

Щербина Ю.Г.
Заруднева М.Т.
Прокопенко Д.С.
Мартусенко А.О.



Особливості еволюційного
розвитку нервової системи
безхребетних тварин



МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Криворізький державний педагогічний університет
Кафедра зоології

Навчально–методичний
посібник

ОСОБЛИВОСТІ ЕВОЛЮЦІЙНОГО РОЗВИТКУ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

*Для студентів факультету «Природознавства»
очної та заочної форм навчання*

Кривий Ріг
2008

ББК 54.06
Щ59

Рецензенти:

Дидур О. А., кандидат біологічних наук, ДГУ
Сметана О. М., кандидат біологічних наук, КГУ

Щербина Ю.Г., Заруднєва М.Т., Прокопенко Д. С.,
Мартусенко А. О.

Щ59 Особливості еволюційного розвитку нервової системи безхребетних тварин: Навчально-методичний посібник. – Кривий Ріг: «Видавничий дім», 2008. – 72 с.

Навчально – методичний посібник містить основні інформаційні та довідкові матеріали з тем: «Безхребетні тварини», «Будова нервової системи безхребетних тварин». Посібник рекомендовано для використання при вивченні тем курсу «Зоологія безхребетних».

Матеріали можуть бути використані викладачами та студентами факультету «Природознавства» Криворізького державного педагогічного університету та спеціальності «Екологія» Криворізького технічного університету.

ББК 54.06

© Щербина Ю.Г., Заруднєва М.Т.

Затверджено до друку рішенням кафедри «Зоологія» Криворізького державного педагогічного університету № 11.від 22.05.08.

Навчальне видання

Щербина Ю.Г., Заруднєва М.Т.,
Прокопенко Д.С., Мартусенко А.О.

ОСОБЛИВОСТІ ЕВОЛЮЦІЙНОГО РОЗВИТКУ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

Навчально-методичний посібник

Підписано до друку 26.05.2008.

Формат 60x84/16.

ПП «Видавничий дім»

50063, м. Кривий Ріг, вул. Тухачевського, 26

Свідоцтво ДК № 515 від 3.07.2001

т. (0564)66-23-18

Друкарня СПД Щербенок С. Г.

Свідоцтво ДПІ 126-р.

вул. Рокозовського, 5/3, м. Кривий Ріг, 50027

(0564) 92-20-77.

ЗМІСТ

I.	Загальна характеристика нервової регуляції	4
II.	Типи нервових систем безхребетних тварин	7
III.	Органи чуття безхребетних тварин	35
IV.	Загальна характеристика безхребетних тварин	60
V.	Творчі завдання	65
	<i>Питання для перевірки знань</i>	65
	<i>Тестові завдання</i>	65
	Література	69
	<i>Основна</i>	69
	<i>Арахноентомологія</i>	70
	<i>Ракоподібні – Crustacea</i>	70
	<i>Багатоніжки – Myriapoda</i>	71
	<i>Комахи – Insecta</i>	71

I. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРВОВОЇ РЕГУЛЯЦІЇ

Подразливість і провідність збудження відноситься до числа основних властивостей живої матерії. Ці властивості здійснюються за допомогою особливих клітин, що називаються нейронами.

Найпростіші і нижчі організми відповідають на будь – яке подразнення, що надходить з довкілля, всією клітиною або всім тілом.

Реакція організму, яка здійснюється з участю нервової системи у відповідь на вплив зовнішніх або внутрішніх подразників, називається рефлексом, а подразники – стимулами.

Функція нейрона – сприймати, зберігати і аналізувати інформацію. Сприятий сигнал перетворюється на нервовий імпульс електричної, іонної природи. Щоб він здійснився, необхідно здолати відстань яка розділяє клітини. Звідси і особливості будови: нейрони – це клітина з великим ядром, від якої відходить «передавач сигналів» – довгий відросток, який називається аксон, і «приймачі сигналів» – розгалужені відростки (їх може бути від одного до багатьох), що називаються дендритами. Сигнал – нервовий імпульс, який аксоном поширюється від тіла клітини до інших нейронів та іннервованої тканини, називається відцентровим. Сигнал, який іде до тіла клітини дендритами, називається доцентровим.

Руки, реакції, образи, думки – все, що ми називаємо фізичним і духовним проявом нашого життя, – це результат наростання аксонів, які утворюють надзвичайно складні системи. Цей відросток нейрона може бути дуже довгим. Так, у жирафи довжина аксона завтовшки 0,1 мм, що відходить від шкірного нейрона до спинного мозку, сягає кількох метрів. Аксон людського мотонейрона, що йде від головного мозку до ноги, становить 1 м завдовжки.

Розгалужені закінчення аксона (терміналі) створюють структурно – функціональні зв'язки з іншими нейронами, м'язовими або залозистими клітинами. Цей спеціалізований утвір, у якому відбувається сприйняття і передавання нервових імпульсів, дуже складний і називається синапсом. За механізмом синапси бувають хімічні та електричні.

Хімічні синапси – збудження і передача імпульсу здійснюється за допомогою медіаторів (хімічних речовин) – наприклад, ацетилхолін або норадреналін. Електричні синапси – передача здійснюється за допомогою електричного струму.

Нервовий імпульс передається як хвиля збудження – зміни електричного потенціалу мембранних відростків нейронів. Поширюється нервовий імпульс із дуже великою швидкістю – до 180 м/с. Висока організація цих процесів є наслідком ще однієї особливості нервових клітин: вони не діляться. Чому? А уявіть собі, що було б, якби в організмі відмерла бодай частина дендритів і аксонів? Навіть якби вони через якийсь час відновились, досвід боротьби за життя, що його нагромаджує кожна тварина, втрапився би, і все довелося б починати заново, що енергетично не вигідно та й просто небезпечно. У тілі високоорганізованих тварин нейрони утворюють дуже запутану мережу, яка називається нервовою сіткою. Але в ній є свої впорядковані системи, побудовані за модульним принципом, тобто складаються з однакових груп нейронів, які аналізують свою частку інформації, наприклад таку що спричинена зоровими або слуховими подразненнями. Частина «модулів» закладена від народження: такими є вміння смоктати материнське молоко або ж переставляти лапи. Та переважна більшість площі нервової сітки утворюється в процесі життя, постійно змінюється, адаптуючись до змін внутрішнього й зовнішнього середовища.

Нервова система потребує опертя і захисту, який їй надають допоміжні клітини нейроглії – складові частини нервової тканини головного та спинного мозку, що заповнюють проміжки між нейронами, їхніми відростками та мозковими капілярами.

В організмі немає місця, де б не було б нервових закінчень.

II. ТИПИ НЕРВОВИХ СИСТЕМ

БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

Тип кишковопорожнинні (*Cnidaria* або *Coelenterata*)

Важливою прогресивною рисою кишковопорожнинних є поява у них нервової системи. За рахунок цього тварини сприймають різні подразнення.

Клас гідроїдні (*Hydrozoa*)

Підклас гідроподібні (*Hydroidea*)

Представники цього підкласу прикріплені до субстрату. Стінка тіла складається з епідерми та гастродерми. Епідерма складається з кількох типів клітин. До складу епідерми входять нервові клітини (нейрони), які поділяються на три типи: чутливі, асоціативні та рухові. Всі нейрони мають чутливі відростки, що контактують між собою, а рухові нейрони також і з м'язовими відростками. Таким чином всі нервові клітини з'єднані в плетиво, або дифузний плексус. Він утворює скупчення клітин навколо рота й підошви, однак справжніх нервових вузлів, або гангліїв, у кишковопорожнинних не утворюється. Але навіть ця примітивна структура забезпечує пристосувальні реакції тварини. Наприклад, гідра реагує на механічні подразнення скороченням тіла, причому спочатку скорочується ді-

лянка, що прилягає до місця подразнення, а потім, у разі тривалого подразнення, воно поширюється на інші ділянки. Такий характер реакції властивий саме дифузній нервовій системі. Дифузний плексус проводить збудження у всіх напрямках; поширення збудження супроводжується хвилею м'язових скорочень.

За рахунок вільноживучого способу життя нервова система у гідромедуз дещо складніша, ніж у поліпів. Крім дифузного плексусу, в медузи на краю дзвона міститься подвійне нервове кільце (внутрішнє і зовнішнє), яке складається з нервових клітин та їх відростків. Нервове кільце іннервує м'язові волокна паруса, а також органи чуття, розташовані поблизу.

Клас сцифоїдні, або сцифомедузи (*Scyphozoa*)

Нервова система у сцифоїдних медуз дещо складніша, ніж у гідроїдних. Крім дифузного плексусу, в їх епідермі та гастродермі є два нервових кільця по краю дзвона: одне – зовнішнє, друге – внутрішнє, і крайові ганглії, що є скупченням нервових клітин біля органів чуття – ропаліїв

Клас коралові поліпи (*Anthozoa*)

Нервова система коралових поліпів, як і гідроїдних має вигляд дифузного плексуса, який проводить збудження у всіх напрямках; поширення збудження супроводжується хвилею м'язових скорочень.

Тип реброплави (*Ctenophora*)

Клас реброплави (*Ctenophora*)

У представників цього класу нервова система має вигляд плетива, з невеликими скупченнями нервових клітин навколо рота, уздовж гребних пластинок. Найбільше нервових клітин міститься на аморальному полюсі, де є своєрідний орган чуття – аморальний орган, під ним міститься згущення нервового плетива.

Тип плоскі черви (*Plathelminthes*)

У плоских червів нервова система має різну будову, але у більшості представників вона ортогонального типу – від мозкового ганглію, що розташований на передньому кінці тіла, відходять поздовжні стовбури, що з'єднуються між собою кільцевими перемичками – комісурами. Кількість поздовжніх і кільцевих нервових стовбурів варіює. У більшості плоских червів нервова система розташована не під шкірним епітелієм, а занурена вглиб тіла.

Клас війчасті черви (*Turbellaria*)

Нервова система турбеллярій характеризується різноманітністю будови. У безмешкових (ряд *Acoelida*) вона зберігає дифузну будову, але й у них дифузний плексус на передньому кінці зв'язаний із зануреним у паренхіму мозковим ганглієм, що утворився зі скупченням нервових клітин навколо органа рівноваги – статоциста. Такий мозковий ганглій, пов'язаний зі статоцистом, називається ендонним. У більшості турбеллярій спостерігається концентрація нервової системи – нервові клітини збираються переважно в кілька пар поздовжніх стовбурів, з'єднаних численними поперечними перетинками (комісурами). Утворюється більш-менш правильна нервова решітка – ортогон, пов'язана на передньому кінці з ендонним мозком. У більшості видів нервова система занурюється під покриви, в товщі епітелію залишаються лише чутливі нервові клітини. У деяких турбеллярій ендонний мозок не розвивається, замість нього утворюється так званий ортогонний мозок із розширених передніх кінців стовбурів ортогон та потовщеної передньої кільцевої комісури.

Мозковий ганглій турбеллярій стає інтегруючим центром нервової системи, який координує роботу усієї нервової системи, обробляє інформацію від рецепторів і здійснює взаємодію між організмом і зовнішнім середовищем.

Клас трематооди (*Tramatoa*), або дигенетичні присисні (*Digenea*)

Нервова система трематод – типовий ортогон. Вона складається з ортогонного мозку, від якого вперед відходять нервові стовбури,

що іннервують ротовий присосок і розгалужуючись, заходять у зовнішній цитоплазматичний шар тегументу переднього кінця тіла. Назад від мозку напрямлені два вентральні (най товщі) стовбури, два дорзальні та два латеральні. Всі поздовжні стовбури з'єднані між собою поперечними комісурами, що мають вигляд кілець або на півкілець. Більшість їх розташована в передній частині тіла.

Клас моногенетичні присисні (*Monogenoidea*)

Нервова система моногенетичних присисних вже має всі ознаки ортогон.

Клас стьожкові черви (*Cestoda*)

Нервова система цестод належить до ортогонального типу.

Тип первиннопорожнинні (*Nemathelminthes*)

Нервова система представлена навкологлотковим нервовим кільцем, від якого відходить різна кількість поздовжніх стовбурів. Справжніх нервових гангліїв у них немає.

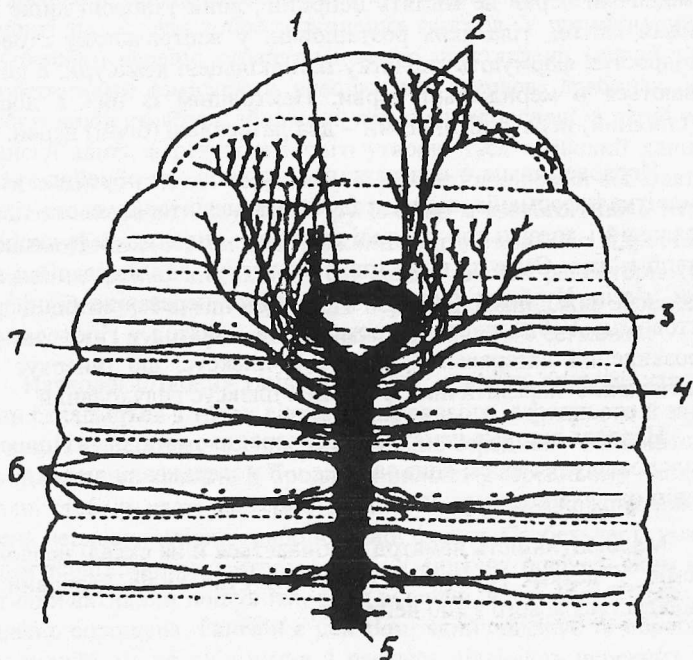
Клас черево війчасті, або гастротрихи (*Gastrotricha*)

Нервова система гастротрихи складається з навкологлоткового нервового кільця, від якого беруть початок два бічних стовбури, що тягнуться вздовж всього тіла по краях черевної сторони. До складу нервового кільця входять переважно нервові волокна клітин, тіла яких утворюють рихлу масу попереду і позаду нервового кільця. Отже, справжніх гангліїв, що мають певну структуру та власну оболонку, у гастротрихи немає. До складу нервових стовбурів входять нервові волокна та окремі нейрони.

Клас нематоди (*Nematoda*)

У нематод нерви не підходять до м'язів, м'язові клітини своїми іннерваційними відростками тягнуться до нервів. Таким чином, ме-

ускулатура нематод частково виконує функцію проведення збудження за допомогою системи іннерваційних відростків.



Мал. 1. Нервова система *Lumbricus Terrestris*:

1 – надглотковий ганглії; 2 – нерви простомія і I сегмента; 3 – навкологлотка конектива; 4 – сегментарні ганглії; 5 – черевний нервовий ланцюжок; 6 – сегментарні нерви; 7 – підглотковий ганглії

Нервова система нематод складається з навкологлоткового кільця та 8-12 меридіальних нервів, серед яких найбільш розвинений черевний нервовий стовбур. Особливістю будови нервової системи нематод, як і гастротрихи, є відсутність в них справжніх гангліїв.

Навкологлоткове нервове кільце складається з нервових волокон – відростків клітин, тіла яких розташовані навколо кільця. Найбільш розвинений вентральний (черевний) стовбур за походженням є парним. Перед статевим і анальним отворами він роздвоюється, а

позаду цих отворів знову зливається. Вентральний стовбур складається з великої кількості нервових клітин і нервових волокон. Інші медіальні нерви не містять нейронів, вони утворені лише відростками клітин, тіла яких розташовані у вентральному стовбурі. Ці відростки формують спочатку напівкільцеві комісури, а потім зливаються в меридіальні нерви. Найтовщим із них є дорзальний (спинний) нерв, найтоншими – два латеральні (бічні) нерви.

Нервове кільце є центральним органом, де обробляється різноманітна інформація, що надходить від рецепторів усього тіла. Вентральний і дорзальний нервові стовбури виконують функцію іннервації м'язів. Саме до цих стовбурів тягнуться іннерваційні відростки м'язів. Чутливу функцію виконують переважно бічні нервові стовбури. У більшості вільноживучих нематод у гіподермі є добре розвинений латеральний нервовий плексус, що іннервує чутливі щетинки. У паразитичних форм цей плексус редукований.

Нервова система нематод безпосередньо зв'язана з гіподермою: у вільноживучих форм вона залягає в її поверхневих шарах, у паразитичних – в гіподермальних валиках.

Малоклітинність нематод відбивається й на складі нервової системи. У деяких ґрунтових вільноживучих видів нервовий апарат складається всього з 200 нейронів.

Тип кільчасті черви (*Annelida*)

Нервова система складається з головного мозку – парного надглоткового ганглію, що з'єднується кільцевими стовбурами з тулубним мозком. Останній складається з пари більш-менш зближених або злитих разом черевних стовбурів з парними гангліями в кожному сегменті й зветься черевним нервовим ланцюжком.

Клас багатощетинкові (*Polychaeta*)

Нервова система складається з головного мозку – парного надглоткового ганглію, від якого відходять надглоткові конективи, що огинають глотку і з'єднуються під нею з парою черевних стовбурів, які тягнуться вздовж усього тіла. У деяких полі хет (*Polygordius*, *Protodrilus*) на черевних стовбурах немає гангліїв, уз-

довж стовбурів розташовані нервові клітини, в інших (*Aelosoma*) – відособлені ганглії ледь помітні, в більшості поліхет у кожному сегменті тіла є пара добре розвинених гангліїв. У примітивних форм (*Aelosoma*) червні стовбури широко розставлені, ганглії з'єднані поперечними комісурами, утворюється «нервова драбина». У більшості видів стовбури зближені, комісури вкорочені, а парні червні ганглії злиті, в результаті чого утворюється нервовий ланцюжок. Від кожного ганглія червного нервового ланцюжка відходять нерви, що іннервують мускулатуру шкірно-м'язового мішка і параподій відповідного сегмента. Кожний ганглії приймає відростки чутливих нейронів, що входять до складу різних рецепторів (наприклад, дотику). Ганглії червного нервового ланцюжка забезпечують чутливість і рухові реакції в межах відповідного сегмента.

Навкологлотковий ганглії поліхет – досить складне утворення. Він складається з трьох відділів: переднього, середнього й заднього мозку. Передній мозок іннервує пальпи, середній – очі й антени, задній – нюхальні ямки. У бродячих поліхет у середньому мозку є так звані стебельчасті або грибоподібні тіла – пара компактних скупчень нервових клітин грибоподібної форми. Стебельчасті тіла є вищим асоціативним центром мозку. У сидячих поліхет, яким не властивий активний пошук їжі, вони відсутні, й загальна будова мозку значно спрощена. Ганглії є центром, який одержує та обробляє інформацію від органів чуття й регулює діяльність червних нервових стовбурів, координуючи та об'єднуючи роботу сегментарних гангліїв.

Клас малошетенкові (*Oligochaeta*)

Нервова система має типову для кольчаків будову і складаються з парного надглоткового ганглію, навкологлоткових конектив та червного нервового ланцюжка. Лише у деяких видів червні стовбури широко розставлені, а ганглії з'єднані довгими комісурами (наприклад, в *Aelosoma*).

Клас п'явки (*Hirudinea*)

Нервова система типу червного нервового ланцюжка. У п'явок спостерігається часткове злиття гангліїв. Так підглотковий вузол

складається з чотирьох пар злившихся гангліїв, а останній нервовий вузол з сіми пар.

Тип членистоногі (*Arthropoda*)

Нервова система членистоногих побудована так само, як і в кільчаків, і складається з надглоткового ганглію, або головного мозку, навкологлоткових конективів і червеного нервового ланцюжка. Будова надглоткового ганглія дуже складна. Він має три відділи: передній (протоцеребрум), середній (дейтоцеребрум) та задній мозок (тритоцеребрум). Найскладнішу будову має протоцеребрум. Головний мозок обробляє інформацію, що надходить до нього від органів чуття, і керує поведінкою тварини. У червоному нервовому ланцюжку часто спостерігається концентрація гангліїв і утворення більш складних гангліїв. У деяких випадках усі ганглії зливаються в єдиний синганглій, як у краба або кімнатної мухи.

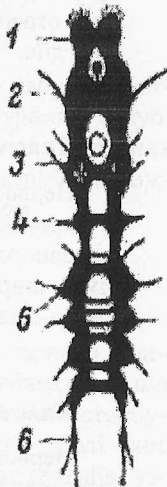
Підтип зябродишні (*Branchiata*), або ракоподібні (*Crustacea*)

Нервова система ракоподібних – це парний надглотковий ганглій, або головний мозок, навкологлоткові конективи та пара червоних нервових стовбурів із парними гангліями в кожному сегменті

Мал. 2. Схема нервової системи представників підкласів *Branchiopoda*, *Ostracoda*, *Cladocera* (з Giesbrecht):

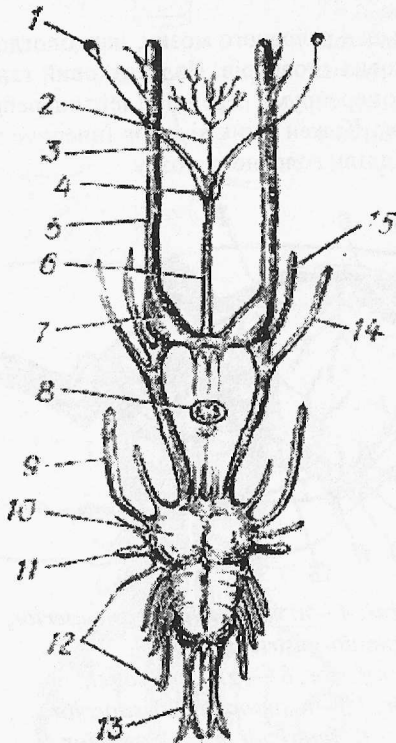
- 1 – оптична лопасть, 2 – нерв першої пари антен,
- 3 – нерви другої пари антен,
- 4 – ганглій мандибул, ганглій першої пари грудних ніжок,
- 6 – ганглій п'ятої пари грудних ніжок

Надглотковий ганглій складається з переднього мозку, або протоцеребрум, який іннервує очі, середнього – дейтоцеребрума, від якого відходять нер-



ви до антену, та заднього – тритоцеребрума. Нерви до антен II відходять від тритоцеребрума або навкологлоткових конектив. Найпримітивнішу нервову систему мають зяброногі та цефалокариди. У них черевні стовбури широко розставлені, а парні ганглії сполучаються довгими подвійними поперечними комісурами. У більшості ракоподібних обидва ганглії одного сегмента зближені, поперечна комісура між ними не помітна, хоча конективи часто залишаються розділеними. У багатьох ракоподібних відбувається повне злиття не тільки парних гангліїв, а й конектив у один непарний нервовий ланцюжок.

Крім того, відповідно до злиття окремих сегментів тіла спостерігається вкорочення черевного нервового ланцюжка і злиття гангліїв сусідніх сегментів. Так, у річкового рака ганглії, що іннервують щелепи та ногощелепи, утворюють великий підглотковий вузол, а у крабів взагалі всі черевні ганглії зливаються в один.



Мал. 3. Нервова система *Balanus tintinnabulum* (за Broch по Grubel):

1 – око, 2 – нерв шлунку, 3 – оптичний нерв, 4 – protocerebrum, 5 – нерви підшви, 6 – нерв, що з'єднує proto- і deutocerebrura, 7 – deutocerebrum, 8 – стравохід, 9 – нерв м'яза аддуктора; 11 – нерв першої пари грудних кінцівок, 12 – нерви другої – шостої пар грудних кінцівок, 13 – нерв пеніса, 14, 15 – нерви мантиї

Ганглії черевного нервового ланцюжка або драбини іннервують органи відповідного сегмента (рецептори, м'язи кінцівок), при їх злитті залишаються нерви, які тягнуться від складного ганглія до відповідного сегмента. До ганглії нервової системи, поряд із нервовими, входять групи нейросекреторних клітин, розташованих у протоцеребрум, тритоцеребрум та в гангліях черевного нервового ланцюжка.

Клас зяброногі ракоподібні (*Branchiopoda*)

Нервова система – у вигляді драбини, з широко розставленими червними стовбурами.

Клас вищі раки (*Malacostraca*)

Нервова система складається з головного мозку, навкологлоткових конективів і червних нервових стовбурів. Надглотковий ганглій поділяється на передній (протоцеребрум), середній (дейтоцеребрум) і задній (тритоцеребрум) мозок. Кожен з цих відділів іннервує тільки особливі (ім притаманні) відділи головного мозку.

Мал. 4. *Astacus astacus*. Симпатична нервова система шлунку (за Орловим):

1 – *nervus ventriculis lateralis*,
2 – *n. ventriculis dorsalis*,

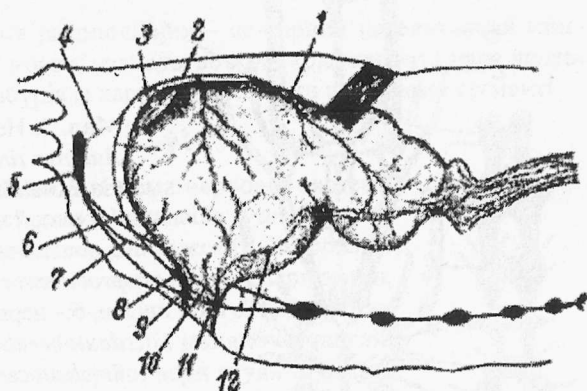
3 – *ganglion ventriculi superius*, 4 – *n. ventriculi impar superior*,

5 – мозг, 6 – *n. stomato-gastricus inferior*,

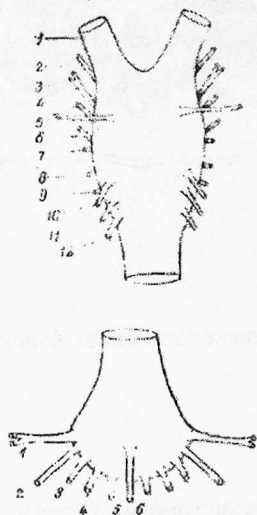
7 – *n. ventriculi impar inferior*, 8 – *g. oesophagei*,

9 – *n. oesophageus inferior*, 10 – *n. oesophageus superior*,

11 – *g. commissurae*, 12 – *n. ventriculi impar posterior*

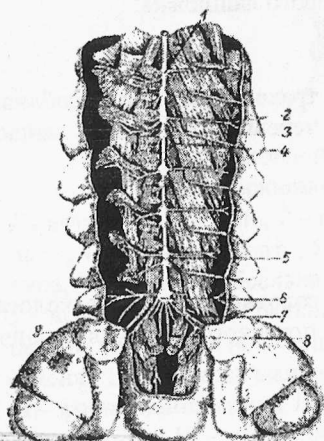


У десятиногих черевний нервовий ланцюжок має тенденцію до олігомеризації (укорочення та злиття гангліїв) перш за все у «короткохвостих» форм, що мають укорочене черевце. У десятиногих вегетативна нервова система впливає та іннервує: внутрішні органи, травну систему, дихальну систему, видільну систему, кровоносну систему та обмін речовин.



Мал. 5. *Astacus astacus*. Підглотковий ганглії з нервами (за Keim):

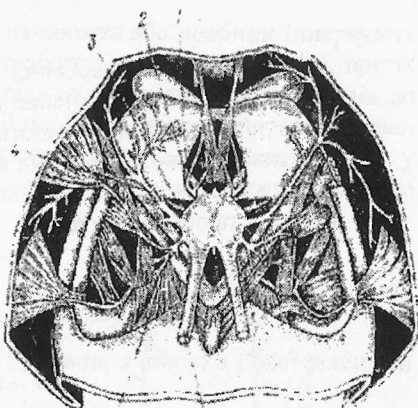
1 – біляглоткові конективи, 2 – *nervus glandulae viridis*, 3 – *n. mandibularis intermedius*, 4 – *n. maxillaris anterior*, 5 – *n. superior primus*, 6 – *n. maxillaris posterior*, 7 – *n. pedis maxillaris primus*, 8 – *n. pedis maxillaris secundum*, 9 – *n. pedis maxillares tertius*, 10 – *n. superior secundus*, 11 – *n. superior tertius*, 12 – *n. superior quartus*



Мал. 6. *Astacus astacus*. Брюшко, яке вскрите з брюшної сторони, є брюшний нервовий ланцюжок та м'язи (за Keim):

1 – перший ганглії брюшка, 2 – *nervus pedis spurii*, 3 – *n. dorso-lateralis*, 4 – *n. ventralis*, 5 – п'ятий ганглії брюшковий, 6 – *ganglion postabdominale*, 7 – *n. telsonis dorsalis*, 8 – *n. ani*, 9 – *n. telsonis ventralis*

Мал. 7. *Astacus astacus*.
 Надглотковий ганглії з нервами (за Keim):
 1 – *nervus opticus*, 2 – *n. oculomotorius*, 3 – *n. antennalis primus*, 4 – *n. tegumentarius*,
 5 – *n. antennalis secundus*,
 6 – Біляглоткові конективи



Підтип трахейнодишні (*Tracheata*)

Нервова система: головний мозок, навкологлоткові конективи, підглотковий ганглії та черевний нерв.

Клас губоногі (*Chilopoda*)

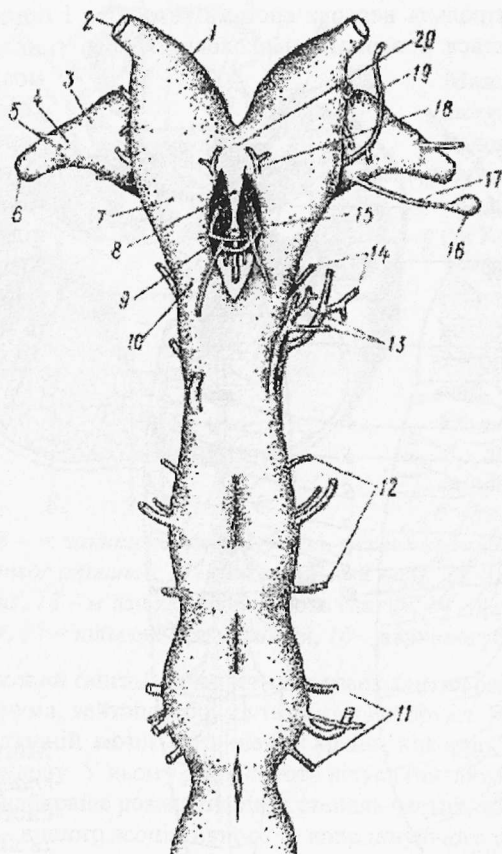
Нервова система має типову для членистоногих будову: вона складається з головного мозку, навкологлоткових комісур, підглоткового ганглію та черевного нервового ланцюжка.

Клас двопарноногі (*Diplopoda*)

Нервова система типова для трахейнодишних. Особливість її будови – подвоєні нервові ганглії черевного нервового ланцюжка в усіх сегментах, починаючи з V.

Клас симфізи (*Symphyla*)

Нервова система складається з головного мозку, навкологлоткових комісур, головного ганглію і черевного нервового ланцюжка, який завжди має 12 гангліїв.



Мал. 8. Головной мозг *Lithobius forficatus*.

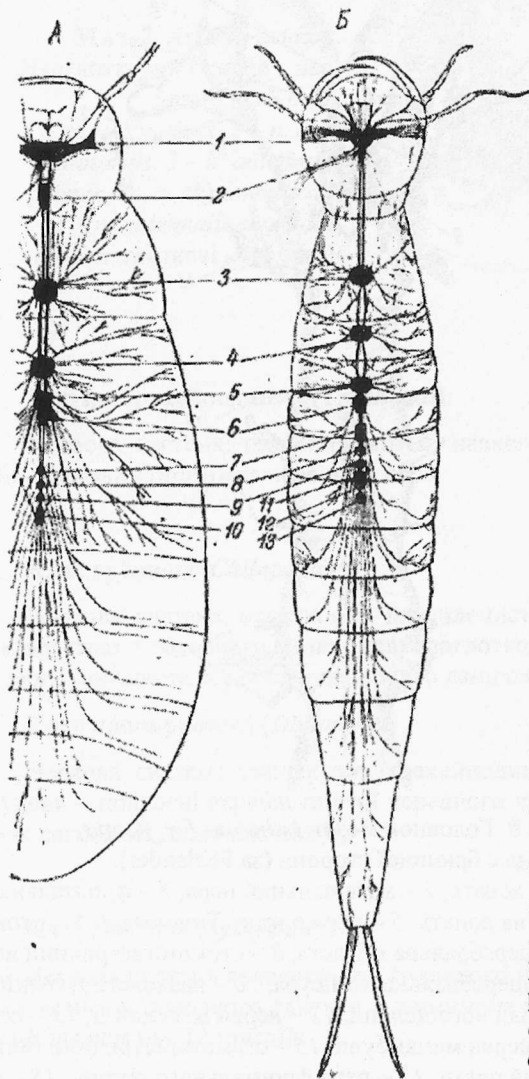
Вид с брюшной стороны (за Fahlander):

1 – антеніальна лопать, 2 – антеніальний нерв, 3 – фронтальна лопать, 4 – оптична лопать, 5 – нерв органу Темешварі, 6 – оковий нерв, 7 – тритоцеребральна область, 8 – стоматогастричний нерв, 9 – вільна тритоцеребральна комісура, 10 – навкологлотковий конектив, 11 – нерви ногощелепи, 12 – нерви максилі II, 13 – нерви максилі I, 14 – нерви мандибули, 15 – стоматогастричний ганглії, 16 – фронтальний орган, 17 – нерв фронтального органу, 18 – нерв верхньої губи, 19 – рухальний антеніальний нерв, 20 – стоматогастричний місток

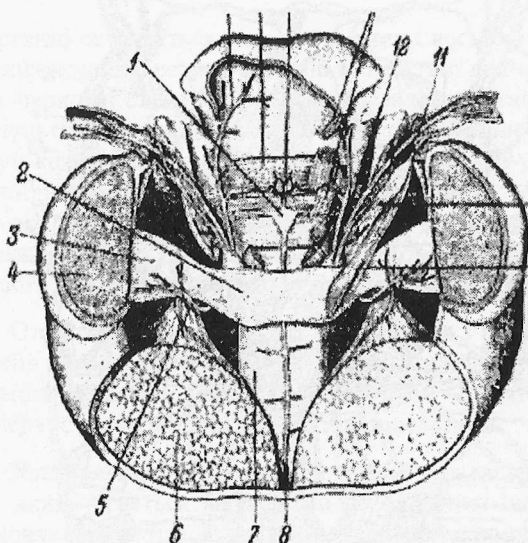
Клас комахи (*Insecta*)

Центральна нервова система комах, як і інших членистоногих, складається з парного навкологлоткового ганглія, або головного

мозку, навкологлоткових конектив та червеного нервового ланцюжка. Перший ганглій ланцюжка – підглотковий – лежить разом із надглотковим у голові, решта – в тулубі.



Мал. 9. *Dytiscus rnarginalis*. Нервова система жука (А) та личинки (Б) (за Blanchard):
1 – надглотковий ганглій, 2 – підглотковий ганглій, 3-5 – передньо-, середньо- та задньогрудний ганглій, 6-13 – перший – восьмий брюшні ганглії.



Мал. 10. *Dytiscus marginalis*.

Голова яка отпрепарована з спинної сторони

9 (за Korschelt):

1 – фронтальний ганглії, 2 – надглотковий ганглії, 3 – оптичний ганглії, 4 – око, 5 – *n. tegumentalis*, 6 – *m. flexor mandibulae*, 7 – глотка,

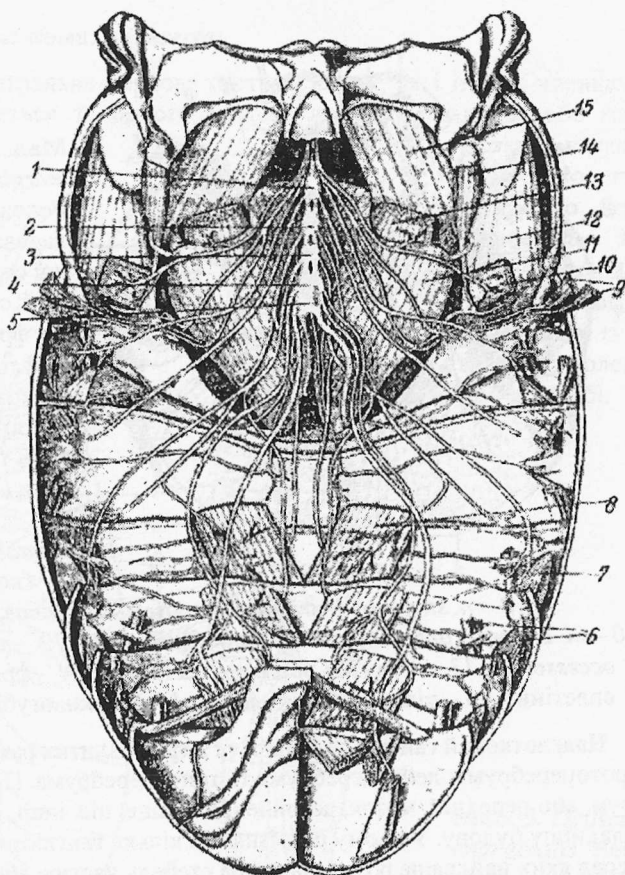
8 – *n. stomatogastricus*, 9 – *m. flexor antennae*,

10 – *m. extensor antennae*, 11 – антеніальний нерв, 12 – *n. antennalis accessorius*, 13 – м'язи які поширюють глотку, 14 – фронтальне сплетіння, 15 – кільцеві м'язи глотки, 16 – верхньогубний нерв

Надглотковий ганглії складається з трьох злитих разом гангліїв протоцеребрума, дейтоцеребрума та тритоцеребрума. Протоцеребрум, або передній мозок, розвинений краще, ніж інші, й має найскладнішу будову. У ньому розрізняють кілька гангліозних центрів, серед яких найкраще розвинена пара стебельчастих, або грибоподібних, тіл – вищого асоціативного та координуючого центру нервової системи. Вони досягають найвищого розвитку в комах зі складними формами поведінки, особливо в перетинчастокрилих.

Крім того, в протоцеребрум міститься пара великих зорових часток, які іннервують складні очі. Дейтоцеребрум – середній мозок – містить парні нюхові центри, він іннервує антени. Тритоцеребрум – задній мозок іннервує верхню губу. З ним пов'язана вегетативна (симпатична) нервова система.

Підглотковий ганглії іннервує ротові органи та слинні залози. Черевний нервовий ланцюжок у примітивніших комах (прямокрилі,



Мал. 11. *Drosophila marginalis*.

Нижня поверхня задньогрудей та брюшка (за Korschelt):

- 1-5 – другий – шостий брюшні ганглії, 6 – *m. transversales abdominis*
 7 – *m. ventrales abdominis externi*, 8 – *m. ventrales abdominis interni*,
 9 – *m. conjungens coxoabdominis*, 10 – *m. coxolateralis metathoracis*,
 11 – *m. extensor throchantens metathoracis posterior*, 12 – *m. extensor*
alae posterioracms, 15 – *m. Sin medius*, 14 – *m. coxodorsalis metathoracis*, 16 – *m. lateralis metathoracismedius*

таргани) складається з трьох грудних і восьми черевних гангліїв. В інших комах черевних гангліїв менше, що пов'язано з концентрацією нервової системи. Скорочення кількості гангліїв досягається в результаті об'єднання як черевних, так і грудних гангліїв, і у вищих груп комах приводить до злиття всіх гангліїв у два-три або навіть один великий ганглії, наприклад у вищих мух та жуків. Крім центральної, у комах добре розвинена вегетативна нервова система. Вона складається з трьох відділів: стоматогастричного (рото шлункового), вентрального, або черевного, та каудального (хвостового).

Стоматогастричний відділ складається з кількох самостійних гангліїв і нервів (фронтальний, потиличний, шлунковий ганглії, поворотний нерв), але має зв'язки з мозком. Стоматогастрична система іннервує серце й передню частину кишечника.

Вентральний, або черевний, відділ складається з непарного нерва, який тягнеться паралельно до черевного нервового ланцюжка вздовж усього тіла; його вищим центром є тритоцеребрум. Вентральний нерв іннервує дихальця, трахеї, жирове тіло; разом із гангліями центральної нервової системи він посиляє нерви до м'язів, справляючи на них регулювальний вплив. Після його руйнування спостерігається швидке втомлення крилових м'язів.

В останньому черевному ганглії непарний нерв розпадається на дві гілки, які іннервують задню кишку й статеві органи, що його частину називають каудальним відділом. Усі ганглії центральної нервової системи мають у своєму складі нейросекреторні клітини. Найбільше їх у протоцеребрум.

Підтип хеліцерові (*Chelicerata*)

Головний мозок хеліцерових, на відміну від інших членистоногих, складається з прото- та тритоцеребрума; дейтоцеребрум, від якого іннервують ся антени (наприклад у комах) відсутній.

Клас павукоподібні (*Arachnida*)

Для багатьох павукоподібних характерний високий ступінь концентрації нервової системи, який прямо залежить від скорочення довжини їхнього тіла та злиття сегментів і тагм. Головний мозок

складається з двох відділів: переднього – протоцеребрум, що іннервує очі, та заднього – тритоцеребрума, який посиляє нерви до першої пари кінцівок (хеліцер). Концентрована нервова система у скорпіонів. Вона складається з надглоткового й підглоткового гангліїв, що з'єднані короткими товстими конективами, та довгого черевно-го ланцюжка з сімома гангліями. Підглотковий ганглій іннервує 2-6 пар кінцівок. У павуків, сольпуг та деяких інших груп підглотковий ганглій і ганглії черевно-го ланцюжка зливаються в єдине гангліозне тіло (синганглій), розміщене навколо стравоходу.

Тип молюски, або м'якуни (*Mollusca*)

Нервова система досягає різного ступеня складності в різних в різних класах молюсків. У хітонів, соленогастрів та моноплакофор вона майже не гангліонізована і складається з навкологлоткового кільця і пов'язаних з ним двох пар стовбурів, з'єднаних між собою поперечними комісурами. У більшості молюсків на стовбурах у результаті концентрації нервових клітин утворюється кілька пар гангліїв, зв'язаних між собою комісурами та конективами. Такий тип нервової системи називається розкидано-вузловим. Подальша концентрація гангліїв призводить до того, що більша їх частина зосереджується в голові, утворюючи складний мозок. Поряд із центральною нервовою системою в усіх молюсків є периферійне дифузне шкірне плетиво, яке нагадує нервовий плексус кишковопорожнинних. Воно складається з нервових клітин всіх типів і здатне до самостійних рефлексів. Складне плетиво є й у внутрішніх органах молюсків; із центральною нервовою системою воно зв'язане через букальні та вісцеральні ганглії.

Клас двостулкові (*Bivalvia*)

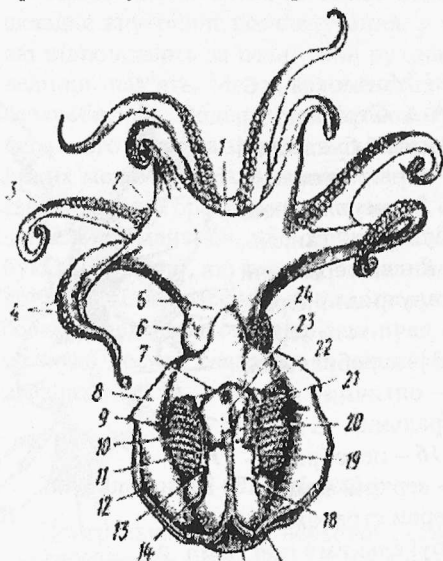
Нервова система двостулкових розкидано-вузлового типу, вона складається з трьох пар нервових гангліїв: головних (церебральних); ножних (педальних) і тулубних (вісцеропарієтальних), з'єднаних між собою комісурами й конективами. Головний ганглій іннервує ротові лопаті, передню частину мантиї, м'язи замикачі. Педальний – ногу, тулубний ганглій – задні м'язи замикачі, зябра, задню частину мантиї, осфрадії.

Клас червоногі (*Gastropoda*)

Нервова система в різних груп червоногих має різну будову. У нижчих форм гангліїв або немає, або вони слабо виражені, і нервова система складається зі стовбурів, на яких рівномірно розташовані нервові клітини, чим нагадує нервову систему хітонів. У більшості червоногих замість стовбурів утворюються парні ганглії. Такий тип нервової системи називається розкидано-вузловим.

Клас головоногі (*Cephalopoda*)

Нервова система головоногих розвинена по-різному: від дуже примітивної в *Nautiloidea* до найскладнішої і найдосконалішої серед усіх безхребетних у *Coleoidea*. У наутилуса центральна нервова система складається з трьох коротких нервових дуг – нервових тяжів, які суцільно вкриті нервовими клітинами і не мають диференційованих гангліїв. Усі вони лежать у голові навколо стравоходу. Церебральна дуга огинає стравохід зі спинної сторони, педалярна та з'єднана з нею плевровісцеральна – з червової. Від цих дуг відходять нерви.



Мал. 12. *Octopus dofleini*. Вскрита мантийна порожнина (за А.В. Івановим та А.А. Стрілковим):

1 – ділянка між руками, 2 – шупальцева перетинка, 3 – рука, 4 – присоски, 5 – передній отвір воронки, 6 – голова, 7 – анус, 8 – мантия, 9 – складка зябри, 10 – зябра, 11 – нирковий отвір, 12 – розріз через мантию, 13 – видільний орган. 14 – зяберне серце, 15 – серединна спайка мантиї,

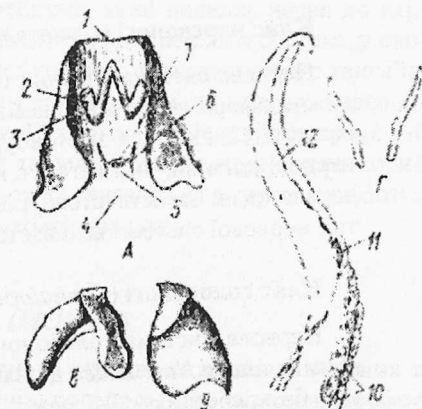
16 – задня частина тулуба, 17 – внутрішній мішок, 18 – область нирки, 19 – зяберна артерія, 20 – статевий сосочок, 21 – чоловічий статевий отвір, 22 – ретрактор воронки, 23 – пряма кишка, 24 – воронка

Мал. 13. *Octopus dofleini*. А – воронка;
 Б – статеве щупальце;
 В – щелепа, нижня (зліва)
 та верхня (справа);
 Г – рудименти внутрішньої черепашки

(А, Б – за Н.Н. Кондаковим,
 В – за А.В. Івановим
 та А. А. Стрелковим,
 Г – за І.І. Акімушкіним):

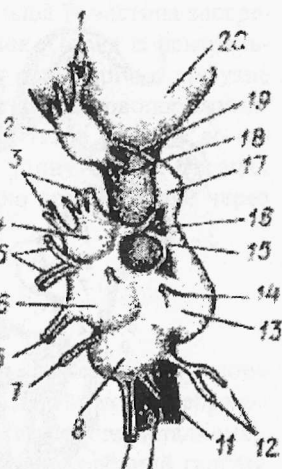
1 – передній край воронки,
 2 – орган Веріля,
 3 – брюшна медіальна воронка,
 4 – задній отвір воронки,
 5 – анальна папілла, 6 – бокова анальна лопать, 7 – анус,

8 – верхня щелепа, 9 – нижня щелепа, 10 – присоски,
 11 – *calamus*, 12 – жолобок



Мал. 14. *Octopus dofleini*. Мозок. (за А.В. Івановим та А.А. Стрелковим):

1 – глоткові нерви, 2 – нижній букальний ганглії, 3 – нерви щупалець,
 4 – брахіальний ганглії, 5 – нерви воронки, 6 – інфундибулярний ганглії,
 7 – задній нерв воронки, 8 – вісцеральний ганглії, 9 – внутрішні нерви,
 10 – стравохід, 11 – печінкові нерви,
 12 – мантийні нерви, 13 – церебральний ганглії, 14 – оптичний нерв,
 15 – конектив між церебральним та верхнім букальним ганглієм, 16 – церебробрахіальний конектив, 17 – верхній букальний ганглії, 18 – нерви стравоходу,
 19 – конектив між букальними гангліями, 20 – глотка



На відміну від наупліуса, центральна нервова система вищих головоногих досягає високої складності будови. Вона дуже концентрована. Церебральні, плевральні, педальні, вісцеральні та парієнтальні ганглії тісно згруповані навколо стравоходу й оточені хрящовою головною капсулою.

Над стравоходом лежить пара церебральних гангліїв, від яких відходять дуже товсті короткі зорові нерви, що відразу ж розширюються, утворюючи величезні оптичні ганглії. Спереду від церебральних гангліїв розташований невеликий букальний ганглії, зв'язаний з церебральними конективами.

Він іннервує органи глотки та слинні залози. Під стравоходом міститься педальні, плевральні, парієнтальні та вісцеральні ганглії. Кожен педальний ганглії чітко поділяється на два нервові вузли: брахіальний, або ганглії щупалець, та інфундибулярний, або ганглії лійки.

Мозок головоногих, особливо його над стравохідна частина, має складне внутрішнє розчленування, у ньому виділяють окремі зони, які відповідають за певні типи рухових реакцій, складні форми поведінки, пам'ять. Мозок головоногих за об'ємом найбільший серед безхребетних. Водночас у головоногих за рахунок периферійного нервового плетива з'являються нові, додаткові ганглії, яких немає в інших молюсків. Найбільшими з них є : ганглії щупалець, які залягають уздовж брахіальних нервових стовбурів при основі кожного щупальця; мантийні, або зірчасті, ганглії, що іннервують мантию; букальні ганглії, які іннервують слинні залози та глотку. Крім того, дрібні ганглії розсіяні в товщі мускулатури рук та при основі присосків. Завдяки цьому відрізані руки головоногих зберігають здатність до досить складних та специфічних реакцій на зовнішні подразники.

Тип плечоногі (*Brachiopoda*)

Центральна частина нервової системи складається з невеликого парного ганглію, що лежить над стравоходом і тонкими конективами з'єднується з дещо більшим ганглієм, що міститься під стравоходом. Від верхнього ганглія іннервують ся руки, від нижнього решта органів тіла.

Тип погонофори (*Pogonophora*)

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

Вториннороті (*Deuterostomia*)

Тип голкошкірі (*Echinodermata*)

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

Кожен із відділів складається з нервового кільця та радіальних нервових тяжів, число яких відповідає числу радіальних амбулакральних каналів. У всіх голкошкірих найкраще розвинена ектоневральна нервова система, що розташована найбільш поверхнево на оральній стороні тіла. У найпростішому випадку вона має вигляд дифузного підшкірного плетива зі згущеннями нервових клітин та їх відростків у вигляді кільцевого та радіальних тяжів. У глибині тіла розташована друга, гіпоневральна, система, що також представлена майже у всіх голкошкірих (за винятком морських їжаків, у яких вона значно редукована або її зовсім немає). Апікальна система редукована або зовсім відсутня. Основна функція ектоневральної нервової системи – чутлива, двох інших – локомоторна (регуляція рухів). Особливістю розвитку нервової системи голкошкірих є утворення клітин за рахунок екто-, мезо-, та ентодермального епітелію. Ектоневральна нервова система має ектодермальне походження, гіпоневральна та апікальна – мезодермальне; крім того, нервове плетиво, що є в стінках кишечника – ентодермальне.

Клас морські лілеї (*Crinoidea*)

Нервова система морських лілей характеризується сильним розвитком її апікальної частини, яка складається зі скупчення нервових клітин (центральної нервової капсули), що містяться всередині

п'ятикамерного органа, та п'яти радіальних нервів, що пронизують всі членики рук.

Ця система керує життєво важливими рухами рук лілій.

Ектоневральна частина нервової системи складається з навкологлоткового кільцевого та п'ятьох радіальних нервових тяжів, що йдуть вздовж амбулакральних борозенок рук. Таку саму будову має гіпонеуральна нервова система, що розташована глибше ектоневральної. Розвинені ці системи слабше, ніж апікальна. Існує думка, що з ними пов'язані лише чутливі клітини, які у великій кількості містяться в шкірному епітелії та є хемо- та фоторецепторами.

Клас голотурії (*Holothuroidea*)

Нервова система голотурій заглиблена під шкіру. Ектоневральна нервова система складається з кільця, що розташоване всередині вапнякового навкологлоткового кільця і знаходиться під його захистом, та п'ятьох товстих радіальних нервових тяжів. Останні йдуть паралельно радіальним амбулакральним каналам та гіпонеуральним нервовим тяжам, майже зливаючись з ними.

Кільцевої частини гіпонеуральної системи та повністю апікальної нервової системи в голотурій немає.

Від навкологлоткового ектоневрального нервового кільця відходять бічні нервові волокна до кожного щупальця, що оточує ротовий отвір, ротової мембрани та глотки (мал. 15, 16). Від радіальних тяжів іннервують ся всі амбулакральні ніжки, а також численні чутливі клітини шкіри, найбільші скупчення яких припадають на передній та задній кінці тіла. З радіальними нервами пов'язані також органи рівноваги, то цисти, які є в деяких глибоководних форм. Вони мають форму міхурця, всередині якого плавають дрібні отоліти. У небагатьох голотурій біля основи щупалець є світлочутливі клітини, за допомогою яких тварина визначає ступінь освітленості.

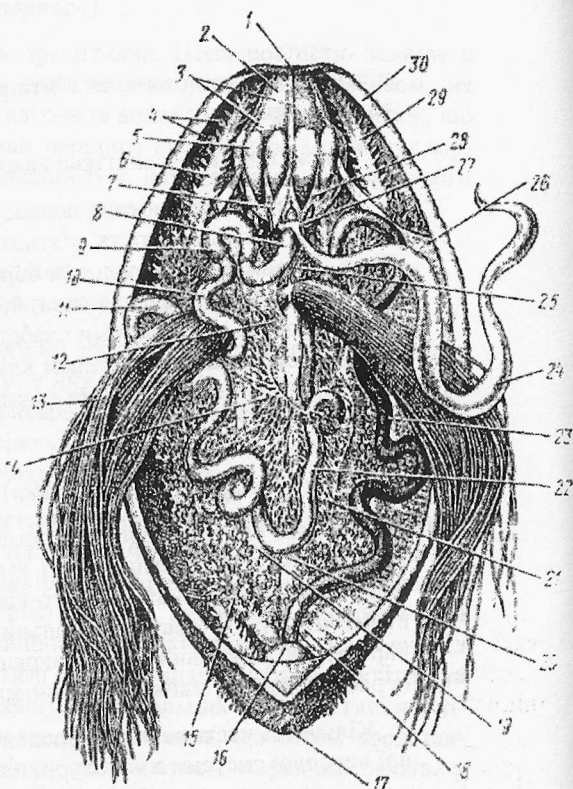
Клас морські їжаки (*Echinoidea*)

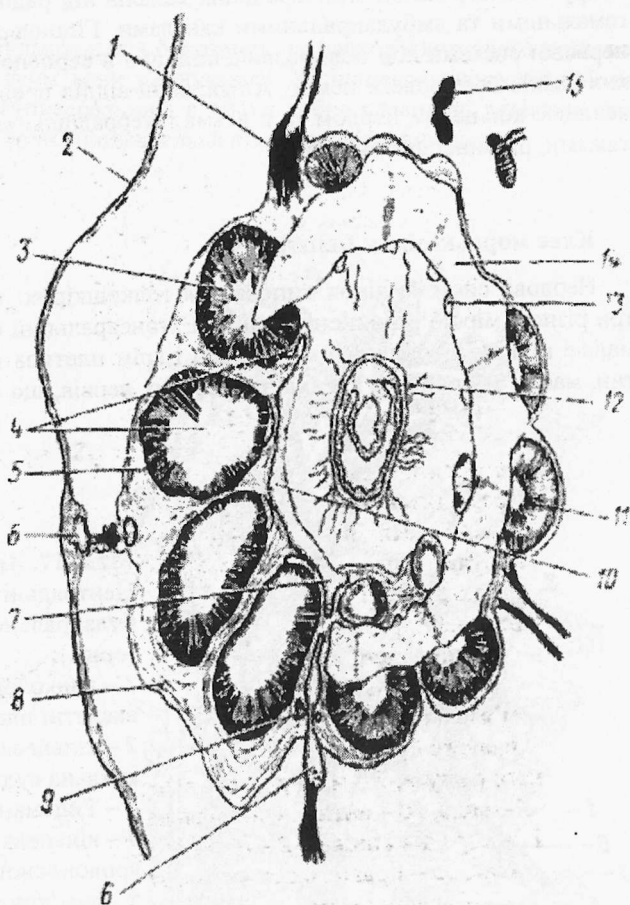
У нервовій системі морських їжаків найкраще розвинений її ектоневральний відділ, його оральне кільце розташоване паралельно амбулакральному кільцевому каналу на аристотелевому ліхтарі. Від нього відходять п'ять радіальних нервів, які занурені глибоко під

Мал. 15. *Cucumaria frondosa*.

Вскрита голотурія *in vivo* розріз справа від середнього брюшного радіуса (ориг.):

1 – отвір в порожнину, куди втянуті щупальця, 2 – стінка тела яка обмежує порожнину, 3 – продольні м'язи-протрактори переднього кінця тіла, 4 – ампули амбулакральних ніжок, 5 – ампули навколоротових щупалець, 6 – продольні м'язові стрічки правого брюшного радіуса, 7 – м'яз-ретрактор переднього кінця тіла, 8 – стравохід, 9 – воло, 10 – антимезентеріальна кровоносна судина кишечника, 11 – середня кишка, 12 – її мезентерій, 13 – гонади, 14 – «чудова сітка», 15 – права водна легеня, 16 – клоака, 17 – анальний отвір, 18 – продольні м'язові стрічки лівого брюшного радіуса, 19 – продольні м'язові стрічки правого спинного радіуса, 20 – теж, лівого спинного радіуса, 21 – мезентерій висхідного відділу середньої кишки, 22 – висхідне коліно середньої кишки, 23 – низхідна частина середньої кишки, 24 – Поліев міхур, 25 – протока статевої залози, 26 – мезентерій низхідної ланки середньої кишки, 27 – кільцевий канал амбулакральної системи, 28 – навколوجلотковий скелет, 29 – продольні м'язові стрічки середнього брюшного радіуса, 30 – стінка тіла





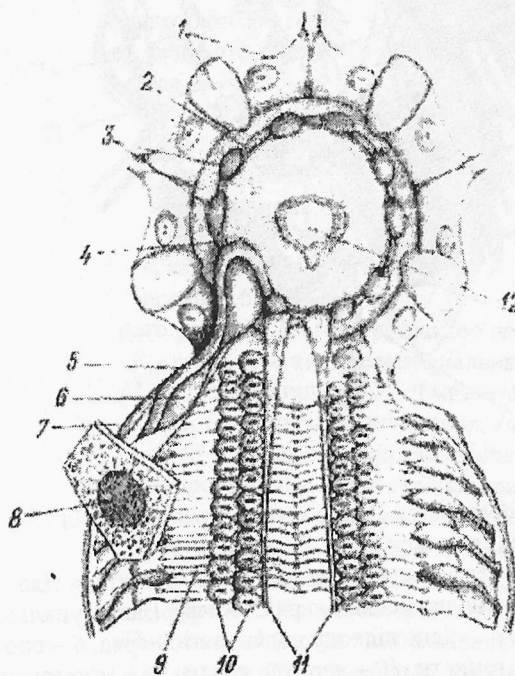
Мал. 16. *Chiridota laevis*. Розріз через передній відділ тіла (ориг. мал. А.В. Смирнова):

1 – радіальні м'язові стрічки глоточного кільця, 2 – стінка тіла, 3 – м'язи шупальця, 4 – шупальцевий нерв, 5 – перерізані шупальця, 6 – радіальний нерв, 7 – місце відходу радіального нерва, 8 – сполучна тканина, 9 – статоцисти, 10 – нервово кільце, 11 – м'язова частина шупальця, 12 – передній відділ травної системи, 13 – амбулакральні канали шупалець, 14 – вапнякове глоточне кільце, 15 – ка'янистий канал

шкіру і лежать на дні епіневральних каналів під радіальними перигемальними та амбулакральними каналами. Гіпоневральный відділ нервової системи або недорозвинений, або в серцеподібних морських їжаків його зовсім немає. Апікальний відділ представлений невеликим кільцевим нервом та п'ятьма інтєррадіальними нервовими тяжами, що іннервують гонади.

Клас морські зірки (*Asteroidea*)

Нервова система зірок типова для голкошкірих: вона включає три різною мірою розвинені відділи. Ектоневральный відділ залягає майже цілком у зовнішньому епітелії і крім плетива нервових клітин, має їх згущення у вигляді радіальних нервів, що йдуть уздовж

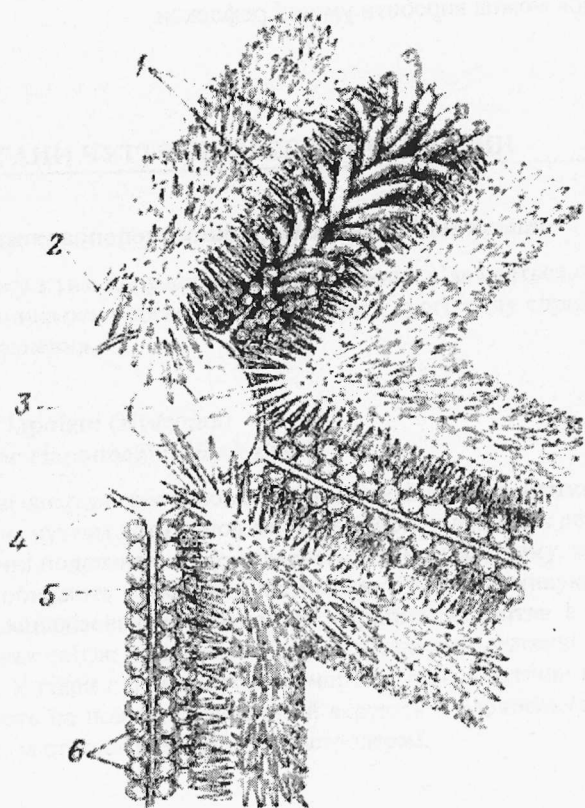


Мал. 17. *Asterias rubens*.
Центральні відділи амбулакральної системи.
(ориг.):

1 – навколоротові скелетні пластинки,
2 – кільцева амбулакральна судина,
3 – Тидеманові тільця,
4 – кільцева судина кровоносної системи,
5 – кам'янистий канал,
6 – осьовий орган,
7 – стінка осьового синуса, 8 – мадрепорова пластинка, 9 – амбулакральні пластинки скелета, 10 – ампулы амбулакральних ножек,

11 – ретрактори шлунка, 12 – ротовий отвір

дна амбулакральних борозенок, та навкологлоткового нервового кільця, з яким вони з'єднуються. У гіпоневральному відділі, що межує з ектоневральний, є також добре розвинені радіальні нерви, в той час коли гіпоневральна кільце недорозвинене.



Мал. 18. *Asterias rubens*. Вид ектоневральної системи з оральної сторони. (ориг.):

1 – амбулакральні ніжки, 2 – голки; амбулакральний жолоб, 3 – ротівий отвір, 4 – кільцевий нерв, 5 – радіальний нерв, 6 – отвір для амбулакральних ніжок

Апікальний відділ нервового апарату представлений п'ятьма радіальними тяжами, розташованими в ціломічному епітелії на аморальній стороні тіла; усі вони з'єднуються між собою на аморальному полюсі.

Незважаючи на те, що морські зірки, як і інші голкошкірі, мають досить примітивну будову нервової системи і в них немає ніяких мозкових гангліїв, було експериментально доведено, що в деяких зірок можна виробити умовні рефлекси.

III. ОРГАНИ ЧУТТЯ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

Тип кишковопорожнинні (*Cnidaria* або *Coelenterata*)

У зв'язку з тим що у кишковопорожнинних з'являються системи органів виникають і органи чуття. Тварини цього типу сприймають різні подразнення.

Клас Гідроїдні (*Hydrozoa*)

Підклас гідроподібні (*Hydroidea*)

Чутливі клітини розташовані між епітеліальними клітинами. З розвиненим чуттям дотику пов'язана здатність гідроїдних реагувати на механічні подразнення. Це виявляється зокрема, в тому, що гідри звичайно обирають жорсткий субстрат і активно переміщуються по ньому. Спеціалізованих органів для сприймання світла в поліпів немає, однак світло приваблює гідру подразнюючи чутливі клітини епідерми. У гідри є й специфічні хеморецептори – чутливі клітини, які реагують на поживні речовини й керують її харчовою поведінкою. Вони містяться в епідермі та гастродермі.

Клас сцифоїдні, або сцифомедузи (*Scyphozoa*)

Органи чуття – ропалії. Ропаліїв найчастіше налічується вісім, розміщені вони по краю дзвона радіально-симетрично. Це вкорочені щупальця, всередині яких містяться один статостист і кілька вічок. Результати фізіологічних досліджень свідчать, що ропалії – не

лише органи чуття, а й органи, які забезпечують ритмічне скорочення м'язів дзвона.

Клас коралові поліпи (*Anthozoa*)

Органів чуття на відміну від вільно плаваючих медуз у них немає. Проте корали реагують на хімічні подразнення, що виявляється у їх вибіркового ставленні до їстівних і неїстівних речовин. Шматочки їжі проковтуються актинією, а індивідуальні предмети (наприклад, скляні предмети) відкидаються. Очевидно, поодинокі чутливі клітини реагують на хімічні речовини їжі.

Тип реброплави (*Stenophora*)

Клас реброплави (*Stenophora*)

На аморальному полюсі є своєрідний орган чуття – аморальний орган. Він складається із статоліта – кульки з вапнякових зерен, що розташований на чотирьох вигнутих еластичних дужках, утворених злитими джгутиками. Клітини, до яких вони належать, сприймають зміну тиску статоліта у разі зміни положення тіла реброплави. Над статолітом є своєрідний ковпачок із війок, що склеєні разом. Від дужок відходять чотири війчасті борозенки, які розгалужуються й підходять до кінців гребних пластинок. Аморальний орган виконує функції органа рівноваги та регулює рух гребних пластинок. Реброплави реагують на світло.

Тип плоскі черви (*Plathelminthes*)

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

Клас війчасті черви (*Turbellaria*)

У турбеларій добре розвинені органи чуття. Механо- та хеморецептори представлені поодинокими або зібраними докупки сенсила-

ми – чутливими клітинами, які мають довгі нерухомі війки або джгутики й відростки, що йдуть до мозкового ганглію. Хеморецептори концентруються в аурикулярних органах – ямках на передньому кінці тіла, вистелених миготливим епітелієм і сенсилами.

**Клас трематоди (*Tramato*),
або дигенетичні присисні (*Digenea*)**

Органи чуття в дорослих форм розвинені слабо, що пов'язано паразитичним способом життя.

Клас моногенетичні присисні (*Monogenoidea*)

Органи чуття розвинені погано – в основному це сенсили, що розташовані по всьому тілу, та прості очі.

Клас стьожкові черви (*Cestoda*)

Спеціальних органів чуття складної будови немає. В шкірі цестод розташовуються дотикові і хеморецепторні клітини.

Тип первиннопорожнинні (*Nemathelminthes*)

Органи чуття в первиннопорожнинних розвинені погано.

**Клас черевовійчасті,
або гастротрихи (*Gastrotricha*)**

У гіподермі гастротрихи є багато залозистих утворів, особливо характерні для гастротрихи прикріпні трубочки. У хетонотид вони містяться на хвостовій вилці, у макродазіїд – по боках уздовж тіла. Прикріплені трубочки – своєрідні залозисто-чутливі органи, вкриті короткими трубкоподібними виростами зовнішньої кутикули з отворами на кінцях. До складу цих органів входять три клітини – підтримуюча, залозиста та чутлива з джгутиком. У макродазіїд із трубки стирчить довгий нерухомий джгутик – чутливий відросток нервової клітини, другий її відросток з'єднаний з нервовим стовбу-

ром. Ці утвори виконують функцію механорецепторів (органів дотику).

У гастротрих, крім прикріплених трубочок, є й більш спеціалізовані органи чуття. Це перш за все численні чутливі волоски, що вкривають передній кінець тіла. У деяких гастротрихи є прості вічка, які лежать над самим навкологлотковим кільцем. Обабіч переднього кінця тіла розташовані дві пари війчастих ямок – органів хімічного чуття (хеморецепторів). Кожна ямка має вигляд заглиблення в кутикулі, під яким містяться чутливі клітини з нерухомими складно розгалуженими джгутіками, з'єднані нервами з навкологлотковим кільцем. Крім чутливих клітин, до складу цих органів входять також і секреторні клітини.

Клас нематоди (*Nematoda*)

Органи чуття нематод, особливо вільноживучих форм, мають різноманітну будову. Кутикула нематод нечутлива до будь-яких подразнень, тому в них немає вільних чутливих нервових закінчень у покривах. Усі чутливі закінчення пов'язані із спеціальними рецепторними органами – щетинками, папілами тощо. Тільки в цих місцях нематоди сприймають подразнення. Будь-який чутливий орган нематод складається з трьох компонентів: кутикулярної структури, відростків нервових клітин і супроводжуючих клітин. Кутикулярні структури (щетинка, пора, кишенья) забезпечують проникнення певних подразників до чутливих відростків нервових клітин, які мають будову більш-менш видозмінених джгутиків. Тіла самих клітин лежать далеко від органів чуття.

Найбільша кількість органів чуття міститься на головному кінці нематод. Вони утворюють два-три кола. Це губні та головні папіли – конічні вирости кутикули, оточені біля основи кутикулярним валіком, і щетинки, які довші за папіли. Часто на головному кінці міститься пара кишене подібних або спіральних заглиблені кутикули – амідів. Імовірно, всі ці органи є хеморецепторами, хоча деякі з них одночасно виконують і функцію органів дотику – механорецепторів. У деяких вільноживучих нематод містяться також світлочутливі прості вічка. Найбільше розвинені органи чуття у вільно живучих форм, паразитичні форми мають значно меншу кількість рецепторів.

У вільноживучих нематод органи чуття містяться не тільки на передньому кінці, вони густо вкривають усе тіло. Це переважно кутикулярні пори (хеморецептори) та щетинки (механохеморецептори). Скупчення чутливих утворів спостерігається також на задньому кінці тіла – навколо анального отвору та копулятивних органів самців. У представників підкласу *Rhabditia* є ще й специфічні органи – фазміди, що містяться в хвостовій частині тіла. Це невеликі одноклітинні залози, які виконуються разом із тим функцію хеморецепторів.

Тип кільчасті черви (*Annelida*)

У багатьох кільчастих червів є органи чуття – очі, нюхальні ямки, різні придатки з рецепторами дотики та хімічного чуття.

Клас багатощетинкові (*Polychaeta*)

Надглотковий ганглії є центром, який одержує та обробляє інформацію від органів чуття.

Органи чуття представлені багатьма рецепторами в шкірі крім того, спеціалізованими органами. Органи дотику та хімічного чуття – пальпи, антени, перистомальні, параподіальні та пігідіальні вусики. Вони густо вкриті чутливими клітинами, відростки яких утворюють нерви, що зв'язані з гангліями: пальпальний та антенальний нерви – з надглотковим ганглієм, перистомальний – з підглотковим, параподіальні та анальні – з відповідними гангліями. Хімічного чуття є також нюхальні ямки – заглиблення на простоміумі, що оточені шкірним валиком; на їхньому дні є чутливі війчасті клітини, відростки яких зв'язані із задньою частиною надглоткового ганглія. Є світлочутливі клітини які продовжуються в нервові волокна, що утворюють зоровий нерв. У сидячих поліхет, які живуть у трубках, численні очі розвиваються на щупальцях, пальпах, параподіях і навіть на пігідії. Вони сприймають лише зміну ступеня освітлення, що спричиняє реакцію ховання в трубку.

Клас малощетинкові (*Oligochaeta*)

Органи чуття у малощетинкових розвинені слабо. Очі в основному відсутні, проте дощовики виявляють чутливість до світла. У

їхньому шкірному епітелії розкидані поодинокі клітини або групи чутливих клітин – сенсили. Вони бувають двох типів: чутливі бруньки й світлочутливі сенсили. Чутливі бруньки залягають у шкірному епітелії всього тіла, але особливо багато їх на простомії. Це групи чутливих клітин, що лежать у шарі епідермісу. Зовнішній кінець кожної клітини має коротеньку чутливу паличку, яка проходить через кутикулу й підіймається над її поверхнею, а базальні кінці мають відростки, які разом утворюють нервово волокно. Чутливі бруньки є рецепторами дотику й хімічного чуття. Світлочутливі клітини поодинокі розсіяні в епідермісі або утворюють групи – сенсили на тонких розгалуженнях шкірних нервів. Їх також найбільше на простомії. Кожна клітина сенсили зв'язана з чутливим нервовим волокном.

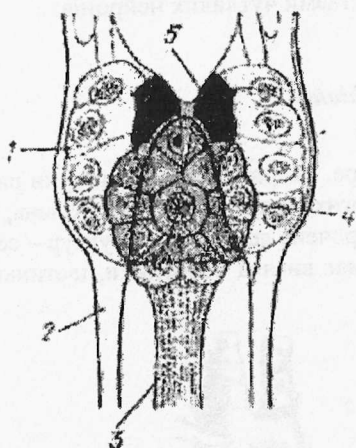
Клас п'явки (*Hirudinea*)

Органи чуття представлені чутливими сосочками, які лежать правильними метамерними рядами на кожному сегменті. Чутливий сосочок – це скупчення чутливих клітин, оточених сильно вакуолізованими епітеліальними клітинами; він має особливі дугоподібні м'язи, при скороченні яких сосочок вип'ячується. Від чутливих клітин відходять нервові волокна до черевного нервового ланцюжка. Чутливі сосочки виконують функції органів дотику, хімічного чуття; інколи до їх складу входять і світлочутливі клітини. У багатьох п'явок вони перетворюються на очі, які розташовані поблизу переднього кінця тіла в кількості однієї – п'яти пар.

Тип членистоногі (*Arthropoda*)

Більшість членистоногих мають добре розвинені органи чуття (дотику, хімічного чуття, рівноваги, зору). Очі членистоногих бувають двох типів – прості, що мають одну лінзу, й складні, або фасеткові, до складу яких входить велика кількість, інколи кілька тисяч, вічок, або оматидій, що щільно прилягають одне до одного. Кожен оматидій сприймає тільки одну точку предмета, що знаходиться перед ним, у результаті чого фасеткове око дає зображення, що складається з безлічі окремих точок, тобто мозаїчне. Фасеткові

очі характерні для мечохвостів, більшість ракоподібних і комах, а також для викопних трилобітів.



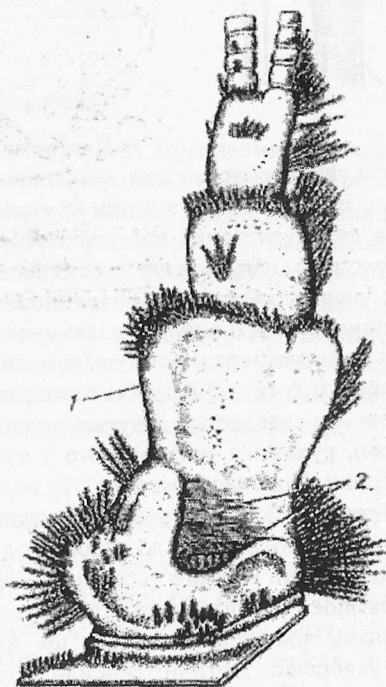
Мал. 19. Науплінарне око *Eucalanus* (за Giesbrecht, за Grenacher):
 1 – ретинальні клітини, 2 – нерв до фронтального органу, 3 – *nervus opticus*, 4 – медіальний оковий бокал, 5 – латеральний оковий бокал

Тверда кутикула членистоногих нечутлива до подразнень, тому чуття дотику та хімічне чуття в них приурочене до певних ділянок покриву, де кутикула тонка або має отвори. У членистоногих і ч тонкою кутикулою, наприклад у гусені або в тонких ділянках покриву інших членистоногих, дотик здійснюється за допомогою чутливих нервових клітин із вільними закінченнями під кутикулою, які сприймають будь-яке торкання та деформація кутикули. На твердих ділянках покриву дотик здійснюється за допомогою дотичних сенсил. Така сенсила складається з кутикулярного порожнистого волоска (щетинки), рухомого зчленованого з кутикулою за допомогою тонкої мембрани. Під волоском пролягає канал, що пронизує товщу кутикули. Через цей канал проходить чутливий відросток нервової клітини, який прикріплюється до основи волоска. При найменшому дотику до волоска він відхиляється, зчленована мембрана деформується і подразнює чутливий відросток нервової клітини. Крім чутливого нейрона, кожна сенсила має ще дві клітини, що беруть участь в її утворенні. Дотичні сенсили розкидані по всьому тілі членистоногого, але найбільше їх на антенах, ногах, границях сегментів та члеників ніг. За таким самим принципом побудовані й сенсили, що забезпечують хімічне чуття (рецептори нюху та смаку), але їхня кутикулярна частина може мати різноманітну будову.

Обов'язковою для хеморецепторів є наявність тоненьких пор у кутикулярній частині сенсиль, через які можуть проходити молекули речовин і контактувати з відростками чутливих нейронів.

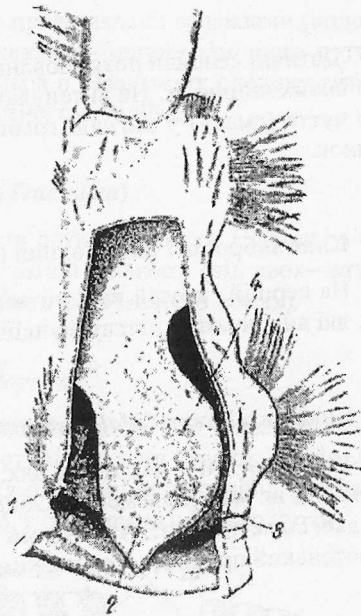
**Підтип зябродишні (*Branchiata*),
або ракоподібні (*Crustacea*)**

Органи чуття розвинені добре. Тверді ділянки кутикули ракоподібних, як і в інших членистоногих, нечутливі до подразнень, і чуття дотику та хімічне чуття приурочене до певних структур – сенсил. Кутикулярна частина сенсиль має вигляд волосинки, щетинки, коротенького конуса або ямки.

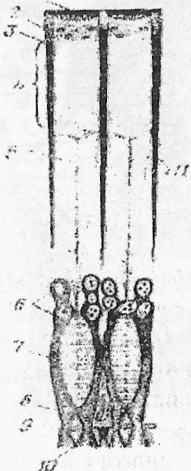


Мал. 20. *Astacus astacus*. Основа першої антени з отвором, що веде порожнину статоциста (за Panning):

1 – базальний членик першої антени, 2 – волоски, що прикривають отвори статоциста



Мал. 21. *Astacus astacus*. Основна частина першої антени, розкрито з черевної сторони. Всередині розташований статоцист (за Panning): 1-3 – три групи чутливих волосків, 4 – статоліти



Мал.22. *Astacus astacus*. Два омаїдія з складного ока (за Balls по Bernhard):

1 – корнеальний кришталік (лінза), 2 – ядра корнеальних клітин, 3 – Семперови ядра, 4 – дистальна частина кришталевого конуса, 5 – стеблина кришталевого конуса, 6 – ядра ретинальних клітин, 7 – ретинальні клітини, 8 – клітини тапета, 9 – базальна мембрана, 10 – нервові відростки ретинальних клітин, 11 – пігментні клітини.

Дотичні сенсиль розташовані здебільшого на антенулах, антенах та інших кінцівках. На антенулах у багатьох раків є органи хімічного чуття (смаку) у вигляді гребінця з особливих тонкостінних щетинок.

Клас зяброногі ракоподібні (*Branchiopoda*)

На першій і другій парі ніг містяться довгі ниткоподібні придатки, які виконують чутливу функцію.

Клас вищі раки (*Malacostraca*)

Фасеткові очі – на стебельцях; у ряду глибоководних і печерних форм очі не мають пігменту. Обидві пари антен дуже довгі, антенули двогіллясті, вкриті чутливими щетинками, а у самців ще мають коротенький придаток – орган хімічного чуття для пошуку самиці.

Мал. 23.

Astacus astacus.

Подовжній розріз
ока і очної стеблинки
(за Balls,
Bernhard):

- 1 – базальна мембрана, 2 – дрібні гангліозні клітки, що оточують оптичні ганглії,
- 3 – гілки очної артерії, 4 – *musculus oculi adductor*,
- 5 – *nervus opticus*,
- 6 – Лейдигівські

з'єднально-тканинні клітини, 7 – ретина,
I-IV – чотири оптичні ганглії



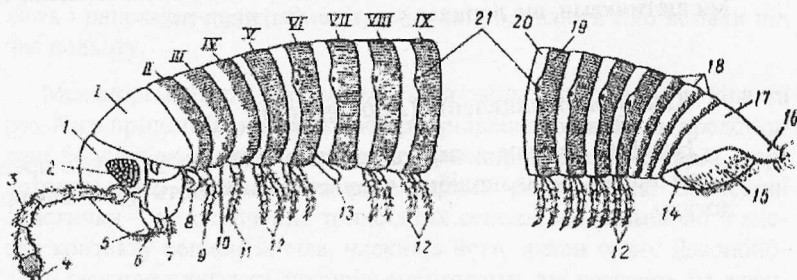
У декаподи органи чуття представлені: сенсилами (волоски, щетинки), тонкостінними щетинками – органи хімічного чуття на антенулах, статоцистами – камера в базальному членуку антен, органами зору (фасеткові очі 3-4 тис. омаїдїїв).

Підтип трахейнодишні (*Tracheata*)

З антенами пов'язані чуття дотику та нюху. Є прості вічка, розташовані по боках голови в різній кількості (від двох-чотирьох до великих скупчень, що нагадують фасеткові очі комах).

Клас двопарноногі (*Diplopoda*)

Органи чуття розвинені досить добре. По боках голови в багатьох диплопод скупчені прості вічка, хоча бувають і сліпі види. На вусиках і гнатохірії містяться численні шилоподібні й кеглеподібні чутливі сенсили, які, напевно, є органами хімічного чуття.



Мал. 24. Самець *Schizophyllum sabulosum*. Схема переднього та заднього кінця тіла з левої сторони (ориг.):

1 – голова, 2 – окове поле, 3 – антена, 4 – нюхові конуси, 5 – верхня губа, 6 – мандибула, 7 – щока, 8 – видозмінена нога II грудного сегмента, 9 – нога III сегмента, 10 – місце статевого отвору, 11 – нога IV грудного сегмента, 12 – ноги диплосоміта, 13 – передня гонопода, 14 – анальна чошуйка, 15 – анальна лопать, 16 – термінальний виріст тельсона, 17 – кільцева частина тельсона, 18 – сегменти проліфераційної зони, 19 – метасоміт, 20 – просоміт, 21 – отвір отруйних залоз. I-IV – тергіти грудних сегментів, V-IX – тергіти диплосомітів брюшка

У багатьох диплопод по боках голови між вусиками і вічками розташовані так звані темешварові органи, що мають вигляд підковоподібної ямки, на дні якої лежить валик з чутливих клітин, або ця ямка схована під покривами. Існують різні думки щодо функції цього органу – чи то слуху, чи то нюху. Тактильні функції виконують чутливі щетинки, розсіяні по вусиках, тулубу та ногах диплопод. Очі за будовою нагадують скупчення війок.

Клас пауроподи (*Pauropoda*)

Очі відсутні. Антени розгалужені. По боках тіла є п'ять пар довгих чутливих волосків.

Клас симфіли (*Symphyla*)

Органи чуття, зокрема дотику, представлені численними тонкими щетинками, що вкриває усе тіло. Очі відсутні.

Клас покритощелепні (*Entognatha*)

На кінці черевця є пара відростків – церки; у деяких представників вони вусикоподібні, членисті, виконують функцію органів дотику.

Клас комахи або відкритощелепні (*Insecta*)

Органи чуття комах – найскладніші й найрізноманітніші, що пов'язане із загальним високим рівнем організації та складною поведінкою комах, яка вимагає точної інформації про навколишній світ. Комахи здатні сприймати різноманітні подразнення й мають такі рецептори: механорецептори (сприймають дотик, вібрацію та звукові хвилі); терморецептори (реагують на зміну температури); гігрорецептори (реагують на вологу); хеморецептори (сприймають хімічні стимули); фоторецептори (сприймають світлові подразнення). Є ще пропріорецептори, які сигналізують нервовій системі про положення, деформацію та зміщення окремих ділянок тіла.

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

До механорецепторів належать дотикові рецептори, а також структури, що сприймають коливання субстрату, вітру або власного тіла комах, його положення тощо. Найпростішими механорецепторами є трихоїдні сенсили. Вони розкидані по всьому тілу, але найбільше їх на тих частинах тіла й придатків, які найчастіше контактують із оточуючими предметами (антенах, ногах, яйцекладі тощо). Особливий різновид становлять трихоїдні сенсили, розташовані найчастіше на голові та крилах – вітрочутливі рецептори. Вони сигналізують нервовим центрам про початок, інтенсивність, тривалість і напрямок повітряних струмів, які обдувають тіло комах під час польоту.

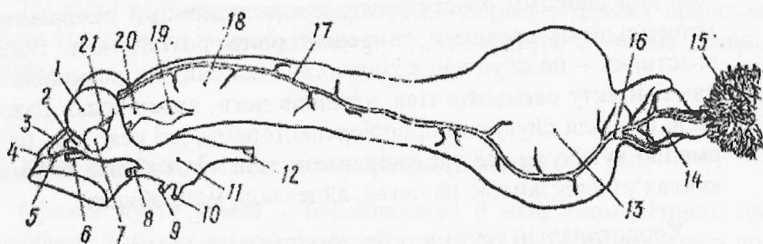
Механорецептори, які реагують на зміщення сегментів тіла чи рух його придатків, належать до пропріорецепторів. Вони представлені волосковими пластинками, дзвоноподібними сенсилами, хордотональними органами та рецепторами розтягнення. Волоскові пластинки – це скупчення трихоїдних сенсил, які розміщені в місцях контакту сегментів тіла, члеників ноги, антен тощо. Дзвоноподібні сенсили слугують пропріорецепторами, які реагують на деформацію кутикули під час скорочення м'язів, особливо їх багато на крилах уздовж жилок, на ногах, яйцекладі, мандибулах.

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

Хордотональні органи реагують на деформації кутикули, спричинені рухами комахи. Натискання шапочки на дистальний кінець джгутика збуджує чутливу клітину. Хордотональні органи виконують функції пропріорецепторів і сигналізують нервовій системі про рухи тіла та його придатків. Вони містяться на різних частинах тіла – в ротовому апараті, антенах, грудях, ногах, крилах, черевці та його придатках. Деякі хордотональні органи чутливі до вібрацій та сильних звуків.

Слух розвинений не у всіх комах. Найчастіше слухові органи мають ті з них, які самі здатні створювати звуки. Спеціалізовані органи слуху звуться тимпальними органами. Вони подібні до хордотональних, але відрізняються від останніх тим, що сколоподії в них прикріплюються до витонченої у вигляді барабанної перетинки ділянки кутикули й сприймають її коливання під дією звукових хвиль.

Терморекцепторами комах є трихоїдні, базиконічні та целоконічні сенсори, розміщені на різних частинах тіла, в основному на антенах. Одні з них сприймають лише холод (зниження температури), це трихоїдні сенсори, інші – тепло (підвищення температури) – базиконічні та целоконічні.



Мал. 25. *Dytiscus marginalis*. Симпатрична нервова система (за Korschelt):

1 – надглотковий ганглії, 2 – антеніальний нерв, 3 – *m. stomatogastricus*, 4 – фронтальний ганглії, 5 – фронтальний нерв, 6 – верхньогубний нерв, 7 – оковий нерв, 8-10 – верхньо-нижньощелепний та нижньогубний нерви, 11 – підглотковий ганглії, 12 – конектива до першого грудного ганглію, 13 – воло, 14 – жувальний шлунок, 15 – середня кишка, 16 – шлуночковий ганглії, 17 – *n. stomatogastricus*, 18 – стравохід, 19 – *corpora allata*, 20 – *corpora cardiaca*, 21 – *n. Tegumentalis*

Гігрорецептори представлені базиконічними або целоконічними сенсилами, розташованими на антенах. Одна й та сама сенсила може бути і терморекцептором, і гігрорецептором, якщо вона має кілька чутливих клітин.

Хеморецепторні сенсили комах можна поділити на дві групи: нюхові, або дистантні, які сприймають молекули летючих речовин у дуже малих концентраціях, та смакові, або контактні, що сприймають хімічний стимул у контакті з речовиною. Вони трапляються на різних придатках тіла: антенах, ротових кінцівках, лапках ніг, цирках, яйцекладі.

Кутикулярні частина хеморецепторних сенсил різноманітні за формою, але мають характерні риси ультраструктури – наявність однієї або кількох пор на кінчику чи на всій поверхні кутикулярної частини сенсили. Через ці пори молекули хімічних речовин можуть вільно проникати до рецепторної поверхні нейронів. Рецепторами смаку найчастіше бувають трихоні сенсили, нюху – трихоні, базиконічні, целоконічні, плакоїдні та деякі інші. Друга особливість це наявність у сенсили не однієї, а кількох чутливих клітин, кожна з яких реагує на подразнення певною групою речовин. Так, до складу рецепторів смаку, як правило, входять 3 або 4 чутливі клітини. Одна з них реагує на розчини солей, друга збуджується розчинами цукру, третя – чистою водою. До складу деяких дискантних хеморецепторів входить більше десяти чутливих клітин.

Комахи мають надзвичайно розвинений нюх, особливо на специфічні речовини, що їх приваблюють (атрактанти) або викликають відразу (репеленти). Серед атрактантів особливо важливе значення в житті комах мають харчові і статеві. Перші полегшують їм пошук їжі, другі, які виділяються самицями, допомагають самцям знаходити їх на великій відстані. Відомо, наприклад, що незапліднені самиці деяких метеликів здатні приваблювати самців на відстані 3-9 км; це пояснюється надзвичайною чутливістю нюхових сенсил самців: вони здатні реагувати на статевий атрактант на великій відстані та при дуже малій його концентрації (до кількох молекул на 1 м^3 повітря).

Органи зору комах представлені трьома типами очей: складними, або фасетковими, очима, латеральними та дорзальними та дорзальними вічками. Фасеткове око складається з великої кількості

фоторецепторів – омаїдїїв, а кожне латеральне та дорзальне вічко відповідає окремому фоторецептору.

Фасеткові очі мають майже всі дорослі комахи та личинки комах із неповним перетворенням. Вони розташовані по боках голови й тісно пов'язані з добре розвиненими зоровими частками мозку. Кожне око складається окремих зорових сенсил-омаїдїїв, кількість яких може досягати кількох сотень і навіть тисяч. Омаїдїїв має вигляд сильно витягнутого конуса, зверненого основою до поверхні ока, і становить сукупність світло заломлюючого, світлочутливого та світло ізолюючого елементів.

Світлозаломлюючий апарат складається з кришталіка та кристалічного конуса, які в сукупності виконують роль лінзи.

Світлочутливий апарат омаїдїїв складається з кількох (найчастіше 8-9) чутливих зорових (ретинальних) клітин із нервовими відростками, які зв'язують їх із мозком. Вони розташовані по колу, подібно до часток апельсина. Кожна зорова клітина має по всій довжині внутрішньої поверхні особливу структуру складної мікроскопічної будови – рабдомер. Кожен рабдомер складається з великої кількості мікроросинок, де знаходяться зорові пігменти. Рабдомери всіх зорових клітин щільно прилягають один до одного й утворюють зорову паличку, або рабом. Саме в рабдомах здійснюється фоторецепція – перетворення світлового сигналу на нервовий імпульс.

Світлоізолюючий апарат омаїдїїв складається з кількох пігментних клітин, які оточують кристалічний конус і ретинолу омаїдїїв. Вони ізолюють ці утвори у суміжних омаїдїїв, запобігаючи проникненню променів світла до рабдомів через сусідні омаїдїї. У денних комах пігмент розміщений рівномірно по всій довжині пігментних клітин і цілком ізолює омаїдїїв від сусідніх (апозиційне око). У нічних комах, які активні при дуже слабкому освітленні, пігмент здатний перемішуватись і нагромаджуватись лише у верхніх частинах пігментних клітин (суперпозиційне око). Завдяки цьому промені світла потрапляють на рабдоми не одного, а кількох сусідніх омаїдїїв, що істотно підвищує чутливість ока до світла. Крім того, в очах цього типу рабом укорочений і лежить у нижній частині омаїдїїв.

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

Комахи мають унікальну здатність до сприйняття поляризації світла. Комахи, завдяки такій здатності, дістають змогу орієнтуватися по небу навіть тоді, коли воно затягнуте хмарами.

Латеральні (бічні) вічка трапляються в личинок комах із повним перетворенням, а також в окремих представників імаго. Ці вічка містяться по боках голови в кількості від одного до тридцяти з кожного боку. При переході комахи в дорослий стан вони руйнуються й замінюються на фасеткові очі.

Дорзальні вічка бувають у дорослих комах та в личинок комах із неповних перетворенням. Найчастіше три дорзальних вічка розташовані у вигляді трикутника на верхній поверхні голови. Вічко має одну лінзу – двоопукле потовщення прозорої кутикули; під нею лежить тонкий шар клітин, який і виділяє лінзу; а під ним залягає сітківка.

Дорзальні вічка іннервують ся не від зорових частин мозку, як фасеткові та латеральні, а від центральної частини протоцеребрума. Вони не виконують функції органів зору, але підвищують світлочутливість фасеткових очей і беруть участь у зоровій орієнтації комах, особливо під час польоту.

Підтип хеліцерові (*Chelicerata*)

Вусики (антени, антенули) в хеліцерових відсутні.

Клас павукоподібні (*Arachnida*)

До органів чуття у павукоподібних належать органи зору. Органи зору представлені простими очима, розташованими на верхній стороні голово грудей. Кількість їх у різних павукоподібних різна: у скорпіонів є пара серединних (медіальних) та дві-п'ять пар бічних; у павуків найчастіше вісім очей, розташованих у дві дуги; чотири з них лежать медіально, інші дві пари – з боків.

Бічні очі мають простішу будову. Це бокалоподібні очі, до складу яких входять опукла лінза, або кришталік, та сітківка, що складається з видовжених зорових (ретинальних) клітин. Останні згруповані по кілька, утворюючи численні ретиноли з рабдомами, не відокремлені одна від одної пігментом. Базальні кінці зорових клітин зібрані в зоровий нерв. Гіподерма утворює навколо ока суцільне темне кільце.

Медіальні очі мають кришталік, склоподібне тіло й ретину, яка складається з ретинальних і пігментних клітин. Відростки зорових клітин утворюють зоровий нерв, який входить у мозок.

Зір у більшості арахнід обмежений: вони сприймають лише зміну інтенсивності світла й рух, і лише соль пуги, бродячі павуки та соль пуги здатні аналізувати контури предметів своїми медіальними очима.

На тілі та кінцівках є численні, різні за будовою та функціями, чутливі волоски. Поряд зі звичайними, трихоїдними сенсилами, у павукоподібних дуже поширені трихоботрії. Вони розташовані на педипальпах і ногах або на тілі (у частини кліщів). Довгий волосок, іноді потовщений на кінці, прикріплюється тонкою мембраною на дні ліycopодібного заглиблення в кутикулі; до його основи підходить група чутливих клітин. Найменше коливання повітря чи субстрату спричиняє його зміщення, яке сприймається чутливими клітинами.

Сенсили часто зібрані разом, утворюючи органи. Для арахнід характерні так звані ліроподібні органи, розташовані на тулубі та кінцівках. Це мікроскопічні щілини в кутикулі, зтягнуті тонкою мембраною, до якої підходить відросток чутливої клітини. Вважають, що ці органи – механорецептори, які сприймають ступінь натягу кутикули.

У кліщів описано пальпальний орган, що міститься на кінцевих члениках педипальп і складається з кількох конусоподібних хеморецепторних сенсил. За функціями це, передусім, орган смаку, за допомогою якого кровосисні кліщі вибирають на тілі тварини-годувальника місце для кровосання. Крім того, частина його сенсил є нюховими рецепторами.

У іксодоїдних кліщів є специфічний орган Галера, розташований на дорзальній поверхні лапок передньої пари ніг; він має велике значення при пошуках кліщем годувальника.

Тип молюски, або м'якуни (*Mollusca*)

Органи чуття в більшості молюсків добре розвинені. Це перед усім пара очей, складність яких варіює від простих ямок до очних пухирів з кристаликом і склоподібним тілом. Найскладнішу будову мають очі вищих головоногих, які дуже схожі на очі ссавців. У двостулкових, які втратили головний відділ, очей немає, у деяких із них виникли вторинні очі, різні за будовою та розташуванням. На голові багатьох молюсків є щупальця – органи дотику. Органами хімічного чуття є осфрадії, що містяться в мантийній порожнині біля основи зябер. Більшість молюсків має органи рівноваги – статоцисти. Для хітонів характерні так звані естети, що пронизують пластинки черепашки і реагують на силу течії та світло.

Клас двостулкові (*Bivalvia*)

Органів чуття, пов'язаних в інших молюсків з головою (очі, головні щупальця), у них немає. Проте досить часто буває, що органи зору вторинно виникають або по всьому краю мантиї, або по краю сифонів, і навіть на зябрах. Такі вторинні очі мають різну будову – від очних ямок до таких відносно складно побудованих очей з кристаликом та сітківкою, як мантийні очі гребінців або тридакн.

Органи дотику представлені чутливими клітинами, розкиданими по всій поверхні тіла – найбільше їх на ротових лопатях, нозі, краях сифонів та мантиї.

Органи хімічного чуття – осфрадії та пов'язані з ними чутливі валки – є утворення, вкритими чутливими нервовими клітинами. Їх функції – контроль якості води, яка надходить до мантийної порожнини. Вони є в різних місцях – на нозі, складках мантиї, біля зябер, сифонів.

Органи рівноваги – статоцисти – у більшості двостулкових містяться на нозі, іноді – на спинній стороні тіла. Здебільшого їх два.

Це пухирці, стінки яких складаються з чутливого епітелію, а всередині, у рідині, що їх заповнює, міститься один масивний статоліт або численні дрібні піщинки – статоконії.

Клас червоногі (*Gastropoda*)

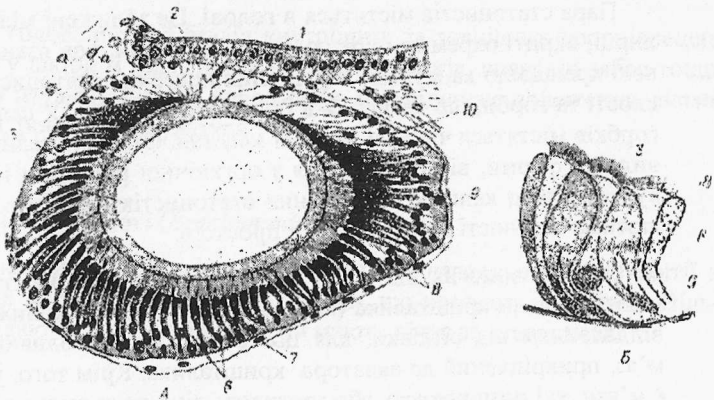
Червоногі мають різноманітні, добре розвинені органи чуття. Чуття дотику зосереджено переважно на щупальцях, бічних губах, краях мантиї, меншою мірою – на ділянках шкіри, які не прикриті черепашкою.

Органами хімічного чуття є осфрадії та губні щупальця. Осфрадії розташовані біля основи ктенідіїв, якщо є один ктенідій, то відповідно буває один осфрадії. За будовою він схожий на зябру, тільки менших розмірів, і має форму видовженого валика, по обидва боки якого лежать 90-150 листочків. Поверхня кожного листочка вкрита епітелієм, більша частина його чутлива. Всередині валка міститься скупчення нервових клітин, від якого відходять нерви до листочків, де утворюють вільні нервові закінчення. Осфрадії іннервують ся від парієнтальних гангліїв; вони визначають придатність води, що надходить до мантийної порожнини, для дихання. У легневих молюсків осфрадії немає.

Органами смаку та нюху також є передня пара головних щупалець. Спеціальними дослідженнями доведено, що хімічне чуття мають не тільки щупальця, а й шкіра голови та ноги, але найбільшою мірою – це ділянка шкіри, що вистилає вхід до мантийної порожнини. Усі червоногі мають органи рівноваги –статоцисти. Вони лежать на поверхні педальних гангліїв, але іннервуються від церебральних. Звичайно це пара замкнених пухирців, епітелій яких складається з війчастих і чутливих клітин, останні іноді утворюють на стінці пухирця особливе скупчення – слухову пляму. Пухирець заповнює рідина, в якій плавають 1-100 конкрецій (слухові камінці). Різні положення їх устатоцистах та натисканнях то на одну, то на іншу чутливі клітини дає змогу тварині орієнтуватись у просторі. Усі червоногі мають органи рівноваги –статоцисти. Вони лежать на поверхні педальних гангліїв, але іннервуються від церебральних. Звичайно це пара замкнених пухирців, епітелій яких складається з війчастих і чутливих клітин, останні іноді утворюють на стінці пу-

хирця особливе скупчення – слухову пляму. Пухирець заповнює рідина, в якій плавають 1-100 конкрецій (слухові камінці). Різне положення їх у статоцистах та натисканнях то на одну, то на іншу чутливі клітини дає змогу тварині орієнтуватись у просторі.

Органами зору червевоногих є пара очей, розташованих на голові біля основи або на кінчиках задньої пари щупалець. Будова очей різноманітна. У малорухливих видів, очі найпримітивніші серед членистоногих. Це широко відкритий вигин покривів, дно якого утворює сітківку або ретину. Остання складається із зоровими клітинами. Опорні клітини виділяють на поверхні сітківки шар кутикули. Від базальних кінців зорових клітин відходять нервові відростки, що утворюють зоровий нерв, який пов'язаний із церебральним ганглієм.



Мал. 26. *Helix pomatia*. А – розріз ока;

Б – сітківка при великому збільшенні (за Беккером):

- 1 – зовнішня роговиця, 2 – внутрішня роговиця, 3 – світлочутливі палички, 4 – кришталік, 5 – сітківка, 6 – окові клітини, 7 – ядра клітин, 8 – пігментні клітини, 9 – базальний шар, 10 – скловидне тіло

Значно складнішу будову має око виноградного слимака. Воно побудоване за типом очного пухиря. Порожнина його зайнята сферичною лінзою – кришталіком; між ним і стінкою пухиря є шар склоподібного тіла. Око прилягає до епітелію щупальця, який у цьому місці прозорий і зветься зовнішньою рогівкою. Передня частина очного пухиря пігментована й прозора – це внутрішня рогівка.

Задня й бічні стінки ока пігментовані – це сітківка (ретина). Вона складається з двох типів високих клітин, які чергуються одна з одною. Одні з них – пігментні, інші – зорові. Останні на зовнішніх кінцях мають чутливі палички, а базальних – відростки, які утворюють зоровий нерв.

Клас головоногі (*Cephalopoda*)

Органи чуття в головоногих розвинені дуже добре. У них є статоцисти, пара очей, позаочні фоторецептори, нюхові ямки, субрадулярний орган, якому приписують функцію органа смаку, а також окремі чутливі клітини на присосках рук та шкірі.

Пара статоцистів міститься в голові. Це зближені між собою пухирці, вкриті окремими хрящовими капсулами, пов'язаними з головою хрящовою капсулою. Внутрішня поверхня статоциста має опуклості та горби, що вдаються в порожнину органа. У певних місцях горбків містяться чутливі нервові клітини. Статоліт великий, неправильної форми, він складається з органічної речовини і частково з вуглекислого кальцію. Видалення статоцистів викликає втрату м'ясоком здатності до орієнтації в просторі.

Очі головоногих здатні до акомодатії, яка здійснюється не зміною кривизни кришталика (як у людини), а його наближенням або віддаленням від сітківки; для цього служить особливий війковий м'яз, прикріплений до екватора кришталика. Крім того, у райдужці є м'язи, які розширюють або звужують зіницю залежно від інтенсивності освітлення.

Позаочні фоторецептори – загадкові органи головоногих. Вони є у всіх головоногих, крім наупліуса. Це скупчення пухирців, які містять світлочутливі клітини та пов'язані з нервовою системою. Вони можуть бути розташовані в різних частинах тіла. Вважають, що вони сприймають світло, яке проходить крізь стінку тіла, і дають тварині уявлення про рівень освітлення в оточуючому середовищі; залежно від його інтенсивності головоногі регулюють силу власного свічення. Можливо, що за допомогою цих органів головоногі сприймають біоломінесценцію інших тварин. Крім того, головоногі сприймають світло також за допомогою численних світлочутливих клітин, розсіяних у їхній шкірі.

Хеморецепторів у головоногих є кілька типів. Органи нюху – це пара нюхових папіл або нюхових ямок, які містяться по боках голови між очима та мантийним отвором.

Смакові рецептори розташовані переважно на обідках присосків рук та на губі. Це різноманітні війчасті рецепторні клітини. Кількість їх величезна: кількох сотень на 1 мм². Головоногі мають дуже тонкий смак; їх чутливість до деяких хімічних речовин на 2-3 порядки вища, ніж у людини. На присосках містяться також численні механорецептори, особливо дотичні, які реагують на стиснення, розтягнення та згинання. Тісна близькість смакових та дотичних рецепторів дає підставу говорити про наявність у головоногих особливо чутливого хемотактильного чуття. Особливо воно характерне для донних та глибоководних видів.

У головоногих є безліч внутрішніх та зовнішніх пропріорецепторів у шкірі, м'язах, товщі тканин присосків, поверхні зябер тощо. Вони надають тварині інформацію про відносне положення частин її тіла, роботу мускулатури.

Тип плечоногі (*Brachiopoda*)

Спеціальних органів чуття немає. На передньому краї мантиї у деяких видів є пігментовані ділянки, що реагують на світло. Вільноплаваючі личинки брахіоподи мають вічка та статоцисти.

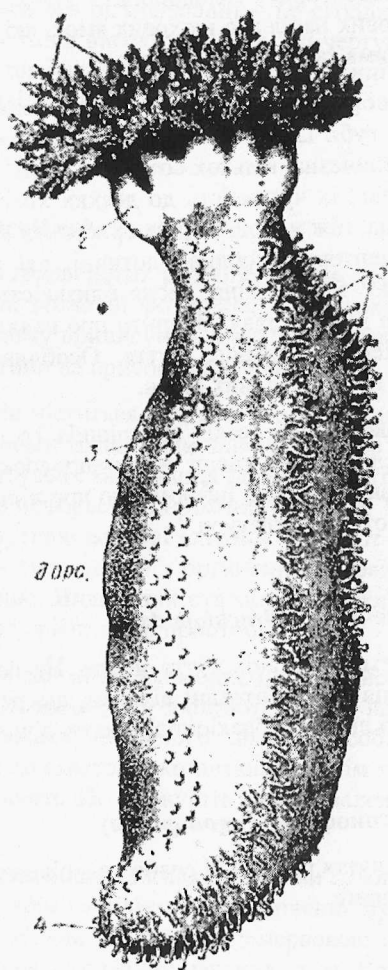
Тип погонофори (*Pogonophora*)

Органи чуття розвинені слабо і здебільшого представлені чутливими клітинами.

Вториннороті (*Deuterostomia*)

Тип голкошкірі (*Echinodermata*)

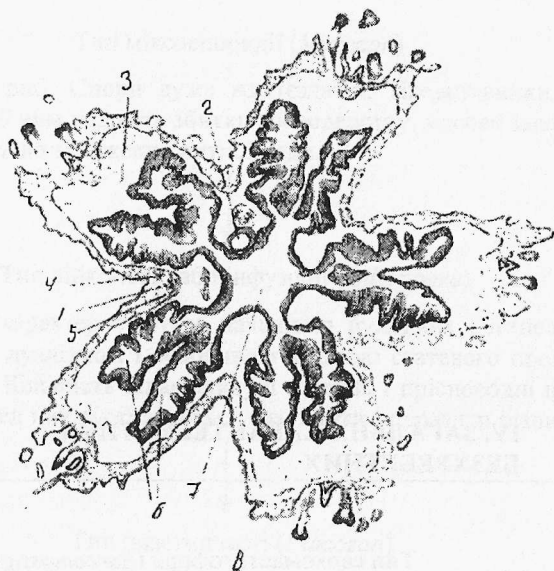
Голкошкірі дуже чутливі до зовнішніх подразнень, хоча складно збудованих органів чуття в них немає. Численні чутливі клітини, або їх більші чи менші угруповання на амбулакральних ніжках, ротових щупальцях, шкірі тощо, виконують функції органів дотику, нюху, смаку, зору.



Мал. 27. *Cucumaria fondosa*.

Зовнішній вид живого екземпляра (ориг.):

1 – щупальця, 2 – ампули щупалець, 3 – амбулакральні ніжки бівнума, 4 – клоакальний отвір, 5 – амбулакральні ніжки трівіума



Мал. 28. *Asterias rubens*. Горизонтальний розріз через центральний диск морської зірки діаметром 4 мм.

B – поблизу аборальної сторони (ориг.):

1 – кам'янистий канал, 2 – ректальні залози, 3 – целом, 4 – ампула кам'янистого каналу, 5 – порожнина осевого синуса, 6 – печіночні відростки, 7 – аборальний відділ шлунка

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

IV. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЗХРЕБЕТНИХ

Тип саркомастигофори (*Sarcomastigophora*)

Вільноживучі та паразитичні найпростіші. Можуть перебувати в амебоїдному або джгутиковому стані. Амебоїдний стан: непостійна форма тіла, несправжні ніжки. Джгутиковий стан: постійна форма тіла, особливий цитоскелет, наявність джгутиків. Іноді можуть переходити з одного стану в інший.



Тип апікомплексні (*Apicomplexa*)

Включає кров'яних споровиків які мають апікальний комплекс (наявність специфічних органел для проникнення паразита до клітини хазяїна). Мають особливу будову активних фаз життєвого циклу – мерозоїтів і спорозоїтів. Характерний метагенез із зиготичною редукцією.



Тип мікроспоридії (*Microspora*)

Внутрішньо клітинні паразити. Дрібні за розміром. В кінці циклу розвитку з'являються одноклітинні спори які вкриті єдиною оболонкою, вони містять апарат для проникнення в клітину хазяїна – апарат екструзії.



Тип міксоспоридії (*Myxozoa*)

Паразити риб. Спори дуже життєздатні. Представники класу знищують риб чим надають збитки господарству, масове зараження риб приводить до зараження питної води.



Тип війконосні або інфузорії (*Ciliophora*)

Інфузорії характеризуються наявністю рухливих органел – ві-йок, ядерним дуалізмом і особливою формою статевого процесу – кон'югацією. Більшість вільноживучі морські і прісноводні протисти. Рідше серед них зустрічаються симбіонти і паразити різних тварин.



Тип пластинчасті (*Placozoa*)

Пластинкоподібні морські тварини, маленьких розмірів. Не мають постійну форму тіла. Рухаються за допомогою джгутиків. Мешкають на водоростях.



Тип губки (*Spongia*)

Нерухомо прикріплені тварини, мешкають переважно в морях, рідше в прісних водах. Губки можуть бути поодинокими тваринами але значно частіше утворюють колонії. Мають примітивну організацію: відсутність тканин, органів, висока здібність до регенерації, відсутність нервових і м'язових клітин. Властиве внутрішньоклітинне перетравлення їжі.



Тип кишковопорожнинні (*Coelenterata*)

Морські, рідше прісноводні. Ведуть сидячий або плаваючий спосіб життя. До них належать одиночні і колоніальні поліпи, а також медузи. Мають радіальну симетрію, двошарову будову, наявність кишкової порожнини і нервової системи.



Тип плоскі черви (*Plathelminthes*)

Тварини білатеральної симетрії. Тіло сплющене у дорзовентральному напрямку. Є наявність шкірно-м'язового мішка. Мають травну, нервову, видільну системи, органи чуття. Органів дихання немає. Плоскі черви гермафродити. Розвиток може бути прямим або с метаморфозом. Більшість плоских червів паразити, але є й вільноживучі.



Тип первиннопорожнинні, або круглі черви (*Nemathelminthes*)

Вільноживучі, паразитичні. Вкриваються кутикулою є первинна порожнина тіла (схізоцель). Покриви, як правило, кутикулізовані. Більшість видів роздільностатеві, рідше зустрічаються гермафродити. Розмноження тільки статеве. Для круглих червів характерна постійність клітинного складу тіла і відсутність здатності до регенерації.



Тип кільчасті черви (*Annelida*)

Живуть в морях, прісних водах і на суходолі. У організації простежуються прогресивні риси організації ціломічних тварин: наявність целома, метамерність будови, поява кровоносної системи, видільна система типу мета нефридіїв, більш високоорганізована нервова система і органи чуття.



Тип членистоногі (*Arthropoda*)

Захопили всі існуючі біогеоценози. Членистоногі – білатерально-симетричні, ціломічні тварини із групи трохофорних. Риси трохофорних тварин проявляються в добре вираженій метамерності будови і в особливостях ембріогенезу. За планом будові членистоногі дуже схожі з кільчатими червами, але в процесі еволюції вони здобули дуже багато прогресивних особливостей: хітинова кутикула, гетерономна сегментація тіла, членисті кінцівки, диференційована мускулатура, порожнина тіла – міксоцель; є травна, кровоносна, нервова системи, органи дихання, органи

виділення. Розмноження статеве. Розвиток частіше відбувається з метаморфозом, рідше прямий, без утворення личинок.



Тип молюски (*Mollusca*)

Вільноживучі, паразитичні. Морські, наземні, річкові. Целомічні тварини. Рівень організації, як у членистоногих, але тіло не має сегментації. Тіло білатерально-симетричне. Займаючи різні біогеоценози пристосувалися до умов середовища в перехідних зонах. Для цього виникає черепашка, змінюється травлення, кровоносна система. Молюски займають положення між водним та суходільним середовищем. Ця група тварин має мантийну порожнину. Системи органів дуже добре розвинені. Організація тіла надає можливість зміни статевих органів (багато гермафродитів або тих хто змінює стать на протязі дня).



Тип плечоногі (*Brachiopoda*)

Виключно морські донні тварини, що ведуть прикріплений спосіб життя. Зовні нагадують молюсків – їхнє м'яке тіло міститься у двостулковій черепашці, проте за будовою тіла вони з молюсками не мають нічого спільного. Плечоногі – целомічні тварини. Роздільностатеві.



Тип погонофори (*Pogonophora*)

Тип погонофори об'єднує морських істот. Мешкають на морському дні всередині хітинових відкритих з обох боків трубок різної будови. Протягом життя вони ніколи не залишають своїх трубок. Тіло нитко – або шнуроподібне, циліндричне. Тіло складається з чотирьох відділів.



Тип голкошкірі (*Echinodermata*)

Голкошкірі – вільноживучі тварини з радіальною, здебільшого п'ятипроменевою, симетрією та елементами білатеральної симетрії.

Зовні вкриті одношаровим війчастим епітелієм. Більшість роздільностатеві.

V. ТВОРЧІ ЗАВДАННЯ

ПИТАННЯ ДЛЯ САМОПЕРЕВІРКИ ЗНАНЬ

1. В якій залежності перебувають будова нервової системи і органів чуття?
2. Як паразитичний спосіб життя впливає на формування нервової системи і органів чуття?
3. Які органи чуття використовує річковий рак?
4. Чому у річкового рака зір розвинений гірше нюху та дотику?
5. Які органи почуття у павуків розвинені краще від інших?
6. Які органи чуття розвинені у головоногих моллюск в зв'язку з ускладненням нервової системи цих тварин?

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

1. Взаємозв'язок організму з навколишнім середовищем забезпечують:
 - а) травна система;
 - б) нервова система;
 - в) дихальна система;

г) видільна система;

д) органи чуття.

2. У гідри з'являється найпростіша координація рухів завдяки:

а) наявність розкиданих по тілу окремих нервових клітин;

б) добре розвинутим епітеліально – мускульним клітинам;

в) наявності відростків у нервових клітин, що утворюють мережу по всьому тілу;

г) наявності щупалець з великою кількістю жалких клітин;

д) скупчення нервових клітин навколо рота, на щупальцях і підшві.

3. Нервова система дощового черв'яка складається із:

а) спинного і черевного нервового ланцюжка;

б) головного мозку і черевного нервового ланцюжка;

в) навкологлоткового нервового кільця і спинного нервового ланцюжка;

г) навкологлоткового нервового кільця і черевної нервової трубки;

д) навкологлоткового нервового кільця і черевного нервового ланцюжка;

4. Виберіть твердження, що характеризують нервову систему та органи чуття головоногих:

а) збуджені нервові вузли утворюють головний мозок;

б) основну роль у складній поведінці тварин відіграють складні інстинкти;

в) органи чуття добре розвинуті;

г) статоцисти – органи слуху і рівноваги;

д) око восьминогів за своєю будовою подібне до ока людини, що свідчить про еволюційну спорідненість.

5. Виберіть твердження, правильні для нервової системи членистоногих:

а) складається з головного мозку і черевного ланцюжка;

б) кількість вузлів черевного нервового ланцюжка відповідає кількості сегментів тіла;

в) нервовий ланцюжок відходить від головного мозку;

г) головний мозок складається з трьох відділів;

д) утворення умовних рефлексів відбувається в середньому відділі головного мозку.

6. Органами чуття павукоподібних є:

а) волоски – органи дотику;

б) органи хімічного чуття – нюху і смаку – розташовані на передній частині головогрудей;

в) органи слуху – внутрішнє вухо;

г) органи зору – чотири пари складних фасеткових очей.

7. Нервова система комах:

а) складається з головного мозку і підглоткової нервової маси;

б) головний мозок представлений трьома відділами;

в) передній відділ мозку має грибоподібні тіла;

г) з боків середнього відділу мозку розташовані зорові доли;

д) грибоподібні тіла відповідають за виявлення безумовних рефлексів.

8. Очі комах:

- а) улаштовані так само, як у павукоподібних;
- б) складне око складається з фасеток;
- в) зовні фасетка вкрита кришталевим конусом;
- г) усередині фасеток розташовані клітини сітківки і зорові палички;
- д) прості вічка реагують на ступінь освітленості і можуть сприймати поляризоване світло.

ЛІТЕРАТУРА

ОСНОВНА

1. *Беклемішев*. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. – Наука. – М. – Т.2., 1964.
2. *Догель В. А.* Зоология беспозвоночных. – Высшая школа. – М., 1981.
3. *Околіженко Н. І., Гродзинський Д. М.* Основи системної біології. – Либідь. – К., 2005.
4. *Шарова І. Х.* Зоология беспозвоночных. – М.: «Владос», 2002.
5. *Щербак Г. Й.* Зоологія безхребетних. Книга 1. – К.: «Либідь», 1995.
6. *Щербак Г. Й.* Зоологія безхребетних. Книга 2. – К.: «Либідь», 1996.
7. *Щербак Г. Й.* Зоологія безхребетних. Книга 3. – К.: «Либідь», 1997.

АРАХНОЕНТОМОЛОГИЯ

(ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА АРАХНИД)

1. *Тущенко В. П.* Определитель пауков Европейской части СССР. – Л., 1971.
2. *Andre M.* Ordre des Acarienes Traite de Zoologie Publ. par. P. Grasse. – Paris, 1949, vol. 6. – P. 794-892.
3. *Millot J.* Ordre des Araneides. Traite de Zoologie Publ. par. P. Grasse. – Paris, 1949, vol. 6. – P. 589-744.
4. *Millot J. Vachon M.*, Ordre des Scorpions. Traite de Zoologie. Publ. par. P. P. Grasse. – Paris, 1949, vol 6. – P. 386-437.
5. *Kaestner A.*, Unterstamm Chelicerata. – In: Lehrbuch der speziellen Zool. Bd. I. – T. I, 1965. – S. 628-784.

РАКОПОДІБНІ – CRUSTACEA

1. *Гурьянова Е. Ф.* Боклопавы СССР и сопредельных вод. Сер. Определители по фауне СССР. – Л., 1951, № 41.
2. *Мануйлова Е. Ф.* Ветвистоусые рачки фауны СССР. Сер. Определители по фауне СССР. – Л., 1964, № 88.
3. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон, бентос) / Под ред. Л.А. Крутиковой и Я.И. Старобогатова. – Л., 1977.
4. *Рылов В. М.* Пресноводные *Calanoidea* СССР. Сер. Определители пресных вод СССР. Вып. 1.– Л., 1930.
5. *Рылов В. М.* Свободноживущие веслоногие ракообразные (*Eucorperoda*). Сер. Пресноводная фауна Европейской России. – М., 1922.
6. *Darwin Ch. A.* Monograph of the Subclass Cirripedia, 1-2. – Roy. Society London, 1851-1853.
7. *Hexley Th.* L'ecrivisse, introduction a l'etude de la zoologie. 1880. Serie Bibliotheque scientifique internationale.

8. *Wesenberg-Lund C.* Contributions to the biology and morphology of the genera *Daphnia*. – Kobenhavn, 1926.

9. *Baumann H.* Das Gefäßsystem von *Astacus fluviatilis*. Zeitschr. wiss. Zool. – Bd. 118. – 1919.

10. *Bernhards H.* Die Complexaugen von *Astacus fluviatilis*. Zeitschr. wiss. Zool. – Bd. 116. – 1916.

11. *Bock F.* Das Respirationsapparat von *Astacus fluviatilis*. Zeitschr. wiss. Zool. – Bd. 124. – 1925.

12. *Janisch E.* Das Enddarm von *Astacus fluviatilis*. Zeitschr. wiss. Zool. – Bd. 121. – 1923.

13. *Keim W.* Das Nervensystem von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* L.) Zeitschr. wiss. Zool.. – Bd. 113. – 1915.

БАГАТОНОЖККИ – MYRIAPODA

1. *Иванов П. П.* Эмбриональное развитие сколопендры в связи с эмбриологией и морфологией *Tracheata*. Изв. АН СССР. Сер. биол., №6. – 1940.

2. *Fahlander K.* Beitrage zur Anatomie und systematischen Einleitung der Chilopoden. Zoologiska Bidrag. – Bd. 17. – 1938.

3. *Seifert B.* Anatomie und Biologie des Diplopoden *Strongylosoma pallipes*. Zeitschr. f. Morph. u. Okol. – Bd. 25. – 1932.

4. *Voges E.* Myriapodenstudien Zeitschr. wiss. Zool. – Bd. 116. – 1916.

КОМАХИ – INSECTA

1. *Кузнецов Н. Я.* Класс насекомых (*Insecta, Hexapoda*). Руководство по зоологии. – Т. III, ч. 2. М., 1951. – С. 168-458.

2. *Кузнецов Н. Я.* Основы физиологии насекомых. – Л. – Т. I, 1948; – Т. II, 1953.

3. *Павловский Е. Н.* Методы ручного анатомирования насекомых. – Л., 1957.

4. *Тыщенко В. П.* Основы физиологии насекомых. – Л. – Ч. I, 1976; – Ч. II, 1977.

5. *Холодковский Н. А.* Курс энтомологии теоретической и прикладной. – СПб, 1912.

6. *Шванвич Б. Н.* Курс общей энтомологии. – М.-Л., 1949.

7. *Шванвич Б. Н.* Введение в энтомологию. – Л., 1959.

8. *Kaestner A.* Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. I. Wirbellose, 3 – *Insecta*. A. Allgemeiner Teil. – Jena, 1972. – S. 277-907; – Spezieller Teil, 1973. – S. 277-907.

9. *Korschelt E.* Bearbeitung einheimischer Tiere. Erste Monographie: Der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. – Bd. I u. II. – Leipzig, 1924.

10. *Miall L., Denny A.* The Structure of Life History of the Cockroach (*Periplaneta orientalis*). An Introduction to the Study of Insects. – London, 1886.

11. *Snodgrass R. E.* Principles of Insect Morphology. N-Y. – London, 1935.