутствия палеонтологических данных, усугубляются многообразием форм и признаков, свойственных членистым. Это позволяет строить самые невероятные гипотезы и находить им подтверждение. Отсутствие промежуточных форм открывает возможность для самой широкой экстраполяции. Результатом последней являются бесчисленные гипотетические формы, увешивающие филогенетические деревья членистых. Так, у Снодграса между исходной формой и крылатыми насекомыми уместается, по крайней мере, 4 гипотетические формы, да и сама исходная форма гипотетическая. Здесь, как нигде, уместно вспомнить соображения В.Н. Беклемишева о трудностях, которые стоят в этом плане в сравнительной анатомии беспозвоночных: "...единого плана строения, общего для всех беспозвоночных, не существует. В силу этого рассмотрение строения беспозвоночных по аппаратам встречает большие трудности: мы не находим сплошных рядов развития гомологичных органов, идущих через все животное царство, а лишь короткие отдельные ряды, ограниченные пределами отдельных типов". Иначе обстоит дело с позвоночными: "... все они обладают единым планом строения, и все системы органов и аппараты их тела представляют стройные ряды развития, обычно проходящие через несколько классов или через весь подтип" [Беклемишев, 1964]. Эти высказывания, сделанные им при обсуждении возможного порядка изложения материала по сравнительной анатомии беспозвоночных, справедливы и для любого отдельного класса или таксона меньшего ранга членистых.

В предложенной мной схеме, основанной на сравнительном анализе развития пищедобывательной функции и параллельного развития плана строения, отношения между главными группами прослеживаются не менее четко, чем у позвоночных. Однако у членистых объяснение плана строения возможно только через пищедобывательную функцию. Здесь следует вспомнить еще одно высказывание В.Н. Беклемишева: "... так как основным направлением деятельности животных, в особенности низших животных, является добывание пищи, то способы добывания пищи сильнее всего и влияют на направление эволюции, в особенности на ее ранних этапах". Из системы и характера перехода с одного уровня на другой ясно, что все членистоногие любого уровня являются потомками животных ближайшего к нему низшего уровня. В соответствии с названием головного функционального комплекса я даю для каждого уровня, с нулевого по четвертый, следующие названия для главных групп членистоногих: процефалиды, протоцефалиды, цефалиды, псевдоцефалиды и суперцефалиды. Предками протоцефалид были процефалиды и т.д.

№	СУША	ПЗ	БЕНТАЛЬ	ПЕЛАГИАЛЬ	БЕНТАЛЬ	ПЗ	СУША
IV	Eucarida		Eucarida	Eucarida			Pterigota
III	Peracarida		Syncarida Peracarida Copepodoidea	Syncarida Peracarida Copepodoidea			Apterigota Myriapoda
II	Phyllopoda Ostracoda		Phyllocarida Phyllopoda Ostracoda	Phyllocarida Phyllopoda Ostracoda	Chelicerata ...		Chelicerata Myriapoda
I	?		Pseudocrustacea	Pseudocrustacea	Pantopoda Trilobita Euthycarcinida		Arthropleura?
0	Annelides		Annelides	Annelides	Pararthropoda Auscheia		Pararthropoda

① - 1 ↗ - 2 ← - 3 ←..... - 4

Рис. 106. Филогенетическая схема основных групп членистоногих:

1 — основная личиночная стадия; 2 — педоморфоз; 3 — неотения; 4 — освоения адаптивных зон;
ПЗ — переходная зона

Учитывая характер перехода и различные направления развития педоморфной личинки после выхода на новый уровень организации, происхождение основных групп и филогенетические связи между ними можно представить в виде следующей таблицы-схемы, представленной на рис. 106.

Можно думать, что среди процефалид аннелиды, как и парартроподы, произошли от педоморфной личинки нулевого уровня. Кому принадлежала эта личинка на данном этапе исследования, неясно. Ясно лишь, что она была пелагической и по плану строения соответствовала метатрахофоре — стадии, предшествующей нектохете.

Переход на следующий уровень организации протоцефалид осуществляла уже личинка аннелид на стадии нектохеты. По первому направлению она дала псевдокрустацей, по четвертому — трилобитов, пантопод, формы, подобные *Aglaspides* и эвтикарцинид. Однако на данном уровне определить точное направление развития из-за бедности признаков форм затруднительно. Возможно, что трилобиты, как и псевдокрустацеи, произошли от педоморфной личинки, развивавшейся по второму направлению.

Переход к цефалидам осуществлялся на основе плана строения личинки псевдокрустацей, которые и являются предками низших ракообразных по первому направлению и предками хелицеровых по четвертому. По этому же направлению произошли и многоножки (пауроподы и диплоподы), предками которых были полимерные псевдокрустацеи, давшие эвтикарцинид.

Выход на третий уровень осуществила личинка каких-то низших ракообразных. Скорее всего, это были личинки ракообразных, сходных по плану строения с филокаридами.

И наконец, на четвертый уровень организации вышла педоморфная личинка перакарид. Как и филокариды, представители современных перакарид имеют прямое развитие (если не считать личиночной стадии манка). Скорее всего, развитие с метаморфозом было утрачено перакаридами в процессе эмбрионизации. Разные стадии этого процесса мы наблюдаем в разных группах ракообразных. Наиболее четко этот процесс прослеживается у декапод.

Более точно отследить филогенетические связи на основе развития пищедобывательной функции не представляется возможным. Однако моя схема заполняет существующий до настоящего времени вакуум и позволит в дальнейшем на основе других признаков определить филогенетические связи более четко. Так, схема позволяет предположить, что, например, насекомые произошли от ракообразных. Следовательно, мы должны при выве-

дении насекомых исходить из морфофункциональных особенностей ракообразных (их личинок). Все современные построения основаны, главным образом, на предположениях о родстве насекомых с той или иной группой или же на создании каких-то гипотетических животных.

Если посмотреть на связи внутри представленной схемы, то из них нет ни одной, которая не предлагалась бы ранее тем или иным автором. Я потратил очень много времени на проверку этих связей в поисках большей убедительности своей системы. Некоторые из них являются общепринятыми. Вряд ли кто сомневается (за исключением Я.И. Старобогатова) в том, что хелицерные произошли от трилобитообразных, что высшие раки произошли от низших и т.д. В системе же любая доказанная связь делает доказательными и остальные. Но потом я понял, что всякая система, если она упорядочивает разнообразие в соответствии с законами природы, не нуждается в излишней детализации, иначе она потеряет четкость. Не факты выстраивают систему, а система упорядочивает факты.

Наличие в системе экологических параметров позволяет, очевидно, найти подход и к объяснению эволюции сообществ. Существует совершенно определенная иерархия признаков и форм, образовавшихся в результате смены типа пищедобывательного аппарата. Переход от одного типа фильтрации к другому и соответствующее ему усложнение организации (уровни организации) отражают повышение эффективности захвата пищевых организмов, что приводит к качественным и количественным изменениям соответствующих поведенческих актов и усложнению стереотипа поведения в целом. Об этом лучше всего свидетельствует чередование свободного плавания и фильтрации у фильтраторов третьего и четвертого уровней. Именно усложнение стереотипа поведения дает преимущество фильтраторам высшего уровня над аналогичными жизненными формами низшего уровня. Эти преимущества связаны не столько с конкуренцией за пищевые ресурсы (если таковая имеется) между животными одного уровня (фильтраторами), сколько с отношениями хищник — жертва и другими аспектами биотических отношений. Фильтраторы первыми выходят на новый уровень, и спектр их поведенческих реакций выше, чем у грасперов нижнего уровня и выше способности к освоению различных биотопов. Это выводит их из-под пресса грасперов низшего уровня. Биоценотические связи в сообществе нарушаются и восстанавливаются лишь после появления грасперов, производных от фильтраторов данного уровня. Формы, оставшиеся на прежнем уровне развития, или вымирают, или вытесняются на периферию биоценоза.

В иерархии признаков далее следуют признаки, определяющие образование изотопных форм, возникающих на основе модификаций основного плана строения и представляющие собой различные сочетания (комбинации) конструктивных элементов плана и т.д. На низших ступенях находятся признаки форм, возникающие в результате узкой экологической специализации.

На этих уровнях признаки жизненных форм совмещаются с видовыми признаками. На каждом иерархическом уровне любая новация приводит к разбеганию форм по соответствующим данному уровню адаптивным зонам (эконичесам). Это можно пояснить на примере изопод и амфипод. Обе группы специализировались как бентосные грасперы и являются производными формами от фильтраторов с МФА. После становления этих групп они начинают осваивать те же самые биотопы, что и формы высшего уровня. Среди них мы находим формы, вторично освоившие пелагиаль и другие биотопы. Они вторично осваивают фильтрационный способ питания, и все это происходит на основе планов строения, свойственных этим группам. Но особенно яркий пример дают насекомые.

Таким образом, иерархия признаков определяет иерархию групп, а освоение одних и тех же адаптивных зон приводит к параллелизму на всех уровнях.

В заключение необходимо сказать несколько слов о характере и значении представленной системы.

Чаще всего естественную систему отождествляют с понятием генеалогического дерева. Эта точка зрения подвергалась критике еще в ранних работах А.А. Любищева [1982]. В последние годы его критические замечания нашли поддержку в работах С.В. Мейена [1974, 1978], В.А. Красиловой [1975, 1986], Ю.В. Чайковского [1990].

По А.А. Любищеву [1982], "понятие системы идентично с понятием внутренней (имманентной) упорядоченности данного комплекса". Эта внутренняя упорядоченность — признак естественной системы. В естественной системе признаки, по которым идет упорядочивание (классификация), свойственны самим объектам, а не привносятся извне и, что самое главное, находятся в закономерной связи друг с другом. Характер этих связей определяет как тип системы, так и ее совершенство. Отсюда "естественной системой следует назвать такую, где количество свойств объекта, поставленных в функциональную

связь с его положением в системе, является максимальным” [Любищев, 1982]. Иными словами, естественная система всегда прогностична и позволяет по признакам известных элементов системы описывать неизвестные. Это один из главных критериев естественной системы. Насколько удовлетворяет этому требованию представленная система, мы уже видели.

Попробуем определить тип системы. По А.А. Любищеву, существует несколько возможных типов естественных систем. Из них он останавливается на трех.

• **Иерархическая.** В основе системы лежит неравнозначность и соподчиненность признаков (и элементов). Изображается в виде дерева. Частный случай — филогенетическая система организмов. К этому же типу относятся общие и частные системы экоморф [Свешников, 1985; Алеев, 1986; Виноградов, 1988 и т.д.].

• **Комбинативная.** В таких системах признаки элементов равноценны и меняются независимо друг от друга. Часто используются биологами и представляют собой экологические решетки. В такие решетки хорошо укладываются формы, образующие аналогичные ряды (гомологические ряды Н.И. Вавилова [1920], рефрены С.В. Мейена [1978]). Обычные экологические решетки отражают сходные свойства объектов, возникшие под воздействием сходных влияний среды (те же экоморфы).

• **Параметрическая или коррелятивная.** В параметрической системе один или несколько признаков имеют ведущее значение, а все остальные находятся с ними в коррелятивной связи. Частный случай — Периодическая система элементов Д.И. Менделеева.

Сам А.А. Любищев склонялся к тому, что естественная система организмов в разных своих частях может быть и иерархической, и комбинативной, и коррелятивной. Он полагал, что такая система должна быть основана на знании законов разнообразия и совмещать в себе структурный и исторический подходы. Такую систему он называл номотетической. Закономерный характер эволюции постулировал и А.С. Берг [1977].

Представленная мной периодическая система типа *Articulata* в большой степени удовлетворяет этому требованию.

Система иерархична, поскольку в ней отражена соподчиненность и неравноценность составляющих ее таксонов. Причем иерархия таксонов в целом соответствует иерархии общепринятой системы организмов в пределах типа. Несколько изменился лишь ранг таксонов. Кроме того, в принципе некоторые ячейки, или ряды, могут быть развернуты в подобную же систему, естественно, что признаки, по которым будет строиться эта меньшего ранга система, изменятся, но узловая схема сохранится. Например, изоподы, амфиподы, декаподы и другие группы дают аналогичные ряды по способу захвата и местобитанию. Так, в этих группах обнаруживаются ряды (рефрены) от граспера к фильтратору, но уже вторичному, заселяющие сходные биотопы. Однако в этом плане они еще мало исследованы и предстоит большая работа по выделению соответствующих форм на основе морфофункционального анализа.

Система комбинативна, так как имеются формы, различающиеся по основным модификациям пищеводобывательного аппарата и планам строения.

Система параметрична, поскольку в ней морфофункциональные особенности животных находятся в периодической зависимости от основного типа пищеводобывательного аппарата. В системе повышение уровня организации при переходе от одного типа ФА к другому сопровождается закономерными перестройками плана строения. Усложнение и усовершенствование механизма фильтрации приводит к повышению эффективности захвата пищи и к закономерному изменению плана строения и усложнению поведенческих актов. Изменения идут по оси ординат. По оси абсцисс закономерные изменения конструктивно-морфологических особенностей планов строения вызываются периодически закономерными морфологическими перестройками фильтрационного аппарата в грасперный и последовательным освоением одних и тех же биотопов. В результате возникают последовательности — ряды (рефрены). По оси аппликата также прослеживается периодичность, связанная с реализацией определенных комбинаций в сочетании сегментов тагм (изотопные формы).

Система жизненных форм достаточно сложна, она смешанная и представляет собой лишь фрагмент системы более высокого ранга, что является ее недостатком. Но уже у А.А. Любищева мы находим мысль о том, что и генеалогическая система организмов, которую изображают в виде дерева, представляет собой скорее собрание кустарников и больше напоминает газон. Подобные мысли высказывал и С.В. Мейен, который полагал, что естественную систему организмов лучше изображать в виде сада, а не дерева. Это не значит, что такую систему нельзя формализовать. Очевидно, может быть формализован

сам принцип построения такой системы. В частности, одним из способов изображения такой системы может послужить узловая схема филогенетических связей, показанная на рис. 106, если ее обезличить.

Отмечу еще некоторые характеристики системы. При ее построении использованы следующие подходы:

1. Конструктивно-морфологический: система отражает закономерные изменения планов строения и их элементов.
2. Функциональный: система отражает закономерности изменений способов и механизмов захвата пищи.
3. Онтогенетический: система отражает усложнение онтогенеза с повышением уровня организации.
4. Исторический: система отражает филогенетические связи крупных таксонов.
5. Экологический: система отражает сходство, биоценотических связей на всех уровнях организации.
6. Этологический: система отражает усложнение поведенческих актов с повышением уровня организации.

Периодическая система членистых отражает и связывает наиболее существенные представления, сложившиеся в науке, которые хотя и не обсуждались в данной работе, но вытекают из свойств самой системы. Это представления А.Н. Северцова об уровнях организации и филэмбриогенезах, Н.И. Вавилова о гомологической изменчивости, Л.С. Берга об эволюции на основе закономерностей (номогенез), А.А. Любищева о номотетических системах, В.Н. Беклемишева о закономерностях развития гетерономной метамерии, С.В. Мейена о всеобщности рефренной структуры. Таким образом, по своему характеру периодическая система членистых ближе всего к номотетической системе.

Построение периодической системы хотя бы для одного типа указывает на закономерный характер эволюции в целом и возможность построения аналогичных систем для других типов. Это заключение определяет теоретическую значимость представленной системы, позволяющей поставить биологию в один ряд с другими номотетическими науками.

В заключение хотелось бы выразить искреннюю признательность своим друзьям и коллегам по лаборатории гидробиологии ВНИРО, в которой я проработал много лет, и в первую очередь ее руководителю профессору А.А. Нейман за возможность осуществления и помощь в проведении этой работы, за ее бесконечное терпение и снисходительность к моим недостаткам.

Обсуждение проблем, возникавших в процессе работы с сотрудниками лаборатории Б.Г. Ивановым, М.Ю. Карпинским, Н.С. Хромовым, В.Н. Семеновым, оказало большое влияние на ход исследования и интерпретацию его результатов.

Я благодарен руководству ВНИРО, которое на протяжении многих лет способствовало проведению исследований, в общем-то далеко не всегда совпадавших с основной тематикой института.

Особую признательность я выражаю своим оппонентам по диссертации, побудившим меня в свое время продолжить работу над рукописью для публикации, — академику М.Е. Виноградову, профессору А.П. Расницыну, профессору Я.И. Старобогатову и профессору И.Х. Шаровой, а также сотруднику Института палеонтологии РАН д.б.н. А.Г. Пономаренко.

Неоценимая поддержка в завершении работы над рукописью была оказана мне руководителем лаборатории прибрежных исследований М.В. Переладовым, который не только прочел ее и высказал ценные замечания, но и всемерно способствовал ее скорейшей публикации.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрикосов Г.Г., Беккер Э.Г., Левинсон Л.Б., Матвеев Б.С., Парамонов А.А. 1961. Курс зоологии // Зоология беспозвоночных. — М.: Высшая школа. — Т. 1. — 561 с.
- Алеев Ю.Г. 1980. Жизненная форма как система адаптации // Успехи современной биологии. — Т. 90. — Вып. 3 (6). — С. 462–476.
- Алеев Ю.Г. 1986. Экоморфология. — Киев: Наукова думка. — 500 с.
- Алеев Ю.Г., Бурдак В.Д. 1981. Жизненные формы зоогидробионтов в единой системе жизненных форм организмов // Тезисы докладов IV съезда ВГБО (1–4 декабря 1981). — Киев: Наукова думка. — Ч. 4. — С. 4–5.
- Алеев Ю.Г., Бурдак В.Д. 1984. Экоморфологические конвергенции и экоморфологическая система организмов // Экология моря. — Вып. 17. — С. 3–10.
- Арашкевич Е.Г. 1969. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанология. — Т. 9. — Вып. 5. — С. 857–873.
- Беклемишев В.Н. 1964. Проморфология // Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М.: Наука. — Т. I. — 441 с.
- Берг Л.С. 1977. Труды по теории эволюции (1922–1930). — Л.: Наука. — 387 с.
- Вирштейн Я.А. 1960. Класс Crustacea. Ракообразные // Основы палеонтологии: Членистоногие. М.: Госгеолтехиздат. — С. 201–206.
- Бочарова-Месснер О.М. 1959. Развитие крыла на ранней постэмбриональной стадии онтогенеза разнокрылых (отр. Odonata) // Труды Ин-та морфологии животных им. Северцова. — Т. 27. — С. 187–200.
- Бочарова-Месснер О.М. 1968. Принципы онтогенеза птероторакса у Polyneoptera в связи с проблемами происхождения и эволюции летательного аппарата насекомых // Вопросы функц. морф. и эмбриол. насекомых. — М.: Наука. — С. 3–26.
- Бродский А.К., Иванов В.Д. 1985. След летающего насекомого // Природа. — № 10. — С. 74–79.
- Буруковский Р.Н. 1974. Определитель креветок, лангустов и омаров. — М.: Пищевая промышленность. — 126 с.
- Буруковский Р.Н. 1981. Некоторые общие закономерности батиметрического распределения креветок // Зоол. журн. — Т. 60. — Вып. 1. — С. 42–52.
- Бэтчелор Дж. 1973. Введение в динамику жидкости / Пер. с англ. — М.: Мир. — 758 с.
- Вавилов Н.И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Саратов. — 16 с.
- Вигман Е.П. 1987. Система жизненных форм иглокожих // Доклады АН СССР. — Т. 295. — № 5. — С. 1265–1268.
- Виноградов Г.М. 1988. О жизненных формах пелагических амфипод // Зоол. журн. — Т. 67. — Вып. 12. — С. 1765–1775.
- Вышкварцева Н.В. 1976. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus S. L.* (Copepoda, Calanoida) // Исследования фауны морей. — Л.: АН СССР. — Т. XVIII (XXVI). — С. 11–68.
- Вышкварцева Н.В. 1977. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus S. L.* (Copepoda, Calanoida). II. Функционирование ротового комплекса и питание калянусов // Экология морского планктона. Исслед. фауны морей. — Л.: АН СССР. — Т. XIX (XXVII). — С. 1–27.
- Дарвин Ч. 1952. Происхождение видов. — М.: Гос. изд-во Сельскохоз. литературы. — 483 с.
- Джамалутдинова Т.М. 1996. Экоморфологический анализ семейства гаммарид побережья Каспийского моря. — Автореферат канд. диссертации. — М.: 23 с.
- Жизнь животных. 1968. — М.: Просвещение. — Т. 2. — 577 с.
- Журавлев В.М., Павлов В.Я. 1989. Фильтрационные способности и характер распределения эвфаузиид в Мировом океане // Тезисы докладов IV Всес. конф. по географии Мирового океана (Калининград, сентябрь, 1989). — Л.: С. 60–61.
- Заренков Н.А. 1968. Десятиногие ракообразные (Crustacea, Decapoda), собранные советскими антарктическими экспедициями в Антарктической и Антибореальной областях // Результаты биологических исследований советской Антарктической экспедиции (1955–1958). Исслед. фауны морей. — Л.: Наука. — Т. VI, XIV. — С. 153–199.
- Заренков Н.А. 1982. Членистоногие. Ракообразные. Ч. I. — М.: МГУ. — 197 с.
- Заренков Н.А. 1983. Членистоногие. Ракообразные. Ч. II. — М.: МГУ. — 198 с.
- Иванова-Казас О.М. 1979. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. — М.: Наука. — 224 с.
- Иванова-Казас О.М. 1985. К вопросу об эволюции личиночной стадии у полихет // Многощетинковые черви: Морфология, систематика, экология. Исслед. фауны морей. — Л.: Наука. — Т. 34 (42). — С. 40–45.
- Иванова-Казас О.М., Иванов А.В. 1987. О теории трохеи и о филогенетическом значении ресничных личинок // Биология моря. — № 2. — С. 6–21.
- Исрапов И.М. 1992. Функциональная морфология амфипод и особенности пространственной структуры их таксоцены в Каспийском море. — Махачкала: Даггоспединститут. — 87 с.
- Каменская О.Е. 1984. Экологическая классификация глубоководных амфипод // Труды ИОАН. — Т. 119. — С. 154–160.
- Кокшайский Н.В. 1974. Очерк биологической аэро- и гидродинамики. — М.: Наука. — 354 с.
- Красилов В.А. 1975. Проблемы теории эволюции // Итоги науки и техники. — Сер. Зоология позвоночных. — Т. 7. — С. 118–147.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы эволюции. — Владивосток. — 138 с.
- Кривоуцкий Д.А. 1967. Понятие “жизненная форма” в экологии животных // Журнал общ. биол. — Т. 28. — № 2. — С. 153–162.

- Кузнецов А. П. 1980. Экология донных сообществ Мирового океана. — М.: Наука. — 243 с.
- Ломакина Н. В. 1978. Эвфаузииды Мирового океана (Euphausiacea). — Л.: Наука. — 222 с.
- Любичев А. А. 1982. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. — М.: Наука. — 278 с.
- Мануйлова Е. Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. — М.: Наука. — 326 с.
- Матиевска К. 1988. Состав пищи и функциональная морфология ротовых конечностей *Mysis mixta* и *Neomysis vulgaris* // Структурно-функциональные исследования морского бентоса. — М.: ИОАН. — С. 95–104.
- Мейен С. В. 1974. О соотношении номогенетического и психогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биол. — Т. 35. — № 3. — С. 353–364.
- Мейен С. В. 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. — Т. 39. — № 4. — С. 495–507.
- Несис К. Н. 1985. Океанические головоногие моллюски: распределение, жизненные формы, эволюция. — М.: Наука. — 285 с.
- Новожилов Н. И. 1960. Подкласс Pseudocrustacea // Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые. — М.: АН СССР.
- Павлов В. Я. 1969. Питание крыла и некоторые особенности его поведения // Тр. ВНИРО. — Т. 66. — С. 207–222.
- Павлов В. Я. 1971. К физиологии питания *Euphausia superba* Dana // ДАН СССР. — Т. 196. — № 6. — С. 1477–1480.
- Павлов В. Я. 1976. Функции скафоцеритов у эвфаузиид // Труды ВНИРО. — Т. СХ. — С. 111–114.
- Павлов В. Я. 1981. Основные типы пищеводобывательных аппаратов свободноживущих ракообразных // Тезисы докладов на IV Всесоюзном гидробиологическом съезде. — Киев: Наукова думка. — С. 53–54.
- Павлов В. Я. 1985а. Характер и типы скоплений пелагических ракообразных, используемых в пищу рыбами // Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях развития как фактор формирования их численности, роста и скоплений. — М.: ВНИРО. — С. 107–119.
- Павлов В. Я. 1985б. К вопросу о причинах образования и функции скоплений кормовых для рыб организмов // Питание и обеспеченность пищей рыб на разных стадиях развития как фактор формирования их численности, роста и скоплений. — М.: ВНИРО. — С. 120–132.
- Павлов В. Я. 1986. Планы строения пищеводобывательных аппаратов водных членистоногих // Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. — М.: ИОАН СССР. — С. 101–113.
- Павлов В. Я. 1988а. Основные этапы развития пищеводобывательной функции членистоногих // Структурно-функциональные исследования морского бентоса. — М.: ИОАН. — С. 95–104.
- Павлов В. Я. 1988б. Жизненные формы свободноживущих ракообразных и система членистых (Articulate) // Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб. — М.: ВНИРО. — С. 154–170.
- Павлов В. Я., Гальберг Н. В. 1992. Экоморфологический анализ *Sphaeroma serrata* и *Mesidotea entomon* (Isopoda) в связи со способом питания и глубиной обитания // Питание морских беспозвоночных в разных вертикальных и широтных зонах. — М.: ИОАН. — С. 70–75.
- Петипа Т. С. 1967а. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней // Структура и динамика водных сообществ и популяций. — Киев: Наукова думка. — С. 108–119.
- Петипа Т. С. 1967б. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus) // Биология и распределение планктона южных морей. М. — С. 109–124.
- Петипа Т. С. 1975. Происхождение и классификация основных экологических типов питания Сорепода Calanoida // Биол. моря. — Вып. 33. — С. 27–49.
- Пономарева Л. А. 1954. О питании эвфаузиид Японского моря веслоногими рачками // ДАН СССР. — Т. 98. — № 1. — С. 153–154.
- Пономарева Л. А. 1955. Питание и распределение эвфаузиид Японского моря // Зоол. журнал. — Т. 34. — Вып. 1. — С. 85–97.
- Пономарева Л. А. 1963. Эвфаузииды северной половины Тихого океана. — М.: АН СССР. — 142 с.
- Расницын А. П. 1976. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterigota // Журн. общ. биол. — Т. 37. — № 4. — С. 543–555.
- Сажина Л. И. 1985. Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана // Определитель. — Киев: Наукова думка. — 238 с.
- Свешников В. А. 1982а. Система жизненных форм личинок полихет // ДАН СССР. — Т. 264. — № 3. — С. 759–763.
- Свешников В. А. 1982б. Система жизненных форм полихет // ДАН СССР. — Т. 264. — № 1. — С. 253–256.
- Свешников В. А. 1985. Спектр жизненных форм класса полихет (Polychaeta, Annelida) ДАН СССР. — Т. 285. — № 5. — С. 1265–1268.
- Свешников В. А., Алигаджиев М. М. Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Каспийского моря // ДАН СССР. — 1986. — Т. 286. — № 2. — С. 482–485.
- Свешников В. А., Кантор Ю. И. 1985. Система жизненных форм двусторчатых моллюсков // ДАН СССР. — Т. 283. — № 1. — С. 235–239.
- Смирнов Н. Н. 1969. Морфофункциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных: I. Функциональный комплекс, обеспечивающий добывание пищи и газообмен хидорид (Cladocera, Chydoridae) // Зоол. журн. — Т. 48. — № 1. — С. 64–73.
- Смирнов Н. Н. 1971. Морфофункциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных: VI. Закон гомологических рядов у Cladocera Calyptomera // Журн. общ. биол. — Т. 32. — № 1. — С. 82–86.
- Соколова М. Н. 1976. Трофическая зональность глубоководного макробентоса как элемент биологической структуры океана // Океанология. — Т. 16. — № 2. — С. 336–342.

- Старобогатов Я.И. 1985. О системе трилобитообразных организмов // Бюл. Моск. общества испытателей природы, отд. Геол.— Т. 60.— Вып. 1.— С. 88—98.
- Старобогатов Я.И. 1986. Система ракообразных // Зоол. журн.— Т. LXV.— Вып. 12.— С. 1769—1780.
- Старобогатов Я.И. 1988. О системе эвтикарцинид (Arthropoda Trilobitoidees) // Бюл. Моск. общества испытателей природы, отд. Геол.— Т. 63.— Вып. 3.— С. 65—74.
- Старобогатов Я.И. 1991. Филогения и система членистоногих (Arthropoda) // Успехи совр. биологии.— Т. III.— Вып. 6.— С. 828—839.
- Ушаков П.В. 1972. Фауна СССР. Многощетинковые черви.— Л.: Наука.— Т. 1.— 272 с.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропники.— М.: Наука.— 272 с.
- Шаров А.Г. 1965а. Происхождение и основные этапы эволюции членистоногих (Arthropoda): 1. От аннелид к членистоногим // Зоол. журн.— Т. XIV.— Вып. 6.— С. 803—816.
- Шаров А.Г. 1965б. Происхождение и основные этапы эволюции членистоногих: 2. Происхождение и филогенетические взаимоотношения основных групп членистоногих // Зоол. журн.— Т. 44.— Вып. 7.— С. 963—979.
- Шарова И.Х. 1973. Жизненные формы и значение конвергенции и параллелизмов в их классификации // Журн. общ. биологии.— Т. 34.— № 4.— С. 563—570.
- Шарова И.Х. 1981. Жизненные формы жукелиц.— М.: Наука.— 360 с.
- Alcaras M., Paffenhofer C.A., Strickler J.R. 1980. Catching the algae: A first account of visual observations on filter-feeding calanoids // Evolution and Ecology of Zooplankton Communities.— Ed. W.C. Kerfoot.— Hanover, New Hampshire: Univ. Press of New England.— P. 241—248.
- Anraky M., Omori M. 1963. A preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouthparts of marine copepods // Limnol. and Oceanogr.— V. 8 (1)— P. 116—126.
- Atkinson J.M. 1977. Larval development of a freshwater prawn *Macrobrachium lar* (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory // Crustaceans.— Leiden.— V. 33(2)— P. 119—132.
- Barkley E. 1940. Nahrung und Filterapparat des Walkrebschens *Euphausia superba* Dana // Zs. Fisch. Hilfswissensch.— Beiheft. I.— P. 65—156.
- Barnard J.L. 1962. South Atlantic abyssal amphipods collected by R/V "Vema" // Abyssal Crustacea Vema Res., Ser. I.— P. 1—73.
- Barnes H., Barnes M. 1959. The naupliar stages of *Balanus hesperius* Pilsbry // Canad. J. Zool.— V. 37.— P. 237—244.
- Barthel K.W. 1974. Limulus: A living fossil. Horseshoe crabs aid interpretation of an Upper Jurassic environment (Solnhofen) // Naturwissenschaften.— V. 61, N. 10.— P. 428—433.
- Bergström J. 1969. Remarks on the appendages of trilobites // Lethaia.— N. 2.— P. 395—414.
- Bergström J. 1973. Organization, life, and systematics of trilobites // Fossils and Strata.— N. 2.— P. 1—69.
- Beurlin K. 1930. Vergleichende Stammesgeschichte // Fortschr. Geol. Paleont.— 8.— S. 317—586.
- Bjornberg Tagea K.S. 1972. Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods // Studies on the Fauna of Curacao and Other Caribbean Islands.— V. XL.— N. 156.— P. 1—185.
- Berkes Fikret. 1975. Some aspects of feeding mechanisms of eupausiid crustaceans // Crustaceans.— 29.— N. 5.— P. 266—270.
- Birket-Smith S.J. 1981. A reconstruction of the Pre-Cambrian Sprigginiis // Zool. Jahrb. Abt. Anat.— B. 105.— P. 257—258.
- Bousfield E.L. 1995. A contribution to the natural classification of Lower and Middle Cambrian arthropods: Food-gathering and feeding mechanisms. // Amphipacifica.— V. 11, N. 1.— P. 3—34.
- Borradaile L.A. 1926. Notes upon crustaceans // Ann. Magazine Nat. Hist. V. 98 (27)— P. 193—213.
- Briggs D.E.G. 1976. The arthropod *Branchiocaris*, n. gen. Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia // Geol. Sur. Canada.— V. 264.— P. 1—28.
- Briggs D.E.G. 1985. Affinities an early evolution of the Crustacea. The evidence of the Cambrian fossils // Crustacean Phylogeny.— Rotterdam.— P. 1—22.
- Brodskiy A.K. 1986. Insect flight with high wingbeat frequency // Entomological review. Scripta technica.— Vol. 65.— N. 4.— P. 104—117.
- Budd T.W., Lewis J.C., Tracey M.L. 1978. The filter-feeding apparatus in crayfish // Can. J. Zool.— V. 56.— P. 695—706.
- Calman W.T. 1909. Crustacea // In: A Treatise on Zoology. Sir Ray Lancaaster (Ed.).— Part VII, Fasc. 3.— 346 p.
- Calman W.T. 1917. Notes on the morphology of Bathynella and some allied Crustacea // Quart. J. Micr. Sci.— V. XII.— P. 489—514.
- Cannon H.G. 1924. On the development of an estherid Crustacea // Phill. Trans. Roy. Soc.— London.— Ser. B.— V. CXXII.— P. 595—450.
- Cannon H.G. 1927. On the feeding mechanism of *Nebalia bipes* // Trans. Roy. Soc. Edinb.— V. 55.— P. 555—569.
- Cannon H.G. 1928a. On the feeding mechanism of the copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis* // J. Exper. Biol.— V. 6.— P. 131—144.
- Cannon H.G. 1928b. On the feeding mechanism of the fairy shrimp, *Chirocephalus diaphanus* Prevost // Trans. Roy. Soc. Edinburg.— V. 55.— P. 807—822.
- Cannon H.G. 1931. Nebaliacea // Discovery Reports.— V. 3.— P. 199—222.
- Cannon H.G. 1933. On the feeding mechanism of the Branchiopoda, with an appendix on the mouthparts of the Branchiopoda // Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B.— V. 222.— P. 267—352.

- Cannon H.G. 1935. A further account of the feeding mechanism of *Chirocephalus diaphanus* // Proc. Roy. Soc.— Ser. B.—Vol. 117.— N. 806.— P. 211–234.
- Cannon H.G. 1949. *Nebaliopsis typica* // Discovery Reports.— V. 23.— P. 213–222.
- Cannon H.G., Manton S.M. 1927. On the feeding mechanism of a mysid Crustacea, *Hemimysis lamornae* // Trans. Roy. Soc. Edinburgh.— V. 55.— P. 219–253.
- Cannon H.G., Manton S.M. 1929. On the feeding mechanism of the syncarid Crustacea // Trans. Roy. Soc. Edinburgh.— V. 56.— P. 175–189.
- Carpenter G.H. 1903. On the relationships between the Classes of Arthropoda // Proc. Irish. Acad. Dublin.— V. 24 (B).—P. 320.
- Carpenter G.H. 1906. Notes on the segmentation and phylogeny of the Arthropoda, with an account of the maxillae in *Polyxenus lagurus* // Quart. J. Microscop. Sci. W. S., 49.— London.— P. 132–141.
- Chace F.A. (Jr.), Manning R.B. 1972. Two new caridean shrimps, one representing a new family, from marine pools on Ascension Island (Crustacea, Decapoda, Natantia) // Smiths. Contrib. to Zoology.— V. 131.— P. 1–18.
- Cisne J.S. 1973. Life history of an Ordovician trilobite, *Triarthrus eatonii* // Ecology.— V. 54.— N. 1.— P. 135–142.
- Cisne J.L. 1975. Anatomy of *Triarthrus* and the relationships of the Trilobita // Fossils and Strata.— Oslo.— V. 4.— P. 45–63.
- Collins D. 1996. The “evolution” of *Anomalocaris* and its classification in the Arthropoda Class Dinocarida (nov.) and Order Radiodonta (nov.) // Paleont., V. 70 (2).— P. 280–293.
- Conover R.J. 1966. Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (Kroyer) // Some Contemp. Stud. in Mar. Sci.— London: George Alien and Unwin.— P. 187–194.
- Costlow J.D. (Jr.), Bookhout G.G. 1957. Larval development of *Balanus eburneus* in the laboratory // Biol. Bull.— V. 112.— P. 313–324.
- Crampton G.C. 1924. The phylogeny and classification in insects // Pomona, J. Ent. Zool.— V. 16.— P. 33–47.
- Crampton G.G. 1938. The interrelationships and lines of descent of living Insecta // Psyche.— V. 45.— P. 165–181.
- Dahl E. 1952. Mystacocarida // Rep. Lund Univ., Chile Exp. 1948–1949.— N. 7.— P. 1–40.
- Dahl E. 1956. On the differentiation of topography of the crustacean head // Acta Zool.— 1956a.— Bd. 37.— P. 123–192.
- Dahl E. 1956. Some crustacean relationships // Bertil Hamstrom, Zoological Papers in Honour of Sixty-Fifth Birthday, 20 November 1956.— 1956b.— P. 138–147.
- Dahl E. 1977. The Amphipoda functional model and its bearing upon systematics and phylogeny // Zool.— Ser. 6.— N. 3.— P. 221–228.
- Daro M.H., Polk P. 1973. The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast // Weth. J. Sea Res.— V. 6.— N. 1–2.— P. 130–140.
- De Beer G.R. 1949. La pedomorphose, mode d'évolution progressive // XIII Congr. Intern. Zool., Compt. Rend.— Paris.—
- Demange J.M. 1974. Reflexions sur le developement de quelques Diplopodes // Myriapoda. 2nd Congr. Int. Myriapodology. Proc. Symp, Manchester, 1972.— London.— P. 273–286.
- Durchon M. 1975. Modalites du determinisme hormonal de la maturation sexuelle chez les Nereidiens (Annelides Polychetes) // Ribbl. Staz. Zool. Napoli.— V. 39.— Suppl. 1.— P. 510–531.
- Factor J.R. 1978. Morphology of the mouthparts of larval lobsters, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae), with special emphasis on their setae // Biol. Bull.— V. 154.— P. 383–408.
- Foxon G.E.H. 1936. Observations on the locomotion of some arthropods and annelids // Ann. Mag. Nat. Hist.— Ser. 10, 18.— P. 403–419.
- Fraser F.C. 1936. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*) // Discovery Rep.— V. 14.— P. 3–192.
- Friedman M.M. 1980. Comparative morphology and functional significance of copepod receptors and oral structures // Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, Univ. Press New England.— P. 185–197.
- Friedman M.M., Strickler J.R. 1975. Chemoreceptors and feeding in calanoid copepods (Arthropoda, Crustacea) // Proc. Nat. Acad. Sci.— USA.— V. 72.— P. 4185–4188.
- Fryer G. 1963. The functional morphology and feeding mechanism of the chydorid cladoceran, *Eurycerus lamellatus* (O.F. Muller) // Trans. Roy. Soc. Edinb.— V. 65.— N. 14.— P. 335–381.
- Fryer G. 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Philos. Trans. Roy. Soc. London.— B. 254.— N. 795.— P. 221–385.
- Gauld D.T. 1959. Swimming and feeding in crustacean larvae: The nauplius larva // Proc. Zool. Soc. London.— V. 132.— P. 37–50.
- Gauld D.T. 1964. Feeding in planktonic copepods // Grazing in Terrestrial and Marine Environments. Blackwells Sci. Publ.— P. 239–245.
- Gauld D.T. 1966. The swimming and feeding of planktonic copepods // Some Contemp. Stud. in Mar. Sci.— London.— P. 313–334.
- Gauld S.J. 1977. Ontogeny and phylogeny // Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press.— 562 p.
- Gerlach S.A., Edstrom D.K., Eckardt P.B. 1976. Filter-feeding in the hermit crab, *Pagurus bernhardus* // Oecologia (Berlin).— V. 24.— P. 257–264.
- Giesbrecht W. 1892. Systematik und Faunistik der Pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte // Fauna und Flora des Golfes von Neapel.— Berlin.— 831 p.

- Goldshmidt R.B. 1945. The structure of *podoptera*, homoeotic mutant of *Drosophila melanogaster* // J. Morphol.- V. 77.- P. 71-103.
- Gonor S.L., Gonor J.J. 1973. Feeding, cleaning, and swimming behavior in larval stages of porcellanid crabs (Crustacea: Anomura) // U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull.- V. 71.- P. 225-234.
- Gonor S.L., Gonor J.J. 1973b. Variations in appendage setal counts in zoea larvae of Porcellanidae (Crustacea: Anomura) from Oregon // Crustaceans.- V. 25.- P. 245-252.
- Gopalakrishnan K. 1973. Developmental and growth studies of the euphausiid, *Nematoscelis difficilis* (Crustacea) // Bull. Scripps. Inst. Oceanogr.- V. 20.- P. 1-39.
- Gurney R. 1926a. The protozoal stage in decapod development // Ann. Mag. Nat. Hist.- Ser. 9.- P. 19-27.
- Gurney R. 1931. British freshwater Copepoda // Roy. Society.- London.- N. 1.- 238 p.
- Gurney R., M.V. Lebour. 1940. Larvae of decapod Crustacea: VI. The genus *Sergestes* // Discovery Rep.- V. 20.- P. 1-168.
- Hamner N.M., Hamner P.P., Strand S.W., Gilmer R.W. 1983. Behavior of Antarctic krill *Euphausia superba*: Chaemoreception, feeding, schooling, and molting // Science.- V. 296.- N. 5749.- P. 1433-1435.
- Handlirsch A. 1937. Neue Untersuchungen ubor die fossilen Insekten // Ann. Naturh. (Mus.) Hofmus.- Wien.- V. 48.- S. 1-17.
- Hansen H.J. 1893. Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustacean und Insekten // Zool. Anz.-Leipzig - V. 16.- 192 s.
- Hardy A. 1956. The open sea // Collins.- London.- 335 p.
- Heath H. 1924. The external development of certain phyllopods // J. Morphol.- V. 38.- P. 453-483.
- Heegaard P. 1953. Observations on the spawning and larval history of the shrimp, *Penaeus setiferus* (L.) // Publ. Inst. Mar. Sci.- V. 3.- P. 74-105.
- Hessler R.R., Newman W.A. 1975. A trilobitomorph origin for Crustacea // Fossils and Strata.- N. 4.- P.437-459.
- Hou Xian-Guang, Siveter D.J., Williams M. 1996. Appendages of the arthropod *Kunmingella* from the early Cambrian of China: Its bearing on the systematic position of the Bradonida and the fossil record of the Ostracoda // Plul. Tram. R., Sw. Land. B.- V. 351.- P. 1131-1145.
- Hou Xian-Guang, Bergström J., Ahlberg P. 1995. Anomalocaris and other large animals in the Lower Cambrian Chegging fauna of southwest China // GFF.- V. 117.- P. 163-183.
- Jones M.L. 1961. *Lightiella serendipita* gen. nov., sp. nov., a cephalocarid from San Francisco Bay, California // Crustaceans.- V. 3 (1).- P. 31-46.
- Knight M. de W. 1973. The nauplius 11, metanauplius and calyptopis stages of *Thysanopoda tricuspidata* Milne-Edwards (Euphausiacea) // Fishery Bull.- V. 71.- N. 1.- P. 53-67.
- Knight M.D. 1980. Larval development of *Euphausia eximia* (Crustacea: Euphausiacea) with notes on its vertical distribution and morphological divergence between population // Fish. Bull.- V. 78.- N. 2.- P. 313-335.
- Koehl M.A.R., Strickler J.R. 1981. Copepod feeding at low Reynolds number // Limnol. and Oceanogr.- V. 26.- N. 6.- P. 1060-1073.
- Komaki J. 1979. Larval stages of euphausiids with descriptions of those of *Thysanoessa longipes* Brandt // Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.- V. 30.- P. 97-110.
- La Greca M. 1980. Origin and evolution of wings and flight in insects. // Boll. Zool.- V. 47 (suppl).- P. 65-82.
- Lam R.K., Frost B.W. 1976. Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food // Limnol. and Oceanogr.- V. 21.- N. 4.- P. 490-500.
- Lankester E.R. 1881. *Limulus*, an arachnid // Quart. J. Micr. Sci.- V. 21.- P. 504-535.
- Lauterbach K.E. 1975. Uber die Herkunft der Malacostraca (Crustacea) // Zool. Anz.- V. 194.- N. 3-4.- P. 165-179.
- Lauterbach K.E. 1978. Gedanken zur Evolution der Euarthropoden-Extremitat // Zool. Jahrb.- Abt. 2.- V. 99.- N. 1.- P. 64-92.
- Lauterbach K.E. 1979. Uber die mutmabliche Herkunft der Epipodite der Crustacea. On the origin of the Epipodites of the Crustacean Limb // Zool. Anz. Jena.- V. 202.- N. 1-2.- S. 33-50.
- Lauterbach K.E. 1980. Schlüsselereignisse in der Evolution des Grundplans der Mandibulata (Arthropoda) // Abh. Naturv. Ver. Hamburg N. F.- V. 23.- P. 105-161.
- Lebour M.V. 1922. The food of plankton organisms // J. Mar. Biol. Ass. U.K.- V. 12.- P. 644-677.
- Lehman J.T. 1976. The filter feeder as an optimal forager and the predicted shapes of feeding curves // Limnol. and Oceanogr.- V. 21.- N. 4.- P. 501-516.
- Le Roux A. 1973. Observations sur le developpement larvaire de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea: Euphausiacea) au laboratoire // Mar. Biol.- V. 22.- N. 2.- P. 159-166.
- Lowndes A.G. 1935. The swimming and feeding of certain calanoid copepoda // Trans. Roy. Soc.- Edinburgh.- V. 3.- P.687-715.
- Lövtrup S. 1974. Epigenetics // London etc.: Wiley.- 547 p.
- Lundblad O. 1920. Vergleichende Studien uber die Nahrungsaufnahme einiger schwedischer Phyllopoden // Arkiv. f. Zoologi.- Stockholm.- Bd. XIII (16).- S. 1-114.
- Macdonald R. 1927. Irregular development in the larval history of *Meganocytiphanes norvegica* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K.- V. 14.- N. 3.- P. 785-794.
- Manton S.M. 1977. The Arthropoda- habits, functional morphology and evolution // Oxford Univ. Press.- 527 p.

- Marshall S.M., Orr A.P. 1956. On the biology of *Calanus finmarchicus*. IX. Feeding and digestion in the young stages. // J. Mar. Biol. Ass. U.K. - V. 35 (3). - P. 587-603.
- Mauchline J. 1967. The feeding appendages of the Euphausiacea (Crustacea) // J. Zool. - London. - V. 153. - P. 1-43.
- Mauchline J., Fisher L.R. 1969. The biology of euphausiids // Advances in Marine Biology. - V. 7. - 454 p.
- Moore R.C., Lalicker C.G., Fischer A.G. 1952. Invertebrate fossils // N.-Y. - 766 p.
- Müller G.W. 1908. Ostracoda // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899. - Jena. - P. 3-154.
- Müller K.J. 1979. *Phosphatocopine ostracodes* with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden // Lethaia. - V. 12. - P. 1-27.
- Müller K.J. 1983. Crustacea with preserved soft parts from the Upper Cambrian of Sweden // Lethaia. - V. 16. - P. 93-109.
- Margalef R. 1949. De la neotenia en la evolución de los crustáceos de agua dulce // Publ. Inst. Biol. Aplic. - N. 6. - P. 41-51.
- Naumann E. 1921. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. I. Über die Technik des Nahrungserwerbs bei den Cladoceren und ihre Bedeutung für die Biologie der Gewässertypen // Lunds universitets Årsskrift, N.F., Avd. - Bd. 17. - N. 4. - S. 1-27.
- Nemoto T. 1967. Feeding pattern of euphausiids and differentiations in their body characters // Inf. Bull. Plankton. - Japan. - 61st Comm. - N. 7. - P. 157-171.
- Nicol J. 1932. The feeding habits of the Galatheaidea // J. Mar. Biol. Ass. U.K. - V. 34. - P. 347.
- Oberg M. 1906. Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht // Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel. - V. 9. - S. 37-175.
- Omori M. 1971. Preliminary rearing experiments on the larvae of *Sergestes lucens* (Penaeidea, Natantia, Decapoda) // Marine Biology. - V. 9. - N. 3. - P. 228-234.
- Pennak R.W., D.J. Zinn. 1943. Mystacocarida - a new order of Crustacea from intertidal beaches in Massachusetts and Connecticut // Smithsonian Misc. Coil. - V. 103 (9). - P. 1-11.
- Poulet S.A., Marsot P. 1978. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda, Crustacea) // Science. - V. 200. - N. 4348. - P. 1403-1405.
- Price H.J., Paffenhofer G.A., Strickler J.R. 1983. Modes of cell capture in calanoid copepods // Limnol. and Oceanogr. - V. 28. - N. 1. - P. 156-163.
- Price H.J., Paffenhofer G.A. 1984. Effects of feeding experience in the copepod *Eucalanus pileatus*: A cinematographic study // Mar. Biol. - N. 1. - P. 35-40.
- Provenzano Anthony J. (Jr.). 1978. Feeding behavior of the primitive shrimp, *Procaris* (Decapoda, Procarididae) // Crustaceans. - V. 35 (2). - P. 170-176.
- Raw F. 1956. Origin of winged insects // Ann. Mag. Nat. Hist., s. 12. - V. 9. - P. 673-685.
- Roberts P.E. 1971. Zoea larvae of *Pagurus campbelli* Filhol. 1885, from Perseverance Harbour, Campbell Island (Crustacea: Decapoda: Paguridae) // J. Roy. Soc. New Zealand. - V. 1 (3/4). - P. 187-196.
- Roesijadi G. 1976. Descriptions of the prozoae of *Cancer magister* Dana and *Cancer productus* Randall and larval stages of *Cancer antennarius* Stimpson (Decapoda, Brachyura) // Crustaceans. - V. 31 (3). - P. 275-295.
- Rosenberg G.G. 1980. Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod, *Acartia clausii* // Limnol. and Oceanogr. - V. 25. - N. 4. - P. 738-741.
- Sanders H.L. 1957. The Cephalocarida and Crustacean phylogeny // Systematic Zoology. - V. 6. - N. 3. - P. 113-127.
- Sanders H.L. 1963. Significance of the Cephalocarida // Collected Reprints. - N. 1230. - P. 163-175.
- Sandison E.E. 1954. The identification of the nauplii of some South African barnacles with notes on their life histories // Trans. Roy. Soc. South Africa. - V. 34 (1). - P. 69-101.
- Schminke H.K. 1973. System und Verbreitungsgeschichte der Familie Parabathynellidae (Bathynellacea, Malacostraca) // Abn. Akad. Wiss. Liter. Mikrofauna Meeresbundes. - Bd. 24. - P. 342-351.
- Schminke H.K. 1978. Die phylogenetische Stellung der Stygocarididae (Crustacea, Syncarida) unter besonderer Berücksichtigung morphologischer Ähnlichkeiten mit Larvenformen der Eucarida // Z. Zool. Syst. und Evolutionsforsch. - V. 16. - N. 3. - S. 94-117.
- Schram F.R. 1969. Polyphen in the Eumalacostraca? // Crustaceans. - V. 16. - P. 243-250.
- Schram F.R. 1978. Arthropods: A convergent phenomenon // Fieldiana Geology. - V. 39. - N. 4. - P. 61-108.
- Schram F.R. 1981. On the classification of Eumalacostraca // J. of Crustacean Biology. - V. 1(1). - P. 1-10.
- Scourfield D.J. 1926. On a new type of Crustacea from the Old Red Sandstone (Rhyie Chert Bed, Aberdeenshire) - *Lepidocaris rhyiniensis* gen. et sp. nov. // Philos. Trans. Roy. Soc., London. - B. 214. - P. 153-187.
- Serban M. 1972. Bathynella (Podophallocarida Bathynellacea) // Trav. Inst. Speol. "Emile Racovitza". - T.H. - P. 1-214.
- Siewing R. 1956. Untersuchungen zur Morphologie der Malacostraca (Crustacea) // Zool. Jahrb. Anat. - Jena. - V. 75. - P. 39-76.
- Siewing R. 1978. Zur mutmasslichen Phylogenie der Arthropoden-extremität // Zool. Jahrb. - Abt. 2, 99. - N. 1. - P. 93-98.
- Simonetta A. M., Delle Cave. 1975. The Cambrian trilobite arthropods from the Burgess Shale of British Columbia. A study of their comparative morphology, taxonomy, and evolutionary significance // Palaeontographia Italica. - V. LXIX. - P. 1-37.

- Simonetta A.M., Delle Cave L. 1981. An essay on the comparative and evolutionary morphology of Palaeozoic arthropods // Atti Convegno Lincei.- T. 49.- 389 p.
- Snodgrass R.E. 1938. Evolution of the Annelida Onychophora and Arthropoda // Smiths. Misc. Coil.- V. 97.- N. 6.- P. 1-159.
- Snodgrass R.E. 1958. Evolution of arthropod mechanisms // Smiths. Misc. Coil.- V. 138.- N. 2.- P. 1-77.
- Stavn R.H. 1970. The application of dorsal light reaction for orientation in water currents by *Daphnia magna* Straus // Z. Vergl. Physiol.- V. 70. N. 4.- P. 349-362.
- Storch O. 1924. Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden // Ergebn. Fortschr. Zool.- V. 6.- S. 111-136.
- Storch O. 1925. Der Phyllopoden-Fangapparat // Int. Rev. Hydrobiol.- Leipzig.- Bd. XII.- I Teil.- P. 369-391.
- Störmer L. 1939. Studies on Trilobite morphology.1. The thoracic appendages and their phylogenetic significance // Norsk. Geol. Tidsskr.- V. 19.- P. 143-273.
- Störmer L. 1949. Classes des Merostomoidea, Marellomorpha et Pseudocrustacea // In: Traite de Zoologie. P.P. Grasse (ed).- V. 6.- P. 160-197.
- Strickler J.R., Bal A.K. 1972. Calanoid copepods, feeding currents, and the role of gravity // Science.- V. 218.- N. 4568.- P. 158-160.
- Tiegs O.W., Manton S.M. 1958. The evolution of the Arthropoda // Biol. Rev.- V. 33.- N. 3.- P. 255-337.
- Vanderploeg H.A., Ondricek-Fallscheer R.L. 1982. Inter-setule distances are a poor predictor of a particle retention efficiency in *Diaptomus sicialis* // J. Plankton Res.- V. 4.- N. 2.- P. 237-244.
- Vanderploeg H.A., Paffenhofer G.A. 1985. Models of algae capture by the freshwater copepod, *Diaptomus sicialis*, and their relations to food-size selection // Limnol. and Oceanogr.- V. 30.- N. 4.- P. 871-885.
- Walcott C.D. 1931. Agenda to description of Burgess Shale fossils // Smiths. Misc. Coll.- V. 85.- N. 3.- P. 1-46.
- Walossek D. 1995. The Upper Cambrian *Rehbachella*, its larval development, morphology, and significance for the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. // Hydrobiologia- V. 298.- P. 1-13.
- Walossek D., Muller K.J. 1990. Stem-lineage crustaceans from the Upper Cambrian of Sweden and their bearing upon the position of *Agnostus*. // Lethaia.- V. 23 (4).- P. 409-427.
- Walossek D., Szaniawski H. 1991. *Cambrocaris baltica* n. gen. n. sp., a possible stem-lineage crustacean from the Upper Cambrian of Poland Lethaia.- V. 24 (4).- P. 363-378.
- Weygoldt P. 1986. Arthropod interrelationships - the phylogenetic-systematic approach // Z. Zool. Syst. Evolut.- forsh. 24.- P. 19-35.
- White G. E., Fabria G., Hartland-Rowe R. 1969. The method of prey capture by *Branchinecta gigas* Lynch, 1937 (Anostraca) // Crustaceans.- V. 16.- N. 2.- P. 158-160.
- Whittington H.B. 1957. The ontogeny of trilobites // Biol. Rev.- V. 32.- P. 421-473.
- Yager J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas // J. Crustacean Biology.- V. 1 (3).- P. 328-333.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	8
Материал	8
Методика проведения морфофункционального анализа пищедобывательных аппаратов (ПА)	8
Методика изучения пищедобывательного поведения	9
Методика проведения морфологического анализа ПА	9
Методика функционального анализа ПА	9
ГЛАВА II. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ РАКООБРАЗНЫХ	13
Супермаксиллярный фильтрационный аппарат (СМФА)	13
Пижедобывательный аппарат эвфаузиид	13
Пижедобывательный аппарат декапод	34
Максиллярный фильтрационный аппарат (МФА)	40
Пижедобывательный аппарат копепод	40
Пижедобывательный аппарат мизид	49
Торакальный фильтрационный аппарат (ТФА)	56
Пижедобывательный аппарат филопод	57
Фильтрационный аппарат цефалокарид	71
Фильтрационный аппарат филлокарид	73
Развитие ТФА в онтогенезе	75
Принципиальная схема фильтрации	75
Пижедобывательный аппарат ранних личинок ракообразных	78
Грасперный тип пищедобывательного аппарата	82
Вторичный фильтрационный аппарат	86
ГЛАВА III. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КАК ОСНОВА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПЕРЕСТРОЕК И ПЛАНА СТРОЕНИЯ РАКООБРАЗНЫХ	88
Сравнительный морфологический ряд основных типов пищедобывательных аппаратов ракообразных	88
Закономерности развития гетерономной метамерии ракообразных в связи с пищедобывательной функцией	92
Цефализация и формирование головного функционального комплекса	92
Тагматизация и формирование грудного функционального комплекса	94
Абдоминальная тагма	104
ГЛАВА IV. ПЛАНЫ СТРОЕНИЯ РАКООБРАЗНЫХ В СВЯЗИ С ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИЕЙ	105
Планы строения главных групп ракообразных	105
План строения ракообразных, обладающих СМФА	105
Планы строения ракообразных с МФА	107
План строения ракообразных с ТФА	109
План строения остракод	111
Планы строения основных личиночных стадий	112
ГЛАВА V. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И СИСТЕМА РАКООБРАЗНЫХ	114
Основные жизненные формы ракообразных	114
Система ракообразных	116
ГЛАВА VI. ТРИЛОБИТООБРАЗНЫЕ (Trilobitomorpha)	123
Трилобиты (Trilobita)	123
Псевдокрустацеи (Pseudocrustacea)	124
Характер развития гетерономной метамерии Trilobitomorpha	125
Планы строения Trilobitomorpha	131
ГЛАВА VII. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВОДНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ	140
Общие закономерности перестройки планов строения в системе водных членистоногих	140
Неотения и педоморфоз	146
Происхождение первых членистоногих: от аннелид к трилобитообразным	148
Происхождение первых ракообразных и эволюция пищедобывательного аппарата	156
ГЛАВА VIII. ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТЫХ	165
Характер и направление адаптивной радиации в эволюции членистых	165
К происхождению основных групп членистоногих	172
ЛИТЕРАТУРА	177

CONTENTS

INTRODUCTION.....	5
CHAPTER I. MATERIALS AND METHOD.....	8
Materials	8
Method of morphofunctional analysis of food-gathering apparatus.....	8
Method of food-gathering behaviour study.....	9
Method of morphofunctional analysis	9
Method of functional analysis	9
CHAPTER II. THE MAIN TYPES OF CRUSTACEA FOOD-GATHERING APPARATUS.....	13
Supermaxillary filtering apparatus	13
Euphausiids food-gathering apparatus.....	13
Decapods food-gathering apparatus	34
Maxillary filtering apparatus	40
Copepods food-gathering apparatus	40
Mysidacea food-gathering apparatus.....	49
Tharacic filtering apparatus	56
Phyllopods food-gathering apparatus.....	57
Cephalocarida filtering apparatus	71
Phyllocarida filtering apparatus	73
Development of tharacic filtering apparatus in ontogeny	75
Filtering plan of principle.....	75
Filtering apparatus of Crustacea early larval	78
Graspereng type of food-gathering apparatus	82
Secondary filtering apparatus	86
CHAPTER III. THE MAIN STAGES OF DEVELOPMENT OF FOOD-GATHERING FUNCTION AS A BASE OF MORPHOFUNCTIONAL RECONSTRUCTIONS OF CRUSTACEA STRUCTURE PLAN	88
Comparative food-gathering apparatus morphological raw of main types of Crustacea food-gathering apparatus	88
Regularities of Crustacea heteronomous metameria development in connection with food-gathering function.....	92
Cephalization and forming of head functional complex.....	92
Tagmosis and forming of pectoral functional complex.....	94
Abdominal tagma	104
CHAPTER IV. CRUSTACEA STRUCTURE PLANS IN CONNECTION WITH FOOD-GATHERING FUNCTION	105
Plans of Crustacea main groups structure.....	105
Plan of structure of Crustacea with supermaxillary filtering apparatus.....	105
Plans of structure of Crustacea with maxillary filtering apparatus	107
Plan of structure of Crustacea with tharacic filtering apparatus.....	109
Plan of Ostracoda structure	111
Plans of main larval stages	112
CHAPTER V. CRUSTACEA LIVING FORMS AND SYSTEM.....	114
Crustacea main living forms	114
Periodic system of Crustacea	116
CHAPTER VI. TRILOBITOMORPHA	123
Trilobita	123
Pseudocrustacea.....	124
Character of Trilobita heteronomous metameria development.....	125
Plans of Trilobita structure	131
CHAPTER VII. ORIGIN OF AQUEOUS ARTHROPODA	140
Common regularities of structure plan reconstruction	140
Neoteny and paedomorphosis.....	146
Origin of earliest arthropoda — from Annelida to Trilobita	148
Origin of earliest Crustacea and evolution of food-gathering apparatus.....	156
CHAPTER VIII. PERIODIC SYSTEM OF ARTICULATA.....	165
Character and directions of adaptive radiation in Articulata evolution	165
To the origin of Arthropoda main groups.....	172
LITERATURE.....	177

Павлов Виктор Яковлевич

ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЧЛЕНИСТЫХ

Заведующая редакцией *Т.Г. Таривердиева*
Редактор *А.А. Нейман*
Художественный редактор *Е.Э. Дятлова*
Корректор *А.П. Саркисян*
Компьютерная верстка *Л.И. Филатовой*

ЛР №020636

Подписано в печать 22.12.2000 г. Формат 60 × 84 ¹/₈.
Печ. л. 23,25. Тираж 500 экз. Заказ № 22 47

Издательство ВНИРО
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

Тел.: (095) 264-65-33
Факс: (095) 264-91-87

