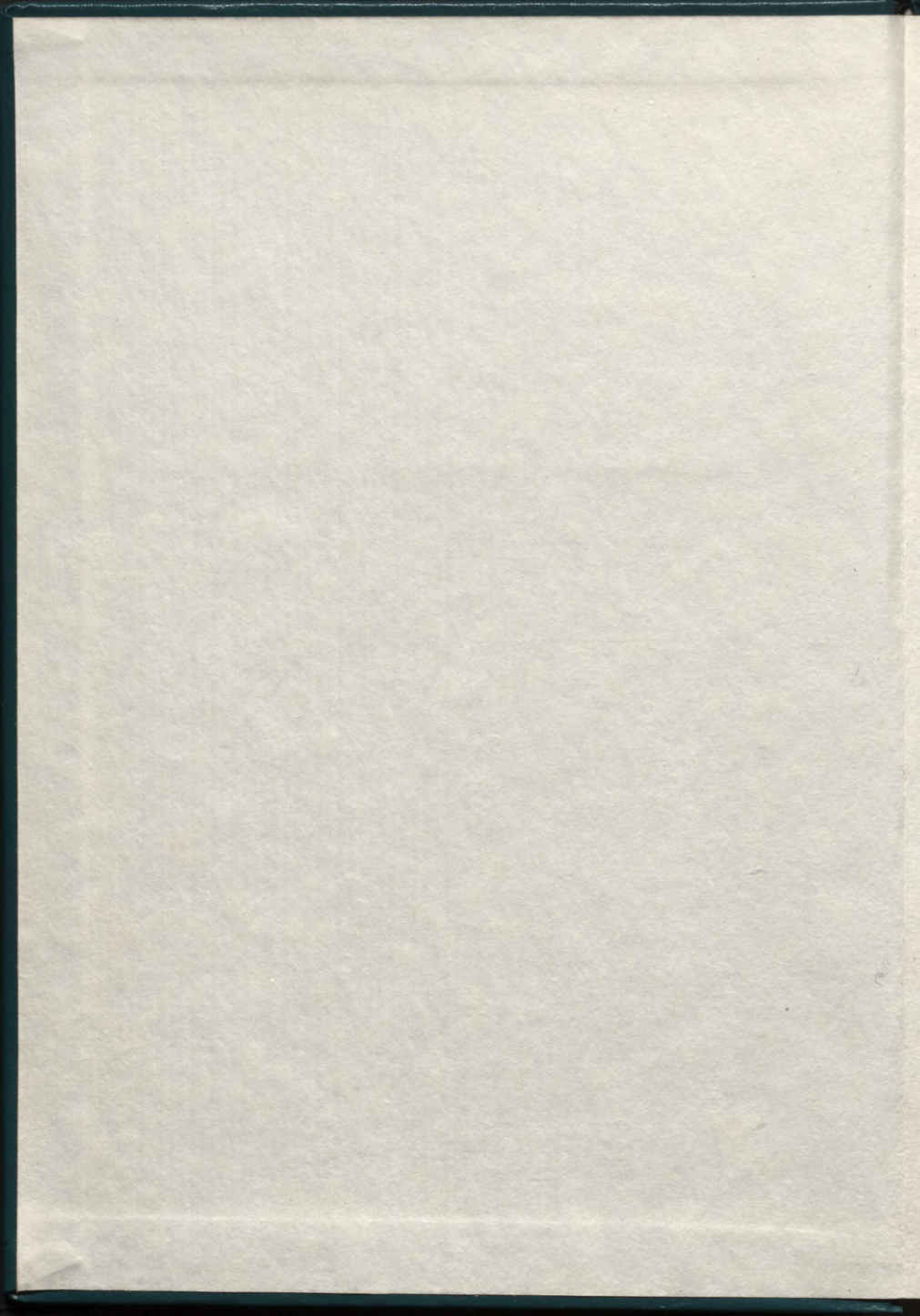


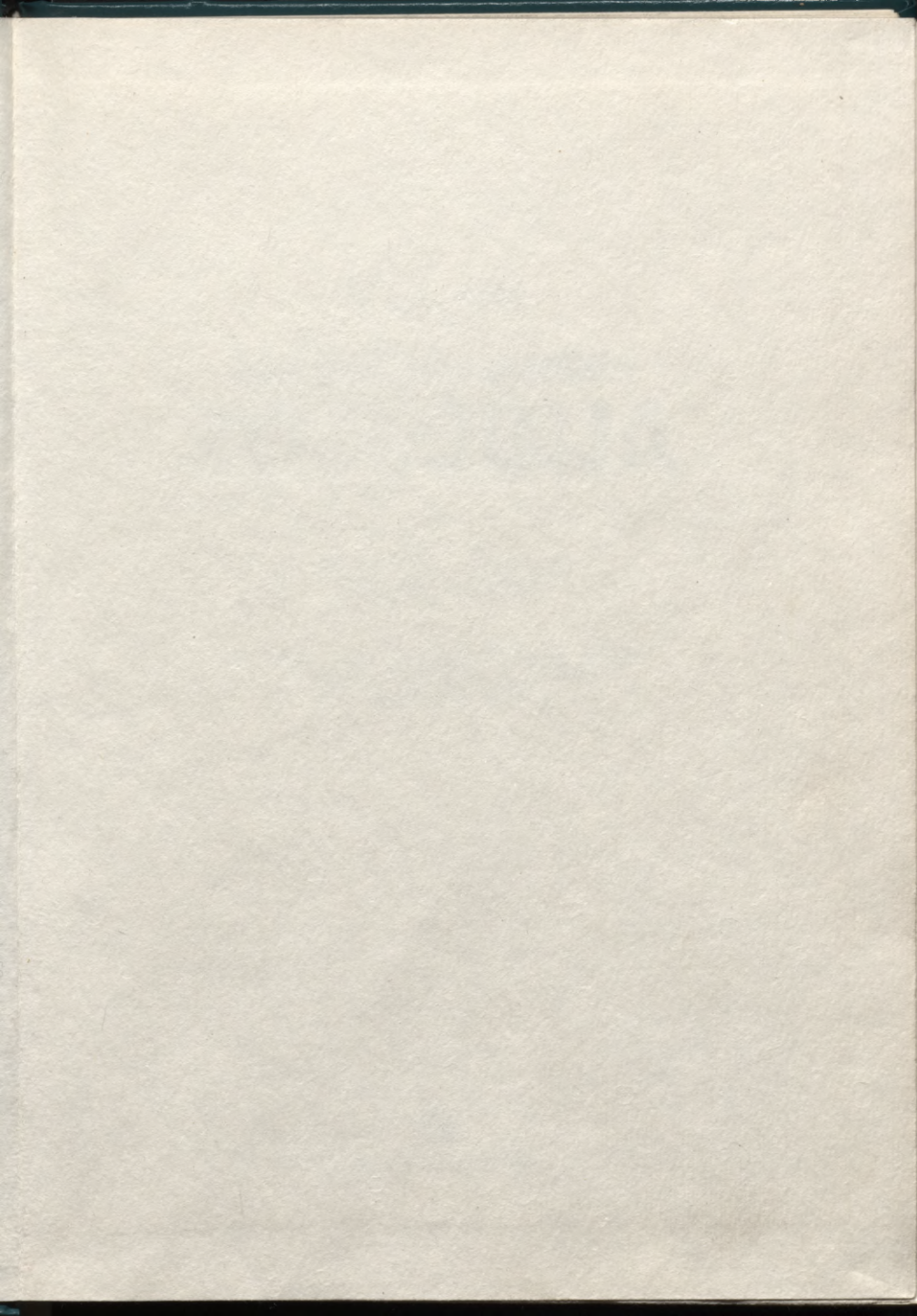
86-5

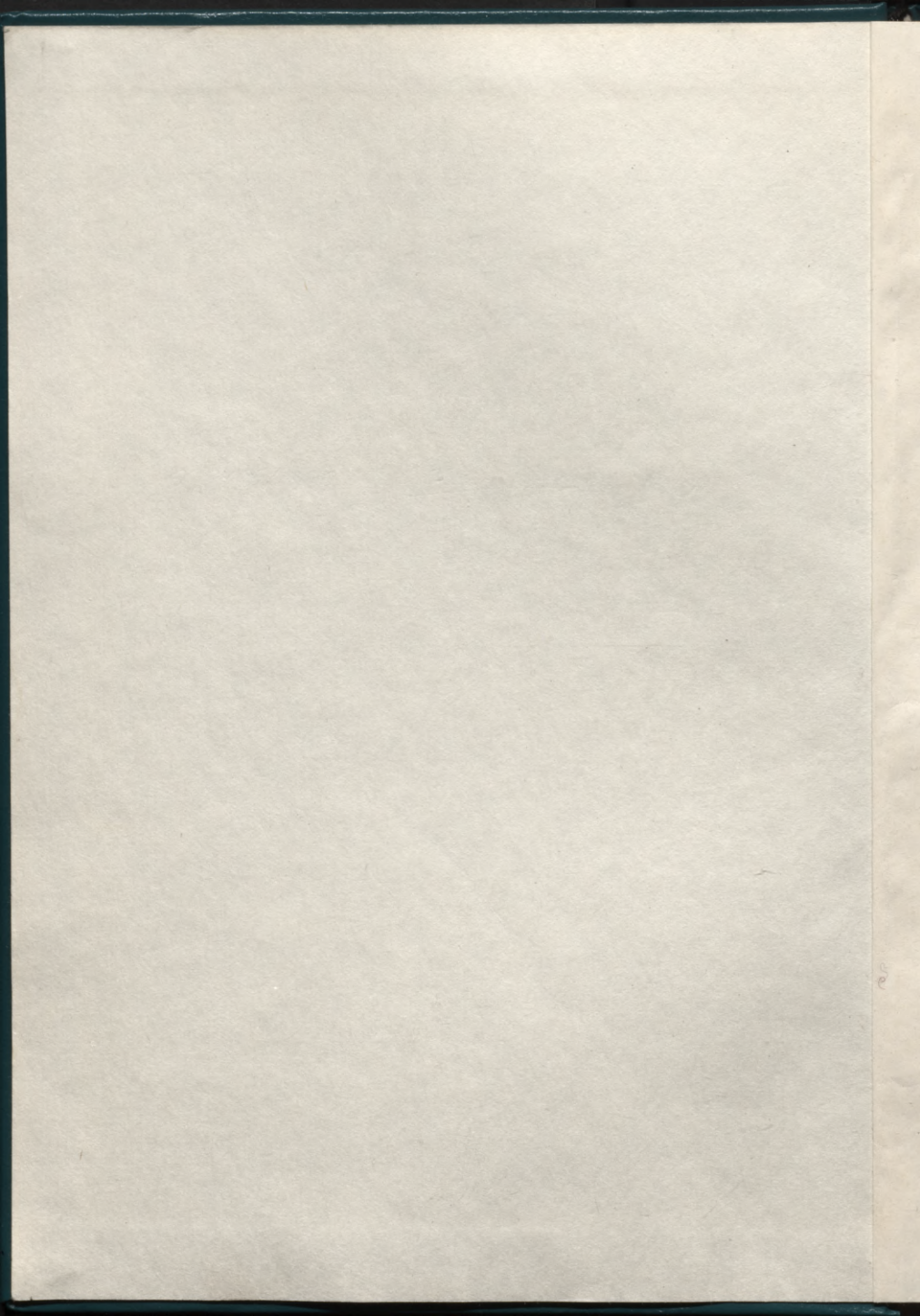
4

V. Dogels

BEZMUGURKAULNIEKU
ZOOLOGIJA







86-5
L 4

L
59

V. Dogels

**BEZMUGURKAULNIEKU
ZOOLOGIJA**

PSRS ZA korespondētājlocekļa
J. Poļanska redakcijā

PSRS Augstākās un vidējās speciālās izglītības ministrija
atļāvusi lietot par mācību grāmatu universitāšu
bioloģijas specialitāšu studentiem



RIGA «ZVAIGZNE» 1986

Валентин Александрович Догель
ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Издание 7-е, переработанное и дополненное
Под общей редакцией чл.-кор. АН СССР
Ю. И. Полянского

Допущено Министерством высшего
и среднего специального образования СССР
в качестве учебника для студентов
биологических специальностей университетов
Москва «Высшая школа» 1981

VALSTS BIBLIOTĒKA

0304056230

87 — 1.361.42

В учебнике рассмотрены основные систематические категории беспозвоночных животных.

Материал книги излагается в сравнительно-эволюционном аспекте. Основная особенность учебника — экологический подход к изложению фактического материала. Всюду организация животных рассматривается в связи с условиями их существования. Дается анализ адаптаций к условиям природы, биосфере.

Предназначается для студентов-биологов университетов.

No krievu valodas tulkojušas N. Sloka un A. Volkova

Valentīna Dogela «Bezmugurkaulnieku zooloģijas» septītais izdevums iznācis 5 gadus pēc sestā izdevuma. Mācību grāmatu plaši lieto kā universitātēs, tā pedagogiskajos institūtos, un gandrīz ikviens biologs neatkarīgi no tālākās specializācijas apgūst zooloģiju pēc šīs grāmatas. Iemesls tik plašai grāmatas lietošanai meklējams šī kursa vispārējā ievirzē, tā metodoloģiskajā pamatā. V. Dogela «Bezmugurkaulnieku zooloģija» neaprobežojas ar faktu izklāstu sistematikā, morfoloģijā un dažādu dzīvnieku grupu izplatībā. Uz konkrētu zooloģisku materiālu pamata tajā parādīti dzīvnieku pasaules evolūcijas ceļi. Grāmatā apskatīti dzīvnieku ekoloģijas un daļēji arī salīdzinošās fizioloģijas jautājumi. Liela uzmanība veltīta bezmugurkaulnieku parazitiskajām grupām. Diezgan pilnīgi aplūkoti arī jautājumi par dzīvnieku praktisko nozīmi. Minētās raksturīgās iezīmes piešķir šim darbam vispārbioloģisku aspektu un padara to interesantu topošajiem biologiem.

Mācību grāmata pirmo reizi iznāca 1934. gadā. Kopš tā laika zooloģija kā zinātne ir nogājusi garu attīstības ceļu. Ir ne tikai uzkrājies milzums jaunu faktu, bet arī izmainījušās dažas koncepcijas, kas skar filogēnēzi, sistēmas veidošanu, evolūcijas vispārējās likumības. Dabiski, ka katram jaunam mācību grāmatas izdevumam, saglabājot vispārējo metodoloģisko un metodisko virzienu, jāatspoguļo arī zinātnes attīstības mūsdienų posms. Mācību grāmatu pārstrādājuši V. Dogela skolnieki, viņa zinātniskās skolas turpinātāji — Ļeņingradas universitātes Bezmugurkaulnieku zooloģijas katedras un PSRS ŽA Zooloģijas institūta līdzstrādnieki.

Kaut arī 5 gadi, kas pagājuši kopš grāmatas sestā izdevuma iznākšanas, ir samērā neliels laika posms, tomēr dažas mācību grāmatas nodaļas prasīja ievērojamu, jaunākajiem zinātnes sasniegumiem atbilstošu pārstrādi. Stipri pārveidotas daudzas nodaļas viensūņu daļā, it īpaši skropstaiņi un sporaņi. Ieslēgts jauns visprimitīvāko daudzšūņu fagocitellozoju (*Phagocitellozoa*) tips, kura studēšana ir īpaši svarīga daudzšūņu izcelšanās problēmas risināšanā. Izmainīta posmkāju un gliemju tipu izklāsta kārtība. Ņemot vērā daudzās kritiskās piezīmes un padomus, šajā izdevumā mēs materiālu sakārtojam atkal tā, kā to bija sakārtojis V. Dogels. Posmkāju izklāsts sākas ar vēžiem. Tas ļauj skaidrāk parādīt *Arthropoda* tipam raksturīgās līnijas — heteronomas segmentācijas veidošanos un cefalizāciju. Vēžiem tūlīt seko daudzkāji un kukaiņi. Tāda izklāsta secība ļauj nopamatot to artropodiālās attīstības līniju, kuru apvieno *Mandibulata* jēdziens. Trilobīti un helicerāti apskatīti pēc mandibulātiem, bet nevis pirms tiem. Tāda kārtība šķiet dabiskāka un pedagogiski attaisnojamāka.

Jaunajā izdevumā, tāpat kā iepriekšējā, celomiskajiem dzīvniekiem pieņemti 2 galvenie evolūcijas virzieni — pirmmutnieki (*Protostomia*) un

otrmutnieki (*Deuterostomia*). Taču pēdējo gadu pētījumi arvien vairāk pārlicina, ka ne visi celomāti ir attīstījušies pa šiem filoģenēzes pamatceļiem. Acimredzot eksistē celomisko dzīvnieku evolūcijas līnijas, kurām nav tieša sakara ar *Protostomia* vai *Deuterostomia*. Tādi, piemēram, ir vainagtaustekļaiņu, saržokļaiņu un pogonoforu tipi. Minēto apsvērumu dēļ mums vajadzēja nedaudz izmainīt grāmatas pēdējās, bezmugurkaulnieku evolūcijai veltītās nodaļas saturu, kā arī pēdējo attēlu, t. i., dzīvnieku pasaules evolūcijas shēmu.

Visas nodaļas papildinātas, precizētas un labotas. Vairākās nodaļās saīsināts teksts uz mazāk nozīmīgo materiālu rēķina.

Mācību grāmatas veidošanā piedalījās bioloģijas zinātni doktori M. Belopojska, T. Ginecinska, A. Ivanovs, D. Naumovs, J. Poļanskis, docenti A. Dobrovojskis un Andr. Strelkovs, biol. zin. kandidāti J. Miņičevs, R. Sulmans. Grāmatas vispārīgo redakciju veica J. Poļanskis.

Ļeņingradas universitātes Bezmugurkaulnieku zooloģijas katedra pateicas visiem par kritiskajām piezīmēm un padomiem, kas domāti grāmatas uzlabošanai.

PSRS ZA korespondētājloceklis
J. Poļanskis

Dzīvnieki apdzīvo mūsu planētas biosfēru — Zemes garozas ārējo daļu un tai pieguļošos gaisa slāņus, kuros notiek dzīvnieku un augu dzīvības procesi.

Dzīvnieku valsts kopapjomu, no vienas puses, nosaka tās sastāvā ietilpstošo sugu skaits, no otras — īpatņu daudzums katrā sugā. Patlaban uz Zemes dzīvojošo dzīvnieku sugu daudzumu var aplēst tikai aptuveni, pamatojoties uz līdz šim zinātnē aprakstīto sugu skaitu. Grupās, kurās ir lieli dzīvnieki (zīditāji, putni u. c.), zināmais sugu skaits tuvojās faktiskajam skaitam, bet sīko dzīvnieku sugu daudzums ir zināms tikai aptuveni, un, paplašinoties mūsu zināšanām zooloģijā, tas, bez šaubām, palielināsies. Dažādu autoru aprēķinos sugu skaits nedaudz atšķiras. Ja no dažādu zinātnieku pieļautajiem skaitļiem ņemam vidējo, tad izrādās, ka līdz šim zināmo dzīvnieku sugu kopskaits pārsniedz 2 000 000.

Aprēķināt ikvienas atsevišķas sugas īpatņu daudzumu, saprotams, ir vēl daudz grūtāk. Var norādīt uz šādām galejībām: eksistē dzīvnieki (piemēram, ziloni, degunradži), kuru kopskaits uz Zemes nepārsniedz dažus tūkstošus, ir pat tādas izmirstošas sugas (piemēram, Eiropas bizons jeb sumbrs), no kurām saglabājušies vairs tikai daži simti eksemplāru. Pretējo galējību pārstāv ceļojošā siseņa daudzmiljonu un miljardu bari. Katrā ūdenstilpē ņudzošo skropstaiņu vai vicaiņu daudzums sugas mērogā vispār nepadodas uzskaitē.

Dažādām sugām apdzīvotajā platībā īpatņu blīvums ir dažāds. Dažu desmitu kvadrātkilometru platība skaitās vienam zilonim vai degunradzim, bet Azovas jūras dibenā *Hydrobia* ģints gliemežu daudzums ir 15 000 īpatņu uz 1 m². Izrādās, ka 1 cm³ atgremotāju kuņģa saturs dažu skropstaiņu — *Entodinium* sugu īpatņu daudzums sasniedz vairākus simtus tūkstošus.

Tāds stāvoklis ir ar vienas sugas organismiem; taču, ja mēs apskatīsim organismu kopumu laukuma vai tilpuma vienībā dažādās vietās, iegūtie skaitļi būs daudz lielāki. Tā 400 cm² lielā plavas laukumīņā Leņingradas apkārtnē vasaras beigās var atrast līdz 3000 eksemplāru dažādu dzīvnieku (sikas ērces, kukaiņus u. c.), bet Atlantijas okeāna ziemeļdaļā katrā mililitrā ūdens atrodas 77 dažādi organismi, t. i., 77 miljoni vienā kubikmetrā.

Dabiski, ka dabā, kur ir tāda organismu pārpilnība, esošie barības krājumi un citi resursi vienmēr tikai ar grūtībām var apmierināt patērētājus. Tā organismu starpā rodas nikna konkurence un «cenšanās» pēc iespējas pilnīgāk izmantot katru apdzīvojamo iecirkni jeb biotopu. Katrs dzīvnieks, noteikta dabas apgabala faunas vai biocenozes loceklis, apgūst šajā apgabalā noteiktu vietu jeb ekoloģisko nišu, kurā tam pietiek barības, ir slēptuve utt. Šī apstākļa dēļ cīņā par eksistenci, no vienas puses, organismi izplatās visos ģeogrāfiskos platumos, nolaižas visos

dziļumos, paceļas visos Zemes virsmas augstumos. No otras puses, katrā atsevišķā zemeslodes punktā organismi izvietojas nevis vienā līmenī, bet vairākos stāvos. Pat tādā biotopā, kā pļavas zāles sega, iespējams izšķirt vairākus dzīves stāvus: dzīvnieki, kuri visu dzīvi pavada augsnē (sliēkas, daudzu vaboļu kāpuri u. c.); dzīvnieki, kuri galvenokārt mīt uz zemes (skudras); dzīvnieki, kuri uzturas sūnu slāni pie lakstaugu stublāju pamata (bezspārnu kukaiņi, *Oribatidae* dzimtas ērces u. c.); lapu un stublāju iemītnieki (sienāži u. c.); ziedu apdzīvotāji (daži zirnekļi u. c.).

Vēl spilgtāk stāvojumus izpaužas ūdenstilpēs, it īpaši jūrā. Tur vienmēr atšķiras 2 lieli organismu grupējumi: pirmais grupējums ir ūdens masas apdzīvotāji, starp kuriem izšķir ūdeni vairāk vai mazāk pasīvi peldošus dzīvniekus — planktonu, un dzīvniekus ar labi izteiktām aktīvām kustībām, piemēram, zivis, vaļveidīgos, dažus galvkaļķus u. c. — nektonu. Otrs grupējums ir ūdenstilpes dibena apdzīvotāji — bentoss. Šīs lielās grupas savukārt iedalās mazākos apakšnodalījumos. Tā jūras bentoss sadalās 4 pēc dziļuma atšķirīgās zonās: litorālā zona aptver pārismetā—bēguma rajonu, sublitorālā — sniedz līdz bentisko aļģu apakšējai robežai, batiālā — līdz kontinenta nogāzes beigām, t. i., līdz 1000—1700 m dziļumam, un abisālā zona aptver dziļumu līdz pat 11000 m un dziļāk (zināmais maksimālais Pasaules okeāna dziļums).

Tā kā dzīvnieki izmanto jebkuru brīvo platību, diezgan daudzi dzīvnieki, it īpaši kukaiņi, viensūņi un tārpji, apmetas uz citu lielāku dzīvnieku ķermeņa virsmas vai to iekšiene, barojas uz saimnieka rēķina un pārvēršas par parazītiem. Patlaban zināmo parazītu sugu skaits sastāda ne mazāk kā 6% no aprakstīto dzīvnieku sugu kopskaita.

Meklējot eksistencei piemērotus apstākļus, kādā atsevišķā vietā izveidojušās dzīvnieku sugas aizkļūst uz visām pusēm no šīs vietas, t. i., ģeogrāfiskās izcelšanās centra, un iekaro jaunas platības. Varētu domāt, ka Zemes dzīvnieku sastāvam tādā gadījumā būtu jākļūst vienādam. Tomēr tā nav: fauna dažādās zemēs, it īpaši, ja tās atrodas dažādos ģeogrāfiskos platumos, parasti nav vienāda. Tam par iemeslu ir daudzi gan pašreizēji, gan vēsturiski apstākļi. Jebkurai dzīvnieku sugai vispasaules izplatību kavē dažāda rakstura zoogeogrāfiski šķēršļi: daudziem sauszemes dzīvniekiem tās ir ūdens barjeras — jūras un okeāni, kas sadala cietzemi, augstas kalnu grēdas, bezūdens tuksneši utt. Bez tam katrai dzīvnieku sugai ir savas fizioloģiskās īpatnības un prasības, kuru dēļ eksistence iespējama tikai noteiktos klimatiskos apstākļos; tikai vietas, kas apmierina šīs prasības, var kļūt par dotā dzīvnieka areālu. Atkarībā no iepriekš minēto ģeogrāfisko šķēršļu ietekmes Zemes virsmu pēc faunas rakstura var sadalīt vairākos lielos iecirkņos, resp., apgabalos.

Zoogeogrāfija — zinātne par dzīvnieku izplatību — izdala 6 tādas apgabalus: 1) Holarktikā, kas aptver visu Eiropu, Āfrikas ziemeļdaļu, Ziemeļāziju un Ziemeļameriku; 2) Etiopiju, t. i., Āfriku uz dienvidiem no Sahāras; 3) Orientu jeb Indo-Malaju, kas aizņem Āzijas tropisko daļu; 4) Neotropiku, t. i., Dienvidameriku, kā arī Centrālameriku un Meksikas dienviddaļu (*Tulk.*); 5) Austrālijas apgabalu, kurā ietilpst Austrālija ar virkni tuvējo salu; 6) Antarktisko apgabalu, kas aptver Dienvidu Ledus okeāna piekrasti un salas.

Katrā apgabalā ir noteikts daudzums tam raksturīgu endēmu, t. i., tikai tajos mītošu dzīvnieku. Apgabali savukārt pēc faunas sastāva dalās mazākās pakārtotās vienībās: apakšapgabalos, provincēs utt. Visplašākais apgabals — Holarktika, sadalās Palearktiskā, t. i., Eirāzijā (bez Āzijas tropiskās daļas), un Nearktiskā, t. i., Ziemeļamerikā.

Pašreizējā dzīvnieku valsts ir ilgas iepriekšējos Zemes laikmetos dzīvojušu dzīvnieku evolūcijas rezultāts. So dzīvnieku atliekas, galvenokārt

skeleti, kas izrakteņu veidā saglabājušies dažādu laikmetu nogulās, liecina, ka blakus tagadējiem dzīvniekiem dažādos laikmetos eksistēja vesela virkne mūsdienās pilnībā izmirušu grupu. So grupu uzbūve un izplatība dažādos laikmetos palīdz izveidot visas dzīvnieku valsts ciltskoka shēmu. So ciltskoku, t. i., dzīvnieku filogēnēzi, apskatīsim grāmatas beigās, bet šeit iepazīsimies ar tabulu, kas ilustrē ģeoloģisko laikmetu secīgu nomaīņu. Visu Zemes vēsturi ģeologi sadala 5 galvenos posmos, kurus sauc par ērām. Eras dalās periodos. Pēdējo gadu pētījumi liecina, ka uz mūsu planētas dzīvība eksistē ievērojami ilgāk, nekā to vēl samērā neseno domāja. Vissenākajos iežos, kuru noteiktais vecums ir trīs un vairāk miljardi gadu, atrastas atliekas no mikroskopiskiem organismiem (prokariotisku šūnu līmenī). Sajā agrīnajā dzīvības attīstības periodā liela nozīme bija zilaļģēm — pirmajiem fotosintezējošiem (autotrofiem) organismiem, kuru darbības rezultātā Zemes atmosfērā sāka uzkrāties molekulārais skābeklis. Eikariotiskas šūnas ar norobežotu kodolu un hromosomās organizētu genomu parādījās pirms 1,5—2 miljardiem gadu un kļuva par svarīgāko dzīvības evolūcijas posmu. Daudzšūnu dzīvnieki dzīvības attīstības vēsturē uz Zemes parādījās apmēram pirms 1 miljarda gadu.

Proterozoja ēras nogulu slāņos konstatētas radiolāriju atliekas, foraminiferu nospiedumi, sūkļu skeleta adatas, posmtārpu caurulītes, pleckāju un gliemju čaulas un pat posmkāju atliekas. Tātad jau tajā laikā dzīvnieku pasaulē bija sastopami gandrīz visi dzīvnieku tipi, t. i.,

Ģeohronoloģiskā tabula

Eras	Ilgums, milj. g.	Periodi	Ilgums, milj. gadu
Kainozojs	60—70	Antropogēns	1,5—2,0
		Paleogēns, neogēns	65
Mezozojs	173	Krits	70
		Jura	58
		Triass	45
Paleozojs	310—350	Perms	45
		Akmeņogļu jeb karbons	55—75
		Devons	50—70
		Silūrs	30
		Ordoviks	60
		Kembrijs	70
Proterozojs			2000
Arhajs			Vairāk par 2000

Eru un laikmetu ilgums norādīts pēc PSRS ZA Zemes nodaļas absolūtā vecuma noteikšanas komisijas reierāta Starptautiskajā ģeologu konferencē 1964. gadā.

dzīvnieku valsts ļoti ilgas evolūcijas rezultātā bija sasniegusi augstu attīstības pakāpi.

Lai cik vērtīgas arī būtu iepriekšējos ģeoloģiskajos laikmetos dzīvojošo dzīvnieku atlieku fosilijas, tās tomēr nav pietiekams materiāls dzīvnieku pasaules filogenētiskā koka izveidei. Pirmkārt, paleontoloģija neko nesaka par visilgāko un svarīgāko evolūcijas pirmsākuma posmu, kad formējās dzīvnieku pamatgrupas — tipi un klases (arhaja ēra). Otrkārt, tikai retos gadījumos izdodas iegūt fosilo formu filogenētiskas, tiešā radniecībā saistītas rindas (tādas, piemēram, ir neogēna un paleogēna gliemju *Viviparus* un *Didacna* rindas vai zirgu un ziloņu priekšteču rindas). Tāpēc par atsevišķu dzīvnieku grupu izcelšanos un evolūciju jāspriež pēc netiešām ziņām, kuras dod ne tik daudz paleontoloģija, kā recento dzīvnieku salīdzinošā anatomija un embrioloģija. Pēdējā laikā vērtīgas slēdzienus palīdz izdarīt arī eksperimentālā zooloģija un biokīmija.

Filogenētiskās attīstības likumības ir formulējuši galvenokārt zoologi. Apskatīsim galvenās no tām.

1. Evolucionārās izmaiņas vienmēr ir pielāgojums izmainītiem vides apstākļiem. Tās veidojas un attīstās dabiskās izlases rezultātā, kā to vēl pagājušā gadsimta vidū spīdoši parādīja C. Darvins (1809—1882) klasiskajā darbā «Sugu izcelšanās dabiskās izlases ceļā jeb pielāgotāko formu saglabāšanās cīņā par dzīvību» (1859).

Dažiem pielāgojumiem ir plašāka vispārīgā nozīme, un tie ne tikai atļauj dzīvniekam dzīvot daudzveidīgos vides apstākļos, bet arī nodrošina lielu organizācijas plastiskumu. Tādi pielāgojumi, kurus A. Severcovs nosauca par aromorfozēm, skar dzīvībai svarīgus orgānus (gremošanas, elpošanas, maņu orgānus, nervu sistēmu utt.). un rada vispārīgā organizācijas līmeņa paaugstinājumu. Tie paver plašu ceļu tālākiem evolucionāriem pārveidojumiem. Uz aromorfožu pamata droši vien notika vienu lielu grupu evolucionārā pāreja citās grupās, piemēram, vienas klases vai tipa pāreja citā klasē vai tipā.

No otras puses, ļoti bieži notiek pielāgošanās stingri noteiktiem un ierobežotiem vides apstākļiem. Šiem pielāgojumiem ir specializācijas raksturs, tie padara neiespējamu eksistenci citā vidē, ierobežo tālākas progresīvās evolūcijas iespējas un nosaukti par idioadaptācijām (A. Severcovs). Dažkārt nekustīgi piestiprinātiem dzīvniekiem, bet it īpaši parazitējiem, idioadaptīvie pielāgojumi izpaužas regresīvā evolūcijā, kurai raksturīga orgānu izzušana (redukcija) un nereti ārkārtīgi izteikta visa organisma uzbūves vienkāršošanās. Tomēr arī šādos gadījumos vienu orgānu regresu pavada citu (piestiprināšanās aparāta, dzimumsistēmas u. c.) progresīva attīstība.

2. Evolūcija galvenokārt ir monofilētisks process, t. i., attīstība notiek no vienas kopējas saknes. Kā to uzskatāmi parādīja C. Darvins (1859), organismu dabiskās grupas (sugas, ģintis utt.) attīstās no viena kopēja stumbra pazīmju skaidrības jeb diverģences ceļā, izmirstot mazāk pielāgotām starpformām. Monofilētiskā attīstība nav attīstība no viena priekšteču pāra, bet gan no tuvi radniecīgu formu grupas. Diverģentās attīstības rezultātā evolucionējošo zaru atšķirības arvien vairāk pāstiprinās.

Sugas evolūcijas procesa sākuma fāzei raksturīga sugas sadalīšanās vietējās ģeogrāfiskās vai ekoloģiskās formās jeb varietātēs, kuras tālākajā evolūcijā arvien vairāk atālinās un beidzot kļūst par sugām. Arī starp sugām notiek diferenciacija, atbilstoši tai — diverģence, un sugas pārvēršas par ģintim, ģintis kļūst par dzimtām utt. Taču diverģence neizpaužas obligāti tikai kā divu jaunu formu norobežošanos, daudz biežāk vienlaicīgi notiek dažādu vai pat daudzu filogenētisku zaru nodalīša-

nās. Šādos gadījumos termins «divergence» izrādās nepietiekams un tiek nomainīts ar terminu «adaptīvā radiācija».

Taču ļoti bieži ir novērojama arī neradniecīgu, diverģences procesā ļoti attālinājušos formu sekundāra uzbūves līdzība. Šāda konverģenta līdzība izveidojas kā pielāgojums vienādiem vides apstākļiem. Tā, piemēram, sēdošais dzīvesveids ūdens dzīvniekiem neatkarīgi no radniecības vai sistemātiskā stāvokļa izraisa līdzīgu uzbūves pazīmju veidošanos. Ķermenis iegūst vairāk vai mazāk pilnīgu starainu (radiālu) simetriju, mutes polā, kas vērsts prom no substrāta, izveidojas taustekļu vainags, barošanās iegūst pasīvu raksturu — dzīvnieki barojas, dzenot ar skropstiņām uz muti ūdeni peldošas barības daļiņas. Dažkārt ānuss pārvietojas uz dzīvnieka augšējo polu un zarna kļūst cilpveidīga, bieži attīstās bezdzimumvairošanās spēja. Šis pazīmes ir raksturīgas daudziem neradniecīgiem, nekustīgi piestiprinātiem dzīvniekiem, un tādēļ nav brīnams, ka to ārējais izskats mēdz būt ļoti līdzīgs. Tādi ir sūneņi (*Bryozoa*), sēdošie daudzšartārpi (*Polychaeta*, *Sedentaria*), spārnzauņi (*Pterobranchia*), pogonofori (*Pogonophora*), zemākie (starp tiem paleozoja) adatādaini u. c.

Citu konverģentās līdzības gadījumu parāda, piemēram, endoparazītisks dzīvesveids. Tā gregarīnu (*Sporozoa* tipa klase) viensūnas ķermeņa priekšgalā bieži attīstās īpašs ar āķiņiem apgādāts nodalījums — epimerīts, ar kuru tās piestiprinās pie saimnieka — bezmugurkaulnieka — zarnu sienas, savukārt mugurkaulnieku zarnās parazitējošiem lenteņiem (*Cestoda*) šim nolūkam kalpo galva jeb skolekss, uz kuras nereti ir kāši. Tamlīdzīgu piemēru ir daudz.

Dažkārt līdzīgas pazīmes attīstās neatkarīgi, vairāk vai mazāk radniecīgiem zariem evolūcijējot vienādos vides apstākļos. Šādu parādību sauc par paralēlu attīstību.

Tā posmkāju tipa dažādie apakštīpi (*Trilobitomorpha*, *Chelicerata*, *Branchiata*, *Tracheata*) acīmredzot tik agri nodalījās kā patstāvīgi zari, ka to evolucionārā attīstība daudzējādā ziņā notika paralēli, un ļoti daudzās kopējās organizācijas īpatnības attīstījās neatkarīgi. To pašu var teikt arī par dažādām zirnēkļveidīgo grupām, kuras ir agri sazarojušies patstāvīgi evolūcijas zari. Tos saista kopīga izcelšanās, ar ko arī var izskaidrot daudzās kopīgās pazīmes to uzbūvē. Taču līdzīgos gaisa vadus — trahejas tie ieguva neatkarīgi kā pielāgojumu gaisa elpošanai. Dažādās plaušgliemežu (*Gastropoda*, *Pulmonata*) dzimtās neatkarīgi notika čaulas redukcija un paralēli izveidojās bezčaulas kailgliemežveida formas.

3. Dzīvnieka organisms ir vienots vesels, kurā visas daļas un orgāni ir savstarpēji saistīti. Evolūcijas procesā radušās izmaiņas viena orgāna uzbūvē un funkcijā neizbēgami rada arī attiecīgas korelatīvas izmaiņas citos fizioloģiski, morfoloģiski, ģenētiski un citādā veidā saistītos orgānos. Korelācijas jeb orgānu savstarpēji atkarīgas attīstības likumu atklāja Z. Kivjē (1812). Izmantojot šo likumu, pēc fosilo organismu daļām, piemēram, pēc skeleta fragmentiem, nereti izdodas rekonstruēt veselu organismu.

Minēsim korelatīvās atkarības piemēru. Viena no visbūtiskākajām, progresīvākām izmaiņām posmkāju evolūcijas procesā bija spēcīga, kuitulizēta ārējā skeleta izveidošanās. Tas neizbēgami atspoguļojās daudzos citos orgānos: ādas-muskuļu maiss nespēja funkcionēt ieslēgts cietās ārējās brūnās un sadalījās atsevišķos muskuļu kūlišos; sekundārais ķermeņa dobums vairs nepildīja balsta funkciju, un to nomainīja citas izcelsmes jauktais ķermeņa dobums (miksocels), kas pildīja galvenokārt trofisko funkciju; ķermeņa augšana kļuva periodiska, un to sāka pavadīt

čaulas maiņa (novilkšanās) utt. Kukaiņiem parādās noteikta korelācija starp elpošanas orgāniem un asinsvadiem. Spēcīgi attīstoties trahejām, kas nogādā skābekli tieši uz tā izmantošanas vietām, asinsvadi kļūst lieki un izzūd. Ne mazāk skaidra korelācija ir novērojama arī vēžiem, kuriem sirds un asinsvadu stāvoklis saistīts ar žaunu lokalizāciju utt.

4. Evolūcija kā vispār jebkura attīstība ir neatgriezenisks process. Neatgriezeniskās evolūcijas likumu formulēja beļģu paleontologs L. Dollo (1893). Ja orgāns pakļauts redukcijai un izzūd, tad no jauna tas vairs nekad neparādās. Zaudētā orgāna vietā var stāties tā vietnieks, kas pilda analogisku funkciju, taču tas būs pavisam cits orgāns, kuram pēc izcelšanās nav nekā kopīga ar izzudušo orgānu.

5. Organisma evolūciju vienmēr pavada daļu un orgānu diferenciacija (H. Milne-Edwards, 1851). Diferenciācijas būtība ir tā, ka sākotnēji vienādās organisma daļas pakāpeniski arvien vairāk atšķiras cita no citas kā pēc formas, tā pēc funkcijām jeb sadalās funkcionāli dažādās daļās. Specializējoties kādas noteiktas funkcijas veikšanai, tās tajā pašā laikā zaudē spēju pildīt citas funkcijas un nonāk ciešā atkarībā no pārējām organisma daļām. Tātad diferenciacija vienmēr rada ne tikai organisma komplicēšanos, bet arī daļu pakļaušanos veselajam — vienlaicīgi ar organisma morfofizioloģisku sadalīšanos notiek pretējs process — integrācija, t. i., harmoniska veselā veidošanās.

6. Dzīvnieku evolūcijā notiek homoloģisko (kopējas izcelsmes) orgānu oligomerizācija (skaita samazināšanās) (V. Dogels, 1936, 1954). Tā novērojama visos galvenajos daudzšūnu dzīvnieku filoģenēzes zaros. Orgānu skaita samazināšanos pavada to progresīva morfoloģiska un funkcionāla diferencēšanās.

Evolūcijas procesā, veidojoties lielām dzīvnieku grupām, bieži notiek ievērojami organizācijas pārkartojumi, kuru rezultātā veidojas jauni orgāni. Jaunu orgānu izveidošanos sevišķi veicina dzīvesveida maiņa, piemēram, pāreja no sēdoša dzīvesveida uz kustīgu vai no ūdens uz sauszemi. Jauno orgānu parasti izveidojas ļoti daudz, tie ir vāji attīstīti, vienveidīgi un bieži izvietojas nekārtīgi (jaunizveidojušos orgānu daudzskaitliskās aizmešanās principu atklāja V. Dogels). Līdz ar diferenciaciju orgāni iegūst arī noteiktu lokalizāciju, bet to skaits arvien vairāk samazinās un kļūst dotajai dzīvnieku grupai pastāvīgs. Piemēram, posmtārpu tipā ķermeņa segmentu ir daudz un to skaits ir nestabils. Visi segmenti ir vienveidīgi. Posmkājējiem, kas cēlušies no posmtārpiem, posmu skaits vairumā kļūst samazināts, kļūst pastāvīgs, bet atsevišķi ķermeņa segmenti parasti, apvienodamies grupās (galva, krūtis, vēders utt.), specializējas noteiktu funkciju veikšanai.

Oligomerizācijas parādībai ir svarīga nozīme daudzu evolūcijas un filoģenēzes jautājumu risināšanā. Dažādu orgānu stāvokļa analīze (vai to saglabāties daudz, vai tie jau pakļauti oligomerizācijai) ļauj spriest par šo orgānu izcelsmes laiku, bet pēc dažāda vecuma orgānu kombinācijām nereti iespējams izdarīt secinājumus par dotās dzīvnieku grupas filoģenēzi. Līdzīgus piemērus atkārtoti atradīsim grāmatas speciālajās nodaļās.

Atšķirībā no daudzšūnu dzīvniekiem viēnšūnu evolūcijā dominē nevis oligomerizācija, bet ķermeņa daļu (organoīdu) polimerizācija (skaita palielināšanās). Tas parādīts attiecīgajās grāmatas nodaļās.

7. Svarīga nozīme dažādu dzīvnieku grupu radniecīgo attiecību noskaidrošanā ir bioģenētiskajam likumam (F. Millers, 1864; E. Hekels, 1866; A. Severcovs, 1939), t. i., likumam par ontoģenēzes (individuālās attīstības) un filoģenēzes savstarpējām attiecībām.

Evolūcijas procesā embrionālās attīstības stadijas parasti neizmai-
nās tik ievērojami kā pieaugušie dzīvnieki. Tāpēc, salīdzinot pat tālu citu
no cita stāvošu dzīvnieku grupu embrijus un kāpurus, starp tiem nereti
novērojama liela līdzība, kas liecina par radniecību. Evolucionārajai zooloģijai sevišķi interesi izraisa rekaptulācija, t. i., tālākiem vai tuvākiem
senčiem raksturīgu uzbūves īpatnību atkārtosšanās individuālās attīstības
laikā.

Minēsim tikai vienu klasisku piemēru. Sēdošo ascīdiju (*Ascidiae*) sis-
temātiskais stāvoklis un izcelšanās ilgu laiku bija pavisam neskaidri, un
tikai A. Kovaļevska pētījumi (1866) par šo dzīvnieku attīstību galīgi at-
risināja minēto jautājumu. No ascīdiju olas iznāk brīvi peldošs astains
kāpurs, pēc uzbūves shēmas līdzīgs hordaiņiem (*Chordata*). Metamorfo-
zes laikā kāpurs pāriet uz sēdošu dzīvesveidu un tam izzūd aste, horda,
muskulatūra un maņu orgāni, nervu caurulīte reducējas līdz nelielam
nervu mezglam, notiek ķermeņa ventrālās virsmas pastiprināta augšana,
veidojas sifoni utt., t. i., parādās ar sēdošu dzīvesveidu saistītas organi-
zācijas pazīmes. Jaunai ascīdijai, kas tikko noformējusies, jau vairs nav
nekā kopēja ar citiem hordaiņiem. Šajā piemērā kāpura uzbūve rekapi-
tulē (atkārto) galvenās sava kādreizējā brīvi peldošā priekšteča pazīmes.
Tā tika atrasta ascīdiju dabiskā vieta dzīvnieku valsts sistēmā. Turpmāk
mums atkārtoti iznāks saskarties ar analogiskiem faktiem.

ZOOLOĢIJAS VĒSTURE

Pirmās ziņas par dzīvniekiem cilvēks sāka uzkrāt akmenslaikmetā
(paleolītā). Dzīvnieki bija medību, zvejas objekts u. tml. Sacerējumi par
dzīvniekiem zināmi jau senajā Ķīnā, Indijā. Plaši izplatīti dzīvnieku,
starp tiem arī bezmugurkaulnieku attēli (90. att.), kuros naiva fantā-
zija nereti jauca ar precīzām un reālām dzīvnieku uzbūves detaļām.
Taču zinātniskā zooloģija sākas ar Senās Grieķijas lielo zinātnieku un
domātāju Aristoteli (IV gs. p. m. ē). Viņš sadalīja visus viņam zināmos
dzīvniekus (to bija apmēram 500) 2 grupās: 1) dzīvnieki ar asinīm un
2) dzīvnieki bez asinīm. Pie pirmās grupas Aristotelis pieskaitīja visus
augstākos dzīvniekus (zīdītājus, putnus, rāpuļus un zivis), pie otrās —
kukaiņus, vēžus, gliemjus un citus zemākos dzīvniekus. Šī pirmā zoolo-
ģiskā sistēma pastāvēja ļoti ilgi. Bez tam Aristoteļa darbos izleiktas dau-
dzas idejas un vispārinājumi, starp tiem arī mācība par organisma daļu
korelāciju.

Viduslaiku feudālisms ar tam raksturīgo gandrīz neierobežoto baznīcas
kundzību apspieda zinātniskās domas virzību. Tikai XV gs. Renesanses
laikā sākās vispār dabaszinātņu un to skaitā arī zooloģijas attīstība.
XVI—XVII gs. sāk uzkrāties ziņas par dzīvnieku daudzveidību, uzbūvi,
dzīvesveidu (K. Gesnera sacerējumi Šveicē, G. Rondeles un P. Belona —
Francijā u. c.).

Liela nozīme zooloģijas attīstībā XVI un XVII gs. mijā bija mikro-
skopa izgudrošanai. Ar to sākās jaunas, vissīkāko dzīvo būtņu pasaules
izzināšana, organismu smalkāko struktūru un embrionālās attīstības pētī-
šana (A. Lēvenhuks Holandē, M. Malpigi Itālijā, V. Harvejs Anglijā
u. c.).

XVII gs. sākumā un XVIII gs. pirmajā pusē tika likti pamati dzīv-
nieku sistēmai. Te nozīmīgi bija Dž. Reja (Anglija), bet jo sevišķi ievē-
rojamā zviedru dabas pētnieka K. Linneja darbi. Linnejs izveidoja racio-
nālu nomenklatūru, kurai bija svarīga loma sistemātiskās zooloģijas un

botānikas attīstībā. Viņa klasiskais darbs «Systema naturae» («Dabas sistēma») pirmo reizi nāca klajā 1735. gadā, bet tā desmitajā izdevumā (1758) bija jau konsekventi izstrādāti binārās nomenklatūras principi (15. lpp.). Linneja sistēmā izdalītas 4 hierarhiski saistītas sistēmatikas kategorijas — t a k s o n i: suga, ģints, kārta (rinda), klase. Linnejs aprakstīja un deva nosaukumu vairāk nekā 300 dzīvnieku ģintīm, kuras pēc līdzības pakāpes sagrupēja kārtās (rindās). Līdzīgās kārtas (rindas) tika apvienotas klasēs, kuras uzskatīja par augstākajām sistēmatikas kategorijām. Linnejs izveidoja 6 klases: 1. *Mammalia* (zīdītāji), 2. *Aves* (putni), 3. *Amphibia* (rāpuļi), 4. *Pisces* (zivis), 5. *Insecta* (kukaiņi) un 6. *Vermes* (tārpi, gliemji un visi pārējie zemākie dzīvnieki). K. Linnejs atzina mācību par sugu nemainību.

XVIII gs. beigās, XIX gs. sākumā franču zoologs Z. Kivjē izstrādāja dzīvnieku salīdzinošās anatomijas pamatus un arī mācību par korelāciju. Uz šo darbu pamata viņa skolnieks H. Blenvils 1825. gadā sistēmā kā augstāko sistēmatikas vienību ievada tipu. Sākumā bija aprakstīti tikai nedaudzi šādi tipi. Vēlāk, padziļinoties zināšanām par dzīvnieku uzbūvi un attīstību, to skaits palielinājās. Z. Kivjē, tāpat kā K. Linnejs, uzskatīja sugas par nemainīgām.

XIX gs. pirmajā pusē zooloģija parādās doma par dzīvnieku pasaules vēsturisku attīstību. Z. Kivjē laikabiedrs un tautietis E. Zofruā Sent Ilers izvirzīja ideju par sugu mainību ārvides faktoru tiešā ietekmē. Tajā pašā laikā Z. B. Lamarks publicēja grāmatu «Zooloģijas filozofija» (1809), kurā bija izteikta pirmā zinātniska organiskās pasaules evolūcijas teorija. Lamarks daudz darīja arī bezmugurkaulnieku sistēmas izstrādāšanā. Viņš ieviesa terminu «bezmugurkaulnieki». Bezmugurkaulniekiem viņš izšķīra 10 klases (Linnejam bija tikai 2). Tajā pašā laikā Krievijā pret sugu nemainības ideju uzstājās Maskavas universitātes profesors K. Ruljē. Liela nozīme zooloģijas attīstībā XIX gs. vidū bija Krievijas Zinātņu akadēmijas akadēmiķim K. Bēram, izcilu pētījumu autoram dzīvnieku embrioloģijā un diglāpu mācības izveidotājam.

Jūtamu ietekmi uz zooloģijas attīstību atstāja XIX gs. trīsdesmito gadu beigās M. Sleidena un T. Svana darbos formulētā sūnuzbūves teorija. Šie darbi parlicināši parādīja dzīvnieku un augu mikroskopisko struktūru vienotību.

Jauns periods zooloģijas, tāpat kā visu bioloģisko zinātņu, attīstībā sākās XIX gs. otrajā pusē pēc Č. Darvina darbiem. Savā slavenajā monogrāfijā «Sugu izcelšanās dabiskās izlases ceļā jeb pielāgotāko formu saglabāšanās cīņā par dzīvību» (1859) Č. Darvins apstiprināja evolūcijas mācību un atklāja galveno organiskās evolūcijas faktoru — dabisko izlasi. Uz evolūcijas mācības bāzes zooloģija sāka strauji attīstīties. Izveidojās jaunas, agrāk nebijušas zooloģijas disciplīnas.

E. Hekels Vācijā izmantoja Č. Darvina idejas dzīvnieku pasaules filoģenēzes izveidošanai. Viņš arī deva «galvenā bioģenētiskā likuma» klasisko formulējumu, kas nosaka noteiktas attiecības starp ontogēnēzi (individuālo attīstību) un filoģenēzi (vēsturisko attīstību). Šo likumsakarību atklāja gods pieder ievērojamam vācu zoologam un embriologam F. Milleram. Izveidojās evolucionārā salīdzinošā anatomija (R. Vidersheims, K. Hegenbauris, E. Rejs Lankasters u. c.) un evolucionārā salīdzinošā embrioloģija. Salīdzinošās embrioloģijas izveidē vadošā loma ir krievu zinātniekiem, pirmām kārtām I. Mečnikovam un A. Kovaļevskim. Tajā pašā laikā V. Kovaļevska pētījumi par fosilajiem nagaņiem liek pamatus evolucionārajai paleozooloģijai (zinātnei par izmirušajiem dzīvniekiem). Straujos tempos attīstās dzīvnieku sistēmatika un zoogeogrāfija. Par to liecina aprakstīto sugu skaits. K. Linnejam bija zināmas 4208 sugas,

XIX gs. pirmajā pusē šis skaits pieauga līdz 48 000, bet gadsimta beigās zoologi skaitīja aptuveni 400 000 sugu.

Sajā pašā laikā kā patstāvīga zooloģijas nozare radās dzīvnieku ekoloģija — zinātne, kas pēta organismu un dzīves vides savstarpējās attiecības.

Zooloģija strauji attīstās XX gs. Uz visas mūsu planētas pieaug faunistisko pētījumu skaits un apjoms. Zooloģijai un zoogeogrāfijai īpaši daudz ir devusi Pasaules okeāna pētīšana, ko veic daudzi ekspedīciju kuģi. Ļoti nozīmīgi ir padomju ekspedīciju kuģa «Vitjaz» un daļu kuģa «Galateja» veiktie pētījumi. Pēdējā gadsimta ceturksni galvenokārt ar šiem kuģiem apseko okeāna dzelmes līdz 11 000 m dziļumam, un rezultātā izdarīti daudzi svarīgi zooloģiski atklājumi. Tā, piemēram, A. Ivanovs ir aprakstījis un detalizēti izpētījis vairākus desmitus jauna dzīvnieku tipa — pogonoforu — sugas.

XX gs. un līdz mūsdienām turpinās zoologu darbs, attīstot un pilnveidojot dzīvnieku sistēmu. Uz šo pētījumu pamata ievērojami palielināties sistemātikas augstāko kategoriju — tipu un klašu skaits. Kivjē laikā izšķīra 4 tipus, mūsdienu sistēmās to ir daudz vairāk. Sajā grāmatā par pamatu ņemti 23 tipi.

Pēdējos gadu desmitos liela uzmanība tiek veltīta ne tikai augstāko kategoriju pētīšanai, bet arī sugas problēmai zooloģijā. Iekšsugas grupējumu (populāciju) izpēte noved tieši pie vienas no bioloģijas centrālajām problēmām — sugu veidošanās. Ievērojami paplašinās zooloģisko pētījumu metodes. Tiek lietotas precīzas citoloģiskās metodes. Pēdējā laikā plaši izmanto hromosomu skaita un uzbūves pētījumu rezultātus (kariomatika). Zooloģijā ieviešas arī bioķīmiskās metodes. Tā, piemēram, akademiķis A. Belozerskis sistemātikas un filoģenēzes nolūkiem ir noskaidrojis DNS nukleotīdu sastāvu, kas iezīmē jaunu molekulāri bioloģisku sistemātikas aspektu. Dzīvnieku šūnu ultrastruktūru izpētei lieto elektronmikroskopu.

Kā redzēsīm tālākajā materiāla izklāstā, dzīvnieku evolūcijas ceļu izprašanā liela nozīme ir bijusi un ir evolūcijas morfofizioloģisko likumsakarību izziņai. Sajā jomā īpaši nozīmīgu ieguldījumu devuši akad. A. Severcova, akad. I. Smalhausena, vācu zinātnieka B. Renša, angļu zinātnieka J. Hekslja darbi. Liela nozīme ir V. Dogela izstrādātajai mācībai par homoloģisko orgānu oligomerizāciju, ar kuras daudzajiem piemēriem iepazīsimies tālāk.

Zooloģisko pētījumu rezultātā XX gs. gūti ievērojami sasniegumi filoģenēzes jomā — dzīvnieku valsts konkrētu evolūcijas ceļu izziņāšanā. So problēmu risināšanā svarīga nozīme ir salīdzinošās anatomijas un embrioloģijas, kā arī paleozooloģijas panākumiem. Filoģenēzes jautājumiem šaj grāmatā pievērsisim īpaši lielu uzmanību.

Zooloģijas attīstība Krievijā un Padomju Savienībā nesaraucjami saistīta ar pasaules zinātni, bet tai ir arī savas raksturīgas īpatnības.

Mūsu Dzimtenes neaptveramo plašumu faunistiskajiem pētījumiem pirmos ieguldījumus deva tādu ievērojamu zoologu kā S. Krašņinņikova, G. Stellera, I. Gmelina, I. Lejohina ekspedīcijas, kurās tika pēti Sibīrijas un Kamčatkas teritorija. Svarīga loma bija arī P. Pallasa ekspedīcijām Pievolgā un Sibīrijā, K. Bēra ekspedīcijām Volgā, Somu līcī, Novajā Zemlā. Vērtīgu ieguldījumu Krievijas faunas (Vidusāzijā un Centrālāzijā) izziņāšanā deva N. Prževalska, A. Fedčenko un P. Kozlova pētījumi XIX gs. otrajā pusē. Sevišķi liela nozīme ir ievērojamo krievu zinātnieku-hidrobiologu darbiem: M. Kņipoviča darbiem par Barenca, Melno, Azovas un Kaspijas jūru, S. Zernova darbiem par Melno jūru,

K. Derjugina — par Barenča, Balto un Tālo Austrumu jūru, L. Zenkēviča — par Barenca un Kaspijas jūru u. c.

XIX gs. Krieviju sasniedz darvinisma idejas, kuras vairums krievu zoologu uzņēma pozitīvi. Tās sekmē zinātnisko pētījumu strauju paplašināšanos un augšanu. Pateicoties A. Kovaļevska, I. Mečņikova, V. Kovaļevska, kā arī daudzu tā laika ievērojamo zoologu — V. Zaļenska, N. Bobrecka, N. Nasonova un citu izcilajiem darbiem, Krievijas zooloģija izvirzās vienā no pirmajām vietām pasaules zooloģijas zinātnē.

Līdz Lielajai Oktobra sociālistiskajai revolūcijai zooloģijas, tāpat kā citu bioloģijas zinātņu, attīstība Krievijā bija saistīta ar nedaudziem zinātnes centriem — universitāšu pilsētām — Maskavu, Pēterburgu, Kijevu, Harkovu, Kašanu. Milzīgajos Sibīrijas plašumos bija tikai viens universitātes līmeņa zinātnes attīstības centrs — Tomska. Pēc revolūcijas aina pilnīgi izmainās. Attīstās ļoti daudz jaunu zinātnes centru un iestāžu ne tikai Krievijas centrālajās pilsētās, bet arī visās savienotajās republikās, kurās tiek izveidotas nacionālas zinātņu akadēmijas, universitātes un citas augstskolas. Zooloģijā, tāpat kā visā zinātnē kopumā, ievieš plānveidību. Zooloģisko problēmu izstrāde cieši saistīta ar lauksaimniecības uzdevumiem. Notiek intensīvi Padomju Savienības faunas pētījumi, kurus vada lielākais zinātniskais centrs — PSRS Zinātņu akadēmijas Zooloģijas institūts Ļeņingradā, kas izdod monogrāfiju sēriju «Фауна СССР» daudzos desmitos sējumu.

Salīdzināmās anatomijas un ekoloģijas problēmu izstrādē vadošā loma pieder PSRS Zinātņu akadēmijas A. Severcova Dzīvnieku evolucionārās morfoloģijas un ekoloģijas institūtam Maskavā. PSRS ir strādājuši un strādā daudzi izcili zoologi. Ap dažiem no tiem izveidojušies lieli viņu skolnieku un līdzstrādnieku kolektīvi — zinātniskās skolas. Ciešā saistībā ar filogēnēzes problēmām sekmīgi attīstās bezmugurkaulnieku salīdzinošā anatomija un embrioloģija. Sajā virzienā sevišķi lielu ieguldījumu devuši V. Simkevičs, V. Bekļemiševs, P. Ivanovs, V. Dogels, A. Zahvatkins, A. Ivanovs, N. Ļivanovs, D. Fedotovs. Plašu vērienu ieguvusi parazitisko bezmugurkaulnieku pētīšana, kurā apvienojas teorētisko problēmu izstrādāšana ar lielu praktiskas nozīmes uzdevumu risināšanu. Ir izveidojušās vairākas ievērojamas parazitoloģijas skolas. Vienu no šīm skolām nodibinājis akad. E. Pavlovskis, kurš izstrādāja mācību par transmisīvo slimību perēkļiem dabā (385. lpp.). Akad. K. Skrjabins — plašās helmintologu (helmintoloģija — zinātnē par parazitiskajiem tārpiem) skolas vadītājs, veicis grandiozu darbu, noskaidrojot helmintu faunu PSRS teritorijā un izstrādājot cīņas metodes pret tiem.

Liela zinātniska skola izveidojusies ap V. Dogeli — ekoloģiskā virziena izveidotāju parazitoloģijā. Šī skola izvirzījusi uzdevumu noskaidrot parazitfaunas atkarību no saimniekdzīvnieka ārvides apstākļiem un no saimniekdzīvnieka fizioloģiskā stāvokļa.

Parazitoloģiskie pētījumi plaši izvērsti savienotajās republikās. Liela parazitologu skola izveidojusies Ukrainā, kur to vada akad. A. Markevičs.

Apjoma un nozīmes ziņā sevišķi lieli ir entomoloģijas (entomoloģija — zinātnē par kukaiņiem) virzienā veiktie pētījumi PSRS. Lielais padomju entomologu kolektīvs, kurā ietilpst vairāki simti zinātnisku darbinieku, pēta kukaiņu sistemātiku, uzbūvi, ekoloģiju, kā arī to nozīmi lauksaimniecībā un medicīnā. Kukaiņu vidū ir daudz lauksaimniecības kultūraugiem bīstamu kaitēkļu, daudzu cilvēkam un mājdzīvniekiem bīstamu slimību pārnēsēju utt. Blakus kaitīgiem kukaiņiem ir arī derīgas sugas — kultūraugu apputeksnētāji, medus, dabiskā zīda un vairāku citu vērtīgu produktu ražotāji. Entomoloģijas jomā ir strādājuši un strādā izcili krievu

un padomju zinātnieki: N. Holodkovskis, M. Rimskis-Korsakovs, B. Svanvičs, A. Daņiļevskis, A. Semjonovs-Tjanšanskis, G. Bei-Bienko, A. Stakelbergs, A. Moņčadskis, M. Giļarovs, V. Pospelovs un daudzi citi.

Seit dots tikai īss zooloģijas attīstības galveno momentu apraksts. Zooloģija ir zinātne, kas vispusīgi pēta dzīvniekus: to daudzveidību (sistemātika), uzbūvi un funkcijas (morfoloģija un fizioloģija), izplatību (zooģeogrāfija), saistību ar dzīves vidi (ekoloģija), individuālās un vēsturiskās attīstības likumsakarības (embrioloģija, evolūcijas mācība). Zooloģija ir cieši saistīta ar cilvēka praktisko darbību. Dzīvnieku valsts pētīšana ir nepieciešama, lai varētu to aizsargāt un rekonstruēt.

DZĪVNIEKU VALSTS SISTĒMA

Iepriekšējā nodaļā tika pasvītots, ka zooloģijas attīstības vēsture cieši saistīta ar dzīvnieku sistemātikas pamatprincipu veidošanās vēsturi. Tiešām, visā Zemes faunas daudzveidībā nebūtu iespējams orientēties, ja zinātnieku rokās nebūtu universāls aparāts, kas ļauj tiem precīzi fiksēt pētāmo un aprakstāmo organismu stāvokli dzīvnieku valsts ciltskokā. Tāds aparāts ir mūsdienu sistemātika, kas izveidojusies daudzu zoologu rūpīga darba rezultātā visā zinātnes attīstības vēstures laikā. Iepriekšējo, bieži vien visai formāli veidoto sistēmu vietā nāk dabiskā sistēma, kurā zinātnieki cenšas attēlot dzīvnieku valsts reālos evolūcijas ceļus.

Mūsdienās dzīvnieku valsti pieņemts dalīt savstarpēji pakārtotās sistemātiskās kategorijās — taksonos. Pamattaksons ir «suga». Sugu apzīmēšanai izmanto binārās nomenklatūras principu, kuru izstrādāja jau K. Linnejs. Katrai sugai piešķirts no diviem vārdiem sastāvošs latiniskais nosaukums. Pirmais vārds — lietvārds — ir nosaukums ģintij, kurā apvienota grupa tuvu sugu, otrs — parasti īpašības vārds — nosaukums sugai. Tā, piemēram, kāpostu balteņa zinātniskais nosaukums ir *Pieris brassicae*, bet tuvi radniecīgas tās pašas *Pieris* ģints sugas saucas *Pieris rapae* — rāceņu baltenis un *Pieris napi* — kāļu baltenis. Binārie nosaukumi ir ērti, jo uzreiz parāda dotās sugas piederību ģintij.

Ja sugas nosaukums izveidots pēc «Starptautiskās zooloģiskās nomenklatūras kodeksa» likumiem, tad tas skaitās obligāts visiem: lai arī kas un kur nerakstītu par doto sugu, obligāti jālieto vienīgi šis nosaukums. Par pareizu uzskatāms tikai pirmais, par citiem agrāk dotais nosaukums; vēlāk izveidotos nosaukumus neatzīst. Taču pirmais nosaukums ir likumīgs vienīgi tad, ja līdzī tam dots pietiekami skaidrs sugas apraksts vai kaut tās attēls.

Tuvi radniecīgas ģintis apvienojas dzimtās, dzimtas — kārtās, kārtas — klasēs. Mūsdienu sistemātikas augstākais taksons — tips apvieno radniecīgas klases. Zoologi ļoti bieži lieto starptaksonus: apakštipus, apakšklases, virskārtas, apakškārtas utt., kuri apvieno dotā taksona ietvaros zemāka ranga grupas. Piemēram, tipa ietvaros klases var grupēt vairākos apakštipos.

Piemēra dēļ parādām galvenās sistemātikas kategorijas, pie kurām pieder kaut kāda noteikta suga, teiksim, kāpostu baltenis.

Tips. *Arthropoda* (Posmkāji)

Apakštips. *Tracheata* (Traheāti)

Klase. *Insecta* (Kukaiņi)

Apakšklase. *Ectognatha* (Kailžokļaiņi)

Kārta. *Lepidoptera* (Tauriņi jeb zvīņspārņi)

Apakškārta. *Frenata* (Dažādspārnu tauriņi)

Dzimta. *Pieridae* (Balteņu dzimta)

Ģints. *Pieris* (Balteņi)

Suga. *Pieris brassicae* (Kāpostu baltenis)

Šajā grāmatā pieņemtās dzīvnieku valsts sistēmas pamatā likti 23 tipi:

1. Sarkodinvicaiņi (*Sarcomastigophora*)
2. Sporaiņi (*Sporozoa*)
3. Dzelšporaiņi (*Cnidosporidia*)
4. Sikšporaiņi (*Microsporidia*)
5. Skropstaiņi (*Ciliophora*)
6. Plakozoji (*Placozoa*)
7. Sūkļi (*Spongia* jeb *Porifera*)
8. Zarndobumaiņi (*Coelenterata* jeb *Cnidaria*)
9. Ktenofori (*Ctenophora*)
10. Plakantārpi (*Plathelminthes*)
11. Nemertintārpi (*Nemertini*)
12. Veltņtārpi jeb pirmdobumtārpi (*Nemathelminthes*)
13. Kāšgalvjtārpi (*Acanthocephala*)
14. Posmtārpi (*Annelida*)
15. Posmkāji (*Arthropoda*)
16. Onihofori (*Onychophora*)
17. Gliemji (*Mollusca*)
18. Vainagtaustekļaiņi (*Tentaculata*)
19. Adatādaļiņi (*Echinodermata*)
20. Pushordaiņi (*Hemichordata*)
21. Pogonofori (*Pogonophora*)
22. Saržokļaiņi (*Chaetognatha*)
23. Hordaiņi (*Chordata*)

Chordata tips, kura viens apakštīps ir mugurkaulnieki (*Vertebrata*), netiks apskatīts.

Mūsdienu zooloģijai bez tam skaidri jūtama nepieciešamība klasificēt arī augstākās sistemātikas kategorijas — tipus. Zem viena nosaukuma apvieno pēc būtiskām pazīmēm radniecīgus tipus.

Tā visus dzīvniekus ir dabiski sadalīt viensūņos (*Protozoa*) un daudz-
sūņos (*Metazoa*).

Visi daudzsūņu tipi dabiski dalās 3 lielās grupās (virsnodalījumos): fagocitellozoi (*Phagocytellozoa*) ar vienu tipu — plakozoji (*Placozoa*), zemākie daudzsūņi (*Parazoa*) arī ar vienu tipu — sūkļi (*Spongia*) un pārējie daudzsūņi (*Eumetazoa*) ar visiem atlikušajiem dzīvnieku tiptiem, kuri savukārt sadalās staraiņos (*Radiata*) un bilaterājos (*Bilateria*).

Tālākajā izklāstā mēs pieņemam sekojošu dzīvnieku valsts iedalījumu grupās, kuras stāv augstāk par tipu:

Apakšvalsts

Virsnodalījums

Nodalījums

Apakšnodalījums.

Jāievēro tomēr, ka uzskaitītos par tipu augstāk stāvošos apakšnodalījumus nevar uzskatīt par sistemātikas (taksonomijas) kategorijām. Augstākā taksonomijas kategorija paliek tips, kas sadalīts virknē tam pakārtotu sistemātikas vienību, no kurām zemākā ir suga. Par tipu augstāki grupējumi ļauj pasvītrot, no vienas puses, morfoloģiskās diferenciacijas limeni, bet, no otras, — radniecīgās (filoģenētiskās) saites starp tiptiem.

APAKŠVALSTS. VIENSŪŅI (*Protozoa*)

Pie viensūņiem (*Protozoa*) pieder dzīvnieki, kuru ķermenis morfoloģiski atbilst vienai šūnai, bet tajā pašā laikā tie ir patstāvīgi organismi ar visām organismam piemērošām funkcijām.

Viensūņi ir organismi šūnas organizācijas līmenī. Morfoloģiskā ziņā to ķermenis ir līdzvērtīgs šūnai, bet fizioloģiski pārstāv veselu patstāvīgu organismu. Vairums viensūņu ir mikroskopiski mazi. Kopējais zināmo sugu skaits pārsniedz 30 000.

Salīdzinājumā ar citiem dzīvnieku tipiem viensūņus iepazīna samērā nesen, kad bija izgudrots mikroskops. Pirmie viensūņu apraksti attiecas uz XVII gs. otro pusi. Jēdzienu par viensūņiem kā viensūnas organismiem noformuleja tikai XIX gs. vidū Kelikers un Ziboldš.

Viensūņu uzbūve ir ārkārtīgi dažāda, tomēr visiem tiem ir šūnas organizācijai un funkcijām raksturīgās pazīmes. Viensūņu ķermeņa divi pamatkomponenti ir citoplazma un kodols. Citoplazmu apņem ārējā membrāna, kura, kā rāda elektronmikroskops, ir 7,5 nm¹ bieza. Tā sastāv no trīs apmēram 2,5 nm bieziem slāņiem. Šī pamatmembrāna, kas sastāv no olbaltumvielām un lipoidiem un regulē vielu iekļūšanu šūnā, daudziem viensūņiem kļūst sarežģītāka, iegūstot papildstruktūras, kuras palielina citoplazmas ārējā slāņa biezumu un mehānisko izturību. Tā izveidojas pellikulas un apvalka tipa veidojumi, kuri tiks apskatīti tālāk (I tabula, 1), aprakstot atsevišķus viensūņu tipus un klases.

Viensūņu citoplazma parasti sadalās divos slāņos: ārējā, gaišākā un blīvākā — ektoplazmā un iekšējā, kurā daudz ieslēgumu, — endoplazmā. Citoplazmā izvietojas visām šūnām raksturīgi organoīdi: mitochondriji (II tabula, 3), endoplazmatiskais tīkls, ribosomas, Goldži kompleksa elementi. Bez tam daudzu viensūņu citoplazmā var atrasties dažādi speciāli organoīdi. Sevišķi plaši izplatīti ir dažādi fibrillāri veidojumi — kontraktilās un balsta šķiedras, pulsejošās vakuolas, gremošanas vakuolas u. c.

Viensūņiem ir tipisks šūnas kodols — viens vai vairāki. Agrākie priekšstati par viensūņu kodola struktūras un dalīšanās formu primitīvismu mūsdienā zināšanu gaismā nav pareizi. *Protozoa* kodolam ir tipisks porains divslāņu kodola apvalks (II tabula, 4). Kodola saturā ietilpst kodola sula (karioplazma), kurā izvietots hromatīns un kodoliņi. Hromatīnu veido despiralizētas hromosomas, kas sastāv no dezoksiribonukleoproteīdiem (DNP), kuri savukārt sastāv no dezoksiribonukleīnskābes (DNS) un olbaltumvielām histoniem. Kodoliņš var būt viens, to var būt vairāki vai daudz. Kodoliņš ir ribosomu tipa ultramikroskopisku granulu sakopojums, kas sastāv no ribonukleīnskābes (RNS) un olbaltumvielām. Eksperimentāli pierādīts, ka RNS sintēze viensūņiem, tāpat kā daudzšūņu šūnām, notiek

¹ 1 nm (nanometers) = 10⁻⁶ mm.

kodolā, no kurienes dažādas nozīmes RNS pāriet citoplazmā un piedalās olbaltumvielu biosintēzē ribosomās. Vienšūņu kodols sastāv no tādām pašām struktūrām un bioķīmiskiem komponentiem kā daudzšūņu dzīvnieku šūnu kodols. Turklāt vēl vienšūņu kodoliem ir raksturīga ārkārtīgi liela morfoloģiska daudzveidība. Tie variē pēc lieluma, karioplazmas daudzuma, pēc kodoliņu skaita, sadalījuma un izvietojuma kodolā, attiecībā pret centrosomu (šūnas centru) utt. Daudzveidīgas ir arī vienšūņu kodola dalīšanās formas. Taču tagad ir noskaidrots, ka visi *Protozoa* kodola dalīšanās procesi ir mitoze, pirms kuras notiek tipisks DNS mitotiskais cikls. Vienšūņiem mitozes formas ir krietni daudzveidīgākas nekā daudzšūņu šūnām. Nepareizi ir arī vēl nesen pastāvošie uzskati par to, ka dažiem vienšūņiem ir primitīvas mitozes formas, kurās nenotiek hromosomu gareniska dubultošanās un kurām nav piemērojams ne hromosomu skaita pastāvības likums, ne arī to individualitāte.

Visas mitozes likumsakarības pilnībā attiecas arī uz vienšūņiem ar tipisku kodolu. Progresīvās evolūcijas gaitā dažām vienšūņu grupām notikusi daudzkārtēja hromosomu kompleksa palielināšanās, kas izraisījusi augstas pakāpes poliploidiju. Tāds kodolu struktūras filogēneses ceļš noticis radiolāriju un skropstaiņu (sk. tālāk) evolūcijā. Poliploidizācija ir viens no progresīvās evolūcijas ceļiem šūnas organizācijas līmenī. Otrs savdabīgs kodolu izmaiņu ceļš vienšūņiem ir kodolu diferencēšanās ģeneratīvajos un veģetatīvajos kodolos. Tas notiek skropstaiņiem, dažām foraminiferām un ģlōtsporaiņiem.

Dzīves cikls. Šūnām, kuras ietilpst daudzšūņu organismu sastāvā (izņemot dzimumšūnas), nav sava dzīves cikla, tās diferencējas, nonākot attiecīgu audu vai orgānu sastāvā, un pilda funkcijas, kuru uzdevums ir saglabāt daudzšūņu organisma veselumu un dzīvību. Pie tam daudzu šūnu dzīve ir īslaicīga, tās dod vietu jaunām tādu pašu šūnu paaudzēm kā, piemēram, ādas vai zarnu kanāla epitēlija šūnas. Turpretī citas (nervu šūnas) saglabājas visā daudzšūņu organisma dzīves laikā un mirst tikai reizē ar to. Atšķirībā no daudzšūņu somatiskajām šūnām vienšūņiem ir raksturīgs dzīves cikls. Tas veidojas no virknes secīgu stadiju, kuras katras sugas dzīvē atkarojas noteiktā likumsakarībā. Sadu pārāidību sauc par ciklismu, bet sugas dzīves posms starp divām viennozīmīgām stadijām ir tās dzīves cikls. Visbiežāk cikls sākas ar zigotas stadiju, kura atbilst apaugļotai daudzšūņu olai. Sai stadijai seko vienreizēja vai daudzkārtēja bezdzimumvairošanās, šūnai daloties. Pēc tam veidojas dzimumšūnas (gametas), kuru saplūšana pa pāriem no jauna dod zigotu. Zigota vai nu tieši pārveidojas par veģetatīvo stadiju, vai iepriekš dalās vienu vai vairākas reizes.

Svarīga bioloģiska īpatnība daudziem vienšūņiem ir spēja iecistēties. Dzīvnieks noapaļojas, nomet vai ievēl kustību organoīdus, izdala uz savas virsmas blīvu apvalku un pāriet no aktīvas dzīves miera stāvokli. Cistas stāvokli vienšūņi var pārciest krāsas ārvides izmaiņas (izžūšanu, atdzišanu u. c.), saglabājot dzīvotspēju. Atgriežoties piemērotiem dzīves apstākļiem, cistas atveras un vienšūņi iznāk no tām aktīvu, kustīgu īpatņu veidā.

Vienšūņu dzīves vides. Vienšūņi ir plaši izplatīti visā pasaulē. To vairums dzīvo jūrā. Daži ietilpst bentosa sastāvā dažādos dziļumos — no litorālās līdz abisālajai zonai (foraminiferas, skropstaiņi, vīcaiņi). Daudzas radiolāriju, vīcaiņu un skropstaiņu sugas ir jūru planktona komponenti. Daudzi vīcaiņi, skropstaiņi, sakņkāji ir saldūdeņu bentosa un planktona sastāvdaļas. Dažas sugas dzīvo mitrā augsnē. Beidzot, plaši izplatīts visās vienšūņu klasēs ir parazitisms. Daudzas parazitisko vienšūņu sugas izraisa smagu saslimšanu cilvēkam, mājdzīvniekiem un rūp-

nieciski izmantojamiem dzīvniekiem. Dažas sugas parazitē augos. Līdz ar to vienišūņiem ir svarīga praktiska nozīme medicīnā, veterinārijā un lauksaimniecībā.

Teiktais par vienišūņu izplatību rāda, ka daudzas to grupas atrodas bioloģiska progressa stāvoklī un spēj pielāgoties dzīves apstākļiem dažādās dzīves vidēs.

Viensūņu klasifikācija. Vēl nesen viensūņus uzskatīja par vienu dzīvnieku valsts tipu. Tagad, pamatojoties galvenokārt uz elektronmikroskopiskajiem pētījumiem, noskaidrots, ka *Protozoa* apakšvalstī eksistē dažādi uzbūves plāni. Tāpēc mūsdienu sistematika viensūņus iedala 5 patstāvīgos tipos: 1. Sarkodīnvicaiņi (*Sarcomastigophora*), 2. Sporaiņi (*Sporozoa*), 3. Dzeļsporaiņi (*Cnidosporidia*), 4. Siksporaiņi (*Microsporidia*), 5. Skropstaiņi jeb infuzorijas (*Ciliophora*).

TIPS. SARKODĪNVICAIŅI (SARCOMASTIGOPHORA)

Pie sarkodīnvicaiņiem (*Sarcomastigophora*) pieder brīvi dzīvojoši vai parazitiski viensūņi, kuru kustību organoīdi ir nepastāvīgi citoplazmas veidojumi — māņkājīņas (pseudopodijas) vai pātagveida izaugumi — vīcas. Dažkārt abi šie kustību organoīdu tipi eksistē vienlaicīgi vai dzīves cikla laikā secīgi nomainās. *Sarcomastigophora* tips iedalās sarkodīnu (*Sarcodina*) un vicaiņu (*Mastigophora*) klasēs.

I KLAŠE. SARKODĪNAS (SARCODINA)

Visā dzīves ciklā vai lielākajā tā daļā kustību organoīdi ir pseudopodijas.

Galvenā sarkodīnu masa ir jūru iemītņieki. Līdztekus tiem ir ne mazums saldūdeņu un augsnes apdzīvotāju, kā arī nedaudzas parazitiskas sugas. Kopējais recento sarkodīnu sugu skaits ir apmēram 10 000. Klases ietvaros izšķir 3 apakšklases: 1. Sakņkāji (*Rhizopoda*), 2. Stārītes (*Radiolaria*) un 3. Saulenītes (*Heliozoa*).

I APAKŠKLAŠE. SAKŅKĀJI (RHIZOPODA)

Sakņkājiem raksturīga daudzveidīga forma, kustīgas pseudopodijas, to citoplazmatiskais ķermenis nav diferencējies vairāk vai mazāk pastāvīgās zonās. *Rhizopoda* apakšklasē izšķir 3 kārtas: 1. Kailamēbas (*Amoebina*), 2. Caulamēbas (*Testacea*), 3. Foraminīferas (*Foraminifera*).

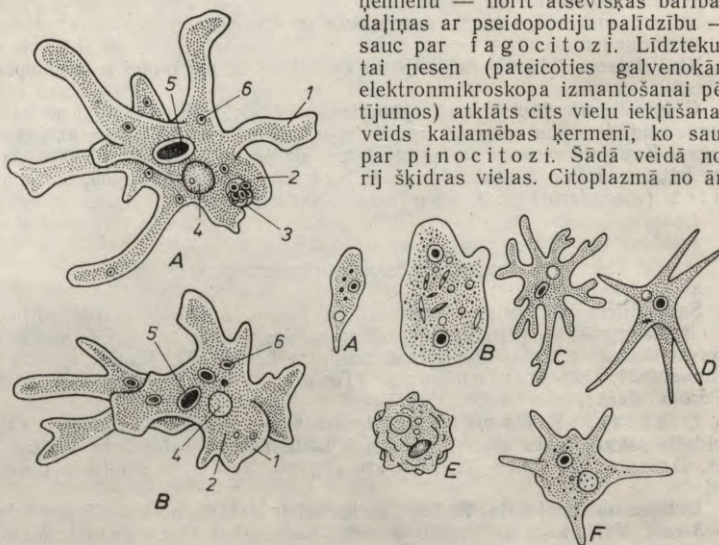
1. kārta. Kailamēbas (*Amoebina*). Zemākie, visvienkāršākie veidotie sakņkāji bez skeleta. Vairums kailamēbu ir saldūdeņu iemītņieces. Dažas sugas dzīvo jūrā, kā arī augsnē. Neliels to skaits ir parazīti.

Uzbūve un fizioloģija. Kailamēbu izmēri ir dažādi: no 10—15 μm līdz 2—3 mm. Vairumam kailamēbu ir viens kodols, bet ir arī daudzkodolainas sugas. Kā piemēru apskatīsim parasto saldūdeņu mītošo mainīgo amēbu (*Amoeba proteus*). Tā ir diezgan liela kailamēba, apmēram 0,5 mm izmērā (1. att.). Apskatot to mikroskopā, redzams daudz dažādas formas izaugumu — pseudopodijas jeb māņkājīņas. Viegli novērot, kā pseudopodiju forma nepārtraukti mainās un, pateicoties tam, dzīvnieks

pārvietojas pa substrātu. Amēba lēni pārpļūst no vienas vietas uz citu. No ārpuses tās ķermeni klāj plāna citoplazmatiska membrāna (7,5 nm), zem kuras atrodas dzidršs, samērā blīvs ektooplazmas slānis. Tālāk izvietojusies graudaina pussķidra endoplazma, kas sastāda dzīvnieka ķermeņa pamatmasu.

Veidojoties pseidopodijai, sākumā parādās neliels ektooplazmas izspīlējums. Tas kļūst arvien lielāks un tajā ieiet, it kā ielīst daļa šķidrās endoplazmas. Kailamēbu pseidopodijas parasti neveido zarojumu. To forma var plaši variēt atkarībā no vides apstākļiem (pH, temperatūras, sāļu satura ūdenī u. c.). Dažādas kailamēbu sugas atšķiras pēc pseidopodiju skaita un formas (2. att.). Pseudopodijas var būt īsas, garas, ar strupu vai smailu galu utt. Labvēlīgos apstākļos *Amoeba proteus* pārvietošanās ātrums ir apmēram 200 μm minūtē.

Pārvietojoties kailamēbas uzgrūžas dažādiem sīkiem objektiem: aļģēm, baktērijām, organiskā detrita daļiņām, sīkiem viensūņiem utt. Ja objekts ir pietiekami mazs, kailamēba apņēm to no visām pusēm un kopā ar nelielu šķidruma daudzumu ieslēdz savā citoplazmā. Tādējādi endoplazmā veidojas gremošanas vakuolas. So vakuolu iekšēnā gremošana. Sagremotie produkti nonāk endoplazmā. Kailamēbām ir fermenti, kuri šķel olbaltumvielas, ogļhidrātus un lipīdus. Vakuola ar nesagremotām barības atliekām pievirzās pie ķermeņa virsmas un izmet saturu ārā. Kailamēbām nav ne pastāvīgas mutes atveres, ne ānusa (atvere ekskrementu izvadišanai). *Amoeba proteus* barība sastāv no citiem sīkiem viensūņiem un viensūnas aļģēm. Aprakstīto pāņēmīenu — norīt atsevišķas barības daļiņas ar pseidopodiju palīdzību — sauc par fagocitozi. Līdztekus tai nesēn (pateicoties galvenokārt elektronmikroskopa izmantošanai pētījumos) atklāts cits vielu iekļūšanas veids kailamēbas ķermenī, ko sauc par pinocitozi. Sādā veidā norij šķidrās vielas. Citoplazmā no ar-

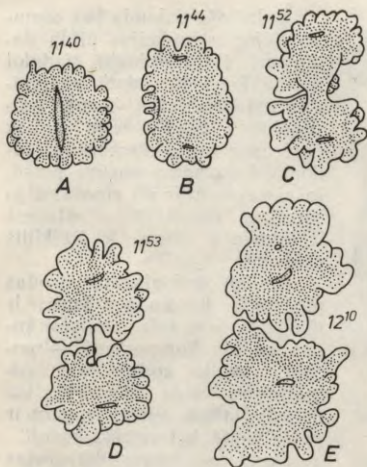


1. att. *Amoeba proteus* (pēc Dofleina):

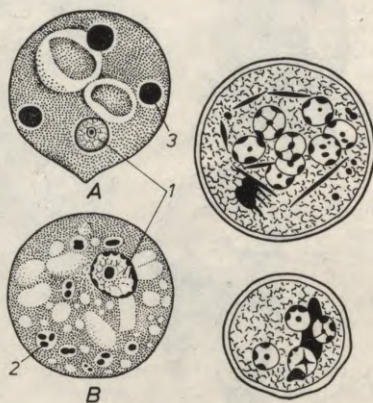
A — barību tverot, B — rāpojot ($\times 200$); 1 — ektooplazma, 2 — endoplazma, 3 — rīšanai satvertās barības daļiņas, 4 — pulspelošā vakuola, 5 — kodols, 6 — gremošanas vakuolas.

2. att. Dažādu amēbu sugu pseidopodiju forma (pēc Dofleina):

A — *Amoeba litax*, B — *Pelomyxa binucleata*, C — *Amoeba proteus*, D — *A. radiosa*, E — *A. verrucosa*, F — *A. polyppodia*



3. att. *Amoeba proteus*:
A—E — secīgas dalīšanās stadijas (pēc Grel-
la); cipari — atsevišķo dalīšanās stadiju
pulksteplaiki.



4. att. Amēbas no
cilvēka zarnu ka-
nāla (pēc Ven-
jona):

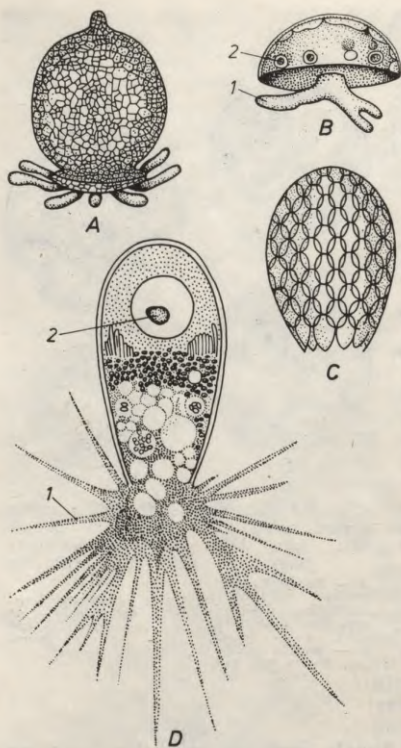
A — dizentērijas ent-
amēba (*Entamoeba*
histolytica), B — koli
entamēba (*Entamoeba*
coli); 1 — kodols,
2 — norītās baktēri-
jas, 3 — norītie erit-
rocīti.

5. att. Koli entamēbas
(augšā) un dizentē-
rijas entamēbas (apak-
šā) cistas (pēc Ko-
foida).

Cistas redzami kodoli
(koli entamēbai — as-
toņi, dizentērijas entamē-
bai — četri) un broma-
toīdie ķermeņi.

pusēs ieliecas smalks cauruļveida kanāls, kurā iesūcas kailamēbu aptve-
rošais šķidrums. Pēc tam izveidojusies pinocitozā vakuola noriešas un
atrodas citoplazmas iekšienē. Ar šī mehānisma palīdzību kailamēba it kā
«dzer» šķidrumu. Parasti pinocitozie kanāli un vakuolas ir ļoti mazi (ma-
zāki par mikrometru), tāpēc tos izdodas saskatīt tikai ar elektronmikro-
skopu ultrasmalkos griezumos.

Bez gremošanas vakuolām amēbu ķermenī atrodas vēl viena vai vai-
rākas pulsējošās vakuolas. Pulsējošā vakuola ir pūslītis ar ūde-
ņainu šķidrumu. Tā periodiski palielinās, bet pēc tam, sasniedzusi noteiktu
apjomu, pārplīst, izgrūžot savu saturu ārvidē. Drīz tajā pašā vietā no
jauna parādās mazs piliens un veic tādu pašu ciklu. Amplitūda starp di-
vām vakuolas pulsācijām dažādām kailamēbām ir 1—5 min. Pulsējošās
vakuolas pamatfunkcija ir osmotiskā spiediena regulācija viensūņa ķer-
menī. Ūdens no apkārtējās vides kailamēbas ķermenī iekļūst osmotiski
caur ārējo membrānu. Dažādu izšķīdušo vielu koncentrācija amēbas ķer-
menī ir lielāka nekā saldūdenī, tāpēc arī rodas osmotiskā spiediena atšķi-
rība viensūņa ķermenī un ārpus tā. Taču viensūņa organismā ir sava
veida sūkņejošs aparāts, pulsējošā vakuola, kas periodiski izvada lieko
ūdeni no ķermeņa. Apstiprinājums šai vakuolas funkcijai ir tas, ka tās
izplatītas galvenokārt saldūdens viensūņiem. Jūras un parazitiskajām
formām, kuras apņem šķidrums ar lielāku osmotisko spiedienu, nekā tas
ir saldūdenim, pulsējošo vakuolu parasti nav vai tās saraujas ļoti reti.



6. att. Dažādas čaulamēbu sugas (pēc Poļanska no dažādiem autoriem):

A — *Difflugia* sp., B — *Arcella vulgaris*, C — *Euglypha alveolata* — čaula, D — *E. alveolata* — sakņkājais ar pseidopodijām.

niski iespējās vienšūņa ķermenī un pārdala to divos meitpatņos (3. att.). Dalīšanās laikā amēbas barību parasti neuzņem.

Cilvēka zarnu amēbas un to nozīme. Cilvēka un daudzū mugurkaulnieku zarnās mīt liels skaits parazitisku amēbu sugu, kuru pārstāvji barojas ar zarnu saturu, baktērijām un parasti saimniekam nenodara nekādu ļaunumu. Par piemēru noder cilvēka zarnās sastopamā — koli jeb zarnu entamēba (*Entamoeba coli*; 4. att.). Taču starp cilvēka zarnu kanālā mītošajām amēbām ir viena suga — dizentērijas entamēba (*Entamoeba histolytica*), kura var izraisīt smagu zarnu kolīta formu — amebiāzi. Šī amēba sasniedz 20—30 μm diametrā, ir kustīga (4., 5. att.). Tā dzīvo cilvēka resnajā zarnā un parasti barojas ar baktērijām, nenodarot nekādu ļaunumu. Tamlīdzīgu parādību, kad patogēns parazitisks organisms neparāda savu patogenitāti, sauc par parazitā nēsāšanu. Tomēr daudzos gadījumos dizentērijas entamēba

Pulsējošā vakuola bez osmoregulējošās funkcijas pilda daļēji arī izvadfunkciju, izdalot ārvidē kopā ar ūdeni vielmaiņas galaproduktus. Tomēr galvenokārt izvadfunkcija notiek tieši caur ārējo membrānu. Jādomā, ka zināma nozīme pulsējošai vakuolai ir arī elpošanā, jo osmozes rezultātā citoplazmā iekļuvušajā ūdenī ir izšķīdis skābeklis.

Amēbu endoplazmā atrodas pūšveida kodols, kurā ir daudz kodola sulas un visi šūnas kodola komponenti — porains apvalks, kodola sula, hromatīns un viens vai vairāki kodoliņi. Dažām amēbu sugām ir nevis viens, bet vairāki kodoli.

Daudzas brīvi dzīvojošas amēbu sugas (it īpaši tās, kas dzīvo ūdenī), iestājoties nelabvēlīgiem apstākļiem (piemēram, izžūstot), spēj iecistēties. Amēba ievēl pseidopodijas, noapaļojas un izdala ap sevi izturīgu dubultapvalku, veidotu no olbaltumvielām. Šādā neaktīvā stāvoklī amēbas var saglabāties mēnešiem ilgi, bet pēc tam no jauna kļūst aktīvas.

Vairošanās. Amēbām raksturīgā bezdzimumvairošanās notiek, daloties divās daļās. Šis process sākas ar kodola mitotisku dalīšanos. To autoru novērojumi, pēc kuru domām amēbu kodoli dalās amitotiski, izrādījās kļūdaini. Ķermenī parādās viegla iezmauga, kas pakāpe-

sāk uzvesties citādi: iespējas zem zarnas gļotādas, sāk tur baroties un pastiprināti vairoties. Zarnas gļotāda pārklājas ar čūlām, un tā rezultātā rodas asiņaina caureja (kolīts).

Zarnu amēbas izplatās ar cistām, kuras kopā ar fekāliju masu izdalās ārā. Cistas ir ļoti izturīgas, ilgu laiku saglabā dzīvotspēju un invadētspēju (spēju izraisīt slimību, nonākot cilvēka zarnās). Pēc cistu izveidojuma var noteikt amēbu sugu. Koli entamēbai (*Entamoeba coli*; 5. att.) ir astopkudolainas cistas, bet dizentērijas entamēbai (*Entamoeba histolytica*) — četrkudolainas. Cistās ir īpatnēji, spilgti krāsoties spējīgi ieslēgumi — hromatoīdie ķermeņi. Stipras invāzijas gadījumā ar ekskrementiem dienā izdalās līdz 300 milj. cistu.

Cilvēka zarnu amēbas ir izplatītas pa visu zemeslodi.

2. kārtā. Caulamēbas (Testacea). Šīs kārtas pārstāvjiem atšķirībā no kailamēbām ķermeņi apņem aizsargčaulu. *Testacea* čaula parasti ir noapaļota vai ovāla maisiņa veidā ar atveri (ieeju), caur kuru izlaiž pseidopodijas, kas dažādām sugām ir atšķirīgas pēc formas un garuma. Čaula vienām formām sastāv no plāna blīvas organiskas vielas slāņa, citām tā veidojas no svešķermeņiem (smiltīm u. tml.), kurus saņemotē citoplazmas izdalījumi (6. att.).

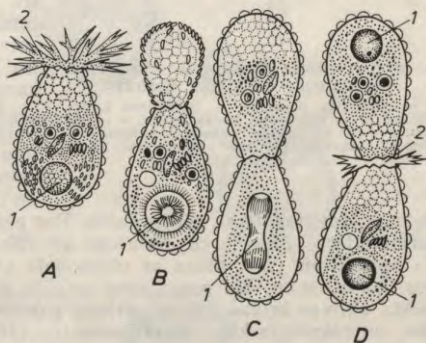
Caulamēbu vairošanās, līdzīgi kā iepriekšējās kārtas pārstāvjiem, notiek, daloties divās daļās, pie tam viena puse izplūst laukā caur čaulas atveri un pārklājas ar jaunu čaulu (7. att.).

Caulamēbas izplatītas saldūdeņos un sastopamas galvenokārt starp piekrastes augiem, kā arī uz gultnes krasta tuvumā. Samērā daudz *Testacea* sugu dzīvo kūdras purvos.

3. kārtā. Foraminiferas (Foraminifera). Uzbūve un fizioloģija. Foraminiferas ir jūru iemitnieces, un to uzbūve sarežģītāka nekā pārējiem sakņkājām. Recentu sugu skaits pārsniedz 1000. Foraminiferu čaulas saskatāms, kā notikusi pakāpeniska to komplicēšanās.

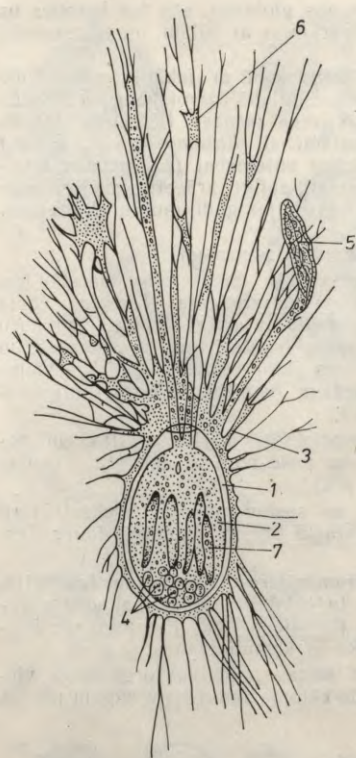
Visvienkāršākajos gadījumos čaula sastāv no blīvas organiskas vielas — pseidohitīna (8. att.), kuru izdala ektoplazma. Citām sugām pie šīs plānās plēvītes piestiprinās ar pseidopodijām satvertie svešķermeņi, galvenokārt smilšu graudiņi. Izveidojas ar kvarca graudiņiem inkrustēta hitīnveida čaula. Tā ir masīva un smaga (piemēram, ģintim *Hyperamina*, *Rhabdammina*, *Astrorhiza*; 9. att. C—G). Vairumu recentu foraminiferu čaulai arī ir plāns hitīnveida pamats, bet tā ir piesātināta ar kalcija karbonātu. Šāda tipa čaulas ir ļoti izturīgas un arī ievērojami vieglākas nekā inkrustētās čaulas.

Foraminiferu čaulu forma ir ārkārtīgi daudzveidīga (9. att.). Dažām sugām čaula ir maisveidīga, citām izstiepjas caurulītē, citām šī caurulīte sagriežas spirālē. Tās



7. att. Secīgas bezdzimumvairošanās stadijas saldūdens sakņkājām *Euglypha alveolata* (pēc Sevjakova):

A — sakņkājais pirms dalīšanās, B — citoplazmatiska pūrpura veidošanās, C — kodola dalīšanās, skeletplātnītes veido jaunu čaulu, D — dalīšanās beigas, viens no kodoliem pārvietojies metipatni; 1 — kodols, 2 — pseidopodijas.



8. att. Primitīva vienkameras foraminifera *Gromia oviformis* (pēc F. Sulces):

1 — hitinveida čaula, 2 — citoplazma čaulas iekšienē, 3 — citoplazma čaulas ārpusē, 4 — kodoli, 5 — ar rizopodijām satverta kramalģe, 6 — rizopodiju anastomozes, 7 — sagremojamās kramalģes čaulas iekšienē.

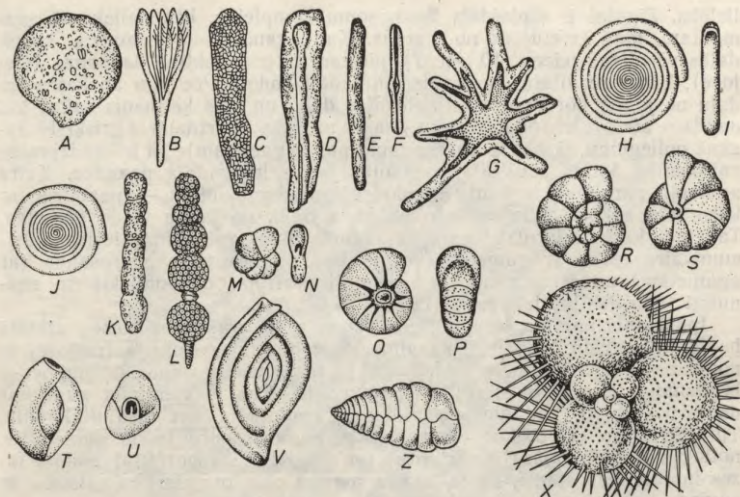
detaļas izpētītas tikai pēdējā laikā. Par piemēru apskatīsim vienkameras foraminiferas *Myxotheca arenilega* attīstības ciklu (10. att.).

Apskatītais cikls sākas ar vienkodola stadiju (10. att., 1), kuru sauc par gamontu. Šis nosaukums saistīts ar tās tālāko attīstību. Pēc noteikta aktīvas brīvas dzīves perioda gamonta kodols sāk daudzkārt dalīties, un sakņkājais kļūst daudzkodolains (10. att. 2). Ap katru kodolu norobežojas neliela daļa citoplazmas, un viss sakņkāja ķermenis sairst ļoti daudzās sīkās šūnās, no kurām ikvienu izveido divas dažāda garuma vietas. Šūnas izceļo no čaulas jūras ūdenī un saplūst pa pāriem (10. att. 3). Tagad tās ir dzimumšūnas (gametas), un to saplūšanas rezultātā izveidojas zigota (10. att. 4). Tā dod sākumu jaunai paaudzei, kura izveido čaulu un saucas par agamontu (10. att. 5, 6). Agamontā mitožu rezultātā kodolu skaits pastāvīgi palielinās, un arī pats agamonts kļūst

visas ir vienkameras foraminiferas (9. att. A, B, H, I, J). Vairumam foraminiferu tomēr čaulas dobums ar šķērssienu ir sadalīts kamerās (daudzkameru čaulas), kuras savstarpēji savieno šķērssienu esošās atveres. Kameras savstarpējais novietojums var būt dažāds (9. att.). Tās var izkārtoties vienā rindā, divās rindās, spirālē utt. Katra daudzkameru foraminifera sāk savu dzīvi kā vienkameras sakņkājais, pie tam šī pirmā kamera ir mazāka par vēlākajām, un to sauc par dīgļkameru. Atverī, kura savieno čaulas dobumu ar ārvidi un caur kuru foraminiferas izvirza pseidopodijas, sauc par ieeju. Daudzām foraminiferām bez ieejas visā čaulas sienā vēl ir ļoti sīkas poras, kuras arī noder māņkāju izlaišanai.

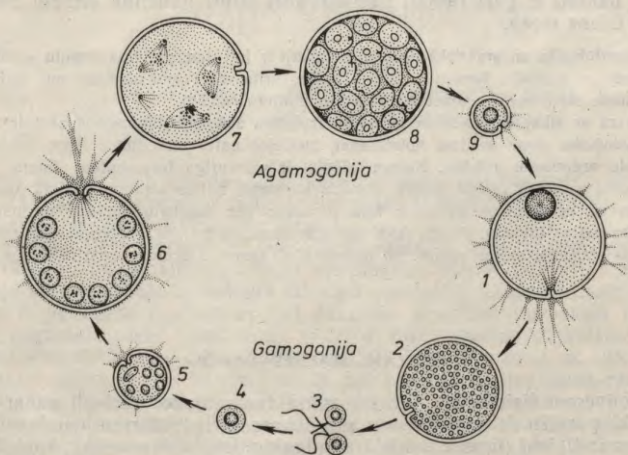
Foraminiferu pseidopodijas ir ļoti savdabīgi veidotas un tās sauc par rizopodijām. Tās atgādina smalkus pavedienus, kuri savstarpēji sapinas un saplūst (8. att.), veidojot ap čaulu komplicētu tīklu. Rizopodijas nepārtraukti plūst citoplazma. Pa vienu un to pašu rizopodiju daļa plazmas plūst uz centru (uz čaulu), daļa — prom no centra. Ar rizopodijām dzīvnieks satver barību, daļēji arī to sagremo un pārvietojas. Rizopodijas spēj sarauties un izplēsties.

Vairošanās. Paaudžu maiņa. Foraminiferām ir sarežģīts attīstības cikls, kurā ieslēdzas divas vairošanās formas — bezdzimuma un dzimuma. Dažas to dzīves cikla



9. att. Dažādu foraminiferu čaulas (no Kešmena, Dofleina un Langa):

A — *Saccamina sphaerica*, B — *Lagena plurigera*, C — *Hyperammina elongata*, D — tā pati griezumā, E — *Rhabdammina linearis*, F — tā pati griezumā, G — *Astrorhiza limicola*, H — *Ammodiscus incertus*, I — tā pati no ieejas puses, J — *Corauspira involvens*, K — *Rhosphox nodulosus*, L — *Nodosaria hispida*, M — *Haplophragmoides canariensis*, N — tā pati no ieejas puses, O — *Nonion umbilicatus*, P — tā pati no ieejas puses, R — *Discorbis oesicularis*, S — tā pati no pamatnes puses, T — *Quinqueloculina seminulum* (no sāniem), U — tā pati no ieejas puses, V — *Spiroloculina depressa*, Z — *Textularia sagittula*, X — *Globigerina* sp.



10. att. Foraminiferas *Myxotheca arenilega* attistības cikls (pēc Grella):

1 — vienkodola gamonts, 2 — gamonts pēc gametu kodolu izveidošanās, 3 — gametu kopulācija, 4 — zigota, 5 — jauns agamonts, 6 — augošs agamonts, 7 — mežoje (redukācijas moments), 8 — agametu veidošanās, 9 — jauna agameta (gamonts).

lielāks. Zigotai ir diploidāls hromosomu komplekts, kas paliek arī agamontam, kurš izveidojas no zigotas. Kad agamonts ir pieaudzis, kodoli dalās vēl divas reizes (10. att. 7), pie tam tā ir reduktīvā dalīšanās (mejoze), kuras rezultātā izveidojas haploidāli kodoli. Pēc tam ap katru kodolu no jauna norobežojas citoplazmas daļa, un viss ķermenis sairst ļoti daudzos sīkos vienkodola dīgļos — agametās (partikula *a* grieķiski apzīmē noliegumu, tā kā tās varētu saukt par negametām). Tā ir bezdzimumvairošanās, kuras rezultātā izveidojas jauna haploidāla paaudze. Katra agameta pārklājas ar čaulu un dod sākumu gamontam — paaudzei, ar kuru mēs sākam cikla apskatu un kura tālāk no jauna veido gametas. Tādējādi foraminiferu dzīves ciklā mainās divas vairošanās formas: dzimumvairošanās (ar gametu starpniecību) un bezdzimumvairošanās (ar agametām) un divas paaudzes: gamonti (vairojas dzimumiski) un agamonti (vairojas bezdzimumiski).

Īpaši apbrīnojama foraminiferu dzīves ciklā ir samērā nesen atklātā haploidālo un diploidālo fāžu maiņa. Redzējām, ka redukcija (mejoze) te notiek nevis pirms gametu veidošanās, kā tas ir visiem daudzšūņiem, bet — bezdzimumvairošanās stadijā — agamontā. Tas ir vienīgais gadījums dzīvnieku valstī, kad viena paaudze ir haploidāla, bet otra diploidāla. Turpretī augu valstī, kur likumsakarīgi mainās sporofīts un gametofīts, notiek arī haploidālās (gametofīta) un diploidālās (sporofīta) kodola fāzes maiņa. Saprotams, ka šī līdzība nerunā par foraminiferu saistību ar augiem, bet ir interesants konverģentās attīstības piemērs.

Detalās (gametu uzbūve, to skaits, gamontu liktenis utt.) foraminiferu dzīves cikls ir ļoti daudzveidīgs, bet sīkāk to neapskatisim. Taču visām pēitajām sugām tas sastāv no divām paaudzēm — dzimumpaaudzes un bezdzimumpaaudzes.

Vairums foraminiferu dzīvo uz ūdenstilpju gultnes, dažkārt tūkstošiem metru dziļumā, barojoties ar dažādiem sīkiem organismiem. Tikai nedaudzas sugas, piemēram, *Globigerina*, ietilpst planktona sastāvā. So sugu čaulai parasti ir gari radiāli dzelkņi, kuri stipri palielina virsmu un ļauj peldēt ūdens masā.

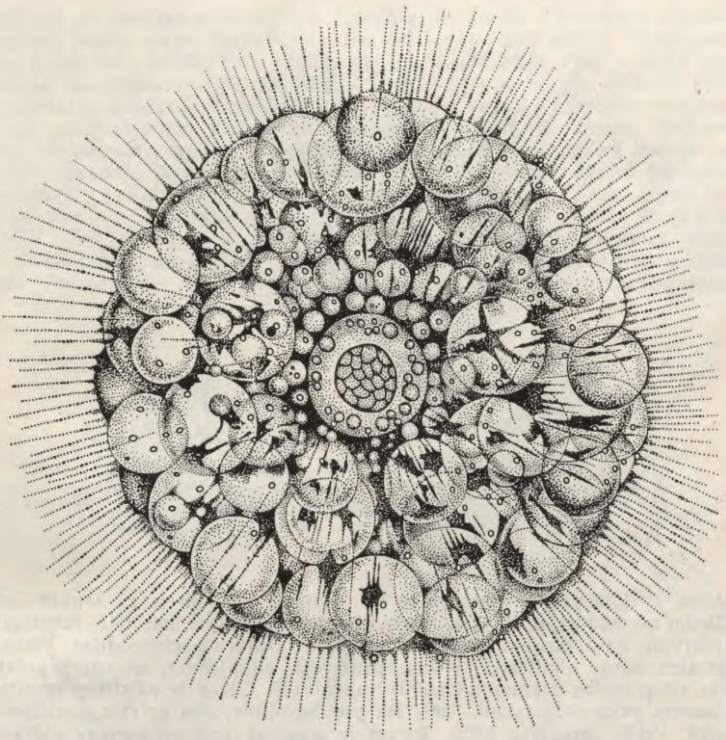
Paleontoloģija un praktiskā nozīme. Sakņkāji ir ļoti daudzu jūras nogulu sastāvdaļa, sākot jau ar apakšējo kembriju. Biezie kaļķi, krita, zaļā smilšakmens un dažu citu nogulumiežu slāņi sastāv galvenokārt no foraminiferu čaulām.

Sakarā ar sīkajiem izmēriem un plašo izplatību sakņkāji daudzējādā ziņā ir izdevīgāki ģeoloģisko slāņu vecuma noteikšanai, meklējot naftu un citus derīgos izrakteņus, nekā lielu organismu atliekas. Katram slānim ir raksturīga foraminiferu fauna. Tāpēc katrā naftu saturošā rajonā pietiek vienreiz konstatēt naftas atradni noteiktā slānī, lai arī citās vietās urbumos iegūtajos iegu paraugos pēc sakņkāju analīzes uzzinātu par iespējamo naftas tuvumu. PSRS, ASV un citās zemēs ir speciālas laboratorijas sakņkāju izplatības pētīšanai naftas slāņos. So metodi plaši izmanto ģeoloģisko izlūkošanas darbu praksē.

II APAKŠKLASE. STARĪTES (RADIOLARIA)

Uzbūve un fizioloģija. Pie šīs apakšklases pieder sarkodīnas ar ģeometriski pareizu iekšējo skeletu un neparasti lielu formu daudzveidību. Starītes ir tipiski jūras dzīvnieki ar planktonisku dzīvesveidu. Apakšklasē 7000—8000 sugu. Tās sastopamas visos dziļumos. Padomju ekspedīcijas ir atradušas radiolārijas dziļāk par 8000 m. Visvairāk to ir siltajās jūrās.

Vairumam radiolāriju ir komplicēti veidots iekšējs minerālskelets. Ķermenis galvenokārt lodveida, bet var būt arī citādas formas. No tā uz

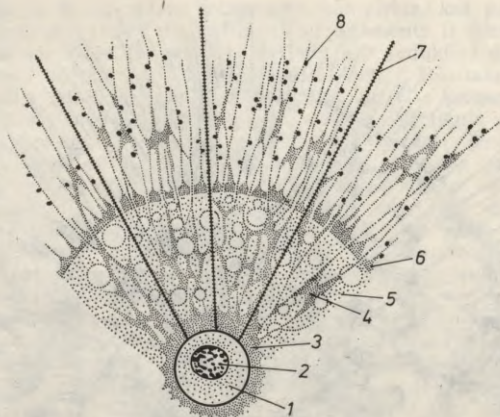


11. att. Radiolārija *Thalassophysa pelagica* (no Heses).
Centrā redzams liels kodols un centrālā kapsula.

visām pusēm atiet ļoti daudz smalku pseidopodiju, kas veido anastomozes (11. att.). Vairumam radiolāriju centrā ir viens liels kodols, taču sastopamas arī daudzkodolainas formas.

Kodolu, kurš vienmēr aizņem sūnas centrālo daļu, apņem homogēnas un diezgan blīvas iekškapsulārās citoplazmas slānis (12. att.). Šī radiolāriju ķermeņa daļa ir ieslēgta izturīgā centrālajā kapsulā. Centrālā kapsula ir perforēta (parasti ar ļoti daudzām atverēm) un sastāv no ādas organisko vielu membrānas, tādējādi līdzinādamās organiskai čaulai. Tikai vienai kārtai — *Acantharia* centrālā kapsula sastāv no blīvas citoplazmas slāņa un tās var pat nebūt. Iekškapsulārā citoplazma caur atverēm savienojas ar citoplazmas ārējo daļu — ārpuskapsulāro citoplazmu. Šis radiolāriju citoplazmas sadalījums divās zonās neatbilst parastajam viensūņu plazmas iedalījumam ektoplazmā un endoplazmā un radies stariņu apakšklasē neatkarīgi no citiem viensūņiem. Ārpuskapsulārā citoplazma savukārt diferencējas tālāk (12. att.).

Centrālajai kapsulai tieši pieguļ blīvas graudainas citoplazmas slānis. Perifērijas virzienā tam seko parasti spēcīgi attīstīts putainās citoplazmas



12. att. Radiolārijas ķermeņa daļas shēma (pēc Strelkova):

1 — iekškapsulārā citoplazma, 2 — kodols, 3 — centrālajai kapsulai pieguļošs blīvais citoplazmas slānis, 4 — caur putaino citoplazmas slāni ejošo pseidopodiju pamats, 5 — putainais citoplazmas slānis, 6 — ārējais blīvais citoplazmas slānis, 7, 8 — pseidopodijas.

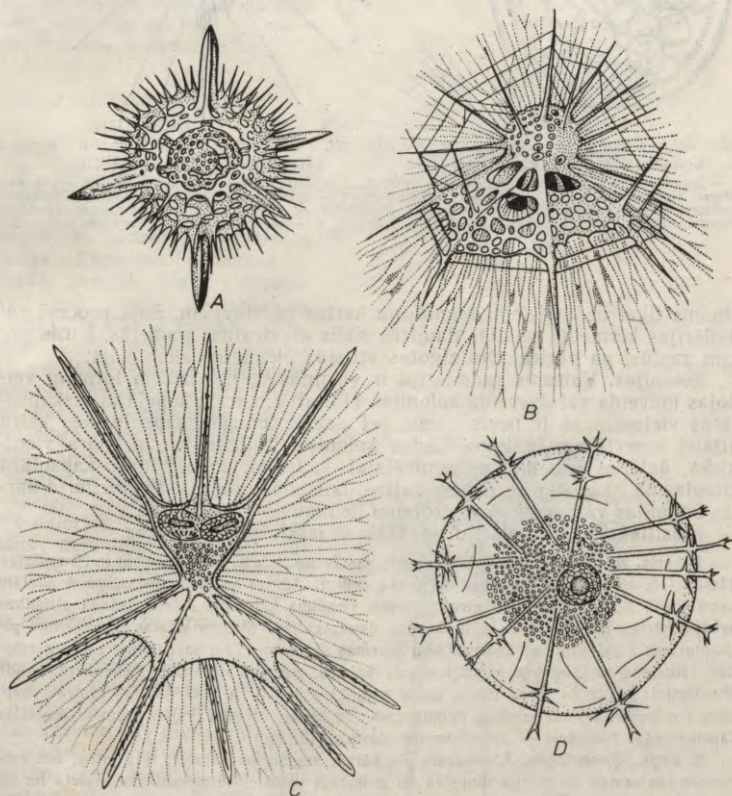
slānis ar ļoti daudz ieslēgumiem — gļotām, taukiem u. c. Ārpusē šim slānim novietojies plāns perifērisks citoplazmas slānis, kas tieši robežojas ar ārvidi. Radiolārijām parasti ir divējāda rakstura pseidopodijas. Vienas no tām sākas dziļākajā ārpuskapsulārajā citoplazmā, iet cauri putainās citoplazmas slānim un iesniedzas ārvidē. Otras ir saistītas ar citoplazmas pašu ārējo slāni. Tieši šīs pseidopodijas, cita ar citu anastomozējot, veido sarežģītu tīklu, kuram ir galvenā nozīme barības objektu (aļģu, citu viensūņu u. c.) iegūšanā. Bez aprakstītajām pseidopodiju formām daudzām starītēm ir vēl taisnas, nezarotas, vairāk vai mazāk stingri radiālās aksopodijas (atgādina analogiskus veidojumus saulenītēm; 31. lpp.) ar centrālu skeleta pavedienu. Šīs pseidopodijas palielina viensūņa kopējo ķermeņa virsmu un tādējādi atvieglo peldēšanu ūdenī. Pie aksopodijām var arī pieļipt barības daļiņas.

Starīšu citoplazmā bieži atrodas simbiotiskas viensūņas zaļalģes (zoochlorellas) vai dzeltenzaļās aļģes (zooksantellas). Šie simbiotiski apgādā starītes ar skābekli, pie tam paši daļēji tiek sagremoti un noder par barības avotu.

Tikai nedaudzām starītēm nav skeleta. Vairumam ir sarežģīts minerālskelets, kas sastāv no silīcija oksīda vai no stroncija sulfāta (SrSO₄) (*Acantharia* kārtā). Radiolāriju skelets ir izturīgs un viegls; tas pilda divkāršu funkciju — aizsargā viensūņa ķermeni un, ar dažādiem izaugumiem, piemēram, daudzām adatām palielinot ķermeņa virsmu, sekmē peldēšanu ūdenī. Bieži skelets ir ģeometriski pareizas formas (13. att.). Tajā var būt atsevišķas regulāri izvietotas adatas (spīkulas), tukšas ažiņas lodes, kas ievietotas cita citā, dažkārt veidojot dažādas divainas formas, kuras atgādina zvaniņus, cepures, vainagus utt. (13. att.).

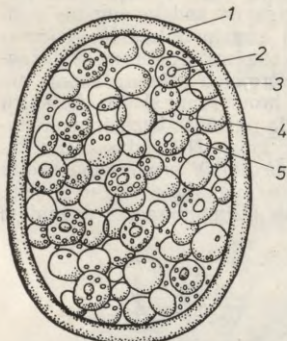
Vairošanās. Līdz pat šim laikam radiolāriju vairošanās ir nepilnīgi izpētīta. Daudzas sugas vairojas bezdzimumiski, daloties divās daļās. Sādā gadījumā vai nu skeleta elementi sadalās starp meitpatņiem, vai

vienam no meitipatņiem skelets formējas no jauna. Centrālajā kapsulā esošais kodols dalās divās daļās. Šis dalīšanās laikā kodolā novērojams neparasti liels hromosomu skaits, kas pārsniedz 1000. Pēdējā laikā pierādīts, ka lielais hromosomu skaits ir atkarīgs no kodola augstās poliploiditātes pakāpes. Tamlīdzīgs radiolāriju augstpoliploidālus kodolus sauc par primāriem. Nedaudzām radiolāriju sugām, piemēram, *Aulacantha scolymantha* no *Phaeodaria* kārtas ir novērojama primārā kodola saīršana daudzos sekundāros kodolos ar nelielu hromosomu skaitu. Ap katru sekundāro kodolu norobežojas citoplazmas daļa un rodas bezdzimuma stadija, kas atbilst foraminiferu agametai (26. lpp.). No šādas agametas tālāk attīstās pieaugusi radiolārija, bet kodolā notiek hromosomu skaita palielināšanās, un tas pārvēršas par primāru augstpoliploidālu kodolu. Šis process tomēr vēl pilnībā nav noskaidrots. Dzimumprocess pagaidām



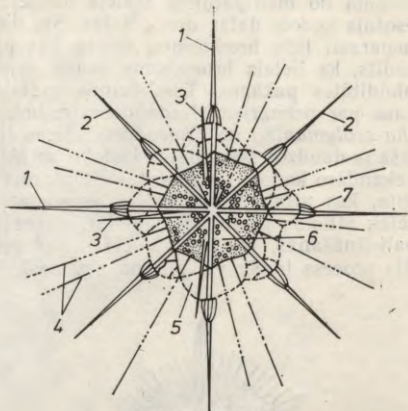
13. att. Dažādas radiolārijas (pēc Hekeja u. c.):

A — *Actinomma asteracantha* (*Spumellearia* kārtā), trīs skeleta lodes ievietotas cita citā, B — *Arachnocorys circumtexta* (*Nassellaria* kārtā), zīmēts pēc dzīva eksemplāra, redzamas pseidopodijas un lāpstveida centrālā kapsula, C — *Tuscarilla nationalis* (*Phaeodaria* kārtā), zīmēts pēc dzīva eksemplāra, redzamas pseidopodijas, divas centrālās kapsulas un ekskrētgraudīņu sakopojums, D — *Aulospathis variabilis* (*Phaeodaria* kārtā) ar zarotām skeleta adatām, centrālo kapsulu un ekskrētgraudīņu sakopojumu.



14. att. Koloniāla radiolārija *Collozoum* (pēc Hekeļa):

1 — ārpuskapsulārā viela, 2 — tauku pilieni centrālajā kapsulā, 3, 4 — zoohiorellas (simbiotiskas aļģes), 5 — ārpuskapsulārās citoplazmas vakuolas.



15. att. Radiolārija *Acanthometra elastica* (*Acantharia* kārtā) (pēc Bičli):

1, 2, 3 — trīs dažādās plaknēs novietoti adatu vainagi, 4 — pseidopodijas, 5 — ārpuskapsulārā citoplazma, 6 — iekšējās kapsulas ar daudzām kodolietīm, 7 — pie citoplazmas un adatu piestiprinājušas muskuļu šķiedras.

zināms tikai nedaudziem *Acantharia* kārtas pārstāvjiem. Šajā procesā radiolārijas ķermenis sadalās daudzās sīkās divviciainās gametās, kuras pēc tam saplūst pa pāriem. No zigotas attīstās pieaugusi akantārija.

Kolonijas. Vairums radiolāriju ir vieninieces, bet dažām formām veidojas lodveida vai desveida kolonijas (14. att.), kurām kopējā ārpuskapsulārās vielas masā ir nevis viena, bet daudz centrālo kapsulu, kas katra atbilst atsevišķam īpatnim. Tādas kolonijas veidojas no primāra vieninieka, daloties kodolam un centrālajai kapsulai, kamēr ārpuskapsulārā citoplazma tikai aug un neņem dalību dalīšanās procesā. *Spumellaria* kārtas kolonijas var sasniegt ievērojamu lielumu — 1,5—2,0 cm.

Klasifikācija. Radiolāriju apakšklasē izšķir piecas kārtas.

1. kārtā. *Acantharia*. Akantāriju skelets sastāv no $SrSO_4$, un tā pamats ir 20 radiālas adatas (15. att.), kuras saskaras dzīvnieka centrā. Adatas veido 5 joslas, pa 4 adatām katrā joslā. Adatu brīvie gali atrodas ārpus viensūņa ķermeņa. Adatu dažādā attīstības pakāpe kārtas ietvaros rada lielu formas daudzveidību. Skeleta adatas piestiprinās pie citoplazmas ārējā slāņa ar kontraktilām plazmas šķiedrām. Tām saraužoties vai pagarinoties, izmainās viensūņa ķermeņa kopējais apjoms. Šis ļoti smalkais mehānisms palīdz akantārijai noturēties jūras ūdens masā peldošā stāvoklī. Akantārijām ir centrālā kapsula, kas sastāv no sabiezinātas citoplazmas. Šīs kārtas primitīvākajām formām centrālās kapsulas nav. Pārstāvis — *Acanthometra elastica* (15. att.).

2. kārtā. *Spumellaria*. Atsevišķām šīs kārtas sugām nav skeleta (11. att.), bet vairumam tas sastāv no silīcija dioksīda un ir dažādi veidots. Visprimitīvākā skeleta forma un droši vien arī izejforma ir sīkas, ektoplazmā tangenciāli izkaisītas adatas. Adatu saplūšanas rezultātā veidojas lodes, kuras nereti ir iegremdētas cita citā un savienotas ar radiālām adatām. Centrālajai kapsulai ir daudz poru. Pārstāvji: *Thalassicola muleata*, *Chromyodrymus abiatanus*.

3. kārtā. *Nasselaria*. Šiem sugu ziņā bagātās kārtas pārstāvjiem raksturīgs ļoti daudzveidīgs silīcija dioksīda skelets. Galvenais elements te ir četrstūrainā spikula, pie

kuras var pievienoties papildgredzeni. Uz šī pamata attīstās dažādas, dažkārt divinas skeleta formas ažu ru cepurišu, ķiveru, ložu un citādā veidā. (13. att.) Nereti centrālā kapsula nav sfēriska, bet gara, vārpstveidīga. Pārstāvis — *Medusetta craspedota*.

4. kārta. *Phaeodaria*. Šis kārtas pārstāvjiem ir ārkārtīgi daudzveidīgs silīcija dioksīda skelets, un tie mīt vislielākajos dziļumos (13. att.). Dažiem ap centrālo kapsulu ir čaula. Sastopamas arī dažādas radiālas, nereti zarotas adatas. Kārtas raksturīga pazīme ir centrālās kapsulas izveidojums. Daudzo poru vietā tai ir 1 vai 3 prāvas atveres. Raksturīgi arī tas, ka ārpuskapsulārajā citoplazmā kapsulas centrālās atveres tuvumā ir īpašs veidojums, ko sauc par feodiju. Pigmenti feodiju parasti iekrāsojuši tumšu, un būtībā tas ir atkritumvielu, kā arī barības ieslēgumu un rezerves vielu sakopojums. Tas arvien labi izdalās uz bezkrāsainās citoplazmas fona. Pārstāvis — *Aulacantha scolymantha*.

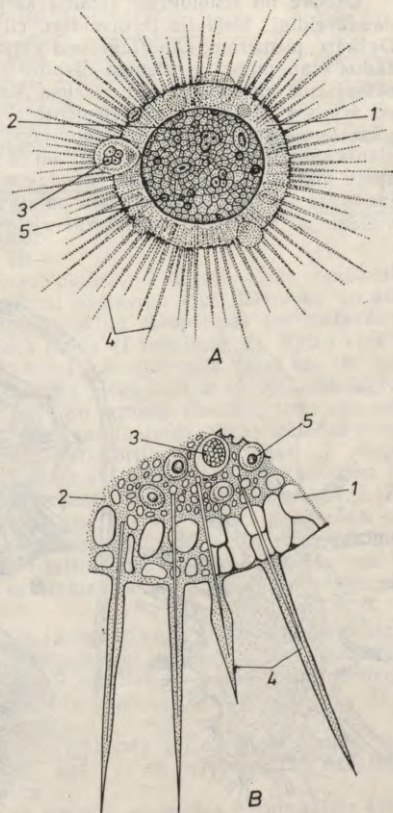
5. kārta. *Sticholonchea*. Savdabīgas radiolārijas, pagaidām parstāvētas ar vienu ģinti *Sticholonche*, kura atrasta Klusajā okeānā un Vidusjūrā. Raksturīgs izstiepts, divpusēji simetrisks ķermenis un radiālas 18—20 kūlišos izvietotas adatas.

III APAKŠKLAŠE. SAULENĪTES (HELIOZOA)

Pie saulenītēm pieder tikai daži desmiti saldūdeņos un jūrās mītošu viensiņu sugu. Atšķirībā no radiolārijām tām nav centrālās kapsulas. Ķermenis visbiežāk ir lodveida, sadalīts platā ekto plazmas zonā un endoplazmā (16. att.). Ir daudz radiālu akso podiju. Endoplazmā novietojies viens vai daži kodoli. Saldūdens sugām ekto plazmā ir pulsējošā vakuola, kas reti kontrahējas. Vairumam sugu nav minerālskeleta. Dažām jūras saulenītēm izveidojies režģveida sfērisks silīcija dioksīda skelets. Bezdzimumvairošanās notiek daloties. Dažām sugām aprakstīts dzimumprocess. Pārstāvis — *Actinosphaerium eichhorni*.

II KLAŠE. VICAIŅI (MASTIGOPHORA)

Vicaiņu klases raksturīga pazīme ir vīcas, kas funkcionē kā kustību organoīdi. Vīca var būt viena, bet tās var būt arī divas vai daudzas. Redzējam, ka arī sarkodīnu noteiktām dzīves cikla stadijām (gametām) ir vīcas. Tomēr tām vīcainā stadija ir pārejoša, bet vīcainiem lielākajām dzīves cikla daļām ir pastāvīgas vīcas. Lidztekus tam nedaudzas vīcainās sugas īslai cīgi vai pastāvīgi var veidot



16. att. Saulenīte *Actinosphaerium eichhorni* (pēc Dofleina):

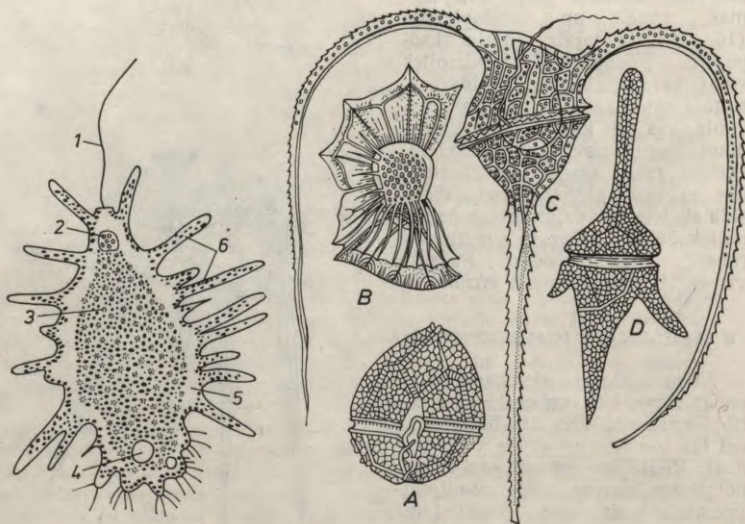
A — kopskats, B — ķermeņa daļa lielajā palielinājumā; 1 — ekto plazma, 2 — endoplazma, 3 — barība, 4 — akso podijas, 5 — kodols.

pseudopodijas (17. att.). Tas viss norāda, ka sarkodinu un vicaiņu klases ir tuvas, starp tām nav krasu robežu, un tādēļ šīs klases var apvienot *Sarcomastigophora* tipā.

Vicaiņi izraisa lielu interesi arī tajā ziņā, ka šī klase atrodas it kā uz robežas starp dzīvnieku un augu valstīm. Daudzām vicaiņu grupām ir hlorofilu saturoši hromatofori. Kā isti zaļie augi šīs formas ir spējīgas gaismā veikt fotosintēzi. Citiem vicaiņiem raksturīga heterotrofā vielmaiņa — kā visi dzīvnieki barībai tie izmanto gatavas organiskās vielas. Beidzot, ir sugas, kuras apvieno abas šīs vielmaiņas formas. Tāpēc aplūkosim visu vicaiņu klasi kopumā, neizdalot no tās augu formas.

Mastigophora klase iedalās divās apakšklasēs: 1. *Phytomastigina* (augvicaiņi, kas spējīgi veikt fotosintēzi) un 2. *Zoomastigina* (dzīvniekvicaiņi ar heterotrofu vielmaiņas tipu).

Uzbūve un fizioloģija. Vicaiņu ķermeņa izmēri un forma ir diezgan daudzveidīgi: bieži tie ir olveidīgi, cilindriski, sfēriski, pudeļveidīgi utt. Dažkārt, piemēram, *Dinoflagellata* kārtas pārstāvjiem, ķermenis veido dažādas izaugumus un pieņem divainu formu (18. att.). Citoplazma daļās ektoplazmā un endoplazmā. Dažiem *Mastigophora* pārstāvjiem citoplazmu no ārpusē norobežo tikai elementāra membrāna (tām nedaudzajām sugām, kuras spēj veidot pseudopodijas). Citām sugām ārējais ektoplazmas slānis sabiezē, veido pellikulu, un tā rezultātā vienšūņa ķermenis zaudē spēju mainīt formu. Beidzot, daudziem vicaiņiem uz šūnas virsmas izdala īpašs apvalks; dažādu kārtu pārstāvjiem tas var sastāvēt no dažādām vielām: no hitīnveida organiskas vielas, no recekļainas vielas (daudzām



17. att. Vicainis *Mastigamoeba aspera* (pēc F. Sulces):

1 — vica, 2 — kodols, 3 — endoplazma, 4 — pulsējošā vakuola, 5 — ektoplazma, 6 — pseudopodijas.

18. att. Bruņvicaiņi (A un D pēc Rilova, B, C — pēc Hekeļa):

A — *Peridinium*, B — *Ornithocercus*, C — *Ceratium tripos*, D — *Ceratium hirundinella*.

koloniālām sugām) vai arī kā tipiskām augu šūnām — no celulozes (augvicaīņiem).

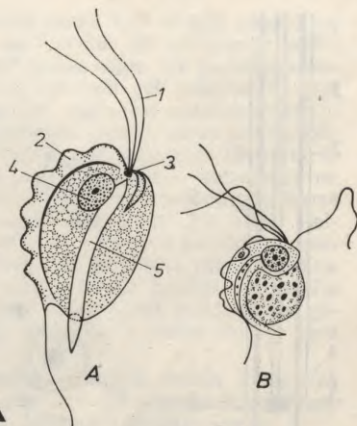
Ķermeņa priekšējā polā sākas vīcas (1, 2, 4, 8 un vairāk — līdz dažiem tūkstošiem). Ja to ir daudz, tās var pārklāt visu vicaiņa ķermeni (piemēram, *Hypermastigina*, *Opalinina* kārtās), un vicainis tad atgādina skropstaini. Vicu garums variē plašās robežās — no dažiem līdz vairākiem desmitiem mikrometru. Ja vīcas ir divas, tad nereti tikai viena pilda lokomotorisko (kustību) funkciju, bet otra nekustīgi stiepjas gar ķermeni un noder par stūri. Dažiem vicaiņiem (*Trichomonas*, *Trypanosoma*) vīca stiepjas gar ķermeni (19. att.), ar kuru to saista plāna citoplazmatiska plēvīte. Tādējādi veidojas vilņojoša membrāna, kuras vilņveidīgā darbība izraisa vienšūņa pārvietošanos.

Detālās vicu kustību mehānisms ir atšķirīgs, bet pamatā tā ir skrūvveida kustība. Vienšūnis it kā «ieurbjas» apkārtējā vidē. Vīca veic 10—40 apgriezienu sekundē. Vicu ultrastruktūra, kā to rāda elektronmikroskopija, ir ļoti sarežģīta un apbrīnojami pastāvīga visā dzīvnieku un augu pasaulē. Visas dzīvnieku un augu vīcas un skropstiņas (ar nelielām izņēmumiem) ir izveidotas pēc viena plāna (I tabula, 3, 4). Katra vīca sastāv no divām daļām. Lielākā ir brīvā lokomotoriskā daļa, kas no šūnas virsmas sniedzas ārvidē. Otra, mazākā vīcas daļa ir ektoplazmā iegremdēts bazālais ķermenis (kinetosoma). No ārpuses vicu klāj treislaņu membrāna, kura ir tiešs šūnas membrānas turpinājums. Vīcas iekšienē stingrā likumsakarībā izvietojušās vienpadsmit fibrillas. Gar vīcas asi stiepjas divas centrālās fibrillas, kas sākas no aksiālās granulas. Katrai no tām diametrs ir apmēram 25 nm, bet to centri atrodas 30 nm attālumā. Zem apvalka perifērijā atrodas vēl 9 fibrillas, kas katrā sastāv no divām cieši saistītām caurulītēm. Daudzos pētījumos noskaidrots, ka vīcas lokomotorisko darbību nosaka perifēriskās fibrillas, bet centrālās fibrillas veic balsta funkciju un, iespējams, ir substrāts, pa kuru izplatās vīcas kustību izraisītie uzbudinājuma viļņi.

Bazālais ķermenis jeb kinetosoma atrodas ektoplazmā. Tas ir cilindruveida ķermenis, kas apņemts ar membrānu. Zem membrānas kinetosomas perifērijā izvietojušās 9 fibrillas — pašas vīcas perifērisko fibrillu tiešs turpinājums. Te gan tās kļūst trīskāršas (20. att., II tabula, 1).

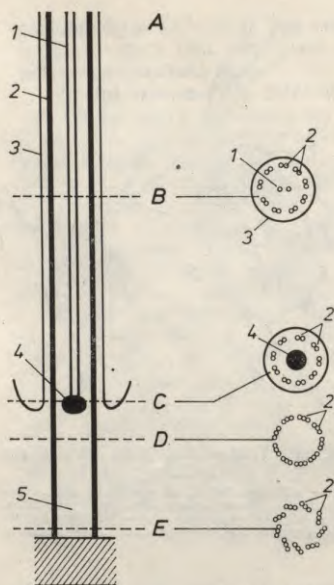
Dažkārt vīcas pamats turpinās citoplazmā vēl aiz kinetosomas, veidojot saknes pavedienu (rizoplastu), kas vai nu brīvi beidzas citoplazmā, vai piestiprinās pie kodola apvalka.

Dažiem vicaiņiem kinetosomas tuvumā novietojas parabazālais ķermenis. Tā forma var būt dažāda. Dažkārt tas ir olveida vai desveida, bet dažkārt parabazālajam ķermenim ir visai komplicēta konfigurācija un tas sastāv no daudzām atsevišķām daļiņām (21. att.). Mūsdienu elektronmikroskopiskie pētījumi pierādījuši, ka parabazālais ķermenis ir šūnas



19. att. *Trichomonas* ģints vicaiņi (no Dofleina):

A — uzbūves shēma, B — cilvēka zarnās parazitējošā *Trichomonas hominis*; 1 — vīcas, 2 — vilņojošā membrāna, 3 — bazālais ķermenis (kinetosoma), 4 — kodols, 5 — akstsils.



20. att. Vicas un skropstīņas uzbūves shēma pēc elektronmikroskopiskiem pētījumiem (pēc Nuaro-Timote, ar izmaiņām):

A — vicas garengriezums, B — šķēsgriezums vicas limeni, C — šķēsgriezums kinetosomas aksilālās granulas limeni, D — šķēsgriezums kinetosomas vidusdaļā, E — šķēsgriezums kinetosomas pakalēja daļā; 1 — centrālās fibrillas, 2 — perifēriskās fibrillas, 3 — vicas ārējā membrāna, kas pārīet ķermeņa membrāna, 4 — aksilāla granula, no kuras sākas centrālās fibrillas, 5 — kinetosoma.

samērā dziļš kanāls — rikle, kas iesniedzas ķermenī. Barība nonāk mutē, rīklē un tālāk endoplazmā veido gremošanas vakuolu. Citām sugām šūnas rīkles nav un pie vicas pamata ir lipīgas plazmas laukums bez pelliķulas. Caur to tad arī tiek uzņemta barība. Nesagremotās barības atliekas tiek izmestas no viensīņa ķermeņa. Barošanās ar cietu barību sauc par a n i m ā l u. Tomēr ne visi vicaiņi barojas ar cietu barību. Ne mažus sugu barībai izmanto šķidrās organiskās vielas, uzņemot tās caur ķermeņa virsmu. Te galvenā nozīme ir pinocitozes procesiem (20. lpp.). Tā barojas daudzi *Mastigophora*, kas dzīvo ar organiskām vielām bagātās šķīdumos. Tādu barošanās veidu sauc par s a p r o f i t i s k u. Animālā un saprofitiskā barošanās ir divas heterotrofā vielmaiņas tipa formas, kurām barības avots ir gatavas organiskās vielas.

Plašas vicaiņu grupas, proti, augvicaiņi (*Phytomastigina* apakšklase) ir spējīgi fotosintezēt. Zaļais pigments hlorofils lokalizējas īpašos ķermeņos — h r o m a t o f o r o s, kuriem ir tāda pati ultramikroskopiskā uzbūve kā augstāko zaļo augu hloroplastiem. Vienām sugām šūnā var būt daudz graudveidīgu hromatoforu, citām sugām hromatofors ir 1 vai to ir 2, un

organoīds, kas homoloģisks Goldži kompleksam. Jādoma, ka tajā kondensējas rezerves vielas, kas ir vicas lokomotoriskās darbības enerģētiskā bāze.

Kinetoplastidu kārtas vicaiņiem pie vicas pamata bez kinetosomas atrodas vēl īpašs organoīds — k i n e t o p l a s t s (22. att.). Pēc ultramikroskopiskās struktūras kinetoplasts atbilst mitohondrijam, bet bez tam satur ievērojamu daudzumu DNS. Pieņem, ka tas saistīts ar enerģijas ģenerāciju vicas kustībā.

Daudziem augvicaiņiem (eiglēnai, bruņvicaiņiem) ir īpaši aparāti gaismas kairinājumu uztveršanai. Tos sauc par «acu laukumiem», actiņām jeb stigmām (23. att.). Eiglēnai, piemēram, stigma sastāv no smalkgraudaina sarkana pigmenta sakopojuma, kas atrodas tuvu vicas pamatam. Dažiem *Dinoflagellata* stigma sasniedz lielus izmērus (līdz 25 μm diametrā) un sastāv no pigmenta kausveida sakopojuma, kura ieliekumā guļ lēcveida cietes graudiņš, kas droši vien pilda actiņas gaismas laužējas daļas — lēcas — lomu.

Vica noder ne tikai kustībā, bet tā palīdz arī iegūt barību. Vicas kustības apkārtējā vidē izraisa ūdens virpuli, kas sīkās ūdenī peldošās daļiņas (starp tām arī baktērijas u. c.) aizrauj pie vicas pamata (24. att.). Seit dažiem vicaiņiem, kuri barojas ar cietu barību, ir neliela atvere pelīkulā — šūnas mute, aiz kuras sākas

tiem ir īpatnēju lielu, malās robotu plātnišu veids. Šādi vicaīņi gaismā no oglekļa dioksīda un ūdens spēj sintezēt ogļhidrātus, kā arī uzņemt minerālāļus, to skaitā slāpekli un fosforu saturošus sāļus. Uz gaismas enerģijas rēķina notiekošu vielmaiņu sauc par autotrofu jeb holofītu. Svarīgi atzīmēt, ka daži autotrofie vicaīņi (piemēram, eīglēnas) noteiktos apstākļos (tumsā un ja vidē ir izšķīdušas organiskās vielas) pāriet uz saprofitisku barošanos un pie tam var zaudēt zaļo krāsu, kuru rada hlorofīls. Ir pierādīts, ka dažām eīglēnām piemīt abi vielmaiņas tipi — autotrofais un heterotrofais. Vienlaicīgi tās veic gan fotosintēzi, gan saprofitisko barošanos. Šādu vielmaiņas tipu sauc par mikso트로фу. Tik plašu vielmaiņas tipu mainību vicaīņiem var uzskatīt par primitīvu pazīmi, kas piemīt organismiem, kuri atrodas it kā uz augu un dzīvnieku valsts robežas.

Vicaīņu ķermeņi uzkrājas dažāda veida rezerves barības vielas. Tie var būt citoplazmā iekapsulēti taukiem līdzīgu vielu pilieni, polisaharīda glikogēna ieslēgumi, bet krāsainajiem augvicaīņiem — cietes vai tai tuva ogļhidrāta — paramīla graudi (eīglēnām).

Osmoregulācija un daļēji izvadfunkcija vicaīņiem notiek līdzīgi kā sarkodīnām ar pulsējošām vakuolām, kuras ir brīvi peldošām saldūdens formām un nav vairumam jūras un daudzām parazitiskām sugām.

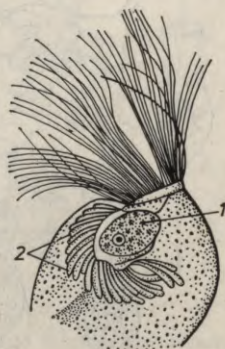
Sūnas kodols vairumam vicaīņu ir viens, bet eksistē arī divkodolu (*Lambia*) un daudzkodolu sugas, pie tam dažkārt (daudzas *Opalina* sugas) kodolu var būt simts un vairāk.

Vairošanās. Vairumam *Mastigophora* zināma tikai bezdzimumvairošanās — dalīšanās divās daļās.

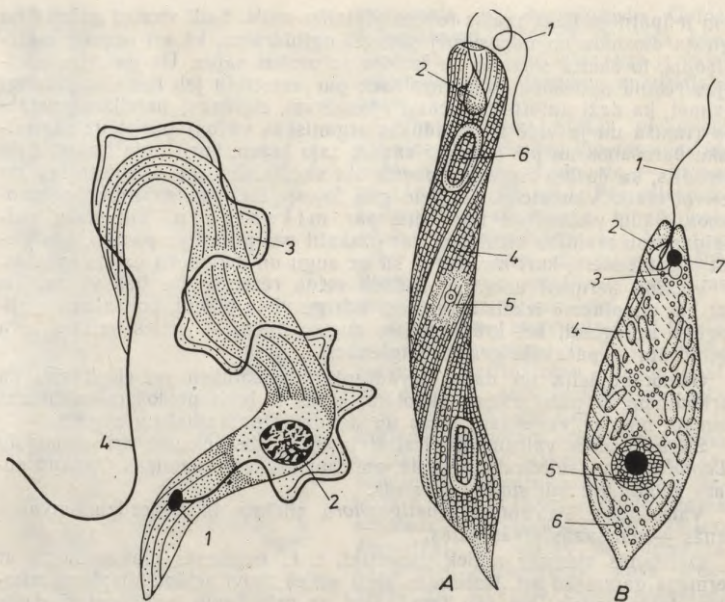
Dalīšanās vienmēr notiek gareniski, t. i., dalīšanās plakne sakrīt ar ķermeņa garenisko asi. Dalīšanās bieži notiek, brīvi peldot. Vispirms mitotiski dalās kodols, bet pēc tam, sākot ar priekšgalu, pakāpeniski dalās viss vienšūņa ķermenis. Kas attiecas uz vīcu aparātu, tad kinetosoma un parabazālais ķermenis dalās. Vecā vīca parasti paliek vienam no meitīpatņiem, bet otram no kinetosomas veidojas jauna vīca. Citos gadījumos vīcu noņem un abiem meitīpatņiem tā veidojas no jauna. Nereti dalīšanās notiek miera stadijā: vienšūnis noņem vīcu, noapaļojas un uz savas virsmas izdala izturīgu apvalku (ieciestējas). Cistas aizsegā dzīvnieks sešcīgi dalās vienreiz vai vairākas reizes, pie tam dzīvnieka kopējais ķermeņa apjoms nepalielinās un rodas samērā sīkas sūnas.

Sešcīgas dalīšanās procesu bez augšanas stadijas un bez jaunradušos sūnu apjoma palielināšanās (process atgādina daudzšūņu olas drostalošanās), sauc par palintomiju.

Vicaīņiem, it īpaši *Phytomastigina* apakšklasē, ir plaši izplatītas koloniju formas. Kolonijas veidojas nepilnīgas dalīšanās rezultātā, kad viens no otra pilnīgi nenodalījušies īpatņi paliek saistīti cits ar citu. Kolonijas atšķiras kā pēc formas, tā arī pēc attīstības veida. 25. attēlā parādīta saldūdeņos bieži sastopamā *Dinobryon* kokveida kolonija, 26. un 27. attēlā — dažādas augvicaīņu sugas, kas veido sfēriskas kolonijas. Nereti starp īpatņiem izdalās recekļaina viela, un visa kolonija pārvēršas par tukšu galertveida lodī, kuras sienas sastāv no vienā slāni novietotām sūnām. Kolonijā esošo īpatņu skaits variē no 4 (*Gonium*) līdz 10 000 un vairāk (*Volvox*).



21. att. Vicaīņa *Joenia annectens* parabazālais ķermenis (no Dogela): 1 — kodols, 2 — parabazālais ķermenis.

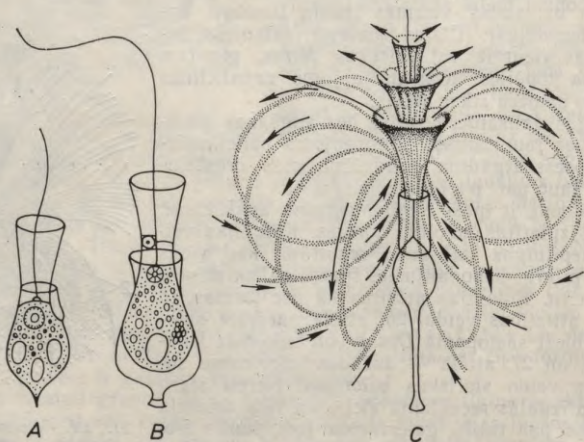


22. att. *Trypanosoma Trypanosoma vittatae*
no bruņurupuča *Emyda vittata* asinīm (pēc
Robertsona):

1 — kinetoplasts, 2 — kodols, 3 — vilņņošā
membrāna, 4 — vica.

23. att. *Divas eigiļēnu sugas:*

A — *Euglena oxyurus* un B — *E. viridis* (pēc Doļeina); 1 — vica, 2 — pul-
sejošās vakuolas rezervuārs, 3 — pulse-
jošā vakuola, 4 — hlorofilu saturošie
hromatofori, 5 — kodols, 6 — paramila
graudi, 7 — actīņa.

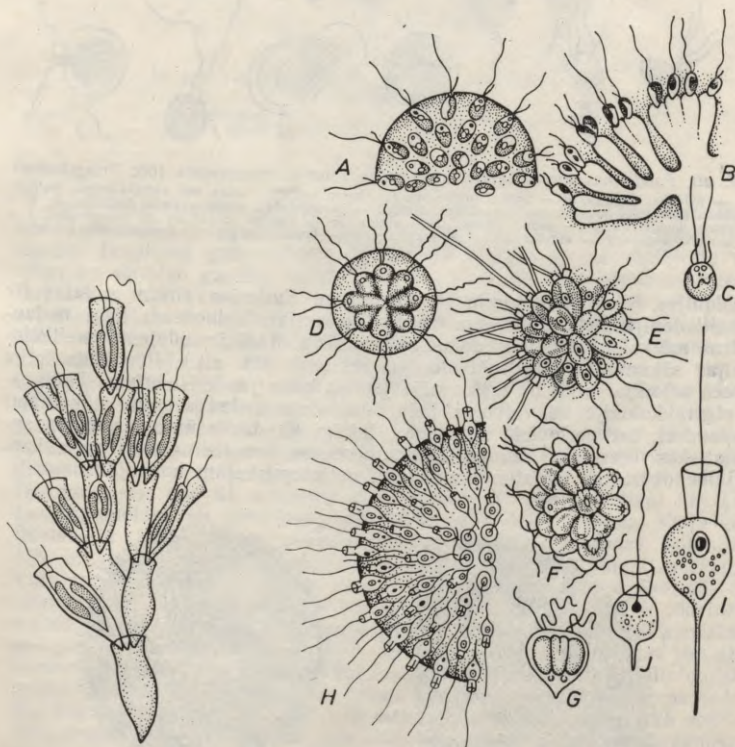


24. att. Apkakļvicaiņi — *Choanoflagellata* (pēc Doļeina):

A — *Codosiga botrytis*, B — *Salpingoeca amphoroideum*, C — vicas kustību
izraisītās ūdens straumes.

Pēc attīstības rakstura izšķir monotomiskas un palintomiskas kolonijas. Par monotomiju viensūņiem sauc tādu bezdzimumvairošanos, kurā pēc dalīšanās akta meitpatņi aug un izveido visus mātšūnai raksturīgos organoīdus. 26. attēlā parādīti dažādi koloniālie vicaiņi, kuru kolonijas veidojas monotomiski. Šādu koloniju atsevišķas šūnas periodiski dalās (parasti ne visas vienlaicīgi), un tādā veidā pieaug kolonijas īpatņu skaits. Pati kolonija laiku pa laikam, sasniegusi attiecīgu lielumu dotajai sugai, pārdalās uz pusēm. Šādā veidā notiek koloniju skaita palielināšanās.

Palintomiskās kolonijas, kādas veido, piemēram, volvoksu (*Volvocidae*) dzimtas augvicaiņi, vairojas citādi. Visas *Pandorina* (27. att.), *Eudorina* kolonijas šūnas vai tikai dažas kolonijas šūnas (*Volvoc*) secīgi palintomiski dalās, un rezultātā uzreiz izveidojas vairākas

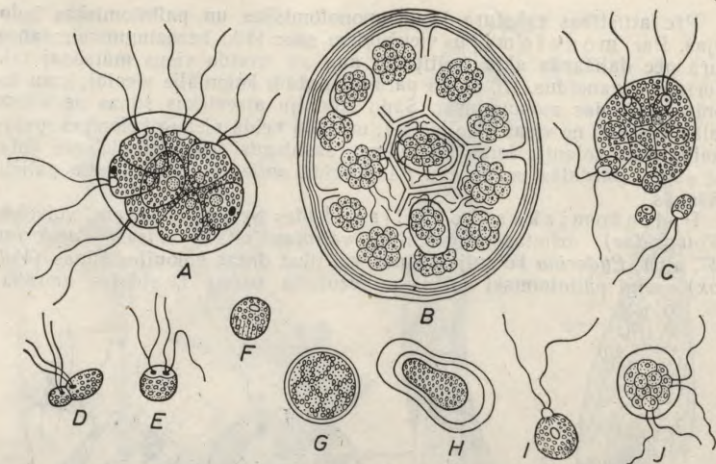


25. att. Koloniālais vicaiņis *Dinobryon sertularia*.

Atsevišķi īpatņi ievietojušies caurspīdīgās mājīgās; katram īpatnim ir divi lentveida hromatofori (pēc Zenna).

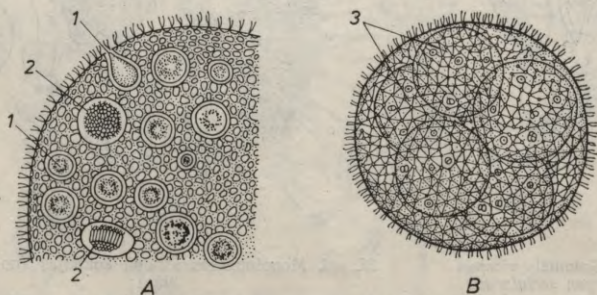
26. att. Monotomiskas vicaiņu kolonijas (no Zahvatkina):

A — *Uroglenopsis americana* kopskats, B — optisks griezumš caur tās pašas kolonijas fragmentu, C — tās pašas sugas atsevišķa īpatņa dalīšanās, D — *Syncrepta volvox*, E — *Chrysosphaerella longispina*, F — *Synura uvella* kolonijas kopskats, G — tās pašas sugas īpatņa dalīšanās, H — *Sphaeroeca volvox* kopskats, I — viens no kolonijas īpatņiem, J — atsevišķs apakšvicaiņu *Codosiga* īpatnis.



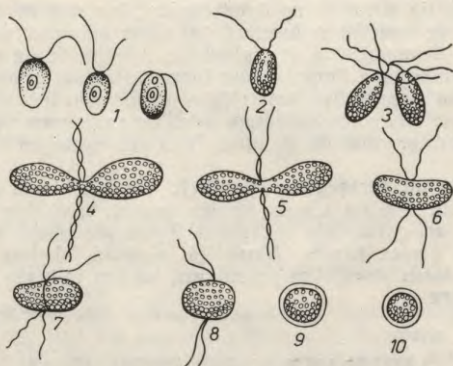
27. att. *Pandorina morum* bezdzimumvairošanās un dzimumprocess (pēc Pringsheima): A — peldoša kolonija, B — bezdzimumvairošanās, katra kolonijas šūna pēc vairākkārtīgas palintomiskas dalīšanās dod sākumu jaunai kolonijai, C — izveidojušās gametas atstāj koloniju, D, E — gametu kopulācija, F — jauna zigota, G — zigota, H — zigotas iznākšana no šūnapvalka, I — peldoša zoospora — zigotas attīstības rezultāts, J — jauna, no zigotas izveidojusies kolonija.

kolonijas. Visa mātkolonija *Pandorina* un *Eudorina* ģintīm sadalās tik meitkolonijās, cik bija šūnu vecajai kolonijai. Volvoksam tikai nedaudzas mātkolonijas šūnas daļas palintomiski. Šādi izveidojušās meitkolonijas sākumā atrodas mātkolonijas iekšienē (28. att.). Pēc kāda laika vecā kolonija sairst un tajā esošās jaunās kolonijas kļūst brīvas. Tādā sarežģītā kolonijā kā volvokss liela šūnu daļa nedod sākumu nākamajai paaudzei, bet periodiski nobeidzas, līdzīgi kā daudzšūnu organismu somatiskās (ķermeņa) šūnas. Dzimumprocess nenotiek visiem vecajiem. Galvenokārt tas izplatīts augvairāņu palintomiskajām kolonijām.



28. att. Volvoksi:

A — *Volvox globator* — kolonijas daļa ar dzimumšūnām (pēc Kona), B — *V. aureus* — kolonija palintomiskās vairošanās procesa, meitkolonijas mātkolonijas iekšienē (pēc Kleina); 1 — makrogameta, 2 — mikrogametas, 3 — meitkolonijas.



29. att. Vicaiņa *Polytoma uvella* dzimumprocess (pēc Dogela):

1 — vegetatīvie īpatņi, 2 — gameta, 3—8 — secīgas kopulējošu gametu stadijas, 9—10 — zigota.

Bezkrāsas vieniniekiem vicainim *Polytoma uvella* (29. att.) kopulējošās dzimumšūnas (gametas) gandrīz nevar atšķirt no vegetatīvajām šūnām. *Polytoma* gametas morfoloģiski ir līdzīgas — nav atšķirību virišķo un sievišķo gametu uzbūvē. Šādu visprimitīvāko dzimumprocesa formu sauc par *izogāmiju*. Līdzīga dzimumprocesa forma sastopama arī vienkāršāk veidotajām kolonijām, piemēram, astoņšūnu *Stephanosphaera*. Tomēr pārējām koloniālajām *Volvocidae* sugām novērojama pakāpeniska pāreja uz *anizogāmiju*, kad starp virišķajām un sievišķajām gametām ir morfoloģiskas atšķirības. Jau 16 šūnu *Pandorina* viena no kopulējošajām gametām ir nedaudz lielāka (sievišķā gameta jeb makrogameta) par otru, sīkāku (virišķo gametu jeb mikrogametu) (27. att.). 32 šūnu *Eudorina* vienu koloniju īpatņi, nemaz nedaloties, pārvēršas par dzimumšūnām — makrogametām, bet citu koloniju īpatņi, secīgi daloties (palintomija), dod 64 mikrogametas. Kopulācijā piedalās tikai virišķās (mikrogametas) un sievišķās (makrogametas) dzimumšūnas. Vislielākā līdzība ar daudzšūņiem ir novērojama volvoksu (*Volvox*) kolonijās (28. att.), kur par gametām pārvēršas tikai nedaudzi kolonijas īpatņi. Vairums šūnu paliek bezdzimumiskas. Kolonijā gametas dod tikai 25—30 sievišķās un 5—10 virišķās orientācijas šūnas. Volvoksiem ir šķirtdzimumu sugas, kurām vienā kolonijā attīstās vai nu virišķās, vai sievišķās gametas, un hermafroditiskas sugas, kurām vienā kolonijā attīstās abu dzimumu gametas. Katra šūna, no kuras attīstās mikrogametas, palintomiski izveido 256 ļoti sīkas divvicainas šūnas. Sievišķās orientācijas šūnas nedalās, bet aug un pārvēršas par lielu makrogametu, kuru, līdzīgi kā daudzšūnu organismos, var nosaukt par olšūnu. Tā ir nekustīga. Mikrogametas aktīvi uzmeklē nekustīgās makrogametas un saplūst ar tām. Apauglotā makrogameta (zigota) pārklājas ar blīvu apvalku. Pēc kāda laika labvēlīgos apstākļos, secīgi palintomiski daloties, tā dod sākumu jaunai kolonijai; vecā mātkolonija sairst un tās somatiskās šūnas iet bojā.

Visiem vicaiņiem, kuriem ir dzimumprocess, pirmās divas zigotas dalīšanās ir meiotiskas. Tādējādi diploidāla tiem ir tikai zigota, bet visas pārējās dzīves cikla stadijas — haploidālas. Vicaiņiem tātad novērojama

zigotiskā redukcija atšķirībā no daudzšūņiem, kur mejoze notiek, veidojoties gametām (gametiskā redukcija), un visas ķermeņa šūnas, izņemot nogatavojušās dzimumšūnas, ir diploidālas. Vicaiņu klasē ir novērojamas dažādas dzimumprocesa (kopulācijas) formas. Pie tam ir novērojami pakāpeniski etapi no visprimitīvākām izogāmijas formām līdz dažādām anizogāmijas formām. Šis rindas pēdējam loceklim volvkams veidojas īsti aktīvi kustīgi spermatozoīdi un olšūnas. Tādu anizogāmijas formu sauc par oogāmiju.

Klasifikācija un nozīmīgākie pārstāvji. Vicaiņu klases pārstāvji dabā ir plaši izplatīti. Pie šīs klases pieder daudzi brīvi dzīvojoši jūru un saldūdeņu, kā arī parazitiski organismi. Tālāk atzīmēsim tikai dažas nozīmīgākās šīs klases kārtas (tagadējā sistēmā skaitās vairāk nekā 20 kārtu) un dažus atsevišķus pārstāvjus, kuriem ir īpaša bioloģiska vai praktiska nozīme.

I APAKŠKLAŠE. AUGVICAIŅI (PHYTOMASTIGINA)

Pie šīs apakšklases pieder augu dabas vicaiņi ar autotrofu vai mikrotrofu barošanās veidu, kuri atbilstoši tam satur zaļu pigmentu — hlorofilu, kas nepieciešams fotosintēzes procesā. Asimilācijas produkts visbiežāk ir ciete vai tai tuvi polisaharīdi. Retos gadījumos hlorofils var būt izzudis, un organisms pāriet uz saprofītisku barošanos ar izšķīdušām organiskām vielām bagātā vidē.

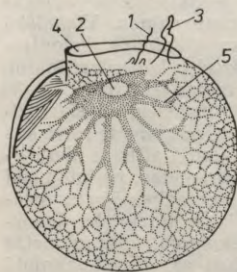
1. kārtā. *Chrysomonadina*. Sastāv no sīkiem vicaiņiem ar 1—3 vicām un zeltaini brūniem diskveida hromatoriem. Daudzas hrizomonādas spēj veidot pseidopodijas. Asimilācijas produkts — polisaharīds leikozīns. Parasti milt sāduņņos un jūrās. Ir dažas koloniālas sugas, no kurām saldūdeņos bieži sastopamas kokveidīgās *Dinobryon* (25. att.) un sfēriskās *Synura* (26. att.) kolonijas.

2. kārtā. Bruņvicaiņi (*Dinoflagellata, Peridinea*). Divvicaini vienšūņi, kuriem parasti ir no regulāri izvietotām atsevišķām plātnītēm veidotas celulozes bruņas (*Peridinium, Ceratium* u. c.; 18. att.). Dažkārt bruņu nav (30. att.). Raksturīgs ir vicu izvietojums — abas tās sākas blakus, viena liecas atpakaļ un brīvi iesniedzas apkārtējā vidē. Otra vica, kuru sauc par šķērsvīcu, apņo visu ķermeni ekvatoriālā plaknē un ievietojas samērā dziļā rievā (18. att.). Vairumam bruņvicaiņu ir brūndzelteni, retāk zaļi hromatori. Ķermenis nereti veido divvainus izaugumus (18. att.), kuri palielina virsmu un ir pielāgojums planktoniskam dzīvesveidam. *Dinoflagellata* kārtā ir dažas hlorofilu zaudējušas un uz heterotrofu animālu barošanos pārgājušas sugas, piemēram, noktilukas (*Noctiluca*; 30. att.) — parasts Melnās jūras planktona komponents.

Noctiluca, saņēmusi mehānisku vai citādu kairinājumu, spēj mirdzēt; process saistīts ar taukiem līdzīgu vielu oksidēšanos. *Dinoflagellata* asimilācijas produkts ir ciete. Bez tam citoplazmā bieži ir diezgan daudz tauku ieslēgumu. Dažām jūras formām ir actiņš un īpašas dzelkapsulas ar izmetamu dzelkapsulīti — spilgts piemērs konverģencei ar zarndobumaiņu tipu.

Vairums bruņvicaiņu ir jūru un saldūdeņu planktonu sastāvdaļa, un tiem ir ievērojama loma Pasaules okeāna primārajā bioloģiskajā produktivitātē. Tas tad arī nosaka šo organismu lielo nozīmi Zemes biosfērā.

3. kārtā. Eiglēnveidīgie (*Euglenoidea*). Pie šīs kārtas pieder vairums lielo, zaļo saldūdens vicaiņu. Parasti tiem ir tikai viena vica (23. att.). Dažas *Euglena* sugas



30. att. Mirdzošā noktiluka (*Noctiluca miliaris*) (pēc Hesses):

1 — vica, 2 — kodols, 3 — tausteklis (resna vica), 4 — apmītes iedobe, 5 — citoplazmas stiegras.

tumsā viegli zaudē krāsu un pāriet no autotrofa vielmaiņas tipa uz heterotrofu saprofitisku. Dažām eīglēmām ir miksotrofs vielmaiņas tips. Asimilācijas produkts — cieteītuvs polisaharīds — paramils.

4. kārtā, *Phytomonadina*. Kārtā daudz sugu ar divām vicām un zaļiem bļodveida hromatoforiem. Asimilācijas produkts — ciete. Galvenokārt saldūdens, daļēji — jūras sugas. Ļoti polimorfām ģintīm (piemēram, *Chlamydomonas* ģintij ir vairāk nekā 300 sugu) līdztekus viensūnas formām bieži ir arī koloniālas formas (27., 28. att.).

II APAKŠKLASE. DZĪVNIEKVICAĪŅI (ZOOMASTIGINA)

Heterotrofi vicaīņi ar brīvu vai parazitisku dzīvesveidu un animālu vai saprofitisku barošanās.

1. kārtā. Apkakļvicaīņi (*Choanoflagellata*). Brīvi dzīvojošas viensūnas (*Codosiga*, 24. att.) vai koloniālās formas (*Sphaeroeca*, 26. att. *H, I*) ar vienu vīcu un tās pamatnē novietotu citoplazmatisku apkakli. Barības daļiņas (baktērijas u. c.) vīcas kustības virza uz apkakli, kur tās pielīp un pakāpeniski noslīd pie apkakles pamatnes (24. att.). Te tās pāriet citoplazmā un gremošanās vakuolās tiek sagremotas. Elektronmikroskopiskie pētījumi parādījuši, ka apkakle izveidojas no daudzām cieši pieguļošām nūjiņām. Apkakļvicaīņu koloniju forma ir dažāda: sastopamas sfēriskas un kokveida kolonijas.

2. kārtā. Sakņvicaīņi (*Rhizomastigina*). Tā ir sugu skaita ziņā neliela brīvi dzīvojošu vicaīņu kārtā, kas interesanta ar to, ka tās pārstāvjiem ir ne tikai 1—3 vīcas, bet arī labi attīstītas pseidopodijas (17. att.). Tādējādi sakņvicaīņi apvieno divu dažādu klašu pazīmes.

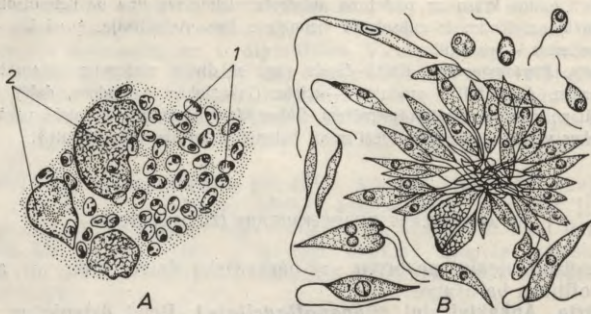
3. kārtā. Kinetoplastīdi (*Kinetoplastida*). Kārtai raksturīgs īpatnējs, ar vīcu saistīts organoīds — kinetoplasts. Visbiežāk ir viena vīca, retāk divas. Gar vicaīņa ķermeni ejošā vīca saaug ar tā virsmu, veidojot viļņojošu membrānu (22. att.). Pie šīs kārtas pieder nedaudzas brīvi dzīvojošas sugas (*Bodo* sugas), bet vairumam ir parazitisks dzīvesveids. Pie tiem pieder virkne cilvēkam un dzīvniekiem bīstamu slimību izraisītāju.

Starp parazitiskajiem kinetoplastīdiem īpašu uzmanību pelna daudz mugurkaulnieku asins parazīti — tripanosomas (*Trypanosoma*). Tie ir samērā nelieli 20—70 μm gari vicaīņi (22. att.) ar lentveida, saplacinātu, abos galos smailu ķermeni, vienu vīcu un ar viļņojošu membrānu. Tripanosomas dzīvo mugurkaulnieku asinīs, to pārnēsāji ir dažādi asinsūcēji bezmugurkaulnieki.

Rodēzijas tripanosoma (*Trypanosoma rhodesiense*) izraisa cilvēkam tropiskajā Āfrikā «miega slimību». No Rietumāfrikas tā pakāpeniski izplatījās uz austrumiem visā ekvatoriālajā Āfrikā, XX gs. pirmajos trīs gadu desmitos nogalinot vairāk nekā miljonu cilvēku. Miega slimība sākas ar tikko manāmu drudzi un pakāpeniski rada ārkārtīgi stipru novājēšanu, ko pavada miegainība. Nērstējoties tā vienmēr beidzas ar nāvi. Slima cilvēka asinīs, limfās dziedzeros, bet vēlāk arī mugurkaula smadzeņu šķidrumā var atrast



31. att. Rietumāfrikas cece muša (*Glossina palpalis*; augšā) un ar miega slimību slims cilvēks slimības pedējā stadijā (apakšā).



32. att. Donovanai leišmanija (*Leishmania donovani*):

A — paraziti saimnieka šūnā (pēc Maiera), B — leišmanijas vicinās formas kultūrā (pēc Venjona); 1 — leišmanijas, 2 — saimnieka šūnas kodols.



33. att. Moskīts (*Phlebotomus papatasi*) (pēc Smarta).



34. att. *Leishmania tropica* izraisītās čūlas (pendinas čūlas).

kuslīgas tripanosomas. Tripanosomu rezervuārs dabā acimredzot ir antilopes, kuras neslimo, ja to organismā ir šie vīcaīņi. Tripanosomu pārnēsējas — asinssūcējas cece mušas (*Glossina morsitans* un *G. palpalis*, 31. att.). Cece muša kopā ar slimā asinīm norij tripanosomas, kas cece mušas zarnās vairojas un nonāk tās snukītī. Ar invadētās cece mušas kodieniem tripanosomas var tikt pārnēstas vesela cilvēka asinīs.

Tagad tripanosomozu (slimību, kuru izraisītājas ir tripanosomas) ārstēšanai lieto virkni ārstniecisku preparātu.

Sastopamas vairākas tripanosomu sugas, kuras izraisa smagas slimības govslapiem un kamieļiem (*Trypanosoma evansi*, *T. brucei*). To pārnēsēji ir asinssūcēji divspārņi — akliedunduri un cecēmušu (*Glossina*) sugas. Zirgiem galvenokārt dienvidos (ši slimība konstatēta arī PSRS teritorijā) novērojama tripanosomozā «aplecinašanas slimība». Tā izraisītāja — *T. equiperdum* — tiek pārnēsta aplecinašanas laikā bez pārnēsēja. Slimību saista ar nervu sistēmas bojājumiem.

Tripanosomām radniecīgās leišmanijas (*Leishmania*;

32. att.) cilvēka organismā ir šūnu parazīti. Pie tam to vicu aparāts daļēji reducējas: parazīts ir maza (2—4 μm), noapaļota šūna ar kodolu un kinetoplastu, bet bez vīcas. Tā pārnesēji ir sīki asinssūcēji kukaiņi — moskīti (*Phlebotomus* sugas; 33. att.). Moskīta zarnās (tāpat kā kultivējot mākslīgajā vidē) parazītam parādās vīca. Atšķirībā no tripanosomām leišmanijām nav vilņojošās membrānas.

Ir divas cilvēkam patogēnas leišmaniju sugas, kas sastopamas Vidusāzijā un Aizkaukāzā.

Leishmania donovani izraisa smagu slimību, kuru Vidusāzijā sauc par «kala-azar» (viscerālā leišmanioze). Ar to slimo galvenokārt bērni. Saslimšanas simptomi ir palielinātas aknas un liesa, drudzis, mazasinība, novājināšana. Sekmīga ir ārstēšana ar anti-mona preparātiem.

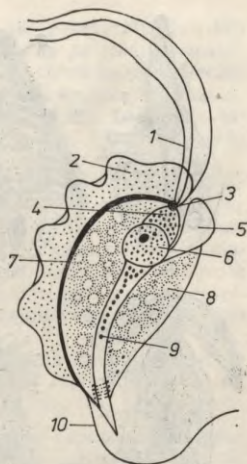
Otra leišmaniju suga — tropu leišmanija (*L. tropica*) izraisa lokālu ādas saslimšanu — t. s. austrumu čūlu jeb pendīnu. Mūsu zemē tā sastopama dažos Aizkaukāza un Vidusāzijas rajonos. Pēc inkubācijas perioda (no 2 nedēļām līdz 5 mēnešiem) uz ādas vietās, kuras pieejamas moskītu kodieniem (biežāk uz sejas un rokām), veidojas mezgliņš un pēc tam brūce. Brūces audos zem krevels baltajos asinšķermenīšos atrodas milzums leišmaniju. Pēc 1—2 gadiem brūce sadzīst, atstājot rētu (34. att.).

Leišmaniozes perēkļi dabā ir suni, bet ādas leišmaniozei arī grauzēji. Grauzēju alās apmetas moskīti, kuri parazītus pārnes cilvēkam.

Abas leišmaniozes formas (viscerālā un ādas) izveido stabilu imunitāti, tāpēc atkārtoti saslimt nav iespējams.

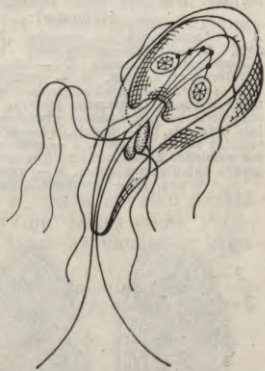
4. kārtā. Daudzvicaiņi (*Polymastigina*). Parazītiski vicaiņi ar vairākām vicām, dažkārt ar balstnūju — aksostilu — un vilņojošo membrānu. Cilvēkā parazītē *Trichomonas* sugas (zarnās — *T. hominis*, uroģenitālajos vados — *T. vaginalis*; 35. att.). Bieži sastopams parazīts cilvēka (galvenokārt bērnu) žultsvados, divpadsmitpirkstu un tievajās zarnās ir zarnu lamblija (*Lamblia intestinalis*; 36. att.). Parazīts ir divpuseji simetrisks, tam ir divi kodoli, 8 vīcas un fibrillārs balstaparāts, kuru sauc par aksostilu.

Lamblijas ventrālā puse veido piesūcekni fiksācijai pie zarnu sienas. Masveida invadēšanās ar lamblijām saistīta ar zarnu disfunkcijām, bieži ar holecistītiem. Nonākušas



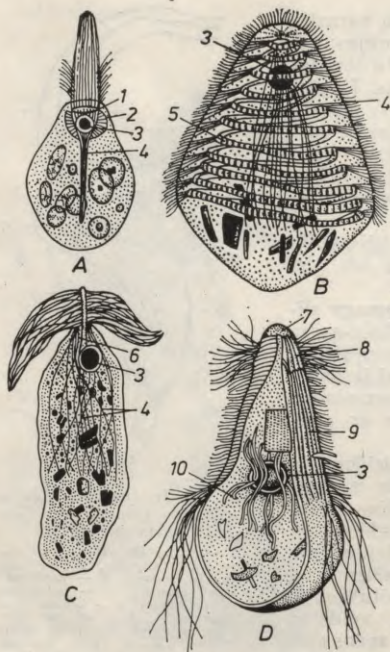
35. att. *Trichomonas angusta* uzbūves shēma (pēc Kofoida un Svizi):

1 — priekšējās vīcas, 2 — vilņojošā membrāna, 3 — vicu bazālie ķermeņi, 4 — parabazālais ķermenis, 5 — citostoma (šūnas mute), 6 — kodols, 7 — balstfibrilla, kas iet gar ķermeņa malu pie vilņojošās membrānas pamata, 8 — vakuola citoplazmā, 9 — aksostils, 10 — pakāļēja vīca — vilņojošās membrānas vīcas turpinājums.



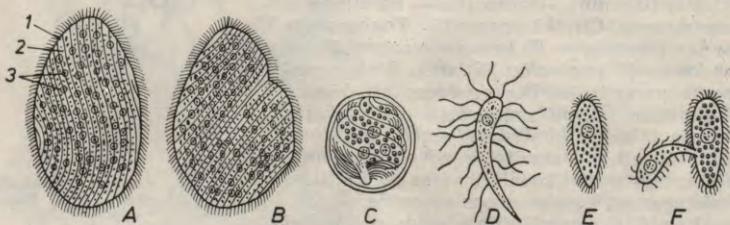
36. att. *Lamblia intestinalis* uzbūves shēma (pēc Rodevalda).

Redzami četri vicu pāri, vicu bazālie ķermeņi, divi kodoli un ventrālais piesūcekņveida ieliekums. Skaidri izteikta divpuseji simetrija.



37. att. Dažādas *Hypermastigina* ģintis (no Haimana):

A — *Lophomonas* no prusaku (*Periplaneta*) zarnā, B — *Macropsironympha* no mežaprusaku (*Cryptocercus*) zarnā, C — *Rhynchonympha* no termitu zarnā (daļa virsmas nav parādīta, lai atsegtu trihoniņas ķermeņa iekšējās daļas); 1 — bāzālo ķermeņu (kinetosomu) gredzens, 2 — parabazālais ķermenis, 3 — kodols, 4 — aksostils, 5 — vicu spirālās rindas pamatne, 6 — centriolas, 7 — rostruma cepurīte, 8 — rostrums (uz priekšu izvērzāma, smaila ektoplazmas daļa), 9 — gareniskas vicu rindas, 10 — parabazālie ķermeņi.



38. att. *Opalina ranarum* (A, B pēc Cellera, C—F pēc Grases):

A — pieaudzis īpatnis, B — dalīšanās, C — cista, D — mikrogameta, E — makrogameta, F — kopulācija; 1 — ektoplazma, 2 — endoplazma, 3 — kodoli.

zarnu beigu nodalījumā, lamblijas nomet vicas, izdala blīvu apvalku un pārveidojas par cistām. Cistu stāvokli arī lamblijas izplatās. Trihomonām cistas nav atrastas.

5. kārtā. *Hypermastigina*. Pie šīs kārtas pieder daudzviciainas un bieži arī daudzkodolainas formas, kuras mīt termītu un dažu prusaku zarnās (37. att.). Vairumam *Hypermastigina* ir sarežģīta struktūra. Tiem ir aksostils, bieži īpašas balststruktūras, kas balsta kodolu, komplicēti parabazālie ķermeņi.

Bioloģiski *Hypermastigina* interesanti ar to, ka tie ir nepieciešami saimnieka normālam gremošanas procesam. Barodamies gandrīz tikai ar koksni, t. i., celulozi, termīti paši to nespēj sagremot. Termītu zarnās nokļuvušās koksnes daļiņas norij un sagremo daudzveidīgi, kas pārvērš celulozi viegli izmantojamās ogļhidrātu formās. Tātad *Hypermastigina* ir derīgi termītu simbioti.

6. kārtā. *Opalinas* (*Opalinina*). Lieli, parasti daudzkodolaini (reti divkodolaini) parazitiski viensūņi, dzīvo dažādu abinieku galazarnā. Opalinām nav mutes, tās barojas saprofītiski. Liela nozīme šajā procesā ir pinocitozei. Opalinu ķermeņi klāj ļoti daudz (tūkstošiem) vicu (skropstiņu), kuras vien-

mērīgi izvietojušās pa visu virsmu (38. att.). Skropstaparātu līdzības dēļ opalinas ilgu laiku pieskaitīja pie skropstaiņiem kā patstāvīgu apakšklasi *Protociliata*. Tomēr pret opalīnu piederību pie skropstaiņiem liecina šādi fakti: 1) visi opalīnu kodoli ir vienādi, nav skropstaiņiem raksturīgās to diferenciācijas makronukleļā un mikronukleļā; 2) opalīnām, tāpat kā citiem vīcaīņiem, dzimumprocess ir kopulācija. Opalīnas veido sikas vienkodola gametas.

Opalīnu dzīves cikls apbrīnojami atbilst saimnieku — abinieku dzīves ciklam. Dzimumprocess tām notiek reizi gadā un laika ziņā sakrīt ar saimnieka vairošanos, kas notiek ūdenī. Sajā laikā vardēs veidojas sikas opalīnu cistas, kuras nonāk ūdenī. Tās norij kurkuļi, kuru zarnās no cistām iznākušās opalīnas, vairākas reizes daloties, dod sākumu vienkodola mikrogametām un makrogametām (38. att.). Kopulācijas rezultātā izveidojas zigota, kas tālāk attīstās par daudzkodolainu veģetatīvo opalīnu formu. Tā vairojas tikai daloties.

Opalīnu uzbūve un dzīves cikls ir tik savdabīgi, ka daudzi zinātnieki izdala tās patstāvīgā vīcaīņu apakšklasē: tāpat kā *Phytomastigina* un *Zoomastigina*.

Brīvi dzīvojošo vīcaīņu praktiskā nozīme. Jau norādīts, ka autotrofajiem vīcaīņiem kā organisko vielu pirmproducentiem ir liela nozīme biosfēras bioloģiskajā vielu apritē. Tas galvenokārt attiecas uz planktona organismiem. Bez tam daudzi vīcaīņi (kā krāsainie, tā bezkrāsainie) noder par bioloģiskiem indikatoriem ūdens piesārņojuma (saprotības) noteikšanai. Pēc vīcaīņu (arī citu vienšūņu un virpotāju) sugu sastāva var gūt priekšstatu par ūdenstilpes piesārņojuma pakāpi ar organiskām vielām. Dažu bezkrāsaino vīcaīņu sugas, norijot un pārstrādājot organiskās vielas (kopā ar citiem vienšūņiem), ir nozīmīgi notekūdeņu bioloģiskās pašattīrīšanās procesā.

TIPS. SPORAIŅI (SPOROZOA)

Visiem sporaiņu (*Sporozoa*) tipa vienšūņiem bez izņēmuma ir parazitisks dzīvesveids. To dzīves ciklā secīgi mijas bezdzimumvairošanās (dažiem sporaiņiem šis cikla posms var izkrist), dzimumprocess un sporogonija. Bezdzimumvairošanās notiek daudzkārtējas dališanās — šizogonijas veidā, bet dažiem sporaiņiem — daloties divās daļās.

Dzimumprocesā notiek gametu kopulācija, kas var būt gan izogāmija (dažām gregarīnām), gan anizogāmija (visiem pārējiem sporaiņiem). Zigota parasti izdala apvalku un kļūst par oocistu. Tās iekšienē sporogonijas procesā veidojas sporozoīti — stadija sugas izplatīšanai. Tie var brīvi gulēt oocistā vai atrasties atsevišķās ar īpašu apvalku pārklātās sporās. Sporozoītu izveidošana noslēdz sporaiņu dzīves ciklu. Pirmā zigotas dališanās ir mejoze. Tādējādi sporaiņi, tāpat kā vīcaīņi, ir organismi ar zigotisku redukciju.

Tips dalās divās klasēs — gregarīnās (*Gregarina*) un kokcīdijās (*Coccidiomorpha*), kuras katra iedalās vairākās kārtās.

I KLAŠE. GREGARĪNAS (GREGARININA)

Klasi raksturo īpatnēja dzimumprocesa forma: divi īpatņi (gamonti) savienojas un izdala apkārt kopīgu apvalku. Zem apvalka arī notiek gametu veidošanās (gametogonija) un to kopulācija. Visas gregarīnas ir parazīti un dzīvo dažādos bezmugurkaulniekos. Sevišķi daudz to ir posmņķajos. Dzīves cikla lielākajā daļā gregarīnas ir ārpusšūnu parazīti un mīt

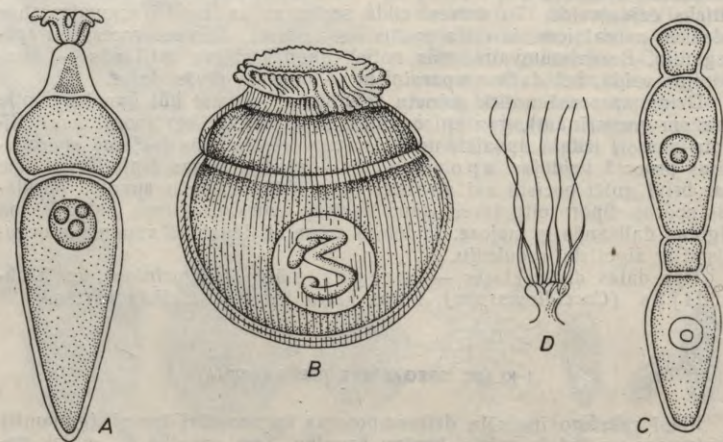
zarnu vai ķermeņu dobumā, retāk — dzimumsistēmā. Vairumam gregarīnu nav sizogonijas (gregarīnu kārtai — *Eugregarinida*), nedaudzām tā tomēr ir. Apskatisim tikai gregarīnu kārtu.

1. kārta. Gregarīnas (*Eugregarinida*). Gregarīnas (it īpaši posmkāju zarnās parazitējošās) var sasniegt ievērojamus izmērus — 16 mm. Mazāko sugu ķermeņa garums nepārsniedz 10—15 μ m.

Zarnu gregarīnu ķermenis parasti ir iegarens, tārpveidīgs (39. att.). Ķermeņa dobuma gregarīnas var būt gandrīz sfēriskas. Vairumam gregarīnu ķermeņa priekšgals veido piestiprināšanās organoīdu — epimerītu (39. att.). Epimerītam ir kāsiši, smalki pavedienuveida izaugumi un citādi veidojumi, ar kuriem parazīts nostiprinās uz vietas un tādēļ barības masa to nevar izstumt no zarnas.

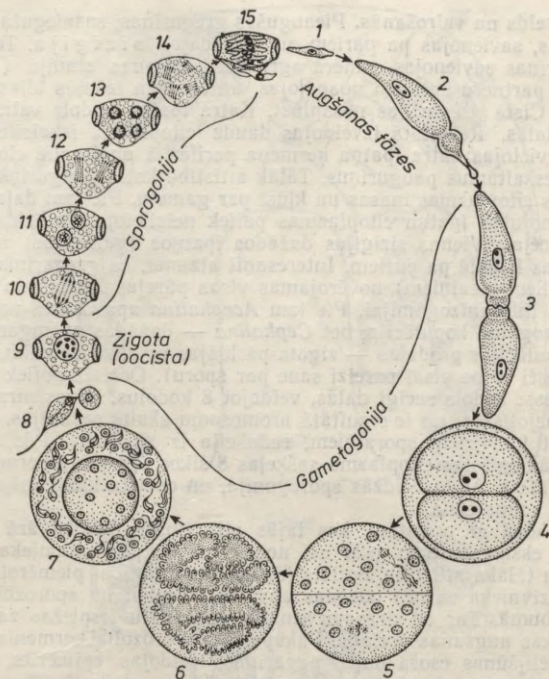
Ķermeni no ārpuses apņem gareniski rievota pellicula, kas ir ektoplazmas ārējais blīvais slānis. No tās veidojas arī kāsiši un epimerīta izaugumi. Zem pelliculas atrodas ektoplazmas slānis, kas daudzām (bet ne visām) gregarīnām apmēram uz pirmās un otrās ķermeņa trešdaļas veido šķiedrainu starpsienu, atdalot priekšējo bezkodola citoplazmas daļu — protomerītu. Lielāko pakāļējo daļu ar kodolu sauc par deitomerītu. Tādējādi daudzas gregarīnas, palikdamas vienšūņi, kļūst trīsdaļīgas (epimerīts, protomerīts un deitomerīts). Trīsdaļīgas gregarīnas apvieno *Cephalina* apakškārtā. Tās galvenokārt ir zarnu formas.

Citas gregarīnas (galvenokārt dzimumorgānu parazīti) nav trīsdaļīgas, to ķermenis ir tārpveidīgs vai apaļš. Tādas gregarīnas apvienojas *Acephalina* apakškārtā. Daudzām gregarīnām zem pelliculas esošajai ektoplazmai ir sarežģīta uzbūve: to perifēriskā daļa sastāv no recekļaina slāņa, zem kura daudzām gregarīnām ir kontraktīla gredzenisku un garenisku šķiedru — mionēmu sistēma. Dažām gregarīnām tā nodrošina spēju saraut un izstiept ķermeni. Gregarīnu pusšķidrā endoplazma vienmēr ir ļoti bagāta ar polisaharīda glikogēna ieslēgumiem, kas acīmredzot



39. att. Dažādas gregarīnu sugas (pēc Vasiļevska):

A — *Corycella armata*, B — *Lophorhynchus insignis*, C — *Hirmocystis ventricosa* (divi savienojušies īpatņi), D — *Pogonites crinitus epimeritis*.



40. att. Gregarīnas *Stylocephalus longicollis* attīstības cikls (ar izmaiņām pēc Grella):

1 — no oocistas iznācis sporozoīts, 2 — augoša gregarīna, 3 — divas sīzīgji savienojušas gregarīnas, 4 — cista ar divām gregarīnām, 5 — kodolu dalīšanās pirms gametu veidošanās (gametogonijas), 6 — gametu veidošanās, daļa citoplazmas paliek kā atliekķermenis, 7 — gametu (iegarenās — viriškās, apaļās — sieviškās) zem cistas apvalka, centrā — atliekķermenis, 8 — gametu kopulācija, 9 — ar apvalku klāta zigota (oocista), 10 — kodola pirmā (reduktīvā) dalīšanās oocistā, 11 — oocista ar diviem kodoliem, 12 — kodola otrā dalīšanās oocistā, 13 — oocista ar četriem kodoliem, 14 — kodola trešā dalīšanās oocistā, kuras rezultātā izveidojas 8 kodoli, 15 — oocista ar 8 sporozoītiem.

izskaidrojams ar to, ka vairumam gregarīnu ir anaeroba vielmaiņa, un šajā procesā tiek izmantots daudz ogļhidrātu.

Gregarīnām nav ne mutes, ne ānusa. Nav arī pulsējošās vakuolas (tāpat kā visiem *Sporozoa*). Barošanās un elpošana notiek caur visu ķermeņa virsmu.

Gregarīnu kustības ir dažādas. Daudzas sugas ir pavisam nekustīgas, dažas spējīgas ar mionēmu palīdzību sarauties. Daudzām zarnu gregarīnām novērojama īpatnēja slidoša kustība, kad vienšūnis, nemainot ķermeņa formu, lēnām un viegli slid uz priekšu. Šis savdabīgās kustības mehānisms vēl nav pilnīgi skaidrs. Pēdējie pētījumi parādījuši, ka šīs kustības cēlonis ir pellikulas listiņu viļņveida (undulejošas) kustības, bet ne gļotu izdalīšana, kā to vēl nesen domāja.

Dzīvesveids un vairošanās. Pieaugušas gregarīnas, sasniegušas noteiktus izmērus, savienojas pa pāriem, un izveidojas sīzīgija. Tomēr netīri gregarīnas savienojas samērā agri, vēl augšanas stadijā (39. att.). Vēlāk abu partneru ķermeņi noapaļojas, un ap tiem izdalās blīvs apvalks (40. att.). Cistā gregarīnas nesaplūst. Katra īpatņa kodols vairākkārtīgi mitotiski dalās. Rezultātā izveidojas daudz citoplazmā izkaisītu kodolu. Kodoli pārvietojas katra īpatņa ķermeņa perifērijā un izspīlē citoplazmu, veidojot neskaitāmus pauguriņus. Tālāk attīstībā katrs pauguriņš nodalās no kopējās citoplazmas masas un kļūst par gametu. Pie tam daļa no sīzīgijā apvienojušos īpatņu citoplazmas paliek neizlietota (atliekķermeņis) un deģenerējas. Vienas sīzīgijas dažādos īpatņos (gamontos) izveidojušās gametas kopulē pa pāriem. Interesanti atzīmēt, ka gregarīnām (tāpat kā koloniāliem viciņiem) novērojamas visas pārejas formas no pilnīgas izogāmijas līdz anizogāmijai. Pie tam *Acephalina* apakškartā notiek galvenokārt izogāma kopulācija, bet *Cephalina* — dažādas anizogāmijas pakāpes. Kopulācijas produkts — zigota pārklājas ar blīvu apvalku, veidojot oocistu (bieži to ne visai pareizi sauc par sporu). Oocistā notiek sporogonijas process: kodols secīgi dalās, veidojot 8 kodolus. Divas pirmās dalīšanās ir meiotiskas, un to rezultātā hromosomu skaits reducējas. Gregarīnām, tāpat kā visiem sporaiņiem, reducēja ir zigotiska. Pēc 8 kodolu izveidošanās oocistas citoplazma sašķeļas, 8 sikos tārpveida ķermeņiņš — sporozoīts. Ar to beidzas sporogonija, un oocista kļūst spējīga invadēt jaunus saimniekus.

Cistas kopā ar oocistām, kas tajās attīstījušās, izklūst arī kopā ar saimnieka ekskrementiem (vai arī nonāk ārvidē pēc saimnieka nāves). Lai notiktu tālāka attīstība, oocista jānorij tās attīstībai piemērotam dzīvniekam. Dzīvnieka zarnās oocistas apvalks pārplīst un sporozoīti iznāk zarnas dobumā. Tur tie ar savu smailo priekšgalu iespiežas zarnas šūnās un sākas augšanas periods. Pakāpeniski sporozoīta ķermenis, it īpaši ārpus epitelijšūnas esošā daļa, pagarinās, veidojas epimerīts, parādās šķērssiens, kas sadala dzīvnieku protomerītā un deitomerītā. Augošais sporozoīts pakāpeniski pieņem pieaugušas gregarīnas izskatu.

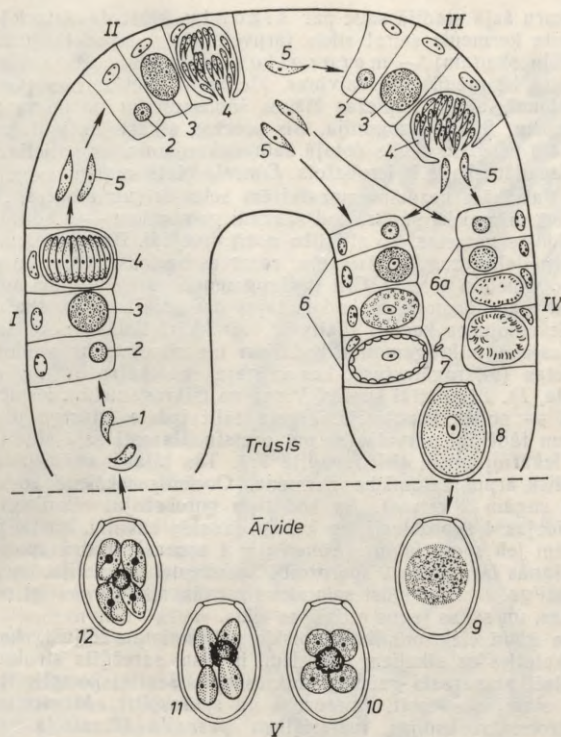
Gregarīnām nav lielas praktiskas nozīmes, jo tās parazitē tikai bezmugurkaulniekos.

II KLASE. KOKCIDIJAS (COCCIDIOMORPHA)

Atšķirībā no gregarīnām *Coccidiomorpha* sava dzīves cikla lielākajā daļā ir šūnu parazīti. Vairumam notiek dzimumvairošanās un bezdzimumvairošanās secīga maiņa (bezdzimumvairošanās retos gadījumos var arī nebūt). Krasi izteikta anizogāmija oogāmijas formā. Makrogameta (ola) veidojas tieši gamonta augšanas rezultātā, bez dalīšanās. Mikrogametas veidojas gamontam (gametocitām) vairākkārtīgi daloties.

No kokcīdiju klases kārtām apskatīsim divas — kokcīdijas (*Coccidiida*) un asinssporaiņus (*Haemosporidia*).

I. kārtā. Kokcīdijas (*Coccidiida*). Kokcīdijas ir mugurkaulnieku un bezmugurkaulnieku zarnu, aknu, nieru un dažu citu orgānu epitelija un citu audu parazīti, noapaļoti vai ovāli (bez epimerīta un iedalījuma protomerītā un deitomerītā). Tiem ir raksturīgi divi vairošanās veidi — dzimumvairošanās un bezdzimumvairošanās, kuri regulāri mainās. Bezdzimumvairošanās notiek, daudzkārtīgi daloties (šizogonija) vai īpatnējā veidā daloties divās daļās (endodiogēnija). Šīs bezdzimumvairošanās formas īpatnības apskatītas tālāk. Vairumam kokcīdiju ir tikai viens saimnieks, un sporogonija daļēji vai pilnīgi notiek ārvidē. Citiem novēro-



41. att. *Eimeria* sugu attistības cikls (E. Heisina oriģināla shēma):
 I — pirmā šizontu paaudze, II — otrā šizontu paaudze, III — trešā šizontu paaudze, IV — gametogonija, V — sporogonija; 1 — sporozoīti, 2 — jauns šizonts, 3 — augošs šizonts ar daudziem kodoliem, 4 — merozoītos sadalījies šizonts, 5 — makrogametas attistība, 6, 6a — mikrogametu attistība, 7 — mikrogametas, 8 — oocista, 9 — sporogoniju uzsākušā oocista, 10 — oocista ar četriem sporoblastiem un atliekķermeni, 11 — sporoblastu attistība, 12 — nogatavojušies oocista ar četrām sporām, katrā sporā pa diviem sporozoītiem.

jama saimnieku maiņā. Sajos gadījumos bezdzimumvairošanās parasti notiek vienā saimniekā, bet dzimumprocess un sporogonija — citā. Kokcidiju dzīves cikli tāpat ir dažādi.

Apskatīsim viensaimnieka kokcidijas no *Eimeria* ģints, kā arī *Toxoplasma* un *Sarcocystis* ģintis, kuru attistības ciklos notiek saimnieku maiņā.

Ļoti daudzās *Eimeria* sugas parazitē dažādos mugurkaulniekos, to skaitā trušos, liellopus un mājputnos. Daudzas sugas ir patogēnas un nodara saimniecībai ievērojamus zaudējumus.

Eimeria sugu dzīves cikla galvenie posmi parādīti 41. attēlā. Sporozoīti, nonākuši saimniekā kopā ar oocistu, iespiežas zarnu šūnās, sāk augt un bezdzimumiski vairoties šizogonijas veidā (daudzkārtēja dalīšanās: kokcidijas kodols vairākkārt dalās, un palielinās citoplazmas apjoms).

Ipatnis, kuru šajā stadijā sauc par šizontu, kļūst daudzkodolains. Pēc tam šizonta ķermenis sairst sīkās lārpveidīgās vienkodola šūnās (atbilstoši kodolu skaitam) — merozoītos (III tabula, 2), kas novietojas cits pie cita kā mandarīna daiviņas. Merozoīti iziet zarnas (vai cita orgāna) dobumā, aktīvi iespiežas blakus šūnās un tur no jauna pārvēršas par šizontiem. Sākas šizogonija. Šis process atkārtojas vairākas reizes, un rezultātā parazitū skaits dotajā saimniekā daudzkārt palielinās. Tomēr šizontu paaudžu skaits ir ierobežots. *Eimeria* ģints sugām tas nepārsniedz 4 vai 5. Vairākām bezdzimumpaaudzēm seko dzimumprocess. Merozoīti, iespiežušies saimnieka šūnās, dod sākumu gamontiem — stadijām, no kurām izveidojas gametas. To attīstība norit divējādi. Daļa no tiem (makrogamonti) nedalās, aug, bagātinās ar rezerves barības vielām un pārvēršas par makrogametām (olām). Citi (mikrogamonti) arī enerģiski aug, bet atšķirībā no makrogamontiem kodols tajos daudzkārt dalās. Pie tam izrādās, ka izveidojušos kodolu skaits ir vairākkārt lielāks nekā šizogonijā. No daudzajiem mikrogamonta kodoliem un citoplazmas veidojas viriškās gametas (mikrogametas), kas ir garas un katra ar divām vicām (IV tabula, 1). Tās aktīvi kustas. Viena no mikrogametām iespiežas makrogametā — notiek kopulācija. Zigota tūlīt izdala izturīgu divslāņainu apvalku un tādējādi pārveidojas par oocistu. Parasti šajā stadijā oocista kopā ar izkārņojumiem tiek izvadīta ārā. Tās tālākā attīstība (spogonija) notiek ārpus saimnieka ķermeņa. Oocistas iekšienē kodols dalās (*Eimeria* sugām 2 reizes). Ap kodoliem norobežojas citoplazma. Tādējādi izveidojas 4 sporoplasti, ap kuriem izdalās apvalki, un tie pārvēršas par sporām jeb sporocistām (*Eimeria* ir 4 sporas). Katrā sporā pēc kodola dalīšanās izveidojas 2 sporozoīti. Sasnieguši šo stadiju, oocista kļūst invadētspējīga. Ja tā nokļūst saimnieka zarnās, sporozoīti iziet no sporām un oocistas, un sākas jauns attīstības cikls.

Pēdējo gadu elektronmikroskopiskie pētījumi parādījuši, ka koccidijām, neskatoties uz sīkajiem izmēriem, ir visai sarežģīta struktūra, kuru redzēt ar parasto gaismas mikroskopu. Sevišķi komplicēti veidotas kustīgās stadijas — zoīti (merozoīti un sporozoīti). Merozoīta uzbūve pēc elektronmikroskopijas materiāliem parādīta 42. attēlā un III tabulā, 2.

No ārpuses koccidiju ķermeni sedz trismembrānu (un nevis divmembrānu, kā domāja agrāk) apvalks — pellikula. Zem tās atrodas cauruļveida fibrillu sistēma — subpellikulārās mikrocaurulītes. Kopā ar pellikulu tās veido zoīta ārējo skeletu (tā karkasu). Ārējā pellikulas membrāna ir vesela, nepārtraukta, bet abām iekšējām membrānām priekšgalā un pakāļgalā ir pārrāvums, kur novietojas priekšējais un pakāļējais balstgredzens (42. att.). Priekšējā gredzena atverē atrodas īpatnēja izturīga doba, konusveida struktūra — konoids, kura sienu veido spirālē sagriezušās fibrillas. Uzskata, ka konoids, zoītam spiežoties saimnieka šūnā, pilda balsta funkciju. Zoīta priekšējā trešdaļa novietoti brīvajā galā maisveidīgi paplašināti cauruļveida organoīdi, kuru skaits dažādām koccidiju sugām variē no 2 līdz 14. Tos sauc par roptrijiem. Roptriju distālīe gāli iziet cauri konoida gredzenam. Domā, ka roptrijos atrodas viela, kas sekmē zoīta iekļūšanu saimnieka šūnā. Novērojumi parāda, ka zoīta un šūnas kontaktēšanās brīdī roptriju saturs izlīst. Merozoīta priekšgalā atrodas arī zināms daudzums (10—12, bet dažkārt vairāki desmiti) blīvu izločītu stiegru — mikroņēmu. To funkcionālā nozīme vēl ir neskaidra. Pieņem, ka mikroņēmas tieši saistītas ar roptrijiem un tajās esošās vielas arī izlīst ārā caur roptrijiem.

Savdabīgs koccidiju ķermeņa komponents (visās cikla stadijās, izņemot mikrogametas) ir mikroporas (42. att.). Tās ir ultramikrosko-

piski pellikulas ieliekumi. Pie tam divas iekšējās membrānas pārtrūkst, bet ārējā paliek intakta.

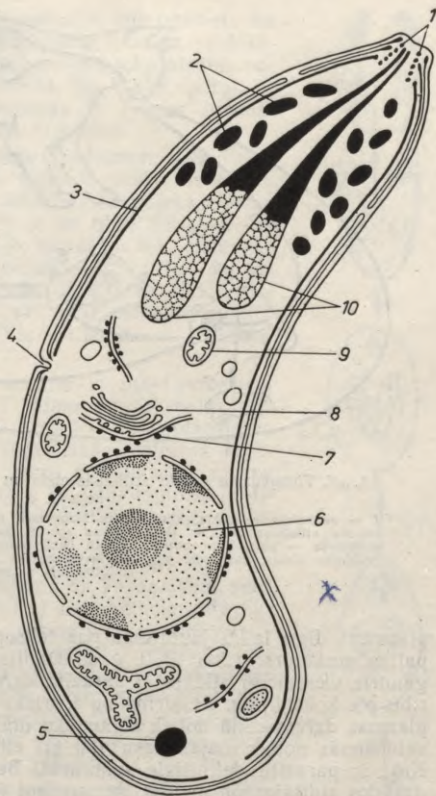
Tagad vairums pētnieku uzskata, ka šie veidojumi ir mikrociostomas (mutes atveres ultrastruktūru limeni), caur kurām citoplazmā nonāk barības vielas. Līdz ar to, balstoties uz jaunākajiem elektronmikroskopiskajiem pētījumiem, stingri jārevidē uzskati par kokcīdiju, tāpat arī citu šūnu parazītu barošanās caur visu ķermeņa virsmu, t. i., osmotiski.

Bez apskatītajiem organoīdiem, kuri raksturīgi kokcīdiju zoītiem, citoplazmā atrodas arī visām šūnām tipiskie organoīdi — mitohondriji un Goldži komplekss (42. att.), endoplazmatiskais tīkls ar ribosomām, kā arī dažādi ieslēgumi: ogļhidrātu, lipīdu, olbaltumvielu graudiņi — enerģētisko materiālu rezerve.

Dažas kokcīdijas izraisa nopietnas slimības mājdzīvniekiem. Šīs slimības sauc par kokcīdiozēm. Sevišķa nozīme ir *Eimeria* sugām. *E. magna*, *E. intestinalis* un dažas citas sugas izraisa trušu kokcīdiozi — bistamu slimību, it sevišķi jauniem dzīvniekiem, kas bieži ir par cēloni dzīvnieku masveida krišanai. Vēl bistamākas ir caļu kokcīdijas (*E. tenella*), kas izraisa to nobeigšanos. Nopietnu ļaunumu lopkopībai nodara govsloupu kokcīdioze (izraisa *E. zūrnī*, *E. smithi* u. c.), ar kuru slimo galvenokārt teļi. Pēdējos gados sakarā ar diksaimniecības attīstību nopietnu praktisku nozīmi iegūst karpās parazitējošā suga *E. carpelli*.

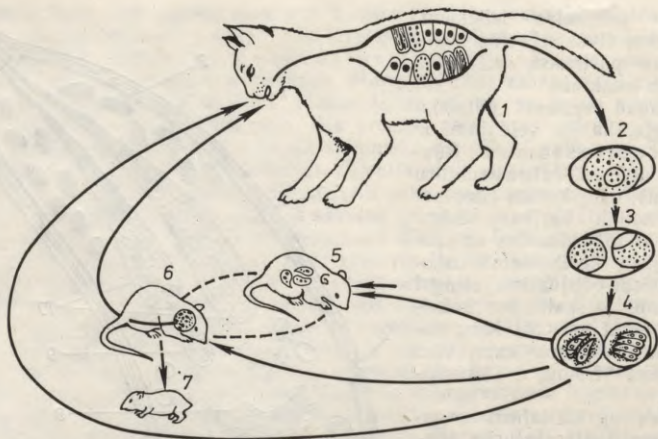
Čiņā pret kokcīdiozi galvenie ir profilaktiskie pasākumi, aizkavējot oocistu uzņemšanu ar barību un ūdeni. Bez tam vēl ir izstrādāta virkne specifisku, iedarbīgu ārstniecisku pretkokcīdiozes preparātu.

Toksoplazmas un toksoplazmozes. Franču zinātnieki Nikola un Manso 1908. gadā Ziemeļāfrikas grauzējiem atklāja šūnu parazītu, kuram deva sugas nosaukumu *Toxoplasma gondii*. Tālākie pētījumi parādīja, ka šis parazīts ir plaši izplatīts dažādām putnu un zīdītāju sugām un ka tas var parazitēt arī cilvēkā, izraisot smagu slimību — tokso-



42. att. Kokcīdiju merozoīta (vai sporozoīta) ultrastruktūra (shematizēta, pēc Grella):

1 — konoīds, 2 — mikronēmas, 3 — mikrocaurulītes, 4 — mikropora, 5 — tauku pilieni, 6 — kodols, 7 — graudainais endoplazmatiskais tīkls, 8 — Goldži kompleksa cisternas, 9 — mitohondrijs, 10 — ropriji.



43. att. *Toxoplasma gondii* attīstības cikls un invadēšanas iespējas (pēc Frenkeļa u. c.):

1 — saimnieks — kaķis, kurā notiek šizogonija un dzimumcikla stadijas, 2, 3, 4 — oocistu attīstības stadijas (katrā divas sporas, katrā ar četriem sporozoītiem), 5 — saimnieks — peļķe, kurā notiek papildu bezdzimumvairošanās; smaga invāzijas forma (veidojas cistas, kas izolē parazītu no saimnieka audiem), 6, 7 — peļķu invadēšanās embriionālajā periodā.

plazmozi. Ilgu laiku jautājums par toksoplazmu vietu vienišķu sistēmā palika neskaidrs. Tikai 1970. gadā Dānijas, Anglijas un ASV zinātnieki gandrīz vienlaicīgi atklāja šī parazīta dzīves ciklu un pierādīja tā piederību pie kokcidijām. Atšķirībā no iepriekš apskatītajām eimērijām toksoplazmas dzīves ciklā notiek saimnieku maiņa. Dzimumprocess un oocistu veidošanās notiek mājas kaķa (kā arī citu kaķu dzimtas sugu) zarnās. Kaķi ir parazītu definitīvie saimnieki. Bezdzimumvairošanās var notikt dažādos zīdītājos un putnos. Acimredzot jebkura šo homeotermisko dzīvnieku klašu suga (starp tiem arī cilvēks) var būt toksoplazmu starpsaimnieks (43. att.). Toksoplazmu bezdzimumforma ir pusmēnesveidīga, 4–7 μm gara, 2–4 μm plata. Toksoplazmu ultrastruktūra, kā parāda elektronmikroskopiskie pētījumi pēdējos gados, ir identiska ar citu kokcidiju merozoītu un sporozoītu ultrastruktūru (42. att.), kas lieku reizi apstiprina to piederību pie kokcidiju klases. Toksoplazmas invadē dažādu orgānu šūnas, pirmām kārtām tomēr retikulendoteliālās sistēmas un smadzeņu šūnas.

Toksoplazmas vairojas endodiogēniski. Tā ir īpaša dališanās forma, kuru tikai nesen izdevās novērot ar elektronmikroskopu (44. att.). Sajā vairošanās procesā divi meitipatņi veidojas mātīpatņi. Meitīšņu apikālā kompleksa (t. i., konoida, gredzenu, roptriņa, mikronēmu u. c.) aizmetņu formēšanās notiek mātīšņā vienlaicīgi ar kodola dališanos. Meitīšņu pellicula veidojas no mātīšņas ārējās membrānas, kura pilnīgi pāriet meitīpatņiem. Saimnieka audos (it sevišķi smadzenēs), atkārtoti dalošies, izveidojas toksoplazmu grupas ar desmitiem atsevišķu īpatņu (šūnu). Šādas grupas apņēm apvalks, un tās sauc par cistām. Cistām nokļūstot kaķa zarnās (piemēram, apēdot starpsaimnieku), toksoplazmas iespiežas zarnu epitēlijā šūnās un iziet kokcidijām raksturīgo attīstības ciklu, kas

aprakstīs epimēriju piemērā (šizogonija, mikrogametū un makrogametū veidošanās, apaugļošanās, oocistu veidošanās, sporogonija). Atšķirībā no eimērijām toksoplazmu nobriedušajās oocistās ir nevis četras, bet divas sporas ar četriem sporozoītiem katrā. Oocistas ir jaunās invāzijas avots kā starpsaimniekiem, tā kaķiem.

Toksoplazmu īpatnība ir cikla bezdzimumiskās daļas plašā izplatība dažnedažādām homeotermisko dzīvnieku sugām, no kurām daudzas ir definitīvā saimnieka barība. Toksoplazmozes invāzijas avots ir ne tikai oocistas, bet arī invadēto starpsaimnieku audi, kas satur toksoplazmas. Invāzija var notikt, apēdot invadēto dzīvnieku, kā arī acimredzot ar zarnu izdalījumiem, deguna un rīkles gļotām. Zīdītājiem toksoplazmas var caur placentu nokļūt dīgļī. Līdz ar to toksoplazmoze var būt iegūta vai iedzimta (no slimas mātes).

Cilvēka aplīšanās būtiska nozīme ir mājdzīvniekiem (it sevišķi kaķiem), kuri nereti slimo ar toksoplazmozi vai ir parazīta bezsimptomiski nēsātāji. Toksoplazmozes klīniskās formas ir dažādas: limfātiskās sistēmas bojājumi, tifam līdzīgi simptomi, nervu sistēmas un redzes orgānu bojājumi. Toksoplazmozes epidemioloģijas, profilakses un terapijas jautājumus mūsdienās sekmīgi risina medicīna.

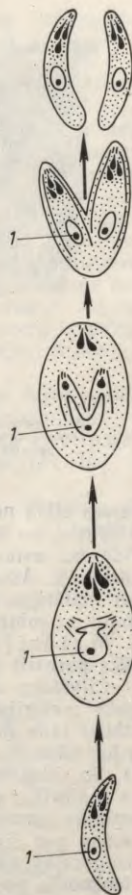
Muskuļsporaiņi (*Sarcosporidia*) un sarkosporidozes. Līdzīgi kā gadījumā ar *Toxoplasma gondii*, muskuļsporaiņu (*Sarcosporidia*) sistematiskais statuss ilgu laiku palika pavisam neskaidrs. Bija zināms tikai, ka muskuļsporaiņi parazitē dažādu mājdzīvnieku (govju, aitu, cūku), kā arī daudzu savvaļas dzīvnieku sugu muskulatūrā. Tie veido no 0,5 līdz 5 mm garus maisiņus (45., 46. att.), kuri sākumā guļ muskuļu šķiedrās, bet vēlāk muskulatūras saistaudos. Cistas iekšienē atrodas simtiem tārpveidīgu vienkodola šūnu (45. att.).

Nesen izpētais muskuļsporaiņu attīstības cikls (46. att.) parādīja to piederību pie kokcidijām. Kad definitīvais saimnieks (aitu muskuļsporaiņiem tas ir suns) apēd cistas, tajās esošās tārpveidīgās parazītu šūnas (cistozoīti) iespīežas zarnu epitēlijā, kur, apejot šizogoniju, pārvēršas par makrogamontiem un mikrogamontiem (līdzīgi kā *Eimeria* un citām kokcidijām), no kuriem attīstās makrogametas un mikrogametas. Pēc apaugļošanās izveidojas oocistas, no kurām katrā attīstās pa 2 sporām. No nobriedušajām oocistām, kas ar barību iekļuvušas starpsaimniekā (aitā), iznāk sporozoīti, kuri ar asinsriti nonāk asinsvadu endotēlijā, bet pēc tam muskuļos, kur, enerģiski endodigēniski daloties (44. att.), veido iepriekš aprakstītās cistas.

Daudzas muskuļsporaiņu sugas ir plaši izplatīti mājdzīvnieku un savvaļas zīdītāju parazīti. Tie atrasti arī putnos un rūpuļos.

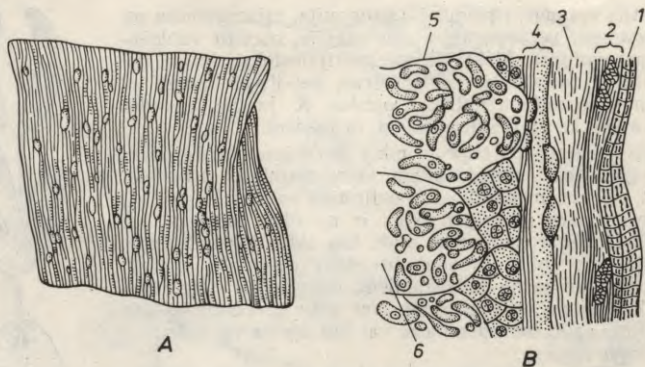
Stipras invāzijas gadījumi (piemēram, sirds muskulatūrā) izraisa smagas slimības. Vāja invāzija slimīgas parādības nerada.

2. kārtā. Asinssporaiņi (*Haemosporidia*). Liela, plaši izplatītu parazītisku vienkodolu grupa. Aptver vairākus desmitus sugu, kurām daļa no



44. att. Secīgās kokcidiju endodigēnijas stadijas (shematizēts, pēc Soltizeka):

1 — šūnas kodols.



45. att. *Sarcocystis* ģints muskuļsporaiņi:

A — parazita cistas muskulatūrā dabiskā lielumā (pēc Leikarta), B — cistas griezuma fragmenti (pēc Aleksejeva); 1 — muskuļšķiedra, 2, 3 — saistaudi, 4 — cistas apvalks, 5 — kameru starpsiena, 6 — kameras ar nobriedušiem cistozoītiem.

dzīves cikla notiek mugurkaulnieku — zīdītāju, putnu, rāpuļu eritrocitos. Atšķirībā no kokcīdijām asinssporaiņiem sporogonija nekad nenotiek ārvidē, bet asinssūcējos kukaiņos (visbiežāk odos), kuri arī ir šo parazītu pārnēsētāji. Asinssporaiņiem ir milzīga praktiska nozīme, jo pie tiem pieder malārijas izraisītāji. Malārija līdz pat mūsdienām ir bīstama daudzu tropu un subtropu zemju iedzīvotāju slimība.

Malārijas plazmodiju (*Plasmodium*) dzīves cikls. Cilvēkā parazitē četras *Plasmodium* sugas. To dzīves cikls ir līdzīgs.

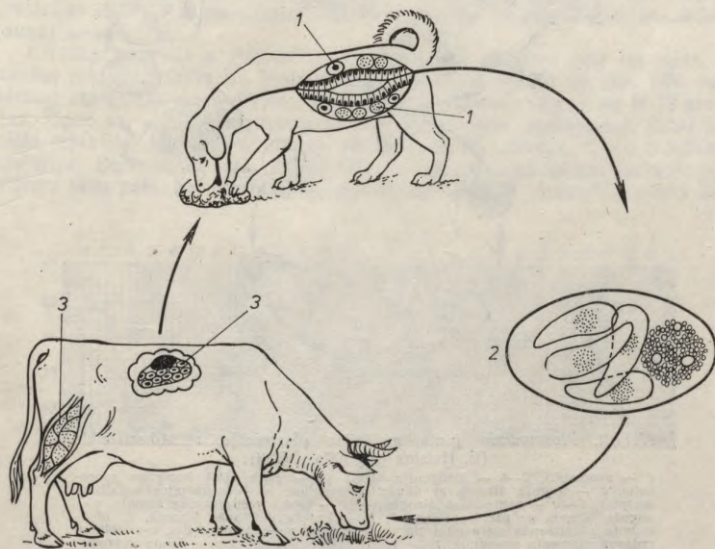
Cilvēkam asinīs parazitē nonāk sporozoīta stadijā, dzeļot *Anopheles* ģints malārijas odiem (malārijas plazmodija sporozoīta stadija pilnībā atbilst tāda paša nosaukuma stadijai kokcīdiju dzīves ciklā). Sporozoīti ir ļoti sīkas (5—8 μm garas), tievas, tārpveidīgas vienkodola šūnas (47. att. 1). To ultrastruktūra atbilst kokcīdiju sporozoītu struktūrai, izņemot to, ka malārijas plazmodija sporozoītiem nav konoida. Ar asinsstrāmi tie izplatās ķermenī un iespīežas aknu šūnās, kur, tāpat kā kokcīdijas, pārvēršas par šizontiem un vairojas bezdzimumiski (šizogonija). Pirmajā šizogonijas paaudzē izveidojas merozoīti (šizontu bezdzimumvairošanās vienkodola produkti), kas iespīežas ne tikai invadētā orgāna šūnās, bet arī asins eritrocitos un no jauna izplatās ar asinsstrāmi. Malārijas slimnieku asins eritrocitos var atrast nelielus amēbveida parazītus. Šie eritrocitārie šizonti aug un piepilda eritrocītu, no kura paliek pāri vienīgi perifēriskais apvalks. Elektronmikroskopiskie pētījumi parāda, ka augošajiem šizontiem ir ultracitostoma, kas aprakstīta iepriekš kokcīdiju merozoītiem. Daļu no uzņemtā hemoglobīna parazīts izmanto, bet nesagremotās atliekas pārvēršas par graudainu melnu pigmentu — melanīnu. Šizogonijas rezultātā izveidojas 10—20 merozoīti, kas pamet eritrocītu (tas sairst), ieurbjas jaunās asinsķermenīšos, un process atkārtojas. Tātad malārijas plazmodijām ir divas šizogonijas formas: viena notiek aknu šūnās, otra — eritrocītos.

Pēc vairākiem bezdzimumvairošanās (šizogonijas) cikliem sākas gatavošanās dzimumprocesam. Pie tam eritrocītos no merozoītiem attīstās nevis šizonti, bet gamonti (gametu sākumstadijas). Ir divas nedaudz atšķirīgu gamontu kategorijas: makrogamonti, no kuriem izveidojas sievišķās

dzimumšūnas, un mikrogamonti, kas dod vīrišķās gametas. Tālāka gamontu attīstība cilvēka asinīs nenotiek. Tā turpinās tikai tad, ja gamonti kopā ar izsūktajām asinīm nonāk malārijas odu (*Anopheles*) zarnās. Tur sievišķie gamonti nedaloties pārvēršas par lielām makrogametām. Vīrišķajos gamontos kodols sadalās 5 vai 6 kodolos, tie pārklājas ar plānu citoplazmas slāni un atraujas no gamonta, kļūstot par kustīgiem tārpveida ķermeņiem — mikrogametām. Notiek gametu kopulācija. Izveidojusies zigota ir kustīga (to bieži sauc par ookinētu), tā iespiežas oda ķermeņa sienā, iecīstējas pret ķermeņa dobumu vērstaļā zarnu sienas pusē un pārvēršas par oocistu (sporocistu). Oocista aug un spiežas uz āru oda ķermeņa dobumā. Zigotas kodols vairākkārt dalās. Oocistas saturs pēc tam sairst ļoti daudzos (līdz 10 000) tievos, kustīgos vienkodola sporozoītos. Sajā laikā oocistas apvalks pārplīst, un sporozoīti nonāk oda ķermeņa dobumā, kas pildīts ar hemolimfu. No ķermeņa dobuma sporozoīti aktīvi iespiežas kukaiņa siekalu dziedzeru šūnās, bet pēc tam dziedzeru izvadkanālos. Kad ods dzel cilvēkam, sporozoīti caur oda snuķi iekļūst brūcē un nonāk asinīs.

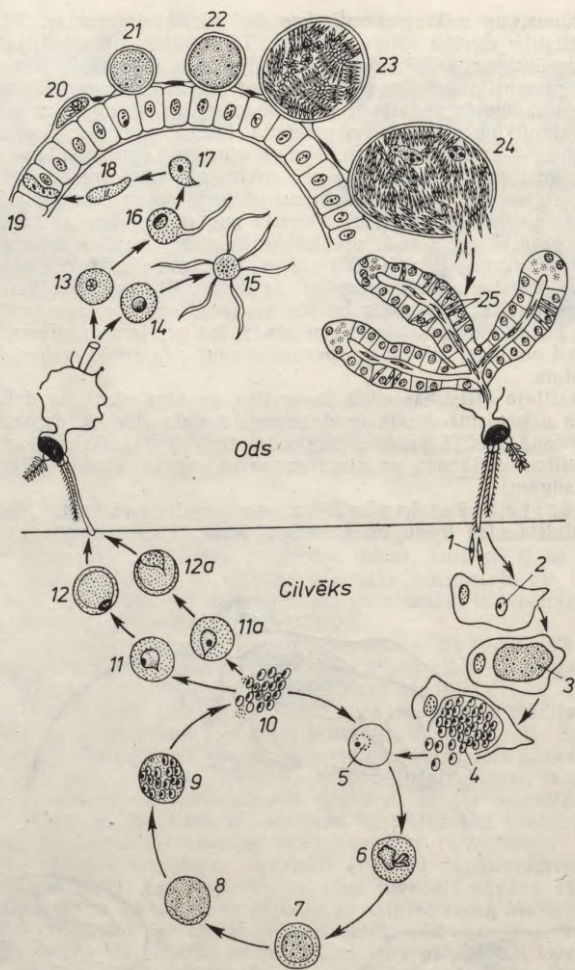
Aprakstītajā attīstības ciklā jāpasvītro, ka visa viensūņa dzīve notiek saimnieka organismā (cikla bezdzimumiskā daļa cilvēkā, dzimumiskā — odā). Neviens stadijā parazīts neatrodas tieši arvidē. Sakarā ar to parazīta attīstības ciklā nav ar aizsargapvalku segtas stadijas (kā tas ir *Eimeria* sugām).

Malārija, tās izplatība un apkarošana. Malārija ir plaši izplatīta visā tropu un subtropu joslā, kā arī zemēs ar mērenu



46. att. *Sarcocystis cruzi* dzīves cikla shēma (pēc Djubē, ar izmaiņām):

1 — attīstības dzimumstadijas suņa zarnās, 2 — no oocistas iznākusi spora ar nobriedušiem sporozoītiem, 3 — vairošanās un cistoidu veidošanās govju audos; definitīvais saimnieks — suns, starpsaimnieks — gov.



47. att. Plasmodium ģints malārijas plazmodija attīstības cikls (E. Heisina oriģināla shēma):

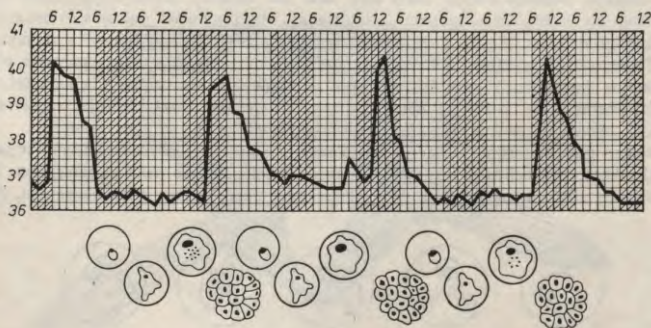
1 — sporozoīti, 2-4 — šizogonija aknās (2 — aknu šūnā iespieties sporozoīts, 3 — augoša šizonts ar daudziem kodoliem, 4 — merozoītu sadalījies šizonts), 5-10 — eritrocitārā šizogonija (5 — jauns gredzenveida šizonts, 6 — augoša šizonts ar pseidopodijām, 7, 8 — kodolu dalīšanās šizontā, 9, 10 — šizonta sadalīšanās merozoītos un to iznākšana no eritrocīta. Bez merozoītiem redzami pigmenta graudiņi), 11 — jauns makrogamonts, 11a — jauns mikrogamonts, 12 — nobriedis makrogamonts, 12a — nobriedis mikrogamonts, 13 — makrogameta, 14 — mikrogameta, 15 — mikrogametu veidošanās (flagelācija), 16 — kopulācija, 17 — zigota, 18 — kustīga zigota (ookinēta), 19 — ookinētas izkļūšana caur oda zarnas sienu, 20 — ookinētas pārvēršanās oocistā oda zarnas ārējā sienā, 21, 22 — oocistas augšana un kodolu dalīšanās, 23 — nobriedusi oocista ar sporozoītiem un atliekķermeņi, 24 — sporozoīti atstāj oocistu 25 — sporozoīti oda siekalu dziedzeros.

klimatu — visur, kur apstākļi piemēroti odu — *Anopheles* sugu attīstībai. So odu kāpuri dzīvo seklos saldūdeņos. XIX gs. beigās un XX gs. sākumā malārija aptvēra ne tikai Eiropas dienvidus, bet daļēji arī tās vidusdaļu.

Krievijā un PSRS pastāvēšanas pirmajā gadu desmitā malārija bija plaši izplatīta Kaukāzā, Viduspievolgā un Lejaspievolgā, Ukrainā, Ukrainā, Vidusāzijā. Piemēram, 1935. gadā Padomju Savienībā bija reģistrēti 9 miljoni saslimšanas gadījumu ar malāriju. Tagad Padomju Savienībā malārija likvidēta. Sastopami tikai atsevišķi sporādiski saslimšanas gadījumi. Malārija likvidēta arī visā Eiropas teritorijā. Tomēr arī patlaban malārijas nozīme cilvēku dzīvē ir milzīga. Tā ir plaši izplatīta Indijā, daudzās Āfrikas un Dienvidamerikas zemēs. Tikai Indijā vēl nesēn (trīsdesmitajos gados) malārijas slimnieku skaits pārsniedza 100 milj. gadā. Mūsdienās Indijā saslimšana ir krasi samazinājusies, sešdesmito gadu vidū, piemēram, atzīmēti 200 000 gadījumu gadā. Malārijas slimības centrs ir pārvietojies uz Āfriku. Čīna ar malāriju ir viens no centrālajiem Apvienoto Nāciju Organizācijas un atsevišķu zemju valdību veselības aizsardzības orgānu uzdevumiem.

Saslimšana ar malāriju sākas pēc apmēram 2 nedēļu ilga inkubācijas perioda. Tomēr ir zināmas dažas malārijas formas, kurām inkubācijas periods sniedzas līdz 6 mēnešiem un ilgāk. Slimībai raksturīgs regulāri intermitējošs drudzis, kad drudža lēkmes ar 40°C un augstāku temperatūru mainās ar normālas temperatūras periodiem (48. att.). Tas notiek tāpēc, ka katra malārijas lēkme ir vienlaicīga ar parazitā šizogonijas nobeigumu. Lēkme sakrīt ar to momentu, kad šizogonijas procesā izveidojušies merozoīti iziet no eritrocītiem un nonāk asins plazmā. Eritrocītiem sabrūkot, asins plazmā izdalās parazitā vielmaiņas produkti, kas izraisa malārijas lēkmi. Pēc merozoītu iekļūšanas eritrocītos lēkme pārtraucas līdz jaunai šizogonijai.

Cilvēkā parazitē 4 *Plasmodium* sugas, kas atšķiras cita no citas ar dažām morfoloģiskām un bioloģiskām īpašībām. Vienai no tām (*Pl. malariae*) starplaiks starp diviem bezdzimumvairošanās procesiem ir 72 stundas, tāpēc arī slimība ieguvusi četrdienu malārijas nosaukumu. Citai sevišķi izplatītai sugai (*Pl. vivax*) šis laiks ir 48 stundas. Tā ir trīsdienu malārija. Beidzot, trešajai sugai (*Pl. falciparum*) attīstības laiks ir apmēram tāds pats, bet starplaiks starp divām lēkmēm saīsinās gandrīz līdz



48. att. Ar trīsdienu malāriju slima cilvēka temperatūras likne. Apakšā — *Plasmodium vivax* attīstības stadijas, atbilstošas slimnieka temperatūras svārstībām; ar svitrojumu apzīmēts nakts periods.

24 stundām, jo augstas temperatūras periods ir ilgstošs. Tā ir tropu malārija — visjaundabīgākā malārijas forma. Vēlāk par citām aprakstīta vēl viena cilvēka malārijas izraisītāja suga — *Pl. ovale*; tā retumis sastopama tropiskajā Āfrikā, PSRS nav atrasta.

Bez drudža lēkmēm malārija izpaužas arī izteiktā anēmijā (mazasiņībā), kurā eritrocītu skaits 1 mm^3 var samazināties no 5 (norma) līdz 1 milj. Slimnieku asinis, kā arī aknās un liesā no sabrukušajiem eritrocītiem uzkrājas melanīns; aknas un it īpaši liesa stipri palielinās.

Čīņa ar malāriju notiek vairākos virzienos. Iedarbīgs pasākums ir to ūdenstilpju nosusināšana, kuras dod patvērumu *Anopheles* kāpurim. Lai kāpurus iznīcinātu, izdara naftēšanu. Nafta, izplūdzama pa ūdens virsmu, nonāk kāpuru elpatverēs, kuras izsniedzas uz ūdens virsmas. Liela nozīme ir ūdenstilpju apputināšanai ar pulverindēm — insekticīdiem. Ar šo metodi jārikojas ļoti uzmanīgi, jo pārmērīgas inžū devas var iznīcināt visus ūdenstilpes iemītniekus. Pieaugušos odus iznīcina ziemā ziemošanas vietā — pagrabos, steliņos utt. Pēdējā laikā čīpai ar pārnesejiem sāk lietot ģenētisko metodi. Tās būtība ir šāda. Noķer malārijas odu tēviņus un apstaro ar rentgenstariem. Apstarošana izjauc normālo mežozes gaitu. Izlaisti brīvībā, šie tēviņi apaugļo mātītes, kas pēc tam dēj olas, kuras vai nu nav spējīgas attīstīties, vai dod neauglīgus pēcnācējus.

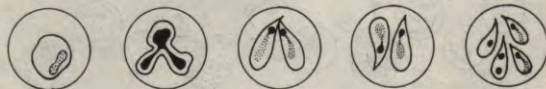
Cilvēka organismā iekļuvušo malārijas izraisītāju iznīcināšanai atkārtoti lieto hinīnu, akrihinu un citus preparātus.

Plānveidīgi veicot pretmalārijas pasākumus, Padomju Savienība panākusi šīs smagās slimības likvidēšanu.

PIELIKUMS SPOROZOA TIPAM

Kārta. Piroplazmīdi (*Piroplasmida*). Piroplazmīdi ir zīdītāju asinsparazīti. Daudziem mājdzīvniekiem tie izraisa smagu saslimšanu. *Piroplasma* sugas ir ļoti mazi sarkano asinsķermenīšu parazīti (49. att.). Atšķirībā no asinssporaiņiem tie eritrocītos vairojas, daloties divās daļās, un nekad neuzkrāj ķermenī melno pigmentu melanīnu. Viena no raksturīgākajām piroplazmozes slimnieku (slimību izraisa *Piroplasma* sugas) klīniskajām pazīmēm ir hemoglobīna parādīšanās urīnā sakarā ar eritrocītu noārdīšanos. Tāpēc arī piroplazmu izraisīto slimību tautā bieži sauc par asiņaino urīnu. Piroplazmas iekļūst organismā no ērcēm, kuru ķermenī piroplazmas bezdzimumiski vairojas, vienkārši un vairākkārtīgi daloties. Agrāk daži autori aprakstīja ērcu ķermenī parazīta dzimumprocesu. Tomēr vēlākie pētījumi šos novērojumus neapstiprināja. Vissīkākās parazīta attīstības stadijas (apmēram $1 \mu\text{m}$), kas līdzīgas asinssporaiņu sporoziotiem, nonāk ērcu siekalu dziedzeros; ērcēi kožot un sūcot govslōpu asinis, tie nonāk zīdītāja asinsstrāvē, kur vēlāk invadē eritrocītus. Piroplazmozes ir plaši izplatītas pa visu zemeslodi.

Smagas govslōpu slimības izraisa arī *Theileria* sugas, kas plaši izplatītas Vidusāzijā un Aizkaukāzā. Eritrocītos parazitējošās stadijas ir vēl mazākas nekā piroplazmām. Teilerijas bojā ne tikai eritrocītus, bet arī retikulendoteliālās sistēmas šūnu elementus, limfo-



49. att. Dažādas *Piroplasma bigeminum* formas, kas sastopamas govslōpu eritrocītos; redzama parazīta dalīšanās divās daļās (no Grases).

citus. Sajās šūnās notiek parazīta enerģiska bezdzimumvairošanās. Teilēriju pārnēsējas ir asinssūcējas erces. Domā, ka ērcēs parazīts veido gametas un tur notiek dzimumprocess. Šis ziņas tomēr jāpārbauda un jāprecizē.

Kā redzams no teiktā, piroplazmīdu dzīves cikls būtiski atšķiras no sporaiņu cikla, kurā regulāri mainās šizogonijas, gametogēnēzes un sporogonijas stadijas. Taču pēdējo gadu elektronmikroskopiskie pētījumi parādījuši lielu līdzību piroplazmīdu asins stadijām ar sporaiņu zoitēm. Tas ir nopietns arguments piroplazmīdu un sporaiņu šatuvinašanai. Jautājums tomēr prasa tālākus pētījumus.

T I P S. DZEĻSPORAIŅI (CNIDOSPORIDIA)

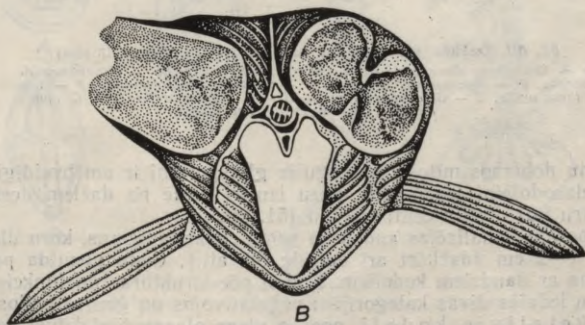
Visi dzeļsporaiņi ir parazīti. Pie tiem pieder divas klases — gļotsporaiņi (*Myxosporidia*) un aktinomiksīdi (*Actinomyxidia*). Pirmie ir gandrīz bez izņēmuma zivju parazīti, otri — mazašārpju un sipunkulīdu parazīti. No sporaiņiem dzeļsporaiņus atšķir to dzīves cikla īpatnības. Dzeļsporaiņiem nav regulāras šizogonijas, dzimumprocesa un sporogonijas maiņas. Dzeļsporaiņu dzīves cikls vienmēr sākas ar divkōdolainu amēbveida digli. Sporas ir daudzšūnu veidojumi, un tās formējas ilgstoši parazītu dzīves laikā.

Aktinomiksīdiem atšķirībā no gļotsporaiņiem ir sarežģītāka sporu uzbūve.

Apskatīsim gļotsporaiņu klasi, kurā zināmas aptuveni 1000 sugas. Tie ir audu vai dobumu parazīti, kas bojā dažādus saimnieka orgānus: žaunas, ādu, muskulatūru (50. att.), žultspūsli un urīnpūsli, nervu sistēmu, skrimšļus u. c.



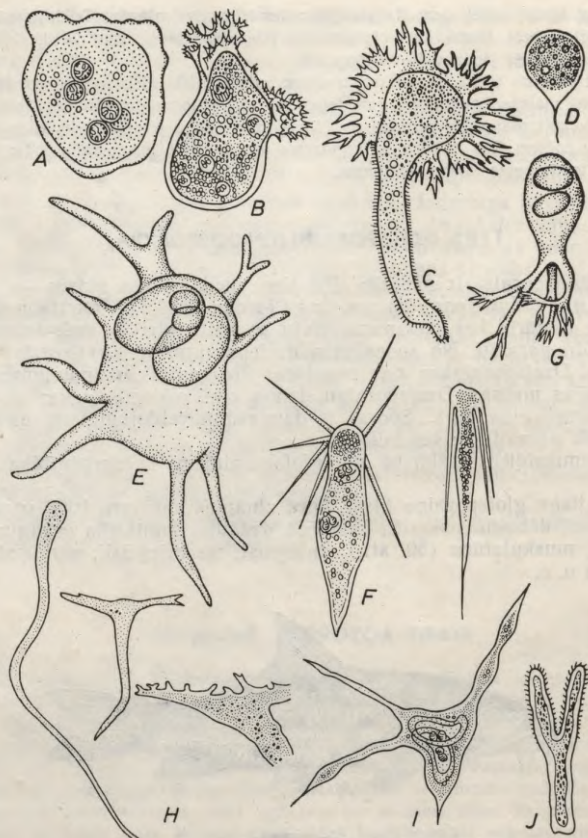
A



B

50. att. Barbas augoņu slimība, ko izraisa gļotsporainis *Myxobolus* peiffjeri:

A — kopskats, B — šķērsriezums (pēc Hofera).



51. att. Dažādu ģlotsporaiņu sugu plazmodiji (no Sūlmāna):

A — *Ortholinea divergens*, B — *Chloromyxum leydigi*, C — *Sinoolinea dimorpha*, D — *Myxoproteus caudatus*, E — *Sphaerospora irregularis*, F — *Lep-totheca agilis*, G — *Ceratomyxa ramosa*, H — *C. drepanopsettae*, I — *C. appendiculata*, J — *Myxidium lieberkühni*.

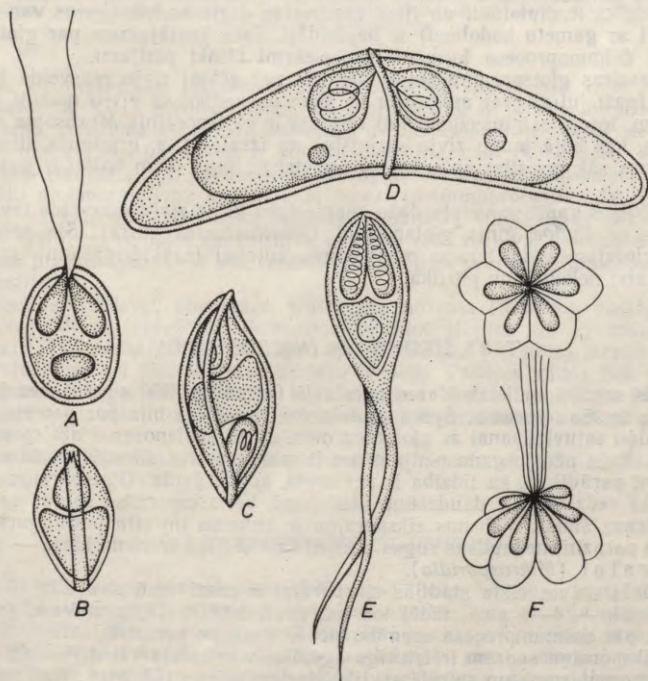
Orgānu dobumos mītošie pieaugušie ģlotsporaiņi ir amēbveidīgi, vienmēr daudzkodolaini plazmodiji, kuru izmēri varē no dažiem desmitiem mikrometru līdz diviem centimetriem (51. att.).

Ģlotsporaiņi lokalizējas audos un veido cistas, augoņus, kuru diametrs sasniedz 1—2 cm (dažkārt arī vairāk; 50. att.). Cistu piepilda parazitā citoplazma ar daudziem kodoliem. Kodoli pēc struktūras un funkcionālām īpatnībām iedalās divās kategorijās: veģetatīvajos un ģeneratīvajos kodolos. Veģetatīvie kodoli nosaka visas plazmodija dzīvei nepieciešamās funkcijas: vielmaiņas procesus, olbaltumvielu sintēzi, augšanu u. c. No ģeneratīvajiem kodoliem attīstās vairošanās stadijas — sporas. Šī sarežģītā procesa sākumā ap ģeneratīvajiem kodoliem norobežojas

nelieli citoplazmas rajoni. Veidojas ģeneratīvās šūnas, kuru parasti ir daudz, un tās spēj patstāvīgi pārvietoties plazmodija ķermenī. Ģeneratīvās šūnas kodols pēc kāda laika sāk dalīties un izveidojas daudzkodolains veidojums — pansporoblasts. Tajā formējas divas sporas, un katrā no tām ir 6 kodoli vai arī vairāk kodolu.

Ģlotsporaiņu sporas ir ārkārtīgi daudzveidīgas (52. att.). No ārpuses tās apņem izturīgs apvalks, kas vairumam ģlotsporaiņu sastāv no diviem ar blīvu šuvi savienotiem vākiem (*Bivalvulea* kārta), vai (daudz retāk) no 3—6 vākiem (*Multivalvulea* kārta). Vāki veidojas, norobežojoties nelielām citoplazmas daļām katrai ap vienu kodolu.

Daudzu ģlotsporaiņu sporu vākiem ir dažādi samērā gari izaugumi (52. att. E). To bioloģiskā loma droši vien reducējas uz virsmas palielināšanas, kas sekmē pasīvu peldēšanu ūdenī. Sporā veidojas dzelkapsulas, kuru skaits atbilst vāku skaitam (2—6). Katras kapsulas veidošanā piedalās daļa citoplazmas un kodols (t. i., atsevišķa šūna). Kapsulā atrodas saritināts dzelkapsulveidīgs. Sporas dobumā ir novietojies amēbveida diglis ar diviem kodoliem. Tādējādi ģlotsporaiņu spora būtībā ir daudzšūnu veidojums. No slimas zivs ķermeņa sporas nonāk ūdenī, kur tās norij cita



52. att. Dažādu ģlotsporaiņu sugu sporas (no Sūlmana):

- A — *Myxobolus kurelicus* ar izšautiem dzelkapsulveidīgiem no viena čaulas vāka puses.
 B — tas pats no šuves puses, C — *Myxidium obscurum*, D — *Geratomyxa obtusa*.
 E — *Hexacapsula neothum* ar neizšautiem (augšā) un izšautiem dzelkapsulveidīgiem.

zivs. Greimošanas sulu ietekmē zivs zarnās dzeļkapsulu pavedieni ar lielu spēku izšaujas un ieurbjas zarnas sienā. Sporas vāki šuvē atveras, amēbveida diglis iznāk no sporas, iespiežas caur zarnas epitēliju kapikāros un acimredzot ar asinsstrāumi nokļūst savas attīstības galapunktā, kur drīz kodolu dalīšanās rezultātā pārveršas par daudzkodolainu plazmodiju. Plazmodijā drīz sākas generatīvo šūnu veidošanās un sporu attīstība.

Daudz strīdu izraisīja jautājums par gļotsporaiņu dzimumprocesu. Kādu laiku domāja, ka generatīvais kodols, no kura attīstās pansporoblasts, veidojas dzimumprocesa rezultātā, diviem kodoliem saplūstot. Tagad visticamākā šķiet šāda dzimumprocesa shēma. Visi plazmodija ķodoli (vegetatīvie un generatīvie) ir diploidāli. Tikai veidojoties sporām, notiek mejoze, kuras rezultātā sporu veidojošie kodoli (starp tiem arī amēbveida digļa, dzeļkapsulu un vāku kodoli) izrādās haploidāli. Amēbveida diglim iznākot no sporas (vai nedaudz agrāk), kodoli saplūst un no jauna izveidojas diploidāls kodols. Tas tad arī ir dzimumprocess. Šādu dzimumprocesa formu sauc par autogāmiju. Tādējādi gan pēc dzimumprocesa rakstura, gan kodola haploidālās un diploidālās fāzes attiecībām dzīves ciklā gļotsporaiņi krasī atšķiras no sporaiņiem. Sporaiņi kļūst haploidāli zigotiskajā redukcijā; visas dzīves cikla stadijas, izņemot zigotu, ir haploidālas. Dzeļsporaiņiem tas ir tieši otrādi — kodoli visa cikla laikā ir diploidāli un tikai amēbveida digļa kodoli (kurus var salīdzināt ar gametu kodoliem) ir haploidāli. Taču jautājumam par gļotsporaiņu dzimumprocesa formām nepieciešami tālāki pētījumi.

Daudzas gļotsporaiņu sugas var būt par cēloni zivju masveida bojāejai. Īpaši jutīgi pret aplipšanu ar šiem parazitējiem ir zivju mazuļi. Piemēram, foreļu saimniecībām ļoti bīstams ir gļotsporainis *Myxosoma cerebralis*, kas bojā jaunu zivju skrimšļus un izraisa t. s. griešanās slimību. Zivtiņas sāk griezties ap savu asi un ātri iet bojā. Tām bojāti ir pusloka kanāli.

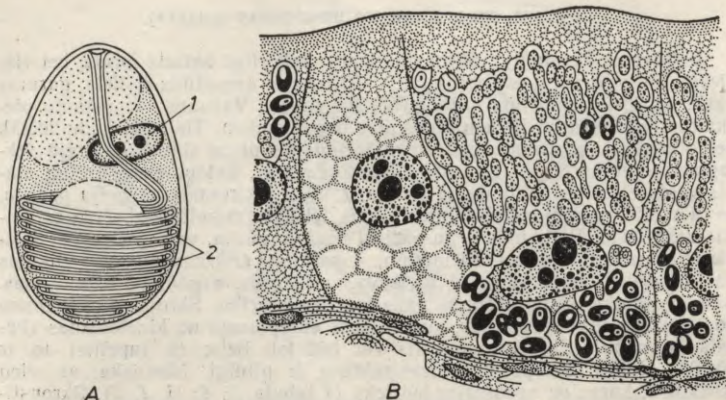
Pēdējos gados novērota dažu rūpniecisku jūras zivju masveida invadēšanās ar *Kudoa* ģints gļotsporaini (*Multivalvulea* kārta). Šie parazīti nozvejotajām zivīm izraisa muskuļaudu autolīzi (sašķirdināšanu) un padara zivi nelietojamu pārtikā.

T I P S. SĪKSPORAIŅI (MICROSPORIDIA)

Šis samērā nelielas klases pārstāvji (apmēram 300 sugas) bez izņēmuma ir šūnu parazīti. Sporā esošais dzeļpavediens bija par pamatu sīksporaiņu satuvināšanai ar gļotsporaiņiem un to apvienošanai dzeļsporaiņu klasē. Taču pēdējo gadu pētījumi un it īpaši elektronmikroskopiskie novērojumi parādījuši, ka līdzība ir tīri ārēja, konverģenta. Gļotsporaiņu sporas, kā redzējam, ir daudzšūnu veidojumi, bet sīksporaiņu sporas sastāv no vienas šūnas. Vairums sīksporaiņu ir kukaiņu un citu bezmugurkaulnieku parazīti, nedaudzas sugas parazitē zivīs. Tipā ir viena kārta — sīksporaiņi (*Mikrosporidia*).

Visās dzīves cikla stadijās sīksporaiņi ir mazi (reti sasniedz 10 μm, visbiežāk — 4—6 μm), tādēļ tos ļoti grūti izpētīt. Tā, piemēram, jautājumu par dzimumprocesa esamību nevar uzskatīt par atrisinātu.

Sīksporaiņu sporām ir izturīgs apvalks, vienkodola vai divkodolu diglis (sporoplazma) un spirālē savijies dzeļpavediens (53. att.). Kad sporas nokļūst saimniekā, to dzeļpavediens tiek ar spēku izviesis un iespiežas zarnu epitēlija šūnā. Dzeļpavediena garums izsviestā stāvoklī pārsniedz sporas garumu desmit un vairāk reizi. Kopā ar pavedienu no sporas iznāk arī amēbveida diglis (sporoplazma), kurš tādējādi nokļūst saimnieka



53. att. Saksporaiņi:

A — saksporaiņa sporas uzbūves shēma (pēc Loma ar izmaiņām), B — griezumam caur zidkoku zidvērpēja kāpura zarnas epitēliju ar *Nosema bombycis* šizontiem un sporām (pēc Stempela); 1 — kodols, 2 — dzelz pavediens.

šūnā. Sporoplazmas izklūšanas mehānisms no sporas vēl nav pilnīgi noskaidrots. Vieni pētnieki domā, ka sporoplazma ir piestiprinājusies izšaujama pavediena galā. Citi, balstoties uz elektronmikroskopijas materiāliem, uzskata, ka pavediens ir smalka caurulīte, caur kuru iziet sporoplazma. Daudzi autori aprakstījuši sporoplazmas divkodolainību un (analoģiski gļotsporaiņiem) kodolu saplūšanu (dzimumprocesu). Jautājumu nevar uzskatīt par atrisinātu. Iekļuvis saimnieka šūnā, diglis sāk enerģiski vairoties, veidojot raksturīgas virtenes (53. att.) vai nelielus daudzkodolu plazmodijus. Drīz sāk veidoties vienkoņola spora, kuras uzbūve jau apskatīta.

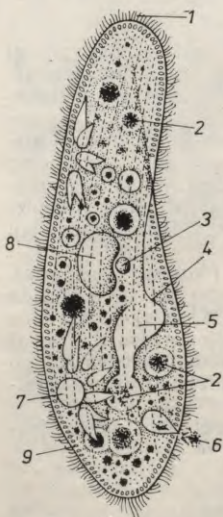
Daži saksporaiņi, piemēram, zidvērpēju nozēma (*Nosema bombycis*), izraisa zidkoku zidvērpēja kāpuriem pebrīna slimību un to masveida bojāeju. Tās pašas ģints cita suga — bišu nozēma (*N. apis*) izraisa bišu caureju, kura arī bieži beidzas ar bišu bojāeju. Pēdējos gados tiek veikti interesanti un perspektīvi darbi, kuru mērķis ir izstrādāt metodes kaitīgo kukaiņu — lauksaimniecības kaitēkļu masveida invadēšanai ar saksporaiņiem.

Dažas saksporaiņu sugas parazitē zivīs, nenodarot tām īpašu ļaunumu.

TIPS. SKROPSTAIŅI (CILIOPHORA)

Pie šī lielā tipa (vairāk nekā 7000 sugu) pieder viensūņņi, kuru kustību organoīdi ir skropstiņas, parasti ļoti lielā skaitā. Otra svarīga un visiem skropstaiņiem kopīga pazīme ir vismaz divi kvalitatīvi atšķirīgi kodoli — liels vegetatīvais kodols — makronuklejs un ievērojami mazāks generatīvais kodols — mikronuklejs. Vairums skropstaiņu apvienots *Ciliata* klasē un visiem tiem dzīves laikā (izņemot icestēšanās stadiju) ir skropstiņas. Otrai ievērojami mazākai skropstaiņu grupai (*Stictoria* klasei) skropstiņas ir tikai noteiktos dzīves cikla periodos, bet pārējā laikā tiem nav kustību organoīdu.

Uzbūve un fizioloģija. Skropstaiņiem ir ārkārtīgi dažāda forma, bet visbiežāk tie ir iegareni ovāli (54. att.). To izmēru amplitūda ir liela, garums variē no 30—40 μm līdz milimetram un vairāk. Vairums skropstaiņu pie-skaitāmi pie relatīvi lieliem vienšūnas organismiem. Tie ir viskomplicētāk veidotie vienšūņi. Citoplazma vienmēr sadalīta divos slāņos — ārējā (ektoplazmā jeb korteksā) un iekšējā (endoplazmā). Ektoplazmas ārējais slānis veido elastīgu pellikulu (I tabula, 1, 2). Elektronmikroskopija parāda, ka tā sastāv no ārējās dubultmembrānas, iekšējās dubultmembrānas un telpas starp tām. Pellikulas ārpuse bieži ir skulpturēta, veidojot regulāri izvietotus uzbiezinājumus. Piemēram, tupelītēm (*Paramecium*) pellikulas uzbiezinājumi veido regulāri izvietotus sešstūrus, atgādinot bišu šūnas. Sāds pellikulas skulpturējums palielina tās izturību. Skropstaiņu ķermeņi no ārpuses sedz skropstiņas, kuras sākas ektoplazmā no kinetosomas (bazālā ķermeņa). Skropstiņu skaits var būt ļoti liels; tā tupelitei to ir 10 000—15 000. Skropstiņu ultrastruktūra ir pilnīgi identiska ar vicu struktūru, kura jau aprakstīta iepriekš (I tabula, 3, 4; II, 1, 2). Skropstiņas centrā atrodas divas fibrillas, perifērijā — 9 dubultfibrillas. Tās turpinās arī kinetosomā, kur kļūst triskāršas. Daudzas, vienmērīgi izvietotas skropstiņas ir skropstaiņu izejformas un primitīvisma pazīme. Lokomotoriskā aparāta specializācija notiek divos virzienos (sīkāk sk. kārtu apskatā). Pirmkārt, skropstiņas koncentrējas noteiktās ķermeņa vietās. Otrkārt, atsevišķas skropstiņas, saglabājot savu individualitāti, var saplūst (salīpt) lielākos un attiecīgi spēcīgāk strādājošos kompleksos. Ja savienojas viena vai vairākas rindas skropstiņu, izveidojas mirgojošā plēvīte. Tādas struktūras atkarībā no garuma iegūst membranellas vai membrānas nosaukumu. Ja blakus esošās skropstiņas savienojas atveidīgi, tad tādus veidojumus sauc par cirriem (II tabula, 1, 2). Īpaši sarežģīts skropstiņaparāts parasti diferenciējas mutes rajonā, kur tas iegūst jaunu funkciju — barības virzišanu uz mutes atveri.

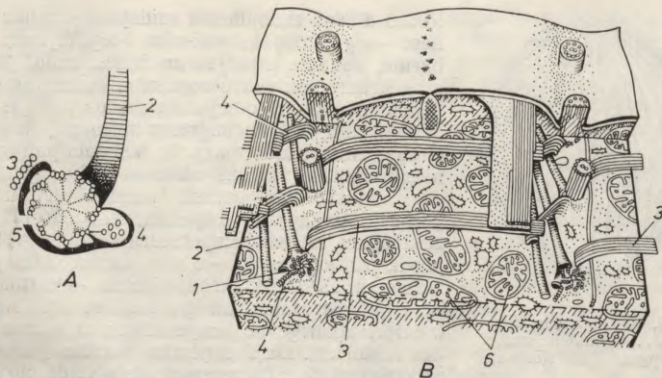


54. att. Astainā tupelite (*Paramecium caudatum*) (pēc Poļanska un Strelkova):

1 — skropstiņas, 2 — gremošanas vakuolas, 3 — mikronuklejs, 4 — mute, 5 — rikle, 6 — tūplis nesagremoto barības atlieku izmešanas brīdī, 7 — pulsējošā vakuola (centrālais rezervuārs ar radiāliem pievadkanāliem), 8 — makronuklejs, 9 — trihociestas.

Ar kinetosomām ir saistītas ektoplazmas trīs galvenās fibrillu sistēmas, kuras dažādām skropstaiņu grupām ir dažādā attīstības pakāpē. 55. attēlā A shematiski parādīts kinetosomas šķēsgriezums (pēc elektronmikroskopijas materiāliem) ar deviņiem pārgriežtiem garenskiem fibrillu tripleteim (salīdziniet ar 20. att. D). No kinetosomas atiet šķērssvītrotā šķiedriņa — kinetodesma — un divi no mikrocaurulītēm sastāvoši fibrillu kūliši. Kinetosomas pamatni apņem pakavveidā sabiezinātas citoplazmas zona. Visu minēto ektoplazmas komponentu attiecības skropstainim *Tetrahymena pyriformis* parādītas 55. att. B. Visām šīm struktūrām droši vien ir balsta nozīme.

Dažiem skropstaiņiem ektoplazmā izvietojusās kontraktilās šķiedriņas — mioņēmas (I tabula, 2), kurām darbojoties dažu sugu īpatņi spēj strauji sarauties (*Stentor*, *Spirostomum*). Daudzu skropstaiņu ektoplazmā atrodas īpaši pielāgo-

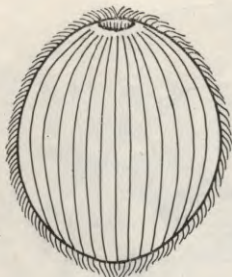


55. att. Skropstaiņa ectoplazmas elementu ultrastruktūra (shematizēts pēc Grēna):

A — šķērseņiski pārgriezta kinetosoma un tās fibrilla, B — atsevišķu komponentu attiecības infuzorijas *Tetrahymena pyriformis* ectoplazmā; 1 — šķērseņiski pārgriezta kinetosoma ar deviņiem mikrofibrillu triplietiem, 2 — kinetodesmalā šķiedra (fibrilla), 3, 4 — divas no mikrocaurulītem sastāvošas fibrillu sistēmas, 5 — sabiezināta citoplazma ap kinetosomu, 6 — mitohondriji.

jumi aizsardzībai — trihocistas — īsas, pret ķermeņa virsmu perpendikulāri novietotas nūjiņas, kas ar īpaša izauguma starniecību kontaktējas ar pelliculas ārējo slāni. Saņēmis kairinājumu, dzīvnieks izšauj trihocistas ārvidē, kur tās pārvēršas par gariem, elastīgiem pavedieniem (I tabula, 5). Pavedieni ieurbjas uzbruceja vai laupījuma ķermenī un, domājams, ievada tajā kaut kādu indīgu vielu, jo uz ievainoto dzīvnieku iedarbojas paralizējoši.

Mute ir visiem skropstaiņiem, izņemot dažas endoparazitiskas formas, kuras uzņem barību caur ķermeņa virsmu. Par mutes aparāta primitīvāko un izejas formu ir uzskatāms tā termināls novietojums ķermeņa priekšgalā, pie tam šādā gadījumā skropstiņas izvietotas regulārās gareniskās rindās un nav speciāli diferencētas, ar mutes aparātu saistītu skropstiņu (*Holophrya*, *Prorodon* ģintis, 56. att.). Specializētākām formām mutes aparāts pārvietojas vienā (ventrālajā) ķermeņa pusē (54. att.). Šādos gadījumos bieži vien veidojas ieliekums (apmutes ieliekums jeb peristoms), kura dibenā atrodas mutes atvere, aiz tās rikle un endoplazma. Vienlaikus mutes atveres apkārtnē diferencējas skropstiņas, saplūstot membranelās, kuras virza barību uz mutes atveri. Apmutes ciliatūras (skropstiņaparāta) pamatu parasti veido trīs paralēli novietotas membranelas. Atkarībā no barošanās rakstura mutes aparāta izveidojums daudziem skropstaiņiem ir atšķirīgs. Daudzi skropstaiņi barojas ar baktērijām un citām sīkām organismām daļiņām. Tiem mutē ir pastāvīgi atvērta, apmutes ciliatūra nepārtraukti darbojas, dzenot barību mutē un tālāk rīklē. Šādi skropstaiņi (tupelīte) barību tver nepārtraukti, un, kamēr skropstainis dzīvo, tas arī nepārtraukti barojas. Citiem skropstaiņiem mute atveras tikai barības satveršanas brīdī. Tādi ir diezgan daudzi plēsīgie skropstaiņi, kuri barojas ar citiem, parasti mazākiem viensūņiem. Plēsīgajām sugām rikli parasti apņem īpašs, no izturīgām, elastīgām nūjiņām sastāvošs nūjiņaparāts. Tas atbalsta rikli, kad dažkārt caur to virzās lieli barības gabali. Norītā barība nonāk endoplazmā, kur tā tiek sagremota.



56. att. Skropstainais *Holophrya* ar terminālu mutes izvietojuumu (pēc Korlisa).

Rīkles dibenā endoplazmā veidojas šķidrums pilieni — gremošanas vakuola. Piepildījusies ar barību, vakuola atraujas no rīkles, ieslid plazmas straumē un veic skropstaiņa ķermenī dotajai sugai raksturīgo ceļu. Barība pārvietojas pa endoplazmu, kur to sagremo fermenti, kas no endoplazmas iekļūst vakuolā. Vakuolā palikušās nesagremotās barības atliekas tiek izgrūztas caur ānusu, kas parasti atrodas netālu no ķermeņa pakaļgala. Tupelitei, kas barojas ar baktērijām, istabas temperatūrā vakuolas veidojas ik pēc katrām 1,5–2 min. Gremošanas pirmās stadijas notiek skābā, vēlākās — sārmainā reakcijā. Barošanās un gremošanas intensitāte ir stipri atkarīga no temperatūras un citiem vides faktoriem. Daļa uzņemtās barības glabājas endoplazmā dažādu rezerves vielu veidā, no kurām īpaša nozīme ir glikogēnam.

Vairumam skropstaiņu uz ekto plazmas un endoplazmas robežas atrodas pulsejošās vakuolas. Visvienkāršākajā gadījumā tās ir periodiski pulsejoši pūšļi, tāpat kā amēbām un viciaiņiem. Taču daudziem skropstaiņiem pulsejošo vakuolu uzbūve ir sarežģītāka. Tupelitei, piemēram, tās sastāv no centrālās vakuolas (centrālā rezervuāra) un 5–7 vainagā sakārtotiem pievadkanāliem (54. att.). Bez tam vēl smalks izvadkanāls rezervuāru saista ar ārvidi. Izvadāmais šķidrums no citoplazmas ieplūst pievadkanālos, kas saraujas, savu saturu ieplūdina centrālajā rezervuārā, un tas uzpūšas (diastoles stadija). Pēc tam saraujas pati vakuola (sistolē) un šķidrums no tās tiek izgrūsts laukā. Pulsejošās vakuolas pamatfunkcija ir osmoregulācija (21. lpp.).

Starplaiks starp divām pulsācijām tupelitei 16°C temperatūrā ir apmēram 20 s. Saraušanās biežums ir atkarīgs no temperatūras un saļu daudzuma apkārtējā vidē: jo vairāk ūdeni ir saļu, jo retākas ir pulsācijas. Caur vakuolām izvadāmā šķidrums apjoms ir liels; tā tupelite ar divām vakuolām 40–50 minūtēs izdala šķidrums daudzumu, kas līdzīgs viensūņa ķermeņa tilpumam. Galvenais vielmaiņas produktu izvadīšanas ceļš ir pellikula, caur kuru tie izdalās uz difūzijas pamata.

Daudzi skropstaiņi spēj dzīvot ļoti dažādos skābekļa parciālspiediena apstākļos. Piemēram, tupelite, elpošanai izmantodama ievērojamu skābekļa daudzumu, spēj dzīvot vidē, kurā ir tikai O₂ pēdas. Pie tam mainās vielmaiņas raksturs un pārsvaru gūst šķēlšanās procesi (glikolīze) bezskābekļa vidē. Dažas simbiotisko skropstaiņu grupas (piemēram, kuras mīt atgremotāju kuņģa priekšējās nodalījumos) pilnīgi eksistē tikai uz šķēlšanās procesu rēķina, un brīvs skābeklis tam ir kaitīgs.

Daudziem skropstaiņiem ir speciālas nekustīgas taustes skropstiņas.

Skropstaiņu endoplazmā atrodas kodolaparāts. Tas ir liels, ar hromatīnu (DNP) bagāts makronuklejs, kura forma dažādām infuzorijām dažāda, bet visbiežāk lodveida, olveida, dažkārt lentveida, kreļļveida. Dažiem skropstaiņiem makronuklejs var būt sadalījies atsevišķos dažāda lieluma fragmentos.

DNS daudzums makronuklejā pārsniedz tās daudzumu mikronuklejā (kas parasti ir diploidāls) desmitiem, bet nereti simtiem un pat tūkstošiem reizi. Šī makronukleja DNS bagātība, kā parādījuši pēdējo gadu pētījumi, radusies no tā, ka visas mikronukleja hromosomas vai daļa to, atstātoties makronuklejam, pēc konjugācijas daudzkārt dubultojuas (replīcējas) (69. lpp.). Sakarā ar to veģetatīvais kodols kļūst pēc visām hromosomām

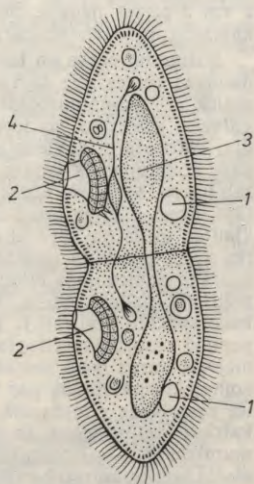
vai daļas hromosomu augsti poliploidāls. DNS bagātība makronukleļā ir raksturīga iezīme vairumam skropstaiņu. Tomēr interesanti atzīmēt, ka ir dažas skropstaiņu sugas, kurām skaidri izteikts kodolaparāta sadalījums mikronukleļā un makronukleļā, bet makronukleļi atšķirībā no vairuma skropstaiņu makronukleļiem nav poliploidāli un satur apmēram tikpat daudz DNS kā mikronukleļi. Šie nesen konstatētie fakti izraisa lielu interesi, jo parāda, ka skropstaiņu makronukleļa poliploidija ir izveidojusies šī tipa progresīvā evolūcijā, nav sastopama zemākiem tā pārstāvjiem un acīmredzot ir saistīta ar kodola funkciju intensifikāciju vienšūņa šūnā.

Mikronukleļs (var būt viens vai vairāki) ir sfērisks vai olveidīgs. Makronukleļa un mikronukleļa dažādība neaprobežojas tikai ar izmēriem un formu, tie atšķiras arī pēc funkcijas. Makronukleļs ir veģetatīvais kodols. Tajā notiek transkripcija — uz DNS matricas tiek sintezēta informatīvā RNS un citas RNS formas, kuras pāriet citoplazmā, kur ribosomās notiek olbaltumvielu sintēze. Makronukleļa DNS spēj arī replicēties. Mikronukleļs neveic veģetatīvās funkcijas. Tajās nenotiek transkripcija (RNS sintēze), bet hromosomas spēj dubultoties (replicēties), kas arī notiek pirms katras dalīšanās (mitozes). Tā kā hromosomas ir iedzīmtības informācijas materiālais substrāts, tad mikronukleļs ir savdabīgs iedzīmtības informācijas «depo», kas tiek nodots no paaudzes paaudzei.

Vairošanās. Skropstaiņiem raksturīgā bezdzimumvairošanās notiek, šķērseniski daloties, visbiežāk brīvi peldošā stāvoklī (57. att.). Vairošanos pavada abu kodolu dalīšanās. Mikronukleļs dalās mitotiski (III tabula, J). Makronukleļa dalīšanās, kuru vēl nesen aprakstīja kā amitozi, patiešībā notiek īpatnēji, un, tāpat kā mitozei, tai raksturīga DNS dubultošanās (replikācija). Daudziem skropstaiņiem pirms dalīšanās sākuma makronukleļā formējas hromosomas, kas tāpat kā parastajā mitozē, dubultojas. Tomēr kodols nedalās. Hromosomu skaita dubultošanās bez kodola dalīšanās sauc par endomitozi. Pēc tam sākas skropstaiņa dalīšanās process. Makronukleļa hromosomas nav vairs redzamas (notiek to despiralizācija), makronukleļs izstiepjas un pārdaļās ar iežmaugu. Pie tam iepriekš dubultējušos hromosomu komplekti sadalās starp meitkodoliem. Citiem skropstaiņiem dalīšanās laikā endomitoze nav novērojama, bet arī tiem pirms kodola dalīšanās noties DNS replikācija, t. i., molekulārā līmenī norisinās mitozei raksturīgs process, kas nodrošina iedzīmtības informācijas pārmantošanu.

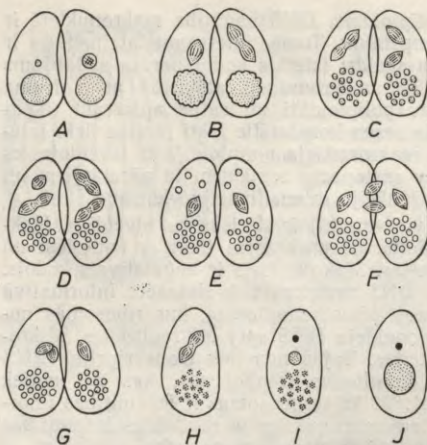
Dalīšanās laikā vairums skropstaiņa citoplazmatisko organoīdu reorganizējas. Parasti meitipatņiem no jauna atstās mutes aparātus, veidojas jaunas skropstīņas.

Daudzi skropstaiņi pirms bezdzimumvairošanās iecīstējas, un dalīšanās notiek cistā. Pie tam novērojama kustību organoīdu un mutes aparāta dediferenciācija. Pati dalīšanās te iegūst palintomijas raksturu (35. lpp.). Vairošanās cīstās skropstainis dalās nevis 2, bet parasti 4 un vairāk īpatņos. Sajos strauji sekojošos dalīšanās procesos augšana nenotiek. No cistas iznāk par



57. att. Tupelītes dalīšanās (schematizēta, pēc Langes ar izmaiņām):

1 — pulcējošā vakuola, 2 — mutes aparāts, 3 — makronukleļa dalīšanās, 4 — mikronukleļa dalīšanās.



58. att. Skropstaiņu konjugācija (pēc Grella ar izmaiņām):

A — konjugācijas sākums, kreisajam īpatnim kodolaparāts bez izmaiņām, labajam mikronuklejs uzpūties, B — mikronukleja pirmā meiotiskā dalīšanās, kreisajam īpatnim metafāze, labajam — anafāze, makronukleja saīšanās sākums, C — kreisajā konjugantā mikronukleja pirmās dalīšanās beigas, labajā — mikronukleja otrās dalīšanās sākums, makronukleja saīšana, D — mikronukleja otrā dalīšanās, E — katrā īpatnī viens mikronuklejs uzsāk trešo dalīšanās, katrā konjugantā trīs mikronukleji deģenerējas, F — migrējošo pronukleju apmaiņa, G — pronukleju saplūšana, sinkariona veidošanās, H — ekskonjugants, sinkariona dalīšanās, I — ekskonjugants, viens no sinkariona dalīšanās produktiem sāk pārvērsties par makronukleju, J — ekskonjugants, kodolaparāta veidošanās beigāsies, vecā makronukleja fragmenti resorbējušies citoplazmā.

mātipatni ievērojami mazāki skropstaiņi (atbilstoši dalīšanās skaitam). No jauna izveidojas ciliatūra, barības tveršanas organoīdi. Skropstainis enerģiski barojas un aug, bet pēc tam no jauna iecstējas un vairojas.

Bezdzimumvairošanās procesā starplaiks starp divām dalīšanās norisēm ir dažāds. Istabas temperatūrā tupelīte dalās 1 vai 2 reizes diennaktī, dažī sīki skropstaiņi 2 vai 3 reizes diennaktī, bet stentors (*Stentor*) — 2 vai 3 reizes nedēļā. Bezdzimumvairošanās ātrums ir atkarīgs no vides apstākļiem — temperatūras, barības daudzuma utt.

Dzimumprocess un kodola reorganizācija. Bezdzimumvairošanās notiek daudzas reizes pēc kārtas, bet laiku pa laikam skropstaiņa dzīves ciklā notiek arī dzimumprocess — konjugācija. Skropstaiņu konjugācijas galvenā atšķirība no iepriekš aprakstītajiem dzimumprocesiem ir tā, ka divi skropstaiņi savienojas tikai uz zināmu laiku. Tie apmainās tikai ar sava kodolaparāta daļām un pēc tam izšķiras. Pilnīga konjugējošo īpatņu saplūšana nenotiek, tāpēc arī tos nevar pielīdzināt pārējo viensūņu gameitām. Konjugācijas laikā skropstaiņi satuvojas pa pāriem un visbiežāk piekļaujas viens pie otra ar vēderpusi (58. att.). Dažu sugu īpatņiem saskares vietā pellikula izšķīst, un starp konjugantiem izveidojas plātāks vai šaurāks savienojošs citoplazmas tiltiņš. Citām sugām konjugācijas laikā pellikula paliek vesela. Būtiskas izmaiņas konjugācijas laikā notiek ar kodolaparātu (58. att.). Konjugantu makronuklejs sairst daļās un pakāpeniski resorbējas citoplazmā. Mikronuklejs sākumā divreiz dalās. Tā ir mejoze, kuras laikā notiek hromosomu skaita redukcija, un to diploidālais komplekts pārvēršas par haploidālu, vēlāk trīs no četriem kodoliem izjūk un resorbējas citoplazmā, bet ceturtais kodols no jauna dalās. Rezultātā katram konjugantam ir divi no mikronukleja cēlušies kodoli. Tie ir dzimumkodoli — pronukleji. Viens no tiem (migrējošais jeb virišķais) atstāj konjugantu un pāriet blakus īpatnī, kur saplūst ar tajā vienīgo palikušo stacionāro (sievīško) kodolu; tas pats notiek arī otrā konjugantā. Abi dzimumkodoli (stacionārais un migrējošais) saplūst, tādējādi atjaunojot diploidālu hromosomu komplektu. Dažu skropstaiņu migrējošajam kodolam vienā galā parādās smaīls izaugums, otrā — astveida piedeva, kas pēc uzbūves kļūst līdzīga vicai, lieku reizi apliecinot migrējošā kodola virišķo dabu (59. att.).

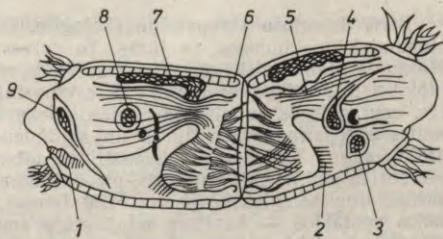
Tā konjugācijas beigās katram konjugantam ir viens divējāds izcelsmes kodols jeb sinkarions. Apmēram šajā laikā skropstaiņi atdalās viens no otra. Ekskonjugantiem (konjuganti, kuri ir atdalījušies) notiek normāla kodolaparāta rekonstrukcijas process. Tas ir samērā complicēts un dažādu sugu skropstaiņiem detaļās notiek dažādi. Būtība ir tā, ka sinkarions mitotiski dalās vienu, divas vai trīs reizes un daļa kodolu — dalīšanās produktu — kļūst par mikronuklejiem, otra daļa pārveidojas par makronuklejiem. Sinkariona dalīšanās produktu pārveidošanās process par makronuklejiem izpaužas pirmām kārtām DNS satura palielināšanās, kas notiek makromolekulām daudzkārtīgi replicējoties. Makronukleļā atbilstības gaitā parādās daudz kodoliņu, kuru nav ne mikronukleļā, ne sinkarionā. Pēc kodolaparāta rekonstrukcijas pabeigšanas skropstaiņi no jauna uzsāk bezdzimumvairošanos.

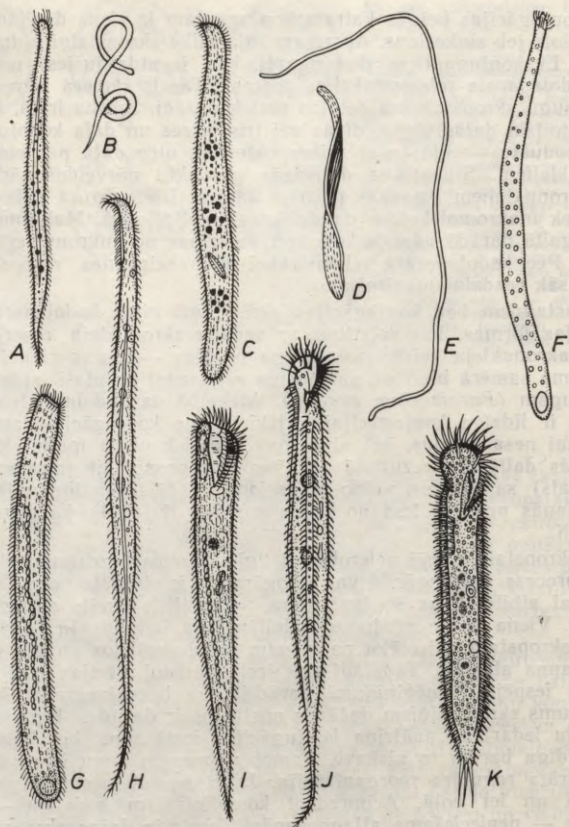
Skropstaiņiem bez konjugācijas eksistē vēl citas kodolaparāta reorganizācijas formas, kas saistītas ar vecā makronukleļa resorbiciju un jauna makronukleļa veidošanos. Viena no tām — autogāmija — ir novērojama samērā bieži un sastopama arī vienai no plaši izplatītam tūpelišu sugām (*Paramecium aurelia*). Attiecībā uz kodolu likteni un norisēm tā ir līdzīga konjugācijai. Atšķirībā no konjugācijas autogāmijā divi īpatņi nesavienojas, bet visi procesi notiek vienā īpatnī. Mikronukleļa trešās dalīšanās rezultātā radušies divi pronukleļi (stacionārais un migrējošais) saplūst un veido sinkarionu. Tādējādi autogāmija ir pašapaugļošanās process, kad no jauna saplūst divi tikko kā pārdalījušies māsakodoli.

Vai skropstainis spēj neierobežoti ilgi vairoties bezdzimumiski un vai dzimumprocess (konjugācija vai autogāmija) ir obligāts posms to dzīves ciklā? Lai atbildētu uz šo jautājumu, veikts liels skaits eksperimentālu pētījumu. Viena no šo pētījumu metodēm bija individuālu kultūru izveidošana, skropstainus izolējot pa vienam mikroakvārijos un pēc dalīšanās tos no jauna atšķirot. Tādējādi tiek izslēgta konjugācijas (bet ne autogāmijas) iespēja. Izmēģinājumi parādīja, ka bezdzimumvairošanās perioda ilgums skropstaiņiem dažādos apstākļos ir dažāds. Badošanās, dažādu sāļu iedarbība paātrina konjugācijas iestāšanos, bet bagātīga un daudzveidīga barība to aizkavē. Tomēr vairumam sugu ir nepieciešama kodolaparāta regulāra reorganizācija. Ja tā nenotiek, skropstaiņi nonāk depresijā un iet bojā. Acimredzot complicētajam kodolam — makronukleļam — nepieciešama atjaunošanās. Tomēr ir dažas skropstaiņu sugas, kuras optimālos kultūras turēšanas apstākļos var neierobežoti ilgi vairoties bezdzimumiski. Tāpat kā visiem organismiem, arī skropstaiņiem dzimumprocess ir ļoti nozīmīgs ne tikai makronukleļa atjaunošanā, bet arī kā iedzimstošās mainības avots, kas dod materiālu dabiskajai izlasei.

59. att. Skropstaiņa *Cycloposthium bipalmatum* konjugācija (pēc Dogela):

- 1 — tūplis, 2 — mionēmas (muskulofibrillas), 3 un 8 — sievišķie kodoli (pronukleļi), 4 un 9 — vīrišķie kodoli (pronukleļi), 5 — rikle, 6 — skeletplātnīte, 7 — degenerējošs makronukleļs.





60. att. Psammofili skropstaiņi no jūras smiltīm (pēc Dražesko):
 A, B — *Trachelonema grassei*, C, D — *Centrophorella grandis*, E — *G. fasciolata*, F — *Helicoprodon multinucleatum*, G — *Pseudoprodon arenicola*,
 H — *Remanella caudata*, I — *Condylostoma remanei*, J — *Uroleptus rattulus*,
 K — *Strogilidium arenicolus*.

Brīvi dzīvojošo skropstaiņu ekoloģija. Brīvi dzīvojoši skropstaiņi sastopami kā saldūdeņos, tā jūrās. To dzīvesveids ir dažāds. Daļa skropstaiņu ir planktoniski organismi saldūdeņos un jūrās. Jūru planktonā izplatīti ir *Tintinnidae* dzimtas mazskropstaiņi (64. att.), kas dzīvo vieglās, caurspīdīgās kupolveida čaulās, no kuru priekšgala ārā sniedzas apmutes skropstaiņaparāts. Jūrās un saldūdeņos ir daudz bentisku skropstaiņu sugu. Tie rāpo pa ūdenstilpes dibenu, ūdensaugiem u. c. Jūru piekrastes smiltīs ir bagātīgs, pie dažādām kārtām piederošs ekoloģisks skropstaiņu komplekss (psammofilā fauna). Šie skropstaiņi dzīvo īpatnējās apstākļos — kapilāru telpā starp smilšu graudiņiem, un tiem izstrādājusies virkne interesantu adaptāciju. Daudziem no tiem (60. att.)

ir garas tievas lentes forma un labi attīstīts skropstiņaparāts, kas palīdz virzīties starp smilšu graudiem. Daudziem ķermenis spēj sarauties.

Aprakstītas vairāk nekā simts psammofilo skropstaiņu sugas.

Bez brīvi peldošiem skropstaiņiem saldūdeņos un jūrās ir daudz sugu (gredzenskropstaiņu kārtā), kuru pārstāvji ar sarauties spējīgu vai sarauties nespējīgu kātu piestiprinās pie substrāta (65., 66. att.). Nereti šie sēdošie skropstaiņi apmetas uz kustīgiem objektiem — gliemjiem, kukaiņiem, vēziem.

Pēc barošanās rakstura, kā jau atzīmēts (65. lpp.), skropstaiņi ir ārkārtīgi dažādi. Daudzi no tiem barojas ar baktērijām, daži dod priekšroku vienšūnas aļģēm. Ir arī nedaudzas augēdājas sugas ar ierobežotu barības objektu skaitu. Piemēram, viens no saldūdens skropstaiņiem (*Nassula ornata*) barojas tikai ar pavedienveida zilaļģēm, kuras tas endoplazmā sagriež spirālēs.

Plēsīgo skropstaiņu barība ir dažāda. Daži medī upuri, kas dažkārt pārsniedz pašu izmērus. Piemēram, *Didinium* pārtiek no tupelītēm (*Paramecium*), kas ir ievērojami lielākas (61. att.). Tie ievaino upuri ar snūķīti, bet pēc tam izsūc, piepūsdamies kā bumbas.

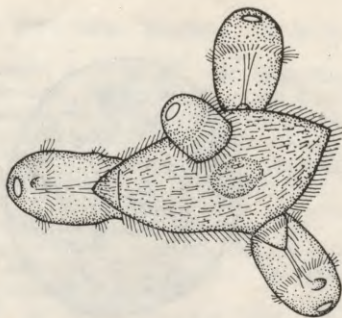
Brīvi dzīvojošo skropstaiņu maksimālie izmēri sasniedz 1—1,5 mm (piemēram, *Spirostomum*), un tie ir saskatāmi ar neapbruņotu aci.

Kā baktēriju un dažu aļģu patērētājiem brīvi dzīvojošiem skropstaiņiem ir ievērojama loma ūdenstilpju barošanās ķēdēs. Savukārt tie noder par barību daudziem bezmugurkaulniekiem, kā arī tikko no ikriem iznākušiem zivju mazuliem. Noteiktā mazulu dzīves periodā skropstaiņi pat sastāda to pamatbarību.

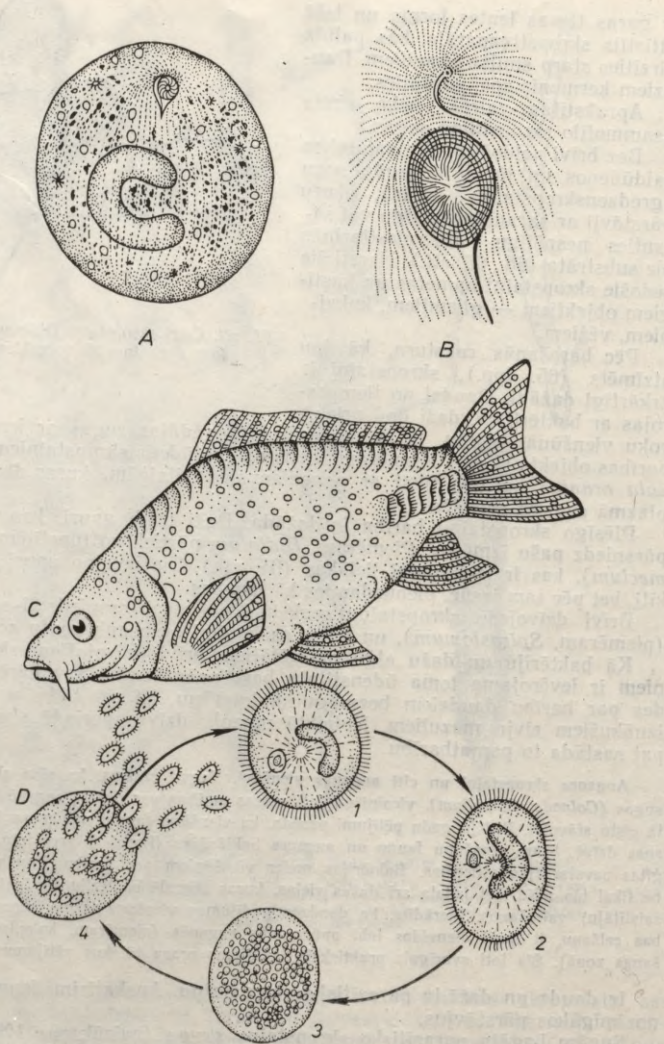
Augsnes skropstaiņi un citi augsnes vienšūņi. Tagad zināms, ka sīko skropstaiņu sugas (*Colpoda*, *Colpidium*), vicaīņi un ļoti mazas amēbas var dzīvot augsnē kā aktīvā, tā cistu stāvoklī. Pēdējo gadu pētījumi parāda, ka vienšūņu faunai nav maza loma augsnes dzīvē. Starp vienšūņu faunu un augsnes baktērijām (floru) ir izveidojušās sarežģītas savstarpējās attiecības. Baktērijas noder vienšūņiem par barību. Tomēr vienšūņi ne tikai tās apēd, bet izdala arī dažas vielas, kuras stimulē baktēriju (it īpaši slāpekļa saistītāju) vairošanos. Pierādīts, ka daudzos gadījumos vienšūņi sekmē augsnes auglības celšanu, it īpaši dienvēdotās labi apūdeņotās augsnēs (piemēram, kokvilnas audzēšanas zonā). Sis ļoti svarīgais praktiskais jautājums prasa tālākus pētījumus.

Ir daudz un dažādu **parazitisko skropstaiņu**. Apskatīsim īsumā tikai nozīmīgākos pārstāvjus.

Sugām bagāta parazitisko skropstaiņu grupa (vairāk par 120 sugām un formām), kuru vairums pieder pie *Entodiniomorpha* kārtas, dzīvo atgremotāju kuņģa priekšējā nodaļījumā (spurekli un aceknī). Šo skropstaiņu uzbūve ir komplicēta (63. att.), nereti ķermenim ir dzelkņi, izaugumi, kā arī skeletplātnītes no celulozei līdzīgas vielas. Milzīgā daudzumā (to skaits var sasniegt 2 milj./cm³ kuņģa satura) tie piepilda govju spurekli. Pārreķinot uz masu, tas sastāda apmēram kilogramu skropstaiņu vienā spureklī. Pastāvīga šo skropstaiņu atrašanās kuņģī un skaitliskā bagātība liek domāt, ka tie ir govsloupi simbionti, kas,



61. att. Četri skropstaiņi *Didinium nassutum* aprij tupelīti (pēc Heses).



62. att. Vienādkropstainis *Ichthyophthirius multifiliis* — saldūdens zivju parazīts (pēc Bauera):

A — pieaudzis, no saimnieka ādas iznācis skropstainis, B — priekšgals ar mutes atveri, C — ar lhtiofīriusiem invadēta karpa, D — skropstaiņa vairošanās pēc iznākšanas no zivs ādas: 1 — no zivs ādas iznācis skropstainis, 2 — skropstainis pirms lecīšanās, 3 — palintomiska dalīšanās cistā, 4 — klaidonišu (tomītu) — jaunu skropstaiņu iznākšana no cistas.

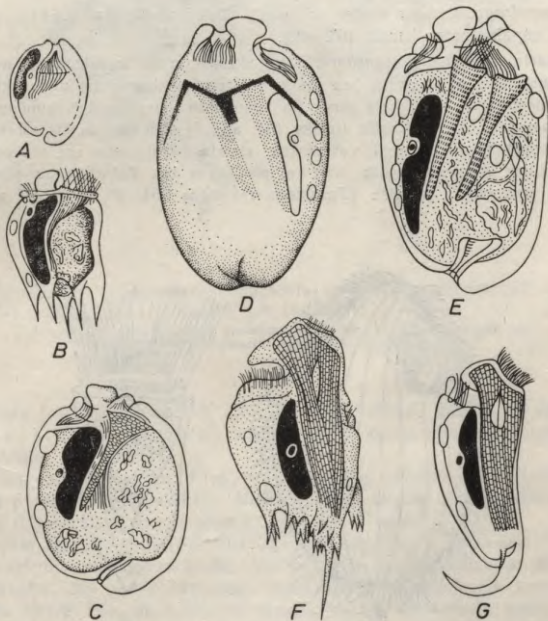
iespējams, pozitīvi ietekmē saimnieka gremošanas procesus. Sis jautājums vēl nav pietiekami izpētīts.

Ļoti daudzas skropstaiņu sugas parazitē uz zivīm. No tām īpaši liela nozīme ir vienādskrpstaiņiem ihtioftīriusiem (*Ichthyophthirius*; 62. att.). Tie iespiežas zivs ādā, veido baltus mezgliņus, izraisa zivīm smagu saslimšanu un masveida bojāeju, kas arī nereti novērojama diksaimniecībās. Saslimšanai it īpaši ir pakļauti karpu mazuļi. Uz zivju ādas un žaunām bieži parazitē gredzenskrpstaiņu kārtas pārstāvji no *Trichodina* ģints (67. att.). Tie ir diskveidīgi un aktīvi kustas pa zivs ādu un žaunām. Masveidā savairojoties, arī tie nodara zivju mazuliem lielu ļaunumu.

Cilvēka resnajā zarnā ļoti reti parazitē vienādskrpstainis *Balantidium coli*, izraisot smagu, grūti ārstējamu kolīta formu. Cilvēkam invāzijas avots parasti ir cūkas, kuru zarnās *Balantidium* parazitē.

Daudzas skropstaiņu sugas parazitē dažādās bezmugurkaulnieku sugās. Minēsim, ka daži desmiti bezmutes skropstaiņu (*Astomata*) dzīvo un osmotiski barojas posmtārpu zarnās.

Klasifikācija. Pēdējos gados skropstaiņu klasifikācija sakarā ar plašiem elektronmikroskopiskiem pētījumiem, kuri ievērojami padziļina zināšanas par skropstaiņu sīkākās struktūras, īpaši ektoplazmas un skropstaiņaparāta, kā arī kodolaparāta, izveidojumu, tiek radikāli pārstrādāta. Skropstaiņu



63. att. Entodiniomorpha kārtas Ophryoscolecidae dzimtas skropstaiņi no atgremotāju spurekļa (pēc Dogeļa):

A — *Entodinium simplex*, B — *Anoplocladus denticulatus*, C — *Eudiplodinium neglectum*, D — *Polyplastron multivesiculatum* no kreisās pušes, E — tas pats no labās pušes, F — *Ophryoscolex caudatus*, G — *Epidinium caudatum*.

klasifikāciju nevar vēl uzskatīt par stingri izveidotu, jo dažādu zinātnieku dotās sistēmas ir ļoti atšķirīgas. Skropstaiņu klasē ietvertas vairāk nekā 20 kārtas, kuras iedalās vairāk nekā 160 dzimtās. Klasifikācijas pamatā likts to skropstaiņaparāts, it īpaši mutes ciliatūras izveidojums un mutes atveres novietojums. Isumā apskatīsim svarīgākās grupas, kuras pēc pašreizējā priekšstata apvieno trīs lielos taksonos (virskārtās) — *Kinetofragminophora*, *Oligohymenophora* un *Polyhymenophora*. Pirmie divi taksoni agrākajās sistēmās sastādīja vienādskropstaiņu (*Holotricha*) un gredzenskropstaiņu (*Peritricha*) grupas, bet trešā — spirālskropstaiņu (*Spirotricha*) grupu.

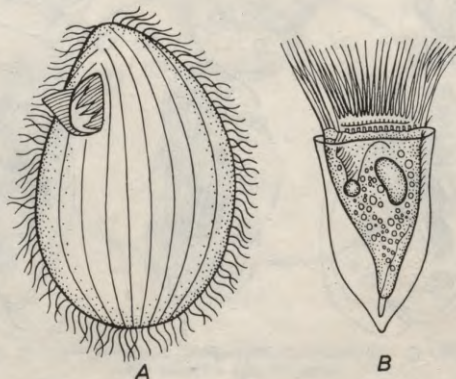
1. virskārta — *Kinetofragminophora* ir primitīvākā un daudzveidīgākā skropstaiņu grupa. Ķermeņi vienmērīgi klāj gareniskas skropstaiņu rindas; dažkārt atsevišķas ķermeņa vietas var būt kailas. Mutes atveres tuvumā membranellas neveidojas, bet blakus tai esošās skropstaiņas bieži ir spēcīgāk attīstītas nekā uz pārējām ķermeņa daļām. Apskatīsim dažas šīs virskārtas kārtas.

Daudziem *Gymnostomata* kārtas skropstaiņiem mute atrodas termināli (piemēram, *Holophrya*, 56. att., *Prorodon*, plēsīgajam skropstainim *Didinium*, 61. att.), citiem mutes atvere pārvietojusies uz sāniem (*Dileptus*). Daudziem *Gymnostomata* labi attīstīts nūjiņaparāts (65. lpp.).

Hypostomata kārtā ietilpst skropstaiņi ar saplacinātu ķermeņi un sānos atvērto muti (*Chilodonella*, *Nassula*).

Pie *Kinetofragminophora* pieder arī plašā *Entodiniomorpha* kārtā, kuras pārstāvji dzīvo nagaiņu zarnu kanālā (63. att.).

2. virskārta — *Oligohymenophora*. Šiem skropstaiņiem ir raksturīgs mutes rajonā izveidots mutes skropstaiņaparāts, kas sastāv no trīs membranellām mutes kreisajā pusē un vienas membrānas tās labajā pusē. Šo kompleksu sauc par tetrahimēnu pēc skropstaiņa *Tetrahymena*, kuram tas ir tipisks (64. att. A). Visiem pie šīs virskārtas piederošajiem skropstaiņiem ir vairāk vai mazāk izteikta tetrahimēna vai tās derivāti. Šajā virskārtā ietilpst *Hymenostomata* kārtā, pie kuras bez *Tetrahymena* pieder vēl dažādas plaši pazīstamas tupelišu (*Paramecium*) sugas (54. att.), kā arī minētā zivju



64. att. Skropstaiņi:

A — *Tetrahymena pyriformis* (pēc Korlisa). Redzama tetrahimēna, kas sastāv no trim membranellām un vienas membrānas. B — mazskropstaiņu kārtas (*Oligotricha*) planktonisks skropstainis *Tintinnopsis beroidea* (no Bičli).



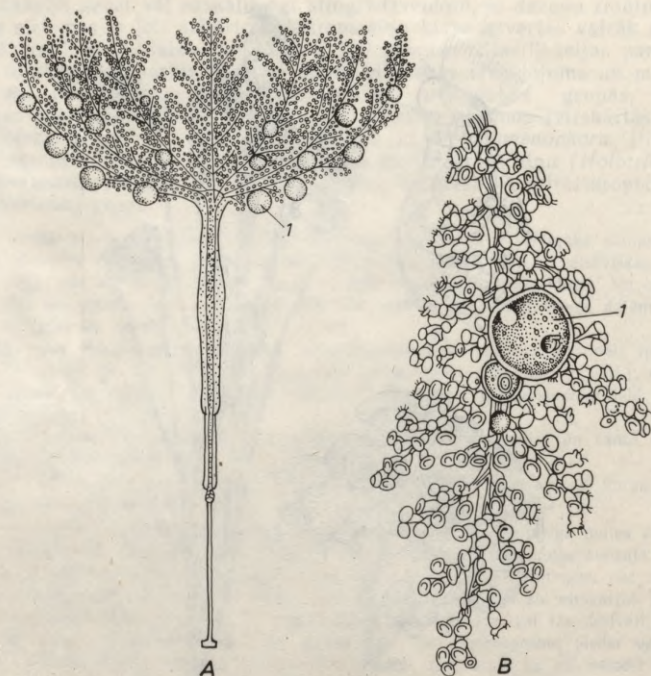
65. att. Gredzenskropstaiņu kārtas (*Peritricha*) dažādi pārstāvji (no Dofleina):

A — vieninieks *Puxidium ventriosa*, B — *Carchesium polypinum* kolonija, C — *Campanella umbellaria* kolonijas daļa.

parazītu ģints *Ichthyophthirius* (62. att.). Pie šīs virskārtas tagad pieskaita arī gredzenskropstaiņu (*Peritricha*) kārtu, jo to mutes skropstiņaparāts ir pārveidots tetrahimēna.

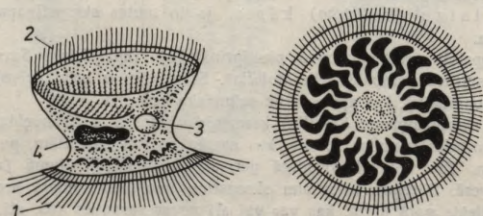
Gredzenskropstaiņi vai nu dzīvo piestiprinājušies (apakškārta *Sessilia*), vai spēj pārvietoties pa substrātu (apakškārta *Mobilia*). Starp tām ir brīvi dzīvojošas sugas un isti parazīti (ektoparazīti), kas apmetas uz saimnieka ķermeņa.

Sēdošajiem skropstaiņiem (*Sessilia*) ķermenis visbiežāk ir zvanveida, tā paplašinātā daļā novietojusies. apmutes spirāle, kas sastāv no trīs paralēlām, pa kreisi sagrieztiem membrānām. Tās ved piltuvveidīgā peristomālajā padziļinājumā (*vestibulum*) un tālāk mutes atverē. Pārējam ķermenim skropstiņu nav. Peristomam pretējais ķermeņa gals parasti izstiepts garā kārtā, kas var vai arī nevar sarauties (65. att.). Sēdošie gredzenskropstaiņi var būt kā vieninieki (*Vorticella*), tā arī koloniju dzīvnieki. Ipaši skaidras ir palmveidīgās *Zoothamnium arbuscula* kolonijas ar 8 vai 9 zariem (66. att.). Katram zaram ir daži desmiti sīku īpatņu un 1 vai 2 lieli indivīdi. Lielajiem indivīdiem attīstās skropstiņu vainags, tie atdalās no kolonijas zariem, aizpeld un dod sākumu jaunām kolonijām. Tādējādi izveidojas kolonijas īpatņu polimorfisms.



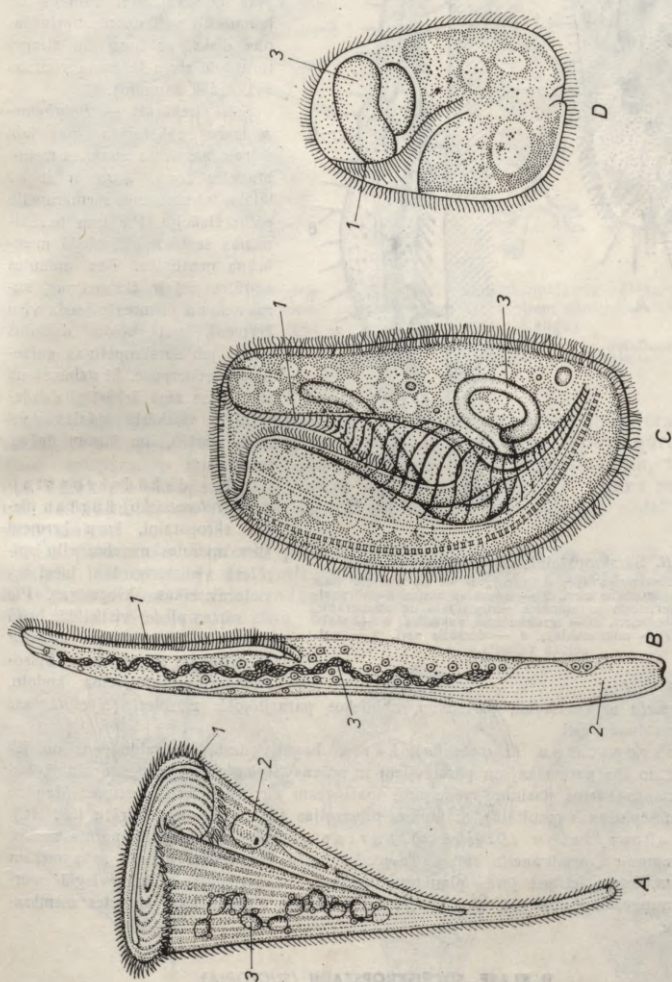
66. att. Koloniāls gredzenskropstainis *Zoothamnium arbuscula* (A — pēc Vēzenberga Lunda, B — pēc Fursenko):

A — vesela kolonija ar kontraktīlu stumbru, uz zariem simti sīku veģetatīvo īpatņu un dažī lieli lodveida makrozoidi (1), B — atsevišķs kolonijas zars ar daudz sīkiem īpatņiem un trim makrozoidiem dažādās augšanas stadijās.

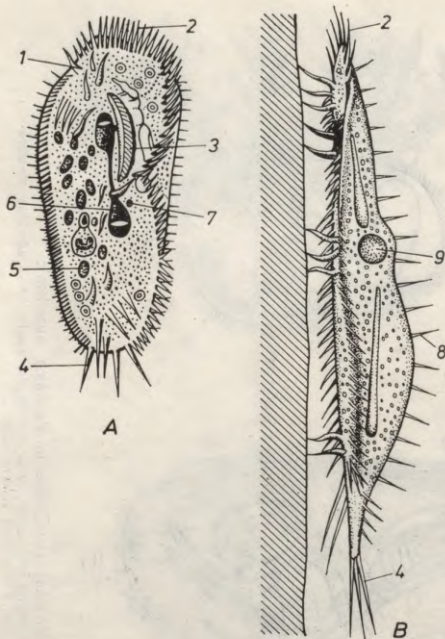


67. att. *Trichodina* ģints gredzenskropstaini (no Dofleina):

A — *Trichodina pediculus* no sāniem, B — *Tr. domerguei* pietipriņšanās aparāts: 1 — apakšējais skropstiņu vainags, 2 — apmutes (adorālas) membrānēlas, 3 — pulsējoša vakuola, 4 — kodols (makronuklejs).



68. att. Dažādi dažādskrūpstāipi (*Heterotricha*) (kombinēts no dažādiem autoriem):
 A — *Stentor polymorphus*, B — *Spirostomum ambiguum*, C — *Bursaria truncatella*, D — *Nyctotherus ovalis*; 1 — adorālās membra-
 nellas, 2 — pulsējošā vakuola, 3 — kodols (makronuklejs).



69. att. Sarskropstainis *Stytonichia mytilus*:

A — no vēderpuses (pēc Langes), B — no sāniem (pēc Bičli); 1 — frontālie cirri, 2 — adorālās zonas membranellas, 3 — peristomas ar apmutes skropstiņām un membrānu, 4 — kaudālie cirri, 5 — gremošanas vakuolas, 6 — makronuklejs, 7 — mikronuklejs, 8 — dorsālie sari, 9 — pulsējošā vakuola.

lielie *Bursaria* ar maisveida peristomu, abiniekos parazitējošie niktoteri (*Nyctotherus*, 68. att.) un daudzi citi.

Sarskropstaiņu (*Hypotricha*) kārtā bagāti pārstāvēta saldūdeņos un jūrās. Vieni no tās parastākajiem pārstāvjiem ir prāvās *Stytonichia* ģints skropstaiņi, kuriem redzamas kārtas pazīmes: vēderpusē īpaši resni cirri jeb sarskropstiņas (daudzu skropstiņu saplūšanas rezultātā), ar kuriem infuzorijas ātri tekalē pa substrātu (69. att.).

Mazskropstaiņu (*Oligotricha*) kārtas pārstāvjiem skropstiņaparāts sastāv tikai no apmutes membranellu zonas. Te pieder plašā *Tintinnidae* dzimta ar apmēram 800 sugām, kuras ietilpst jūras planktona sastāvā. To ķermenis ieslēgts vieglā caurspīdīgā konusveida čaulā (64. att. B), no kuras ārpusē atrodas tikai apmutes membranellu zona.

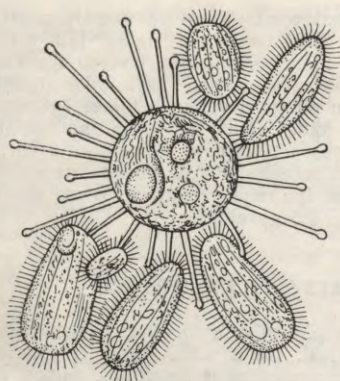
II KLASE. SŪCĒJSKROPSTAIŅI (SUCTORIA)

Sūcējskropstaiņi ir sēdošas formas, pieaugušā stāvoklī bez skropstiņām, mutes un rikles. Tiem ir sūcējaustekļi, kuru skaits dažādām sugām var būt dažāds (70., 71. att.). Tie var būt zaroti vai nezaroti. Sūcējaustekļu gals bieži ir uzpūsts un tajā ir atvere, bet pa taustekļa vidu

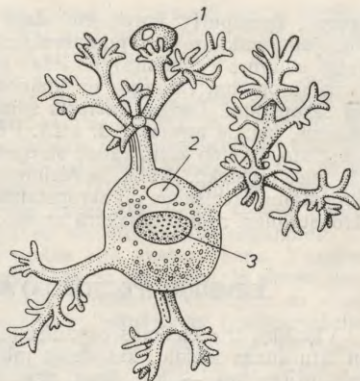
Pie apakškārtas *Mobilis* pieder jau minētie zivju parazīti no *Trichodina* un citām tuvām ģintīm (67. att.). Bez apmutes membranām tiem pretējā polā ir skropstiņu vainags no komplicēti veidots piestiprināšanās disks, ar kuru tie stingri turas pie zivju ķermeņa virsmas (visbiežāk žaunām).

3. virskārtai — *Polyhymenophora* raksturīga pa labi spirālē sagriezta apmutes membranellu zona, kura ir it kā tālāka tetrahimēnas membranellu polimerizācija. Pie tam tetrahimēnas sastāvā ietilpstošā membrāna neattīstās. Bez apmutes spirāles vēl ir skropstiņas, kuras vai nu vienmērīgi sedz visu ķermeni, vai veido dažādas cirrus jeb sarskropstiņas galvenokārt vēderpusē. Ši uzbūves un ekoloģijas ziņā ārkārtīgi daudzveidīgā virskārta iedalās daudzās kārtās, no kurām dažas minēsim.

Pie dažādskropstaiņu (*Heterotricha*) kārtas pieder skropstaiņi, kuru ķermeni (bez apmutes membranellu spirāles) vienmērīgi klāj bieži izvietotas sīkas skropstiņas. Pie šīs kārtas pieder vislielākie brīvi dzīvojošie skropstaiņi: *Stentor* ar vairākām sugām, garie *Spirostomum* ar krellveida kodolu,



70. att. Sūcējskropstainis *Sphaerophrya* ar sūcējaustekļu palīdzību vienlaicīgi izsūc sešus skropstaiņus (pēc Dofleina).

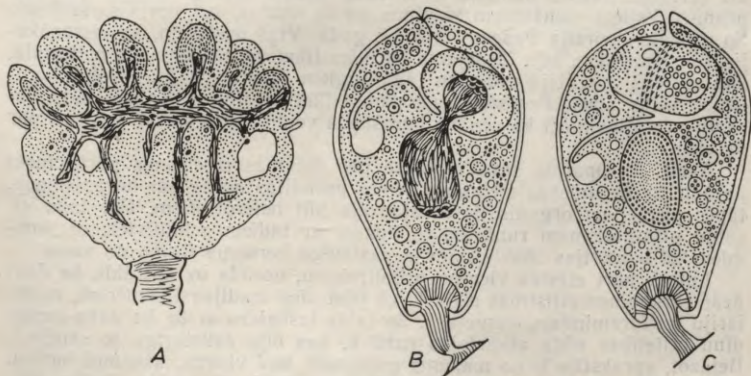


71. att. Sūcējskropstainis *Dendrocometes paradoxum* ar zariem sūcējaustekļiem (pēc Langa):

1 — notverts skropstainis, 2 — pulsējošā vakuola, 3 — kodols (makronuklejs).

stiepijas kanāls. Ar sūcējaustekļiem sūcējskropstaiņi ķer laupījumu, galvenokārt skropstaiņus, un uzņem barību. Ja sūcējskropstainim garām peldošs skropstainis nejausi pieskaras vienam no sūcējaustekļiem, tas pieļip. Vēlāk pie skropstaiņa pieliecas arī citi sūcējaustekļi, upura pellikula tiek izšķīdināta, un viss tā saturs pa kanālu pakāpeniski satek sūcējskropstainī.

Uz pieaugušo *Suctorina* piederību skropstaiņu tipam norāda makronuklejs, mikronuklejs un konjugācijas formas dzimumprocess. Radniecība ar skropstaiņiem skaidri redzama bezdzimumvairošanās — pumpurošanās laikā. Sūcējskropstaiņa brīvajā galā parādās viens vai vairāki



72. att. Dažādas sūcējskropstaiņu pumpurošanās formas (pēc Kolēna):

A — *Ephelota gemmipara* ārēja pumpurošanās, B, C — *Tokophrya cyclopum* iekšējās pumpurošanās divas secīgas stadijas.

pauguri (pumpuri), kuros ieiet daļa makronukleja un pa vienam mikronuklejam; mikronukleji pumpurošanās laikā mitotiski dalās (72. att.). Katrs paugurs (pumpurs) noriešas no mātes organisma, izveido sev vairākus skropstaiņu vainagus un klaidoniša veidā aizpeld, šajā laikā atgādinot skropstaini. Dažām *Suctorio* sugām pumpuri veidojas mātes ķermeņa iekšienē, bet ne ārpusē (72. att.). Pēc kāda laika klaidonītis apmetas uz substrāta, izveido kātu, zaudē skropstiņas, un ķermeņa brīvā galā parādās sūcējaustekļi. Tāda bezdzimumvairošanās norise norāda uz sūcēj-skropstaiņu izcelšanos no skropstaiņiem. Ipatnējā plēsonības forma sūcēj-skropstaiņiem radusies sakarā ar sēdošu dzīvesveidu.

VIENSŪŅU (PROTOZOA) APAKŠVALSTS FILOĢENĒZE

Viensūņi ir viensūņas organismi ar pilnīgi diferencētiem organoīdiem un īstu šūnas kodolu, kas dalās mitotiski. Tie ir visai sarežģīti eikariotiski organismi — ļoti ilgas pirmsūņu evolūcijas rezultāts. Sūņas līmeņa organizācija starp eikariotiskiem dzīvniekiem jāuzskata par visprimitīvāko un jādama, ka dzīvības attīstība uz Zemes viensūņi parādījās agrāk par citiem dzīvnieku tiptiem, dodot sākumu sarežģītākām organizācijas formām. Dzīvības evolūcijas pašreizējā periodā viensūņi mīt līdzās complicētākas uzbūves organismiem — daudzšūņiem. Tas ir iespējams tikai tāpēc, ka evolūcijas rezultātā *Protozoa* apakšvalsts pārstāvji labi pielāgojās dzīves apstākļiem, un daudzas viensūņu grupas (piemēram, skropstaiņi) ir bioloģiski progresīvi, kaut arī atrodas sūņas organizācijas līmenī.

Viss teiktājs izvērza jautājumu par filoģenētiskajām attiecībām starp dažādiem viensūņu tiptiem. Izvērtējot atsevišķu viensūņu grupu attiecības, vispirms rodas jautājums, kurš no tiptiem uzskatāms par vissenāko. Sporaiņus un skropstaiņus nevar atzīt par primitīviem: sporaīņi ir paraziti, bet skropstaiņiem ir ļoti sarežģīta uzbūve. Grūtāk izšķirt jautājumu par sarkodinām un vicaīņiem. Sarkodinām daudzējādā ziņā morfoloģiski ir visvienkāršākā uzbūve — pastāvīgu (pēc skaita un novietojuma) organoīdu (mutes, ānusa, pellikulas un visu šķiedraino struktūru) trūkums, kā arī ķermeņa formas mainība u. c. Taču daudzi zoologi uzskata par visprimitīvākajiem viensūņiem vicaīņus un to senčus, bet nevis sarkodinas. Šo uzskatu izvirzīja Pašers vēl 1914. gadā. Viņš uzskatīja, ka vissenākajiem organismiem bija iespējams baroties tikai ar neorganisko materiālu, kas atradās apkārtējā vidē, un tāds augiem raksturīgs (autotrofs) barošanās veids starp *Protozoa* sastopams tikai vicaīņiem. Tomēr šādu uzskatu par fotosintēzi kā senāko barošanās veidu tagad nevar pieņemt par pareizu.

Akad. A. Oparins savā hipotēzē par dzīvības izcelšanos pārliecinoši parāda, ka organiskās vielas uz Zemes parādījās agrāk par organismiem, tāpēc pirmajiem organismiem vajadzēja būt heterotrofiem. Par labu vicaīņu primitīvismam runā arī to līdzība ar tādiem primitīviem organismiem kā baktērijām. Baktērijām ir pastāvīga ķermeņa forma un vicas.

Autori, kuri aizstāv vicaīņu primitīvismu, norāda uz apstākli, ka daudzas sarkodinas attīstības cikla laikā iziet vicu stadijas (piemēram, radiolāriju un foraminiferu gametas). Šo faktu izskaidro ar to, ka dažu sarkodīnu attīstības ciklā atkarītojas uzbūve, kas bija raksturīga to senčiem. Beidzot, aprakstīts ir ne mazums gadījumu, kad vicaīņi, uzņemot barību, pāriet amēbveida stāvoklī. Tas viss ļauj domāt, ka *Sarcodina* tiešām pārstāv grupu, kas cēlusies no seniem heterotrofiem vicaīņiem. Ja pieņem šo uzskatu, tad *Mastigophora* ir *Protozoa* ciltskoka un līdz ar to visas dzīv-

nieku valsts pamats. Tomēr izklāstītais viedoklis, kuru vēl nesen pieņēma daudzi biologi, tagad saskāries ar virkni grūtību. Elektronmikroskopiskie pētījumi parāda, ka *Mastigophora* vicas struktūra (33. lpp.) ir ļoti sarežģīta. Tai, kā izrādās, nav nekā kopīga ar baktēriju vicām, kuras veidotas daudz vienkāršāk. Tādējādi atkrit viens no svarīgākajiem argumentiem par labu viciņu primitīvismam un saistībām ar baktērijām. Grūti pieņemt, ka *Mastigophora* vīcu komplicētā struktūra ir visprimitīvāko eikariotu iezīme. Pareizāk pieņemt, ka viciņu un sarkodīnu klases cēlušās no seniem, primitīviem, līdz mūsdienām neizdzīvojušiem eikariotiem, heterotrofiem organismiem, kuriem pārvietošanās forma atgādināja viciņu pārvietošanos, bet kuriem vēl nebija komplicēti veidoti kustību organoīdu.

Tālākajā viensūņu filoģenēzē viciņiem bija svarīga loma. Neapšaubāmi, ka skropstaiņu izcelsmes saknes sākas no viciņiem, jo skropstiņām ir tāda pati struktūra kā vicām. Evolūcijas procesā no viciņiem uz skropstaiņiem notika kustību organoīdu skaita palielināšanās (polimerizācija) un kodolaparāta sarežģīta pārveidošanās (kodolu duālisma un makronukleju poliploidijas parādīšanās). Sporaīņu tipa izcelsme arī droši vien saistāma ar viciņiem. Par to liecina daudzu *Sporozoa* (kokcīdiju, asinssporaīņu) gametu līdzība ar tipiskiem viciņiem. Daudz kopēja arī šo divu grupu dzīves ciklos: viciņi un sporaīņi ir organismi ar zigotisku redukciju, tie ir haploidāli cikla lielākajā daļā.

Mastigophora klases lielo nozīmi pastiprina vēl tas, ka no tās caur koloniāliem viciņiem cēlušies daudzšūnu dzīvnieki — *Metazoa* (82. lpp.).

Cnidosporidia un *Microsporidia* tiem droši vien ir cita izcelsme un tie būtu jāsaista ar sarkodīnām. Tam par labu runā dzeļsporaīņu amēbveida dīgļu lielā līdzība ar amēbām un vicaino stadiju pilnīgs trūkums attīstības ciklā.

Noslēgumā bez tam jāatzīmē, ka *Mastigophora* klase atrodas neapšaubāmā filoģenētiskā saistībā ar zemākajām aļģēm. Zaļos viciņus (*Phytomonadina*, *Dinoflagellata*, *Euglenoidea*, *Chrysomonadina*) ar vienādām tiesībām var pieskaitīt kā pie *Protozoa*, tā pie zemākajām aļģēm. No šīm grupām ir atvasināmas daudzas citas aļģu grupas.

APAKŠVALSTS. DAUDZŠŪŅI (*Metazoa*)

Daudzšūņus raksturo no daudzām šūnām un to derivātiem veidots ķermenis. Taču šī pazīme pati par sevi vēl nenosaka piederību pie *Metazoa*. Kā redzējam (35. lpp.), arī koloniālie viensūņi, piemēram, *Eudorina*, *Volvox* u. c., sastāv no daudzām šūnām. *Metazoa* ķermenī šūnas vienmēr ir diferencētas kā pēc uzbūves, tā funkcijas un, būdamas tikai daļa no sarežģīta organisma, tās zaudējušas patstāvību. Turpreti šūnas, kas veido viensūņu koloniju, ir apmēram vienādas (izņemot dzimumšūnas).

Metazoa dzīves cikla raksturīga īpatnība ir komplicēta individuālā attīstība (ontogēnēze), kuras laikā no apaugļotas (bet partenogēnēzes gadījumā no neapaugļotas) olas izveidojas pieaudzis organisms. Daudzšūņu ontogēnēzē notiek olas drostalošanās daudzās šūnās (blastomēros) un pēc tam to diferencēšanās par dīgļlapām un orgānu aizmetņiem. Viensūņiem ontogēnēze, piemēram, skropstīņaparāta, barības tveršanas organoīdu, kustību un citu organoīdu attīstība notiek šūnas organizācijas ietvaros.

Jautājums par daudzšūņu izcelšanos. *Metazoa* izcelšanās no viensūņiem mūsdienās skaitās vispārpieņemts fakts. Taču jautājums, kā evolūcijas procesā notika *Protozoa* pārvēršanās par daudzšūņu organismiem, līdz pat šim laikam palicis strīdīgs. Daudziem pie dažādām grupām piederošiem viensūņiem vērojama zināma tendence veidot daudzšūņu struktūru.

Tāda tendence redzama viensūņiem, kuri ieguvuši daudzus, kaut arī pilnīgi līdzvērtīgus kodolus (starītēm, opalinām u. c.). Dažkārt kodolu skaita palielināšanās ir regulāra un tai seko citu organoīdu skaita pieaugums, kā tas novērojams, piemēram, *Hypermastigina* kārtā. Par daudzšūnības tendenci var uzskatīt arī kodola duālismu skropstaiņiem.

Dažkārt *Protozoa* novērojami pat isti daudzšūņu veidojumi, kas sastāv no dažādām šūnām, piemēram, *Myxosporidia* sporas (60. lpp.). Tomēr visi minētie gadījumi līdz šim noveduši strupceļā, tiem nav nozīmes *Metazoa* evolūcijā. To apstiprina arī fakts, ka vairums šo viensūņu ir parazīti. Aplūkojamā jautājumā lielāka nozīme ir koloniālajiem viensūņiem, piemēram, volvoksiem (*Volvox*) un to šūnu diferenciācijai somatiskajos ietvaros un dzimumietvaros.

Pamatojoties tieši uz līdzīgām kolonijām, Hekels (1874) izveidoja pazīstamo gastrejas teoriju par *Metazoa* izcelšanos, kuru līdz pat šim laikam atzīst daudzi zoologi. Hekels apgalvoja, ka par daudzšūņu tālu priekšteci uzskatāma lodveidīga viensūņu kolonija. Viņš balstījās uz embrioloģijas materiāliem, pēc kuriem ontogēnēzes procesā divslāņu stadija (gastrula) un iekšējā dīgļlapa (entoderma) bieži veidojas, vienslāņa dīgļa (blastulas) sienai ieliecoties. Hekels uzskatīja, ka evolūcijas procesā (filogēnēzē) sfēriskā blastulveida organisma viena puse ieliecās otrā, un tā izveidojās pirmatnējais zarnas dobums, kas ar muti atvērās uz āru.

Tāds hipotētisks divslāņu organisms ar vicu palīdzību peldēja, dzimumiski vairojās un kļuva par visu daudzšūņu senci. Hekels to nosauca par *gastreju*. *Gastrejas* teorija noved tieši pie zemākajiem divslāņu daudzšūņiem (hidra).

Citu, plaši atzītu teoriju izstrādāja I. Mečņikovs (1886). Pētīdams zemāko *Metazoa* ontogēnēzi, viņš ievēroja, ka to entoderma veidojas, nevis vienam polam ieliecoties, bet gan atsevišķām šūnām ieceļojot blastulas dobumā — blastocelā, kur sākumā tās veido iridnu, bet pēc tam blīvu iekšējās diglļapas aizmetni. Tikai vēlāk blīvajā šūnu masā parādās zarnas (gastrālais) dobums, un vēl vēlāk atveras primārā mute (blastopora). Šādu entodermas veidošanās procesu Mečņikovs uzskatīja par pirmējāku nekā ieliekšanos. Entodermas blīva aizmetņa stadija sastopama sūkļu (parenhimula) un zarndobumaiņu attīstībā. Mečņikovs, tāpat kā Hekels, uzskatīja, ka *Metazoa* ir izveidojušies no vicaiņu kolonijām. Vienīgi iekšējās diglļapa filogēnēzē veidojās, nevis kolonijas sienai ieliecoties, bet atsevišķām kolonijas sienas šūnām ieslidot tās dobumā. Šis process bija saistīts ar šūnu gremošanu (fagocitozi), kura notika kolonijas dobumā imigrējušās šūnās. Iekšējo šūnu slāni Mečņikovs tāpēc nosauca par *fagocitoblastu*, bet filogēnētisko stadiju — par *fagocitellu*.

Hekela teorijai par labu runā plaši izplatītā entodermas attīstība ieliecoties. Pret šo teoriju un par labu Mečņikova teorijai liecina tas, ka tieši zemākajiem *Metazoa* gastrulācija notiek nevis ieliecoties, bet šūnām imigrējot blastocelā. Liela priekšrocība Mečņikova teorijai ir arī tā, ka šūnu iesakņošanās lodveida kolonijas dobumā ticami izskaidrojama arī no fizioloģiskā viedokļa.

Divu šūnu slāņu veidošanos *Metazoa* priekššteicim pavadīja šūnu specializēšanās dažādos virzienos, t. i., vicaiņu kolonijas pārvēršanās integrētā daudzšūņu organismā. Ārējais šūnu slānis saglabāja kustību un jušanas funkciju, bet iekšējais — gremošanas funkciju un dzimumfunkciju. Lidz ar to tika nomākta atsevišķu šūnu elementu individualitāte.

A. Zahvatkins (1949) noskaidroja vienišūņu koloniju pārvēršanās likumsakarības, t. i., fizioloģiski vēl vāji saistītu vicaiņu šūnu apvienošanās daudzšūņu īpatni — augstāka līmeņa individuā nekā vienišūņi. Viņš arī uzskatīja, ka *Metazoa* olas drostalošanās process ir attīstījies uz palintomijas, t. i., īpašas dažu *Protozoa* bezdzimumvairošanās formas bāzes (35. lpp.).

Pēc A. Zahvatkina domām, pirmatnējiem daudzšūņiem nebija nekā kopīga ar Hekela *gastreju*, ne Mečņikova *fagocitellu*. *Metazoa* ontogēnētiskās stadijas — blastula un gastrula — rekapitulē nevis pieaugušus daudzšūņu senčus, bet tikai to brīvi peldošu kāpuru, kas noder vienīgi sugas izplatīšanai. Pirmatnējo *Metazoa* pieaugušās stadijas bijuši nekustīgi piestiprinājušies koloniāli organismi, kas ārēji līdzīgi mūsdienu sūklēm un hidropoliējiem. Tomēr grūti iedomāties, ka tik svarīgs progress solis evolūcijā kā pāreja no vienišūnības uz daudzšūnību, varētu notikt pasiviem, nekustīgiem dzīvniekiem.

Visas aplūkotas teorijas ir līdzīgas tajā ziņā, ka par *Metazoa* tālajiem senčiem pieņem vienišūņu kolonijas. Pastāv arī hipotēze, pēc kuras evolūcijas procesā vienišūņi-vieninieki veselā veidā pārvērtās daudzšūņu būtņēs. Šo ideju, ko pirmais izteica Jērings, mūsdienās īpaši propagandē pazīstamais dienvidslāņu zooloģis I. Hadži. Pēc viņa domām, daudzšūņi cēlušies no daudzkodolu skropstaiņiem, kuriem, kā zināms, ir visai komplikēta uzbūve. To citoplazma sastāv no diviem slāņiem — perifēriskās ekto-plazmas un centrālās endoplazmas, kurā notiek gremošanas process. Ekto-plazmā atrodas trihocistas, mionēmas un citi raksturīgi šūnas

organoīdi. Skropstaiņiem ir šūnas mute, rikle, kā arī pulsējošās vakuolas ar pievadkanāliem. Visas šīs dažādi diferencētās viensūņa organisma daļas — organoīdus — Hadži uzskata par homoloģiskiem daudzšūnu dzīvnieku orgāniem, kuri pilda līdzīgas funkcijas. Pēc viņa domām, *Metazoa* ķermeņa sega izveidojusies no ekto-plazmas, zarnu kanāls — no endo-plazmas, muskuļi — no mionēmām, izvadorgāni — no pulsējošām vakuolām un, beidzot, dzimumdziedzeri — no skropstaiņu mikronukleja. Iespējams pat, ka tēviņa un mātītes pārošanās akts daudzšūņiem attīstīties no divu skropstaiņu konjugācijas, bet *Metazoa* olas apaugļošanās — no konjugējošo ipatņu divu dzimumkodolu saplūšanas, un, beidzot, viss skropstaiņa ķermenis tiek pielīdzināts vesela daudzšūnu organisma ķermenim.

Pāreja no viensūņības uz daudzšūņu skropstaiņa ķermeni it kā būtu notikusi uzreiz, izveidojoties šūnu robežām ap atsevišķiem kodoliem un tiem pieguļošo citoplazmu. So varbūtējo procesu sauc par celularizāciju (no lat. *cellula* — šūna), bet pašu hipotēzi — par celularizācijas teoriju.

Šī koncepcija, kurai ir aizstāvji dažādu zemju biologu vidū, neiztur kritiku vispirms tāpēc, ka princips, kas likts tas pamatā, ir aplams, jo nesaskan ar šūnuzbūves teorijas pamatlatzīņām. Istenībā celularizācijas teorija atsevišķas šūnas daļas pielīdzina *Metazoa* audiem un orgāniem, t. i., daudzšūnu veidojumiem. Hadži celularizācijas teorijai nav nekāda atbalsta arī no zemāko daudzšūņu embrioloģijas.

Daudzšūņu klasifikācija. Mūsdienu zooloģijā skaidri jūtama nepieciešamība pēc augstāko sistemātisko kategoriju — tipu — klasifikācijas. Tipu klasifikācija atspoguļo to radniecīgās attiecības, t. i., balstās uz visbūtiskākām kopīgām uzbūves īpašībām, kas saistītas ar izcelšanās kopību.

No teiktā skaidrs, ka visi dzīvnieki dabiski sadalāmi viensūņu (*Protozoa*) un daudzšūņu (*Metazoa*) apakšvalstīs.

Visus daudzšūņus var iedalīt trīs lielos virsnodalījumos: *Phagocytellozoa*, *Parazoa* un *Eumetazoa*. Pie *Phagocytellozoa* pieder tikai viens tips — *Placozoa* ar vienas ģints — *Trichoplax* divām sugām (86. lpp.). Šiem ļoti interesantajiem, tikai pēdējos gados izpētītajiem organismiem, kurus agrāk uzskatīja par zarndobumaīņu kāpurim, ir ārkārtīgi primitīva organizācija, kas tuvína tos daudzšūņu hipotētiskajam sencim — Mečņikova fagocitellai.

Pie *Parazoa* no recentajiem dzīvniekiem pieder tikai viens tips — sūklī (*Spongia*). Sūkļus raksturo labi diferencētu audu un nervu sistēmas trūkums, kā arī labi izteiktās spējas vienam šūnu tipam pārvērsties citā. Šis pazīmes norāda uz *Parazoa* organizācijas lielo primitivismu. Tomēr pati būtiskākā atšķirība ir to digļlapu īpatnējais liktenis. Visiem *Eumetazoa* ektoderma veido ārējo slāni, un ontogēnēzes laikā no tās attīstās ķermeņa segas, nervu sistēma (parasti iegrīms dzīlāk ķermenī) un maņu orgāni, bet entoderma dod zarnu kanālu un ar to saistītos orgānus. Turpreti *Parazoa* ektoderma iegrīms ķermeņa iekšienē un pārveidojas par apkāļpētēliju, kas izklāj vicu kanālus un kameras. Entoderma līdz ar to izrādās ķermeņa virspusē un veido segslāni. Tādā kārtā *Parazoa* it kā ir uz āru apvērsti dzīvnieki.

Eumetazoa apvieno daudzšūņu pamatmasu ar daudziem tipiem. Tos raksturo diferencēti audi, īsta nervu sistēma, krasa atsevišķu īpatņu individualitāte. *Eumetazoa* iedalās divos nodalījumos — starajinos jeb divslāņainos (*Radiata*, s. *Diploblastica*) un bilaterājos jeb trejslāņainos (*Bilateria*, s. *Triploblastica*). Starajiem raksturīgas vairākas simetrijas plaknes un radiāls orgānu izkārtojums ap ķermeņa galveno asi (100. lpp.). To ontogēnēzē veidojas tikai divi skaidri izteikti slāņi — ektoderma un

entoderma, bet trešā digļlapa — mezoderma — atrodas aizmetņa stāvoklī. Pie stariņiem pieder divi tipi: zarndobumaiņi (*Coelenterata*) un ktenofori (*Ctenophora*). Bilaterāļiem ir viena simetrijas plakne, kuras abās pusēs pa pāriem izvietojas dažādi orgāni. Divpusējā simetrija var izjukt, un dzīvnieki kļūst asimetriski (gliemeži) vai radiālsimetriski (adatādaiņi). Tomēr visām šīm simetrijas izmaiņām ir sekundārs raksturs un kā filogēnēzē, tā ontogēnēzē tās attīstās uz sākotnējās divpusējās simetrijas bāzes.

Bez ektodermas un entodermas *Bilateria* vienmēr ir skaidri izteikta trešā digļlapa (mezoderma), no kuras ontogēnēzē attīstās ievērojama daļa iekšējo orgānu.

Tālākās *Bilateria* tipu klasifikācijas pamatā ir likts jēdziens par ķermeņa dobumu, kas daudziem trejslāņaiņiem uzrāda dažādas raksturīgas pazīmes. Par ķermeņa dobumu sauc telpu starp ķermeņa sienu (sastāv no ķermeņa segas un tai pieguļošas muskulatūras) un zarnu kanālu. Zemākajiem *Bilateria* (plakantārpiem, nemertintārpiem) ķermeņa dobuma nav, jo šo telpu aizņem parenhīmas audi. Citiem bilaterāļiem dzīvniekiem ķermeņa dobums ir attīstīts un pildīts ar šķidrumu, kurš apskalo iekšējos orgānus un kuram ir svarīga fizioloģiska nozīme skābekļa un barības vielu pārvietošanā pa ķermeni, kā arī vielmaiņas galaproduktu izvadīšanā. Bez tam ķermeņa dobuma šķidrums pilda balsta funkciju. Pirmdobumtārpiem (*Nemathelminthes*), kā arī kāšgalvjtārpiem (*Acanthocephala*) ir primārais ķermeņa dobums. Tam nav savu epiteliālu sienu.

Visiem augstākajiem *Bilateria* (piemēram, *Annelida* tipam) ir sekundārais ķermeņa dobums jeb celoms. Morfoloģiski celoms atšķiras no primārā ķermeņa dobuma ar to, ka tam ir savas epiteliālās sienas, kuras ontogēnēzē vienmēr veidojas no trešās digļlapas — mezodermas. Celoma sienas sastāv no vienslāņa epitēlija, kuru sauc par celomisko jeb peritoneālo epitēliju. Šis epitēlijs izklāj ādas-muskuļu maisa iekšpusi, piekļaujas zarnu kanālam un visiem iekšējiem orgāniem. No tā veidojas īpaši kanāli (celomodukti), kuri savieno celomu ar ārvidi. Līdz ar to celoms ir ne tikai vienkārši telpa starp iekšējiem orgāniem, bet pilnīgi noformēts orgāns. Celomā parasti notiek dzimumšūnu augšana un nobriešana. Celomiskajam šķidrumam nereti ir liela nozīme elpošanā un izvadprocesos. Beidzot, ļoti svarīga nozīme celomam ir kā ķermeņa balstam. Saraujoties ķermeņa sienu muskulatūrai, spiedienu pāriet uz celomisko šķidrumu, kas sakarā ar savu nesaspiežamību padara ķermeni elastīgu, t. i., funkcionē kā hidroskelets.

Pēc tā, vai celoms ir vai nav, *Bilateria* dalās divos apakšnodalījumos: necelomiskie dzīvnieki (*Acoelomata* jeb *Scolecida*) un celomiskie dzīvnieki (*Coelomata*). Pie pirmā apakšnodalījuma pieder plakantārpi (*Plathelminthes*), pirmdobumtārpi jeb veltņtārpi (*Nemathelminthes*), kāšgalvjtārpi (*Acanthocephala*) un nemertintārpi (*Nemertini*), pie otra — visi pārējie bilaterālie dzīvnieki. *Coelomata* savukārt dalās divās lielās grupās — pirmmutniekos (*Protostomia*) un otrmutniekos (*Deuterostomia*), kuri atšķiras galvenokārt pēc embrionālās attīstības īpatnībām.

Pirmmutniekiem digļa (gastrulas) pirmatnējā mute (blastopora) izveidojas par pieauguša dzīvnieka muti vai arī definitīvā mute attīstās pirmatnējās mutes vietā. Mezoderma veidojas tikai teloblastiski, t. i., no speciālu digļa šūnu pāra (sk. posmtārpu attīstību 236. lpp.). Pie pirmmutniekiem pieder posmtārpi (*Annelida*), gliemji (*Mollusca*), posmkāji (*Arthropoda*) un onihofoori (*Onychophora*).

Taču pastāv vēl cits uzskats, sakarā ar kuru pie *Protostomia* bez piemētajām grupām pieder visi zemākie bilaterālie dzīvnieki (*Acoelomata*). Tas izskaidrojams ar to, ka Grobens (1908), kurš pirmais nopamatoja

celomisko dzīvnieku sadalījumu pirmmutniekos un otrmutniekos, uzskatīja zemākos tārpus par celomu zaudējušiem otrmutnieku pēcnācējiem. Uz šī pamata viņš tos pieskaitīja pie pirmmutniekiem. Kopš tā laika zemākos *Bilateria* ļoti bieži iekļāva *Protostomia* grupā. Taču mēs nevaram piekrist domai, ka *Acoelomata* senči bija celomiski dzīvnieki. Zemākos *Bilateria* var pieskaitīt pie pirmmutniekiem tikai tad, ja atzīst abu evolūcijas zaru (*Protostomia* un *Deuterostomia*) neatkarīgu izcelsmi tieši no zarndobumaiņu līmeņa senčiem, bet tas tomēr nav pietiekami nopamatots.

Deuterostomia ir celomiski dzīvnieki, kuriem blastoporas vietā veidojas pieauguša dzīvnieka ānuss, definitīvā mute veidojas vēlāk neatkarīgi no kāpura pirmatnējās mutes, mezoderma attīstās no zarnas sienu sānu izaugumiem, t. i., enteroceliski. Pie otrmutniekiem pieder adatādainu (*Echinodermata*), pushordaiņu (*Hemichordata*) un hordaiņu (*Chordata*) tipi. Augstākajām pirmmutnieku (posmkājiem) un otrmutnieku (mugurkaulniekiem) grupām minētās embrionālās attīstības īpatnības var sekundāri izmainīties.

Pirmmutnieki un otrmutnieki aptver vairumu celomisko dzīvnieku. Tomēr eksistē daži tipi, kuru organizācija un embrionālā attīstība pilnībā neiekļaujas šo divu lielo grupu ietvaros — tie ir saržokļaiņi (*Chaetognatha*), vainagtaustekļaiņi (*Tentaculata*) un pogonofori (*Pogonophora*). Šo tipu evolūcija droši vien notikusi neatkarīgi no pirmmutniekiem un otrmutniekiem.

VIRSNODALĪJUMS. FAGOCITELLOZOJI (PHAGOCYTELLOZOA)

Visprimitīvākie daudzšūnu dzīvnieki, kas saglabājuši pirmatnējo *Metazoa* galvenās uzbūves īpatnības. Virsnodalījumā ietilpst viens tips.

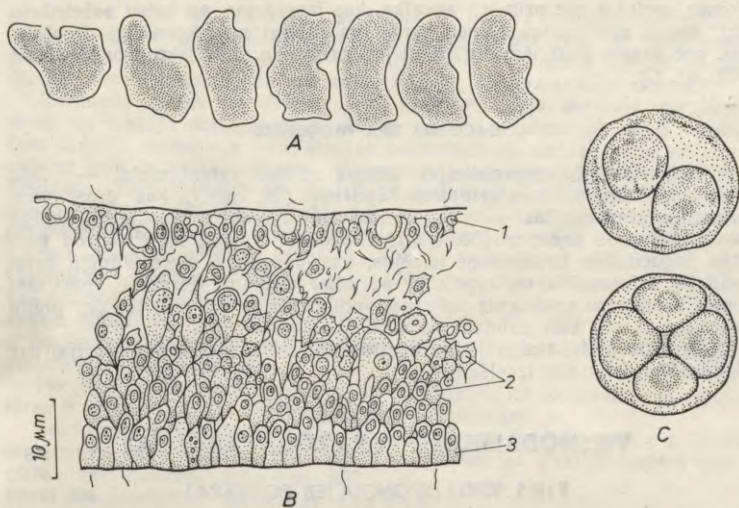
TIPS. PLAKOZOJI (PLACOZOA)

Placozoa ķermenis sastāv no ārēja epitēlijveidīga vicainu šūnu slāņa un iekšējas amēbveidīgu šūnu masas — parenhīmas.

Pagaidām zināmi tikai divi šī tipa pārstāvji: *Trichoplax adhaerens* un *Trichoplax reptans*, kas abi aprakstīti jau pagājušā gadsimta beigās, bet vēl nesen kļūdaini uzskatīti par aberantiem zarndobumaiņu kāpuriem. Tikai 1971. gadā izdevās novērot trihoplaksu dzimumvairošanos un pierādīt, ka tas ir normāls, pieaudzis organisms.

Trihoplaksi ir jūrās dzīvojošas, pa aļģu virsmu rāpojošas būtnes. To ķermenis atgādina ļoti plānu pelēcīgu plāksnīti, ne lielāku par 4 mm diametrā. Dzīvnieks lēnām slid ar savu apakšējo, substrātam pieguļošo virsmu un pie tam maina apveidu. Viegli mainās arī kustības virziens. Ķermeņim nav pastāvīga priekšgala un pakālgala, kā arī noteiktas simetrijas. Rāpojošs trihoplaks atgādina gigantisku amēbu (73. att. A).

Uzbūve un fizioloģija. Apakšējais, substrātam pieguļošais šūnu slānis, ko nosacīti sauc par ventrālo, sastāv no augstām vienvicainām šūnām (73. att. B). Augšējam jeb dorsālajam šūnu slānim ir iegrimušā epitēlija pazīmes (133. lpp.). Katra šūna sastāv no citoplazmatiskas plātnītes ķermeņa virspusē, vienas vicas un parenhīmā iegrimuša šūnas ķermeņa ar kodolu. Dažas no šīm šūnām satur samērā lielu tauku (lipīdu) vakuolu. Raksturīgi, ka ķermeņi aptverošais šūnu slānis ne ar ko nav atdalīts no parenhīmas (nav pamata jeb bazālās membrānas).



73. att. Trihoplaksu uzbūve:

A — *Trichoplax adhaerens*, viena īpatņa ķermeņa formas izmaiņas, zīmētas pēc katrām 10 min. (pēc Sulces). B — *Trichoplax sp.* šķērsriezums (pēc Ivanova). C — *Trichoplax adhaerens* olas drostalošanās (pēc Grella); 1 — dorsālais epitēlijs, 2 — iekšējā slāņa mezenhīmas šūnas, 3 — ventrālais epitēlijs (pēc Grella).

Visu dzīvnieka iekšējo telpu aizņem ļoti daudzveidīgu amēbveida šūnu (amebocītu) masa. Šīs šūnas spēj pārvietoties ar pseidopodijām. Daudzas ventrālā epitēlija šūnas acīmredzot zaudē vicu, iegrimst ķermenī un pārvēršas par amēbveida elementiem. Tas pats, kaut arī retāk, notiek ar dažām dorsālā epitēlija šūnām.

Starp parenhīmas šūnu elementiem īpaši izceļas lielas vārpstveida šūnas, kuras sniedzas no ķermeņa ventrālās puses uz dorsālo un pilda saraušanās funkciju.

Trihoplaks spēj savu ķermenī pārklāt pāri barības daļiņām (piemēram, viciņiem *Cryptomonas*), izlaist pāri tām ventrālā epitēlija izdalītu gremošanas sekrētu un pēc tam ar savu virsmu uzsūkt šos ārēji sagremotos produktus. Turklāt dažos parenhīmas amebocītos esošās gremošanas vakuolas rāda, ka gremošana notiek arī fagocītāri.

Ameboidālo kustību mehānisms trihoplaksam, kuram nav nekādu muskuļu elementu, paliek nīkla. Var tikai pieņemt, ka parenhīmas vārpstveida šūnas ar to mitohondriālajiem kompleksiem spēj sarauties un ka tam ir tiešs sakars ar dzīvnieka kustībām. Tomēr diez vai tikai ar to vien var izskaidrot visas ķermeņa formas izmaiņas.

Vairošanās un attīstība. Vēl pagājušā gadsimtā izdevās novērot *Trichoplax* bezdzimumvairošanos — dalīšanos divās daļās. Nesen aprakstīta arī pumpurošanās. Tā notiek ķermeņa dorsālajā pusē, no kuras atdalās sīki klaidoniši, kas spēj ar vicu palīdzību strauji peldēt un noder sugas izplatīšanai.

Dzimumvairošanās gadījumos parenhīmā parādās gonocīti, kas sākmā saistīti ar ventrālās puses viciņajām šūnām, bet pēc tam pārveidojas par olām, kuras bagātas ar dzeltenumu. Spermijs netika konstatēti.

Tomēr, spriežot pēc primārā apvalka, kas izveidojas ap katru nobriedušu olu, notiek apaugļošanās, pēc kuras ola pilnīgi un vienmērīgi drostalojas, pēc dažām pazīmēm atgādinot ļoti primitīvu spirālisko drostalošanos (73. att. C).

PLACOZOA TIPA FILOĢENĒZE

Trichoplax pēc organizācijas līmeņa atbilst parenhimulai — sūkļu un zarndobumaiņu raksturīgajam kāpuram (96. lpp.), kas droši vien rekapitulē fagocitellas — visu daudzšūnu dzīvnieku iespējamā kopīgā senča galvenās pazīmes (83. lpp.). Tāpēc var domāt, ka *Placozoa* pārstāv fagocitellas tuvākos pēcnācējus, kas pārgājuši no sākotnējā brīvi peldošā dzīvesveida uz rāpošanu pa aļģu virsmu. Ķermenis pie tam zaudēja primāro priekšgala-pakaļgala polaritāti un pārveidojās par plānu plātnīti.

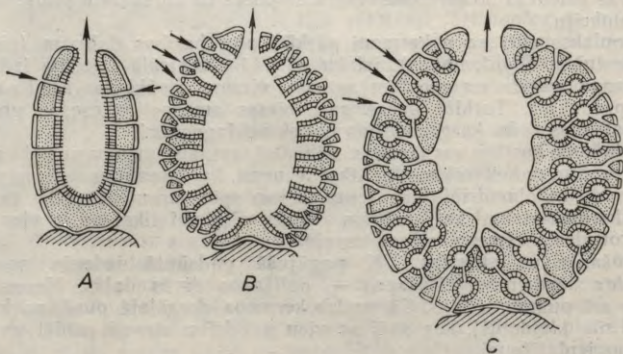
Placozoa atklāšana ir jauns apstiprinājums I. Mečņikova teorijai par daudzšūnu dzīvnieku izcelšanos.

VIRSNODALĪJUMS. PARAZOJI (PARAZOA)

TIPS. SŪKĻI (SPONGIA JEB PORIFERA)

Sūkļi ir ūdenī, galvenokārt jūrās mītoši daudzšūnu dzīvnieki, kas nekustīgi piestiprinājušies pie ūdenstilpes dibena un zemūdens priekšmetiem. Simetrijas tiem nav vai ir neskaidra radiālā simetrija. Kaut arī ķermenis sastāv no dažādām šūnām, kuras pilda daudzas funkcijas, un starpšūnu vielas, orgānu un audu tomēr nav. Iekšējie orgāni izklāti ar hoanocītiem — īpašām vicainām apkakļepitēlija šūnām. Arī nervu sistēmas nav. Milzum daudz poru un no tām atejoši kanāli caurauž ķermeni un savienojas ar hoanocītu izklātajiem dobumiem. Caur sūkļu ķermeni plūst nepārtraukta ūdens straume. Gandrīz visiem ir complicēts minerāls (CaCO_3 , SiO_2) vai organisks skelets.

Tagadējā faunā skaitās apmēram 5000 sūkļu sugu.



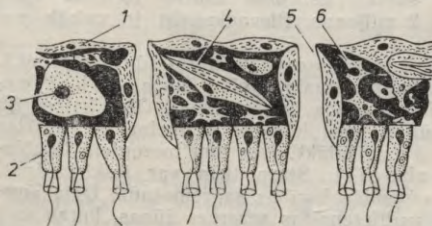
74. att. Dažādi sūkļu un to kanālu sistēmas uzbūves tipi (pēc Heses):
A — askons, B — sikons, C — leikons. Bultas norāda ūdens straumes tecēšanas virzienu sūkļa ķermenī.

Uzbūve. Pēc formas sūkļa ķermenis ir līdzīgs maisam vai dziļam kausam, kas ar pamatni piestiprināts pie substrāta, bet ar izvadporu (*osculum*) paveršs uz augšu (74. att.). Bez tam sūkļa sienas ir ļoti smalkas ievadporas, kuras ved sūkļa iekšējā, paragastrālajā dobumā.

Ķermenis sastāv no diviem šūnu slāņiem: ārējā dermālā (ektodermas) un iekšējo dobumu izklājošā gastrālā (entodermas) slāņa. Starp tiem izdalās mezogleja — īpatnējas bezstruktūras vielas slānis ar atsevišķām tajā izkaisītām šūnām. Vairumā sūkļu mezogleja ir stipri uzbiezināta. Tajā veidojas arī skelets. Sūkļa ārējam šūnu slānim ir plakana epitēlija veids. Cauri sūkļa ķermeņa sienai iznākušie vissmalkākie poru kanāli atveras uz āru, caururbjot atsevišķas ārējā slāņa šūnas — porocītus. Gastrālais slānis sastāv no īpatnējām, cilindriskām apkakļepitēlija šūnām — hoanocītiem (75. att.). No šo šūnu brīvā gala, kas iesniedz paragastrālajā dobumā, atiet gara vica, kuras pamatni apņem citoplazmatiska apakle. Tāda šūnas uzbūve visā *Metazoa* grupā ir novērojama gandrīz vienīgi sūkļiem, bet no *Protozoa* tikai *Choanoflagellata* jeb apkakļvicaiņiem.

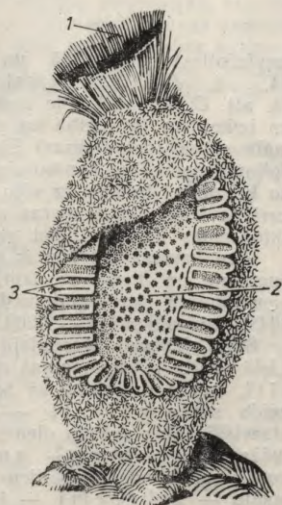
Hoanocītu elektronmikroskopija ir parādījusi, ka to smalkākās struktūras ir pilnīgi līdzīgas *Choanoflagellata* struktūrām.

Sūkļu visvienkāršāko uzbūves formu sauc par askona tipu. Taču sugu vairumam šī stadija ir pārejoša un raksturīga tikai jaunajiem īpatņiem. Individuālās attīstības laikā, uzbūvei complicējoties, izveidojas sikona tipa forma (74. att. B; 76. att.) vai, ja šis process turpinās, — leikona¹ tipa forma (74. att. C). Šie jēdzieni apzīmē dažādu sūkļu grupu organizācijas dažādo sarežģītības pakāpi un neatbilst sistemātiskam iedalījumam. Uzbūves complicēšanās galvenokārt notiek, mezoglejai stipri uzbiezinoties un visai entodermāi, kas sastāv no hoanocītiem un askona tipa sūkļiem izklāj paragastrālo dobumu (74. att. A), pārvietojoties (it kā



75. att. Schematisks griezumš caur askona tipa sūkļa ķermeņa sienu (pēc Stempela).

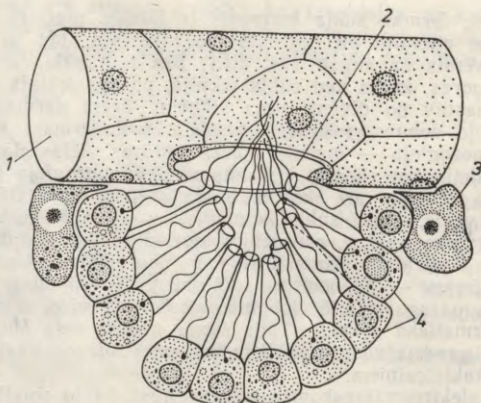
Augšā — ķermeņa ārējā siena, apakšā — paragastrālais dobums, 1 — šūnas, kas izklāj ķermeņa ārējo sienu un poru kanālus, 2 — apkakļepitēlija šūnas ar vicām, 3 — oļšūna mezoglejā, 4 — skleroblasts ar topošu spikulu, 5 — ievadpore, 6 — zvaigzņveida šūnas mezoglejā.



76. att. Sūkļis *Sycon raphanus* ar atvērtu paragastrālo dobumu (pēc Plurtsellera):

1 — izvadpore, 2 — paragastrālais dobums, 3 — kanāli.

¹ *Ascon, Sycon, Leucos* — sūkļu ģintis, kuru pieaugušām formām ir aprakstītā uzbūve.



77. att. Saldūdens sūkļu *Ephydatia* vicu kamera (pēc Kestnera):

1 — aizvadkanāls, izklāts ar plakanām šūnām, 2 — atvere, kas savieno vicu kameru ar aizvadkanālu, 3 — arheocīti, 4 — apkakļepitēlija šūnas ar vicām (hoanocīti).

iespiežoties) mezoglejā un veidojot tajā vicu kabatas (sikoniem, 74. att. B) vai ieapaļas nelielas vicu kameras (leikoniem, 74. att. C; 77. att.). Pie tam izrādās, ka paragastrālo dobumu sikoniem un leikoniem (atšķirībā no askoniem) no iekšpuses izklāj plakanas dermālā slāņa (ektodermas) šūnas. Sakaru starp ārvidi un paragastrālo dobumu nodrošina kanālu sistēma. Tā sastāv no pievadkanāliem, kuri iet no ķermeņa virsmas uz vicu kamerām (77. att.), un no aizvadkanāliem, kuri savieno vicu kameras ar paragastrālo dobumu. Šie kanāli ir dziļi ektodermas ieliekumi, bet visa entoderma ir koncentrēta vicu kamerās.

Vicu kameru sūkļiem ir daudz. Piemēram, samērā nelielajam (7 cm augstam un 1 cm resnam) sūklim *Leuconia aspera* (leikona tips) vicu kameru skaits pārsniedz 2 miljonus. Pievadkanālu ir vairāk par 80 000, aizvadkanālu — 5200.

Sūņu elementi. Mezoglejā ir izkaisītas daudzveidīgas šūnas (75. att.). Lielā skaitā te sastopamas nekustīgas zvaigzņveida šūnas — kolleocīti, kuras funkcionē kā saistaudu tipa balstelementi. Otru kategoriju veido skleroblasti — šūnas, kuru iekšienē aizmetas un attīstās atsevišķi sūkļa skeleta elementi (sk. tālāk). Bez tam mezoglejā izveidojušās kustīgas šūnas — amebocīti. Starp tiem var izšķirt šūnas, kurās notiek no hoanocītiem saņemtās barības sagremošana. Daļa amebocītu — arheocīti — ir nediferencētas rezerves šūnas, kuras spēj pārvērsties visos minētajos šūnu tipos, kā arī dzimumšūnās. Nesen pētījums noskaidrots, ka minētie šūnu elementi spēj pārvērsties cits citā, kas nav vērojams pārējās daudzšūnu dzīvnieku grupās, un parāda, ka sūkļiem nav īstu diferencētu audu. Tā entodermas hoanocīti var zaudēt vicu un pārvietoties mezoglejā, kļūstot par amebocītiem. Savukārt amebocīti pārvēršas par hoanocītiem. Arī segšūnas (ektodermālās) spēj iegrīmt mezoglejā un kļūt par amebocītiem utt. Tas viss norāda uz sūkļu lielo primitīvismu. Taču jautājums par savstarpēju vienu šūnu tipu pārvēršanos citos tipos sūkļiem vēl nepietiekami izpētīts. Iespējams, ka dažādas sūkļu siste-

mātiskās grupas šajā ziņā nav identiskas. Īpaši plašas potences acīmredzot ir kaļksūkļu šūnu elementiem. Dažās *Spongia* grupās (vislabāk tas izteikts stīksūkļu — *Hyalospongia* klasei) gandrīz visi šūnu elementi sekundāri saplūst un izveidojas sincitijs.

Parasti pieņem, ka sūkļiem nervu sistēmas nav. Pēdējā laikā šis apgalvojums tiek apšaubīts. Daži zoologi mezoglejā aprakstījuši zvaigžņveida šūnas, kas savienojas savstarpēji ar izaugumiem un dod izaugumus arī uz ektodermu un vicu kamerām. Šīs šūnas tiek uzskatītas par nervu elementiem, kas spēj pārraidīt kairinājumu (78. att.). Tomēr fizioloģiski to nervu funkcija nekādā veidā nav pierādīta un droši vien šīs tā sauktās nervu šūnas ir tikai viena no saistaudiem līdzīgo balstšūnu (kollencītu) formām.

Fizioloģija. Ja ūdenim, kurā atrodas dzīvs sūklis, pievieno smalki sabelztu tušu, tad redzams, ka tušas graudiņi ar ūdens straumi cauri ievadporām iekļūst sūkļa ķermenī, plūst pa kanāliem, nonāk paragastrālajā dobumā un caur oskulu tiek izvadīti ārā. Mēģinājums parāda ūdens un tajā esošo sīko barības daļiņu ceļu, kas tiek veikts cauri sūkļa ķermenim. Ūdens plūsmu kanālos izraisa hoanocītu darbība vicu kamerās: šūnu vicas sit vienmēr uz vienu pusi — virzienā uz paragastrālo dobumu.

Cauri sūkļa ķermenim filtrējas liels ūdens daudzums. Tā 7 cm augsts *Leuconia* ģints kaļksūklis diennakti cauri ķermenim izlaiž 22 l ūdens. Pie tam ūdens kustība kanālu sistēmas beigu galos ir ievērojami spēcīga. Pa *Leuconia* oskulu ūdens tiek izmests 25—50 cm attālumā. No garām plūstošā ūdens hoanocīti izķer sīkas barības daļiņas (baktērijas, viensūņņus utt.) un norij tās. Hoanocītu līdzdalība barības sagremošanas procesā var būt dažāda. Vairumam kaļksūkļu tie ne tikai noķer barības daļiņas, bet izveido gremošanas vakuolas (kā viensūņņi), un tajās notiek iekššūnu gremošana. Pie tam tikai daļa no ieslēgtās barības tiek nodota tālāk mezoglejas amebocītiem. Citiem (stīksūkļiem) hoanocīti vienīgi satver barību, to nesagremo un tūlīt pat nodod amebocītiem. Beidzot, dažām sugām hoanocīti saglabājuši tikai hidrokinētisko funkciju (ar vicu sitieniem izraisa ūdens kustību), bet barības daļiņas satver amebocīti tieši no kanāliem. Barības sagremošanas funkcijas zaudēšana hoanocītiem ir sekundāra parādība.

Sūkļi ir nekustīgi un gandrīz nav spējīgi mainīt ķermeņa formu. Tikai virsmas ievadporas, porocītu citoplazmai saraujoties (89. lpp.), var lēni aizvērties. Ļoti lēni sarauties spēj dažu sūkļu ķermeņa oskulārā daļa. Tas notiek, kontrahējoties miocītiem — īpašām garām šūnām.

Kairināmība sūkļiem gandrīz ne ar ko nav novērojama: var iedarboties uz sūkli ar dažādiem kairinātājiem (mehāniskiem, termiskiem utt.) — nekāds ārējs efekts neparādās; tas liecina, ka sūkļiem nav nervu sistēmas.

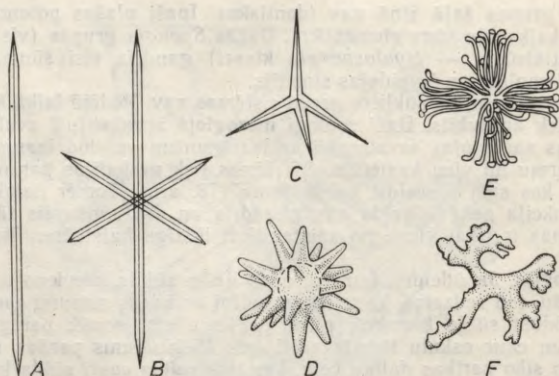
Skelets. Tikai dažiem sūkļiem ķermenis ir pavisam mīksts. Vairumam sūkļu ir ciets skelets, kas kalpo par ķermeņa un kanālu sistēmas balstu.

Skelets sastāv vai nu no minerālvielām: kalcija karbonāta vai silīcija dioksīda, vai no



78. att. Sūkļa *Sycon raphanus* «nervu elementis» (pēc Grases un Tuzes):

A — «nervu šūna», kas ar izaugumu starpniecību saista kanāla sienu un hoanocītus, B — tāda pati saistība starp segšūnu un hoanocītiem; 1 — kanāla griezumš, 2 — «nervu šūna», 3 — hoanocīti, 4 — segšūna.



79. att. Dažādas sūkļu adatu formas (pēc Dogela):

A — vienas adata, B — trīsas adata, C — četras adata, D — daudzsu adata, E — stiklsūkļu salikta trīsas adata jeb florikoma, F — neregulāra adata.

organiskas vielas spongīna, kas pēc savām īpašībām atgādina ragvielu, vai tajā apvienojas silīcija dioksīds un spongīns. Skelets vienmēr atrodas mezoglejā.

Minerālskelets sastāv no mikroskopiskiem ķermenīšiem, adatām (spīkulām), kuras veidojas īpašās skeletveidotājšūnās jeb skleroblastos (75. att.). Skleroblasta citoplazmā parādās mazs graudiņš, kas palielinās, aug un veido pareizas formas skeleta adatu. Augšanas laikā adatu apņem skleroblasta citoplazma. Adata aug, uz virsmas izgulsnējoties jauniem minerālvielas slāņiem. Kad adata sasniegusi paredzētos izmērus, tās augšana pārtraucas, skleroblasts atmirst, un adata paliek brīvi gulot mezoglejā.

Adatām parasti ir pareiza gareniska ģeometriskā forma. Tās ir daudzveidīgas, tomēr var būt sagrupētas četros pamattipos: vienas adatas ir taisnas vai izliektas nūjiņas veidā, trīsas adatas — trīs zem taisna leņķa saplūdušu staru veidā, četras adatas saskaras centrālā, ka starp diviem blakus esošiem stariem veidojas 120° leņķis, daudzsu adatas ir lodīšu vai mazu zvaigzņiņu veidā (79. att.).

Katram adatu tipam ir daudz variantu, bet katrai sūkļu sugai parasti ir trīs vai pat vairākas adatu formas.

Visvienkāršākajos gadījumos adatas gul brīvi, nesaistoties cita ar citu, citiem sūkļiem tās ar galiem saskaras, veidojot smalku režģveida skeletu; adatas ar minerālu vai organisku cementu var saslēgties cita ar citu un veidot blīvu skeletu (80., 81. att.).

Interesanti, ka dažu formu adatām asu novietojums precīzi atbilst optisko asu stāvokli kristālos. Tā trīsas adatas šajā ziņā līdzīgas pareizās jeb kubiskās sistēmas kristāliem, četras adatas atbilst heksagonālās sistēmas kristāliem. Šāda atbilstība nereti tiek uzskatīta par līdzības izpausmi starp kristālu augšanu un formēšanos nedzīvajā dabā un skeleta adatu veidošanos. Pēdējo procesu Hekels nosauca par biokristalizāciju. Taču nepieciešams pasvītrot atšķirību, kāda ir starp šiem procesiem. Trīsas un četras adatu atsevišķos starus veido dažādi skleroblasti, un tikai vēlāk tie saplūst kopā, dodot sākumu vienai saliktai

adatai. Kristāli šķīdumā faktiski veidojas, uz augošā kristāla vienkārši izgulsnējoties jauniem vielas slāņiem. Tādā kārtā biokristalizācija krasi atšķiras no istās kristalizācijas ar organisma regulējošo ietekmi.

Ragvielas jeb spongina skelets sastāv no stipri sazarota dzeltena ragvielas šķiedru tikla mezoglejā. Spongina ķīmiskais sastāvs ir tuvs zīda ķīmiskajam sastāvam, pie tam ar dažkārt diezgan ievērojamu (līdz 14%) joda saturu. Tas veidojas nedaudz citādāk nekā minerālskelets. Augošās skeleta šķiedras apņem blīvs skeletveidotājšūnu apvalks, un tādējādi šķiedras rodas nevis šūnās (kā adatas), bet starp tām (82. att.). Elektronmikroskopiskie pētījumi ir pierādījuši, ka spongina pavedieni sastāv no ārkārtīgi smalkām mikroskopiskām fibrillām, kurām ir šķērsenisks svitrojums (kā kolagēnajām šķiedrām augstāko dzīvnieku saistaudos).

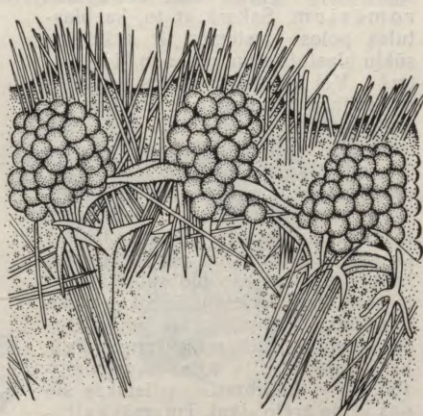
Beidzot, ir arī sūkļi pilnīgi bez skeleta. Bezskeleta sūkļi ir ļoti sīki. Tas liecina, ka skeletam ir balsta nozīme un bez tā sūkļi nevar izaugt lieli.

Vairošanās un attīstība. Sūkļi vairojas bezdzimumiski un dzimumiski. Bezdzimumvairošanās procesam ir pumpurošanās raksturs. Uz sūkļa virsmas parādās paugurs, kurā turpinās visi ķermeņa slāņi un paragastrālais dobums. Paugurs pakāpeniski aug, un tā galā pārraujas jauns oskuls.

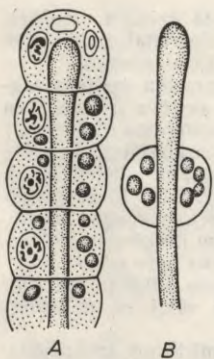
Pumpurs pilnīgi nodalās samērā reti, parasti meitpatņi saglabā saistību ar māti — rodas kolonija (83. att.). Robežas starp atsevišķiem īpatņiem var izlīdzināties un visa kolonija var saplūst kopējā masā. Sādās kolonijās par saplūdušo īpatņu skaitu var spriest pēc oskulu skaita.



80. att. Stiklsūkļis *Euplectella* (pēc Sulces):
1 — oskuli, 2 — bazālās adatas, kuras iegremdētas substrātā.



81. att. Cetrasu sūkļa skeleta uzbūve (pēc Sulces).
Griezums caur ķermeņa ārējo slāni; redzamas radiāli novietotas lielās adatas un lodveida mazās adatas, kuras iņem perifērisku stāvokli.



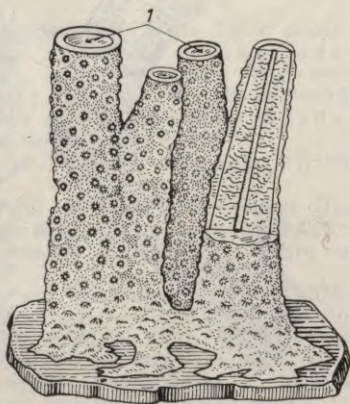
82. att. Spongina skeleta attīstība:

A — spongioblastu šūnas, kuras veido spongina skeleta šķiedras, B — skeleta šķiedra, kas atbrīvojas no šūnu elementiem (pēc Grases un Tuzes).

apaugļo tās. Olas attīstības sākuma stadijas rit mātes organismā. Daļai kaļksūkļu attīstība ir šāda. Vairumam olšūna drostalojas pilnīgi un sākumā vienmērīgi, pakāpeniski dodot sākumu 8 blastomēriem, kuri vainadzīņa veidā guļ vienā plaknē. Vēlāk diglis ar ekvatoriālu rievu sadalās 8 sikās augšējās un 8 lielākās apakšējās šūnās. Tālākajā attīstībā sīkie blastomēri daļās straujāk nekā lielie. Rodas tukša vienslāņa lode — blastula, kuras augšējā puse sastāv no sīkām cilindriskām vicinām šūnām, mikromēriem, bet apakšējā — no lieliem graudainiem makromēriem. Sakarā ar to, ka blastulas polos blastomēri ir atšķirīgi, sūkļu blastulu sauc par amfiblastulu. Vēl atrodoties mātes ķermenī, ar amfiblastulu notiek savdabīgas izmaiņas. Tās lielšūnainā puse sāk ieliekties sīkšūnainajā, bet process drīz apstājas, lielās šūnas izliecas atpakaļ un kāpurs atgriežas amfiblastulas stāvoklī (85. att.). Tad amfiblastula pa kanālu sistēmu izkļūst no sūkļa ķermeņa un pēc kāda laika kāpurs piestiprinās pie substrāta ar to polu, kurā izvietojušās sīkās vicinās šūnas. Vienlaicīgi šīs šūnas ieliecas blastulā, izklāj no iekšpuses digli, kurš šajā stadijā kļūst divslāņains (85. att.). Amfiblastulas lielākās šūnas veido ārējo slāni. Turpmākā attīstībā iekšējais vicaino šūnu slānis veido sūkļa vicu kameru šūnas, bet ārējās šūnas — dermālo slāni, mezogleju un visus tās šūnu elementus.

Ipašs iekšējās pumpurošanās veids ir saldūdens sūkļiem. Vasarā tie vairojas ar parasto pumpurošanos un dzimumiski. Bet pret rudenī saldūdens sūkļu mezoglejā vērojami lodveidīgi amēbveida šūnu sakopojumi — gemmulas (84. att.). Gemmula jeb iekšējais pumpurs ir ar ragvielas apvalku apņemta daudzšūnu masa. Apvalks sastāv no diviem slāņiem, starp kuriem ir gaisa slānis ar smalkām gemmulas virsmas perpendikulārām silīcija dioksīda adatām. Ziemā saldūdens sūkļu ķermenis atmirst un sadalās, bet gemmulas nogrimst ūdenstilpes dibenā un, apvalka aizsargātas, saglabājas līdz nākamā gada pavasarim. Tad gemmulas iekšienē esošā šūnu masa izkļūst ārā, piestiprinās pie ūdenstilpes dibena un attīstās par jaunu sūkli.

Daļa sugu (starp tām visi kaļksūkļi) ir hermifrodītiskas, daļa sugu — šķirtdzimumiskas. To dzimumšūnas veidojas no amēbveida šūnām (arheocītiem), kuras lodā pa mezogleju. Dzimumšūnas lokalizējas mezoglejā zem vicu kameru entodermas šūnām. Spermatozoīdi ieceļo kanālu sistēmas dobumā, caur oskulu tiek izvadīti ārā, iekļūst citos sūkļu īpatņos, kuros ir nobriedušas olšūnas, un



83. att. Sponginsūkļu *Aplysina aerophola* kolonija ar četriem oskuliem (1) (pēc Pfurtsenglera).

Vairumam citu dzīvnieku, kuriem embrionālajā attīstībā ir blastula ar dažāda lieluma šūnām (analoģiska sūkļu amfiblastulai), no lielākajām — vegetatīvā pola šūnām parasti attīstās entoderma, no sikākajām animālā pola šūnām — ektoderma. Sūkļiem šī attīstība ir pretēja. Bez tam sūkļiem blastulas poli ieliecas divreiz.

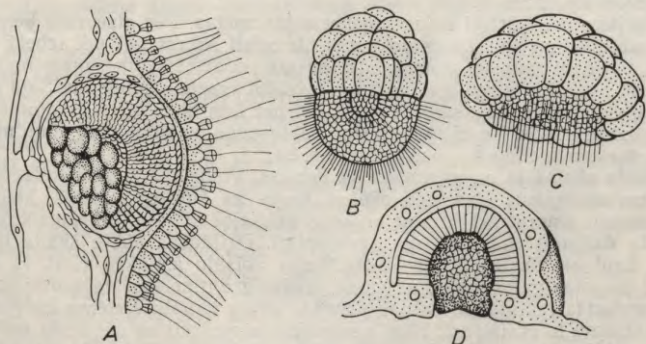
Sūkļu attīstība būtiski svarīgi ir noteikt gastrulācijas momentu. Vieni zinātnieki nepiešķir nozīmi parejošajam amfiblastulas ieliekšanās procesam un tajā radušos stadiju nosauc par neisto gastrulu (pseudogastrulu), bet par isto gastrulāciju uzskata otru ieliekšanos. Citiem ir pretējs viedoklis un par isto gastrulāciju viņi atzīst pirmo ieliekšanos. Sūkļu embrionālās attīstības īpatnības dod pamatu zinātniekiem uzskatīt, ka primārā ektoderma (sīkās vicainās šūnas) sūkļiem veidojas entodermas vietā un otrādi. Pēc viņu domām, sūkļiem notiek digllapu apvēršanās. Pamatojoties uz to, zoologi sūkļiem devuši nosaukumu — apvērstie dzīvnieki (*Enantiozoa*).

Bezkaļksūkļiem un dažiem kaļksūkļiem embrionālā attīstība ir citāda. Daudziem no tiem drostalošanās rezultātā izveidojas blastula, kuras sienas sastāv no puslidz vienādām vicainām šūnām. Vēlāk atveišķas



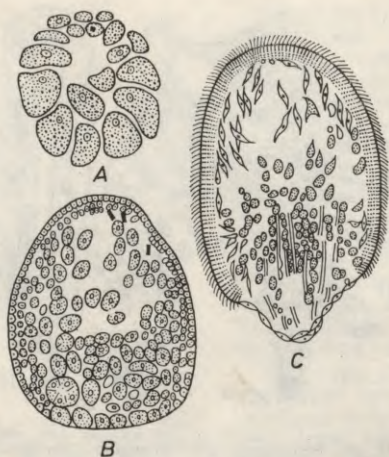
84. att. Saldūdens sūklis *Spongilla* (pēc Rezvoja):

A — sūkļa kopskats dabiskā lielumā, B — atveišķa gemmula (paleicīnāta).



85. att. Kaļksūkļa *Sycon raphanus* attīstība (pēc Sulces):

A — digllis (pseudogastrula) mātes ķermenī, lielās šūnas ieliekušās blastocēla iekšienē, B — brīvi peldoša amfiblastula, lielās šūnas no jauna izvirzījās uz āru, C — sīko vicaino šūnu ieliekšanās (gastrulācija), D — pietiprināšanās un kāpura metamorfozes sākums.



86. att. *Myxilla* attīstība, notiek pēc kramrag-sūkļu attīstības tipa (pēc Māsa):

A — olas drostalošanās, B — kāpura veidošanās, C — skeleta elementu (spikulū) aizmešanās parenhimulās iekšienē.

kciju. Kad kāpurs nosēstas uz substrāta, kinetoblasta kustību funkcija saglabājas, bet tiek pārnesta uz augošā sūkļa ķermeņa iekšieni un kļūst par ūdensplūsmas izraisītāju: ne vairs organisma virzītāju ūdeni, bet ūdens virzītāju organismā. Kinetoblastam iegrimstot, citi peldošā kāpura šūnu elementi pakāpeniski veido sūkļa ķermeņa ārējo slāni. Tādējādi diglāpu apvēršanās, izrādās, ir saistīta ar dzīvnieka dzīvesveida izmaiņām ontogēnēzes gaitā. Domājams, ka šīs stadijas rekapitulē atbilstošus filogēnēzes posmus.

Sūkļiem ir ārkārtīgi lielas reģenerācijas spējas. Pēc atsevišķu ķermeņa daļu atdalīšanas tās ataug no jauna. Ja sūkļi saberž vai pat izberž caur sietu, tad šādi radusies putriņa, kas sastāv no atsevišķām šūnām un šūnu grupām, izrādās, ir spējīga no jauna izveidot veselu organismu. Sajā laikā šūnas, aktīvi kustoties, salasās kopā, bet pēc tam no šūnu sakopojuma veidojas mazs sūkļis. Vesela organisma veidošanos no somatisku šūnu masas sauc par somatisko embriogēnēzi.

Sūkļu ekoloģija un saimnieciskā nozīme. Vislielākā sugu daudzveidība sūkļiem sastopama Pasaules okeāna tropu un subtropu joslās, kaut arī ne mazums sugu ir arktiskajos un subarktiskajos ūdeņos. Vairums sūkļu — nelielu dziļumu (līdz 500 m) apdzīvotāji. Dziļūdens sūkļu skaits ir neliels, kaut arī tie ir atrasti visdziļākajās abisāļu iepakās (līdz 11 km). Sūkļi apmetas galvenokārt uz akmeņainām gruntīm, kas izskaidrojams ar to barošanās īpatnībām. Dūņas piepilda sūkļu kanālu sistēmu un padara neiespējamu to eksistenci. Tikai nedaudzas sugas mīt uz dūņainas gultnes. Šiem sūkļiem parasti ir viena vai dažas milzīgas spikulas, kuras ieduras dūņās un paceļ sūkļus virs dūņām (piemēram, *Hyalostylus* un *Hyalonema* sugas; 87. att.). Paisyuma-bēguma (litorālajā) zonā dzīvojošiem sūkļiem, kuri pakļauti krasta bangu darbībai, ir uzaugumu, spilvenu, miziņu utt. forma. Vairumam dziļūdens sūkļu ir krama skelets — izturīgs, bet trausls,

blastulas sienas šūnas pārvietojas tās dobumā, kurš pakāpeniski piepildās ar irdeni izvieto tiem šūnu elementiem. Sajā stadijā kāpuru sauc par parenhimulu (86. att.).

Tālāk attīstībā parenhimula nosēstas uz gultnes, tās vicainās virsmas šūnas iegrimst iekšienē un dod sākumu apkakl-epitēlijam. Iekšējā slāņa šūnas turpreti pārvietojas uz virsmas un veido segšūnu slāni un sūkļu mezogleju. Tādējādi diglā šūnu slāņa apvēršanās notiek arī šajā attīstības tīpā.

Jautājumā par imesliem, kuri sūkļiem izraisa diglāpu apvēršanos, daudz kas vēl ir neskaidrs. Vienu no labāk nopamato tām hipotēzēm izteicis V. Beklemiševs, kurš šo procesu saista ar sūkļu dzīvesveidu kāpura un pieauguša stadijā. Vicainās šūnas (kinetoblasts) brīvi peldošai sūkļa blastulai pilda kustību (kinētisko) funkciju.



87. att. Dziļūdens sūkļi (pēc Koltuna):

A — *Hyalostylus dives*, B — *Hyalonema elegans*.



88. att. Ar urbējsūkļiem invadētas austeru čaulas (pēc Koltuna):

A — čaulas virsma ar daudzām atverēm, kuras izurbuši sūkļi, B — ejas un kanāli, kuras izveidojuši sūkļi čaulas iekšienē (čaulas virsējais slānis noņemts).

seklūdens sūkļiem — masīvs vai elastīgs (spongīnsūkļi). Filtrēdami caur ķermeni milzīgu ūdens daudzumu, sūkļi funkcionē kā spēcīgi biofiltri. Tādējādi tie sekmē ūdens attīstīšanu no mehāniska un organiska piesārņojuma.

Sūkļi bieži mīt kopdzīvē ar citiem organismiem, pie tam vienā gadījumā šai kopdzīvei ir vienkārša komensālisma (telpiskuma) raksturs, citā — tā iegūst abpusēji izdevīgas kopdzīves — simbiozes formu. Tā jūras sūkļu kolonijas ir apmešanās vieta daudz dažādiem organismiem — posmtārpiem, vēzveidīgajiem, ofiūrām (adatādaipiem) u. c. Savukārt sūkļi bieži apmetas uz citiem, to starpā kustīgiem dzīvniekiem, piemēram, uz krabju čaulām, gliemežu gliemežnīcām utt. Dažiem, it īpaši saldūdens sūkļiem, ir raksturīga šūnu simbioze ar viensūnas zaļajiem (zoohlorelām), kuras noder par skābekļa papildu ieguves avotu. Aļģu pārmērīgas savairošanās gadījumos daļa to tiek sagremota sūkļa šūnās.

Ipatnēju ekoloģisku grupu pārstāv urbējsūkļi (*Cliona*). Apmetušies uz kaļķa substrāta (gliemju čaulām, koraļļu kolonijām, kaļķa iežiem u. c.), tie veido tajā ejas, kuras atveras uz āru ar nelielām porām (88. att.). Cauri šīm porām izspiežas sūkļa ķermeņa izaugumi ar oskuliem. Urbējsūkļu darbības mehānisms uz substrātu vēl ir neskaidrs. Kaļķa šķīdināšanā acimredzot liela nozīme ir sūkļu izdalītajai ogļskābei.

Sūkļu praktiskā nozīme ir neliela. Dažās dienvēdu zemēs rūpnieciski iegūst tualetes sūkļus, kuriem ir ragvielas skelets un kurus izmanto

mazgāšanai un dažādām tehniskām vajadzībām. Tos vāc Vidusjūrā un Sarkanajā jūrā, Meksikas līcī, Karību jūrā, Indijas okeānā, pie Austrālijas krastiem. Stiklsūkļus (galvenokārt *Euplectella*) rūpnieciski iegūst pie Japānas krastiem. Tos izmanto kā greznuma priekšmetus un suvenirus.

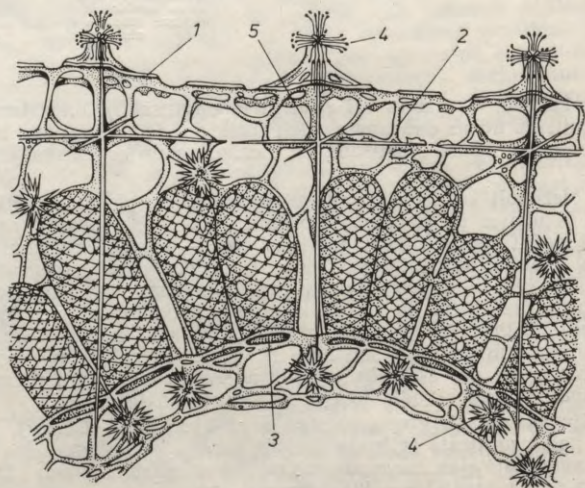
Klasifikācija. Sūkļu tipa klasifikācijas pamatā ir skeleta sastāvs un uzbūve. Izšķir trīs klases.

I. KLAŠE. KAĻĶSŪKĻI (CALCAREA JEB CALCISPONGIA)

Skelets sastāv no kalcija karbonāta adatām, kuras var būt četrasu, trīsasu vai vienasu. Bez izņēmuma jūrās, galvenokārt sekļumā mītoši nelieli sūkļi. To uzbūve var būt askona, sikona vai leukona tipa. Tipiskākie pārstāvji — *Leucosolenia*, *Sycon* (76. att.), *Leuconia* ģintis.

II KLAŠE. STIKLSŪKĻI (HYALOSPONGIA)

Jūru, galvenokārt dziļūdens sūkļi, līdz 50 cm augsti. Ķermenis stobrveida, maisveida, dažkārt kausveida. Gandrīz bez izņēmuma sikona tipa vieninieki. Krama adatas, kuras veido skeletu, ārkārtīgi daudzveidīgas, bet parasti trīsasu. Bieži ar galiem savienojas, veidojot dažādas sarežģītības režģi (89. att.). Stiklsūkļu raksturīga īpatnība ir vāji attīstītā mezogleja un šūnu elementu saplūšana sincitiālās struktūrās. Tipiska ģints *Euplectella* (80. att.). Dažām šīs ģints sugām ķermenis ir cilindrisks, līdz 1 m augsts, pamatnes adatas ieduras gruntī un sasniedz 3 m garumu.



89. att. Griezums caur stiklsūkļa *Euplectella aspergillum* ķermeni (pēc Sulces):

1 — ārējais (dermālais) slānis, 2 — sincitiāli savienojumi ārējā slānī, 3 — vicu kameras, 4 — sīkās adatas (mikrosklēras), 5 — lielās adatas (makrosklēras).

III KLASE. SPONGĪNSŪKĻI (DEMOSPONGIA)

Pie šīs klases pieder vairums mūsdienās dzīvojošo sūkļu. Skelets no krama, spongina vai ir abu veidu sajaukums. Pie šīs klases pieder četras sūkļu kārtas (*Tetraxonia*), kuras pārstāvju skelets sastāv no četrasu adatām ar vienu adatu piejaukumu. Raksturīgi pārstāvji: lodveidīgās lielās geodijas (*Geodia*), spilgti iekrāsotie oranžsarkanie apelsīnsūkļi (*Tethya*), klučveidīgie spilgtie korķsūkļi (*Suberitidae* dzimta), urbēsūkļi (*Clionidae* dzimta) un daudzi citi (88. att.). Otrā *Demospongia* klases kārtā ir kramragsūkļi (*Cornacuspongida*). Skeleta sastāvā kā vienīgais komponents ietilpst spongīns vai arī spongīns dažādās attiecībās ar krama adatām. Te pieder tualetes sūklis, nedaudzie saldūdens sūkļu pārstāvji no spongillu dzimtas (*Spongillidae*; 84. att.), Baikālam endēmiskās *Lubomirskiidae* dzimtas sūkļi.

SPONGIA TIPĀ FILOĢENĒZE

Sūkļu uzbūvē ir daudz primitīvisma pazīmju: īstu diferencētu audu un orgānu nav, ārkārtīgais šūnu elementu plastiskums, krasi neizteiktā individualitāte kolonijās — tas viss norāda, ka sūkļi ir vienkārši veidoti daudzšūņu pārstāvji.

Ja pieņem Mečņikova teoriju par daudzšūņu izcelšanos (82. lpp.), tad viegli redzēt, ka vairumam sūkļu raksturīgais kāpurs — parenhimula (86. att.) — pēc uzbūves gandrīz pilnīgi atbilst hipotētiskajai Mečņikova fagocitellai. Tai ir virsējs, ektodermāls vaciņu šūnu slānis un iekšējs irdens šūnu slānis — entoderma. Var pieņemt, ka fagocitella pārgājusi uz sēdošu dzīvesveidu un tādējādi devusi sākumu sūkļu tipam. Pie tam, kā jau minēts (94. lpp.), fagocitellas šūnu slāņu attīstība sūkļiem izrādās citādāka nekā pārējiem daudzšūņiem (dīgļlapu apvēršanās): no ārējā ektodermāla virucīnā šūnu slāņa sūkļiem attīstījās gremojošais hoanocitu slānis, kas turklāt pilda arī kinētisko ūdensvirzītāja funkciju; dīgļa iekšējās entodermālās šūnas, no kurām citām dzīvnieku grupām attīstās entodermālā zarna, sūkļiem pārvēršas par ķermeņa virsmas (dermālām) šūnām un mezoglejas šūnu elementiem. Visi šie fakti liecina, ka sūkļi nodalījušies no daudzšūņu ciltskoka ļoti agri, vēl līdz tam, kad noskaidrojās ķermeņa divu pamatdīgļlapu galīgais liktenis. Daži zoologi uzskata, ka sūkļi cēlušies no koloniāliem apkakļvacaiņiem neatkarīgi no pārējiem daudzšūņiem. Citi pieņem, ka daudzšūņu izcelsme ir kopīga, tikai sūkļi ļoti agri atdalījušies. Otrs uzskats ir pamatotāks tāpēc, ka sūkļu kāpurs — parenhimula — ir līdzīga zarndobumaiņu planulai. Tas norāda uz to izcelšanās kopību.

Sūkļi — ļoti seni organismi. Kembrija jūru nogulās ir ļoti daudz to fosilo atlieku. Tie sastopami arī proterozoja iezos.

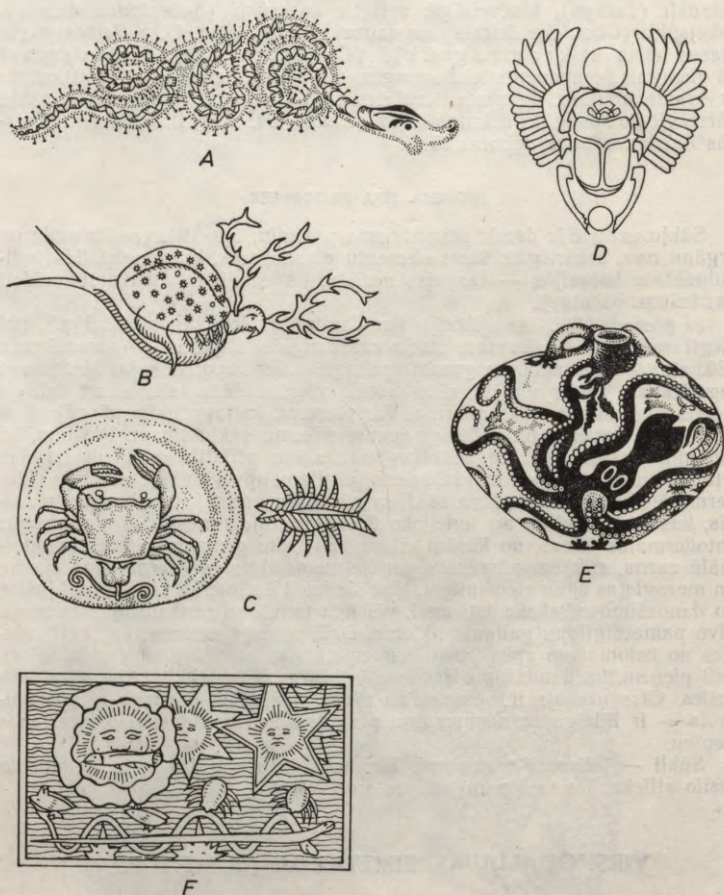
VIRSNODALĪJUMS. EIMETAZOJI (EUMETAZOA)

NODALĪJUMS. STARAIŅI (RADIATA)

TIPS. ZARNDOBUMAIŅI (COELENTERATA JEB CNIDARIA)

Zarndobumaiņu dzīves vide ir ūdens un vairumā gadījumu — jūra. Daļa no tiem ir brīvi peldoši, citi — un to ir vairāk — sēdoši, pie dibena piestiprinājušies dzīvnieki. Pie *Coelenterata* pieder apmēram 9000 sugu.

Zarndobumaiņu uzbūvei raksturīga radiālā jeb starainā simetrija. To ķermenī var izšķirt vienu galveno garenisko asi, ap kuru radiāli (starveidā) izvietojušies dažādi orgāni. No atkārtoti izvietojušos orgānu skaita ir atkarīgs radiālās simetrijas raksturs. Tā, ja ap garenisko asi izvietojušies 4 vienādi orgāni, tad radiālo simetriju sauc par četrstarainu. Ja šādi



90. att. Seni dažādu Eumetazoa attēli:

A — saldūdens mazsartāps Rozela fon Rozenhofs (1775) attēlojumā, B — kladocera dafnija (no Franse), fantastiski uzimēta galva ar putna knābi, aci un uzaci, C — vēžveidīgie, pa kreisi krabja attēls uz senas grieķu monētas, dzīvnieka ķermeņa forma un ekstremitātes parādās ļoti pareizi; pa labi — jūras grēvis (*Isopoda* kārtas vēzis pēc Sebastjana Minstera, 1550), zīmējums parāda, ka autors nezina attēlojamo dzīvnieku, D — svētais skarabejs senēģiptiešu zīmējumā; jāpiebilst, ka pilnīgi nepareizi attēloti spārnus, kas atgādina putna spārnus, E — astoņkāja attēlojums uz Kīnas vāzes (apmēram 1500 g. p. m. ē.), zīmējums pārsteidz ar dzīvnieka plastiskumu un ievērojamu precizitāti, ja neskaita kaudāļa gala skēlumu, F — jūraszvaigznes (Olafs Magnuss, XVI gs. vidus), interesants zīmējuma antropomorfizējums (cilvēka acis, deguns, mute) un pilnīgi nepareiza dzīvnieku orientācija (mute uz augšu, bet ne uz leju).

orgāni ir seši, tad simetrija ir sešstaraina utt. Sakarā ar šādu orgānu izvietojumu caur zarnodobumiņu ķermeni vienmēr var vilkt vairākas (2, 4, 6, 8 un vairāk) simetrijas plaknes, t. i., plaknes, kas ķermeni sadala divās pusēs, kuras kā spoguļi ataino viena otru. Šajā ziņā zarnodobumiņi krasi atšķiras no divpusīgi simetriskajiem jeb bilaterālajiem dzīvniekiem (*Bilateria*), kuriem ir tikai viena simetrijas plakne, kas sadala ķermeni divās spoguļiski līdzīgās pusēs: labajā un kreisajā.

Radiālā simetrija ir sastopama vairākām citai no citas tālu stāvošām dzīvnieku grupām, kurām tomēr ir viena kopīga bioloģiska iezīme. Visi tie ir sēdoši dzīvnieki vai nu patlaban, vai tādi bijuši agrāk, t. i., cēlušies no sēdošiem dzīvniekiem. No tā var secināt, ka sēdošs dzīvesveids sekmē starainās simetrijas veidošanos.

Bioloģiski šī likumsakarība izskaidrojama ar to, ka sēdošiem dzīvniekiem viens pats parasti noder fiksācijai, otrā — brīvajā izveidojusies mute. Dzīvnieka brīvais mutes pats attiecībā pret apkārtējiem priekšmetiem (barības tveršanas, taustes spēju utt. ziņā) atrodas no visām pusēm pilnīgi vienādos apstākļos, tāpēc arī daudzi orgāni iegūst vienādu attīstību dažādos punktos ap ķermeņa galveno asi, kas iet caur muti līdz pretējam, piestiprinātajam polam. Tā rezultātā izveidojas starainā simetrija. Pilnīgi citādi ir ar kustīgajiem dzīvniekiem.

Zarnodobumiņi — divslāņu dzīvnieki (*Diploblastica*); ontogēzē tie veidojas tikai divas dīgļlapas — ektoderma un entoderma, kas labi izteiktas arī pieaugušam dzīvniekam. Ektoderma un entoderma ir nodalītas ar mezoglejas starpslāni.

Visvienkāršākajā gadījumā zarnodobumiņu ķermenim ir vienā galā atvērta maisa veids. Ar entodermu izklātā maisa dobumā notiek barības sagremošana, bet atvere noder par muti. Atverī parasti apņem dažī vai viens taustekļu gredzens. Ar taustekļiem zarnodobumiņi tver barību. Nesagremotās barības atliekas izvada no ķermeņa caur muti. Visvienkāršāk veidotos zarnodobumiņus uzbūves ziņā var pielīdzināt tipiskai gastrulai.

Atkarībā no dzīvesveida šī uzbūves shēma var nedaudz izmainīties. Tai vistuvākās ir sēdošās formas, kurām dots kopīgs nosaukums — polipi; brīvi peldošiem zarnodobumiņiem ķermenis pa galveno asi parasti stipri saplacināts — tās ir medūzas. Dalījums polipus un medūzās nav sistemātisks, bet tīri morfoloģisks, dažkārt vienai un tai pašai zarnodobumiņu sugai dzīves cikla dažādās stadijās ir te polipa, te medūzas uzbūve. Medūzu stāvoklī zarnodobumiņi parasti ir vieninieki. Turpretī polipi tikai retos gadījumos dzīvo pa vienam. To lielum lielais vairums dzīvi sāk kā vientuļš polips, kas vēlāk, nepilnīgi pumpurojoties, veido no simtiem un tūkstošiem īpatņu sastāvošas kolonijas. Kolonijā var būt pilnīgi vienādi īpatņi (monomorfas kolonijas) vai īpatņi, kuriem ir dažāda uzbūve un dažādas funkcijas (polimorfas kolonijas).

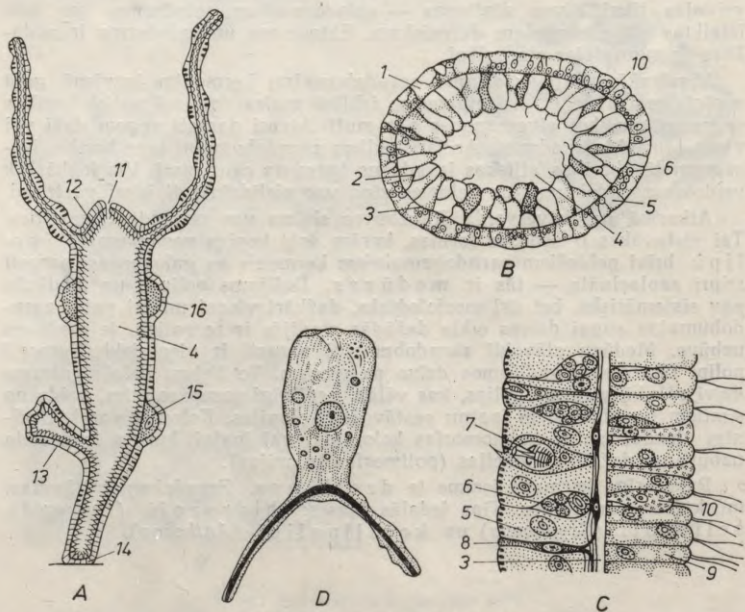
Raksturīga ķermeņa iezīme ir dzeļšūnas. Zarnodobumaini kustas, muskuļiem saraujoties. Tips iedalās klasēs: hidrozoji (*Hydrozoa*), scifozoji (*Scyphozoa*) un koralpolipi (*Anthozoa*).

I KLAŠE. HIDROZOJI (HYDROZOA)

Hidrozoji ir tipa zemākā klase, kurā pa lielākai daļai ir sikas formas, gan medūzas, gan polipi (2700 sugu). Atšķirībā no scifozojiem un koralpoliipiem pie hidrozoju klases piederošos polipus un medūzas sauc par hidropolipiēm un hidromedūzām.

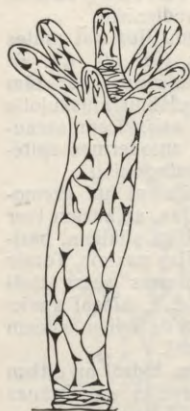
Hidru (*Hydra*) uzbūve. Hidras piemērā var iepazīties ar hidropolipu uzbūvi. Hidra — viens no visvienkāršāk veidotajiem polīpiem. Tas ir mazs (apmēram 1 cm) saldūdens hidropolips, bieži sastopams ezeros un diķos. Hidras ķermenis atgādina garenu maisiņu, kas ar pamatni jeb pēdu piestiprinājies pie substrāta; ķermeņa brīvajā galā uz īpaša paaugstinājuma — mutes konusa — atrodas mute, kuru apņem vainags, kas sastāv no 6 līdz 12 taustekļiem. (91. att. A). Visu ķermeņa virsmu līdz pat mutes atveres malām klāj ektoderma, kas sastāv no vairāku tipu šūnām. Tās lielākā daļa veidota no cilindriskām vai kubiskām epitēlijšūnām. To pamatne, kas vēsta pret mezogleju, dzīvnieka gareniskās ass virzienā izstiepjas garā izaugumā, kurš guļ paralēli ķermeņa virsmai (91. att. D). Izauguma citoplazma diferencējusies ļoti smalkās kontraktilās šķiedrās; izaugums funkcionē kā muskulis. Šūnas cilindriskā daļa ieiet vienslāņa segepitēlija sastāvā. Šādas šūnas sauc par epitēlija-muskuļšūnām. Visu šo šūnu izaugumi kopumā epitēlija pamatnē veido muskuļslāni, kas paralēls ķermeņa gareniskajai asij. Izaugumiem vienlaicīgi saraujoties, hidropolipa ķermenis stipri saīsinās.

Starp prāvo epitēlija-muskuļšūnu pamatnēm izvietojušās mazas starpšūnas (intersticiālās šūnas). No tām veidojas dzimumšūnas un dzeļšūnas.

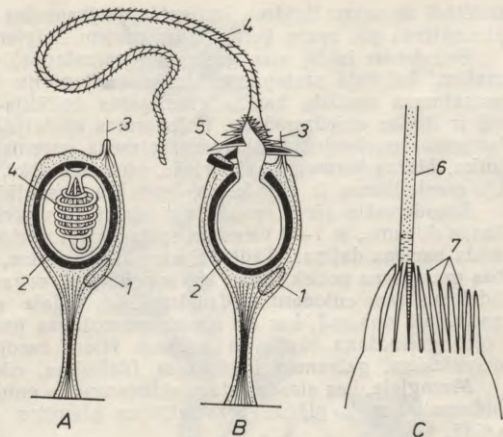


91. att. Kātainā hidra (*Hydra oligactis*):

A — garen griezumā, B — šķērs griezumā, C — griezuma fragments lielajā palielinājumā, D — ektoderma epitēlija-muskuļšūna (A — no Briāna, B — pēc Polanska, C — pēc Kestnera, D — pēc Roskina); 1 — ektoderma, 2 — entoderma, 3 — bazālā membrāna, 4 — gastrālais dobums, 5 — ektoderma epitēlija-muskuļšūnas, 6 — intersticiālās šūnas, 7 — dzeļšūnas, 8 — nervu šūnas, 9 — entoderma epitēlija-muskuļšūnas, 10 — dziedzeršūnas, 11 — mutes atvere, 12 — mutes konuss, 13 — pumpurs, 14 — pēda, 15 — olšūna, 16 — viršiņa gonāda.



92. att. Nervu šūnu izvietojums hidras ķermeni pēc Hesses).



93. att. Dzeļšūnas:

1 — miera stāvoklī, B — ar izņemtu dzeļpavedienu (pēc Kūna), C — knidocila uzbūve (pēc Slatnerbaka): 1 — kodols, 2 — dzeļkapsula, 3 — knidocils, 4 — dzeļpavediens ar dzeļksnišiem, 5 — dzeļkņi, 6 — vica, 7 — mikrobārkstiņas.

Tieši zem epitēlija izkaisītas zvaigzņveida nervu šūnas, kuras savstarpēji savienojas ar izaugumiem un veido subepitēliālu nervu pinumu. Tādējādi hidras nervu sistēma atrodas uz viszemākās attīstības pakāpes, tai ir izkaisīts jeb difūzs raksturs (92. att.). Tomēr pat hidrai jāatzīmē divi nervu pinuma sabiezējumi — ap muti un pēdā.

Raksturīga zarndobumaiņu pazīme ir dzeļšūnas ķermeņa ektodermālajā segā (93. att. A, B). Tās attīstās no starpšūnām un satur iekšu ovālu dzeļkapsulu ar blīvām sienām. Kapsula pildīta ar šķidrumu, bet vienā kapsulas galā siena ieliekta uz iekšu ļoti smalka, tukša izauguma veidā, kurš kapsulā sagriežas spirālē savītā dzeļpavedienā. Dzeļšūnas hidra izmanto uzbrukumam un aizsardzībai.

Uz šūnas ārējās virsmas atrodas smalka maņu vica — knidocils. Dzeļšūnu elektronmikroskopiskā izpēte parādīja knidocila sarežģīto izveidojumu (93. att. C). Tas sastāv no garas vicas, kuru apmēram 18—22 smalki pirkstveidīgi citoplazmas izaugumi — mikrobārkstiņas. Pēc uzbūves knidocila vica ir ļoti līdzīga viensūņu vicām un skropstiņām, bet atšķirībā no tām ir nekustīga. Kad laupījums vai ienaidnieks piederas vicai, tā atliecas un aizskar vienu vai dažas mikrobārkstiņas, kas izraisa dzeļšūnā uzbudinājumu. Pēc tam dzeļkapsula izmet ārā elastīgo, apvērsto dzeļpavedienu, kurš kā bulta šaujas uz priekšu. Dzeļpavediens, līdzīgi harpūnai, pārklāts ar atpakaļ vērstiem dzeļksnišiem, bet uz pamatnes tam ir lielāki dzeļkņi. Dzeļpavedienu dūrieni ir indīgi un var paralizēt sīkus dzīvniekus. Pēc pavediena izmešanas dzeļšūna iet bojā.

Hidrai ir vairākas kapsulu kategorijas, kuras funkcionē dažādi. Apskatītās lielās kapsulas, kuras izlieto ķermeņa segu pārduršanai un upura ievainošanai, sauc par penetrantām (93. att.). Ievērojami sīkākajām — volventām — ir īss spirālē sagriezts dzeļpavediens, kas aptinas ap dažādiem upura izaugumiem (sariņiem, matiņiem utt.) un

tādējādi to satur. Beidzot, izstieptās dzelkapsulas — glutinantas — piestiprinās pie upura ķermeņa ar gariem lipīgiem pavedieniem.

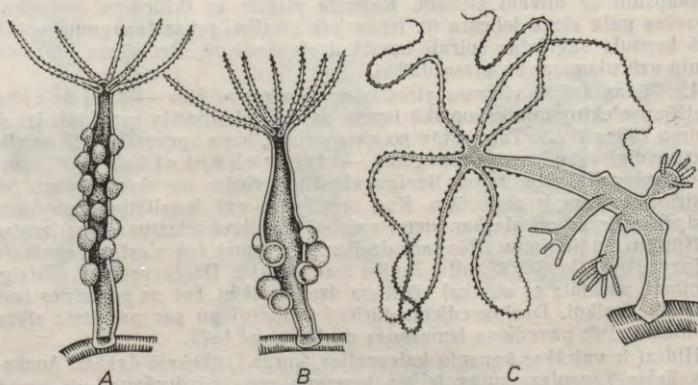
Entoderma izklāj visu gastrālo (gremošanas) dobumu līdz pat mutes malām. Arī tajā sastopamas dažādu kategoriju šūnas (91. att. C). To pamatmasu sastāda barību gremojošās epitēlija-muskuļšūnas, bez tām vēl ir īpašas dziedzeršūnas. Entodermas epitēlija-muskuļšūnu muskuļotie izaugumi novietojušies šķērsām ķermeņa gareniskajai asij. Tiem saraužoties, hidras ķermeņa sašaurinās, kļūst slaidāks, t. i., entodermas epitēlija-muskuļšūnas ir ektodermas epitēlija-muskuļšūnu antagonistis.

Entodermālo šūnu epitēliālajai daļai, kas vērsta virzienā uz gremošanas dobumu, ir 1—3 vicas un spēja veidot pseidopodijas, ar kurām tver sīkas barības daļiņas. Tādējādi zarndobumiņiem, tāpat kā sūkļiem, barības gremošana notiek šūnās, kas ir primitīvas organizācijas pazīme. Tomēr līdztekus tam entodermas dziedzeršūnas izdala gremošanas sulas tieši gastrālajā dobumā, kur arī notiek gremošanas procesi, t. i., hidrai apvienojas gremošana šūnās un dobumā. Hidra barojas ar dažādiem sīkiem dzīvniekiem, galvenokārt vēziņiem (dafnijām, ciklopiem).

Mezogleja, kas atrodas starp ektodermu un entodermu, hidrai un citiem hidropoliipiem ir plānas bezstruktūras plātnītes — bazālās membrānas veidā.

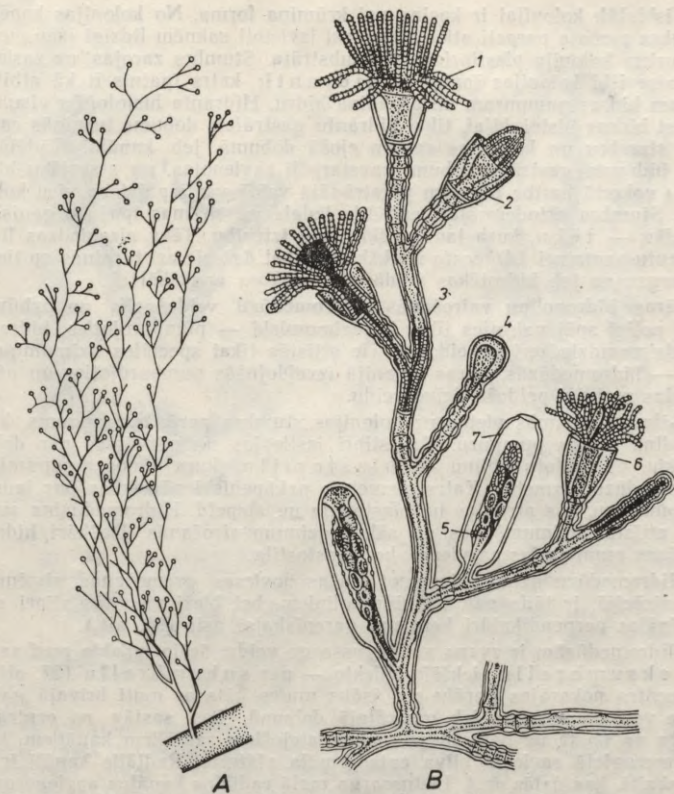
Vairošanās un attīstība. Hidras vairojas bezdzimumiski un dzimumiski. Bezdzimumvairošanās notiek pumpurojoties. Apmēram ķermeņa vidusdaļas līmenī hidrai ir t. s. pumpurošanās josla. Te laiku pa laikam izveidojas pauguri (pumpuri), kas aug un galotnē veido jaunu muti un taustekļu aizmētņus. Pumpurs pie pamatnes noriešas, nogrimst ūdens tilpes dibenā un pāriet uz patstāvīgu dzīvi. Dažkārt pumpurošanās norit tik enerģiski, ka vēl pirms pirmā pumpura noriešanās hidra paspēj izveidot divus trīs citus pumpurus (94. att.).

Dzimumiski hidra sāk vairoties, tuvojoties aukstumam. Pārsvārā hidras ir šķirdzimumiskas, bet sastopamas arī hermafroditiskas sugas. Dzimumšūnas veidojas no ektodermas, kas ir raksturīga īpašība visiem *Hydrozoa*. Dažas ektodermas intersticiālās šūnas vai nu tieši pārveidojas par olšūnu, vai, daudzkārtēji daloties, veido spermatozoīdu sakopojumu. Sajās



94. att. *Hydra oligactis* nelielā palielinājumā:

A — ar virišķajām gonādām, B — ar sievišķajām gonādām, C — ar pumpuriem (pēc Poljanska).



95. att. *Obelia* hidropolipi:

A — kolonija (nedaudz pallelināta), B — atsevišķs kolonijas zariņš (mazliet shematizēts), daļa kolonijas īpatņu parādīt griezumā (pēc Abrikosova); 1 — izstiepies hidrants, 2 — saravies hidrants, 3 — tēka, 4 — pumpurs, 5 — blastostils ar medūzu aizmetņiem, 6 — hidroteka, 7 — gonotēka (tēkas daļa, kas apņem blastostilu).

vietās hidras ektoderma paugurveidīgi izliecas. Olšūnas novietojas tuvāk hidras pamatnei, bet pauguri ar spermatozoīdiem (vīrišķās gonādas) — mutes polam. Olšūnas apaugļojas mātes ķermenī vēl rudenī un pārklājas ar blīvu apvalku, pēc tam hidra iet bojā, bet olas paliek miera stāvoklī līdz pavasarim, kad no tām attīstās jaunas hidras.

Jūras hidropolipi. Tikai ļoti nedaudzi hidropolipi, līdzīgi hidrai, dzīvo kā vieninieki. Vairums veido no daudziem īpatņiem sastāvošas kolonijas (95. att.). Kolonijas veidošanās kļūst viegli saprotama salīdzinājumā ar hidru. Iedomāsimies, ka uz hidras ķermeņa izveidojušies pumpuri neatraujas, bet paliek ar to pastāvīgi saistīti un paši sāk pumpuroties, neatdalot no sevis meitopolipus. Rodas īpatņu grupa, kas sēž it kā uz kopīga stumbra un tā atzariem.

Visbiežāk kolonijai ir kociņa vai krūmiņa forma. No kolonijas kopējā stumbra pamata parasti atiet klājeniski izvietoti saknēm līdzīgi izaugumi, ar kuriem kolonija piestiprinās pie substrāta. Stumbrs zarojas, uz zariem sēž atsevišķi kolonijas īpatņi — hidranti; katrs īpatnis it kā atbilst vienam hidras pumpuram un atgādina hidru. Hidranta histoloģija visumā atbilst hidras histoloģijai, tikai hidrantu gastrālais dobums turpinās caur visu stumbru un kolonijas zariem ejošā dobumā jeb kanālā. Tādējādi visu hidrantu gastrālie dobumi savstarpēji savienojas, un atsevišķu hidrantu noķertā barība pēc tam pārstrādātā veidā var izplūst pa visu koloniju. Stumbra ektodermālais epitēlijs izdala uz virsmas īpašu organisku apvalku — tēku, kura tam piešķir lielu izturību. Tēka aizsniemas līdz hidrantu pamatnei (*Athecata* apakškārtā), bet dažreiz arī turpinās ap tiem aizsargzvāna jeb hidrotēkas veidā (*Thecaphora* apakškārtā).

Jūras hidropolipu vairošanās, hidromedūzu veidošanās un uzbūve. Paši polipi spēj vairoties tikai bezdzimumiski — pumpurojoties, hidrantonos dzimumdziedzeri neveidojas. Tie attīstās tikai speciālos dzimumīpatņos — hidromedūzās, kuras kolonijā izveidojušās pumpurojoties un pārģejušās uz brīvi peldošu dzīvesveidu.

Sākumā zināmās vietās uz kolonijas stumbra parādās izaugums, kas atgādina hidras pumpuru. Tas stipri izstiepjas un pārvēršas par dobu stabiņu, pārveidotu polipu — blastostilu, kura sānos pumpurojas hidromedūzu aizmetņi. Katrs aizmetnis pakāpeniski pārvēršas par jaunu hidromedūzu, kas atraujas no blastostila un aizpeld. Hidromedūziņa aug, tajā attīstās dzimumšūnas un sākas dzimumvairošanās. Dažkārt hidromedūzas pumpurojas pa vienai, bez blastostila.

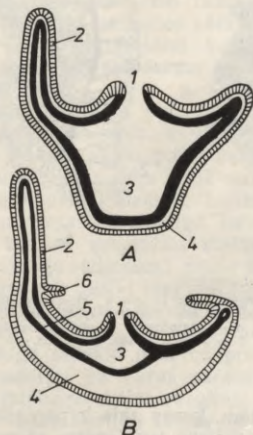
Hidromedūzu uzbūve, izņemot dažas novirzes gremošanas sistēmas organizācijā, ir tāda pati kā hidropolīpiem, bet bieži vien tās stipri saplacinātas perpendikulāri ķermeņa gareniskajai asij (96. att.).

Hidromedūzām ir zvana vai lietussarga veids; ārējo izliekto pusi sauc par eksumbrellu, iekšējo ieliekto — par subumbrellu (97. att.). No centra nokarājās garāks vai īsāks mutes kāts ar muti brīvajā galā. Mute ved gremošanas jeb gastrālajā dobumā, kas sastāv no centrālā kuņģa un no tā uz lietussarga malām atejošiem radiāliem kanāliem, kurus mezoglejā savieno blīva entodermāla plātnīte. Radiālie kanāli ir 4 vai skaitā, kas dalās ar 4. Lietussarga malā radiālos kanālus apvieno gredzenkanāls. Kuņģis un kanāli kopumā veido gastrovaskulāro sistēmu. Gar lietussarga brīvo malu piestiprināta plāna gredzeniska muskulota membrāna, kas sašaurina ieeju subumbrellas dobumā. To sauc par buru (*velum*), un tā ir raksturīga hidromedūzu pazīme, kas atšķir tās no *Scyphozoa* klases medūzām. Burai ir svarīga loma hidromedūzu kustībās. Bez tam lietussarga malās ir novietojušies taustekļi. Līdzīgi radiālajiem kanāliem, arī tie ir noteiktā skaitā, visbiežāk skaitā, kas dalās ar 4.

Radiālo kanālu un taustekļu regulārā izvietojuma dēļ hidromedūzām ir spīgti izteikta starainā simetrija.

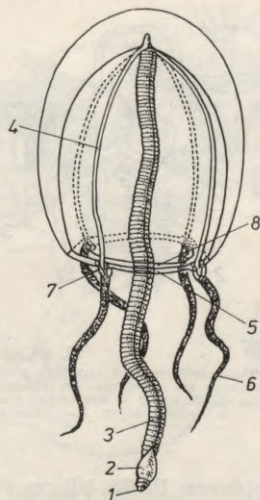
Hidromedūzas ķermenim raksturīga ļoti bieza, spēcīgi attīlīta mezogleja, kas satur daudz ūdens un piodod tam recekļainas želejas veidu. Sakarā ar to viss hidromedūzas ķermenis ir gandrīz stiklains un caurspīdīgs. Caurspīdība ir raksturīga ļoti daudzmiem planktoniskiem dzīvniekiem un uzskatāma par īpaša veida aizsargkrāsu, kas paslēpj dzīvnieku no ienaidniekiem.

Nervu sistēma hidromedūzām ir ievērojami sarežģītāka nekā hidropolīpiem. Bez kopīgā zemādas nervu pinuma lietussarga malā novērojami gangliozu šūnu sakopojumi, kuri kopā ar izaugumiem veido blīvu



96. att. Hidropolipa (A) un hidromedūzas (B) uzbūves salīdzinājums; hidromedūza pārversta ar mutes atveri uz augšu (pēc Holodkovska):

1 — mute, 2 — taustekļi, 3 — gastrālais dobums, 4 — mezogleja, 5 — radialais kanāls, 6 — bura.



97. att. Hidromedūza *Sarsia* (A. Naumova zīm.):

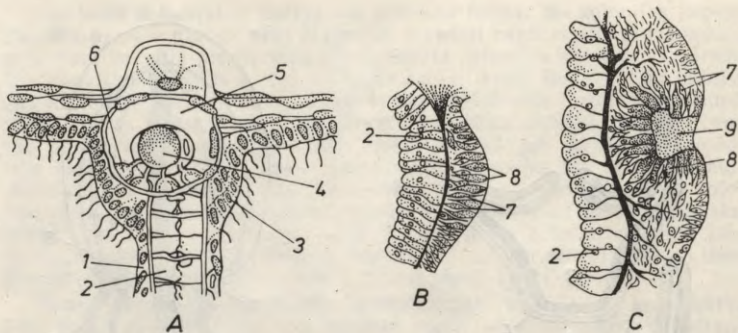
1 — mute, 2 — mutes kāts, uz kura novietota gonāda (3), 4 — radiaļie kanāli, 5 — gredzenkanāls, 6 — taustekļi, 7 — actiņas, 8 — bura.

nervu gredzenu. Tas inervē buras muskuļu kūlišus, kā arī īpašus lietusarga malā novietotus maņu orgānus. Vienām hidromedūzām šie orgāni ir actiņas, citām — statocistas jeb līdzsvara orgāni (97., 98. att.).

Visvienkāršākajā gadījumā hidromedūzu acis ir veidotas pēc vienkārša acu plankuma tipa. Dažu taustekļu pamatnē ir neliels ektodermālā epitēlija laukumiņš, kas sastāv no divējādām šūnām. Vienas no tām ir augstas — maņas jeb retinālās šūnas, otras satur ļoti daudz brūna vai melna pigmenta graudiņu un mijas ar maņas šūnām, kuras kopumā atbilst augstāko dzīvnieku tiklenei. Pigmenta esamība redzes orgānos vispār ir raksturīga visiem dzīvniekiem.

Nedaudz complicētāk ir veidotas acu bedrites, kurās epitēlija pigmentētā daļa guļ nelielā segepitēlija ieliekuma dibenā. Acs iegrimšana ķermenī pasargā to no dažāda veida mehāniskiem kairinājumiem, piemēram, no rīvēšanās gar ūdeni, saskaršanās ar svešķermeņiem utt. Bez tam acs ieliekšanās noved pie gaismas jutīgā slāņa virsmas un retinālo šūnu skaita palielināšanās. Beidzot, dažām hidromedūzām acs bedrites dobums piepildās ar caurspīdīgiem ektodermas izdalījumiem, kuri iegūst gaismaslauzējas lēcas veidu. Tādējādi izveidojas lēca, kas koncentrē gaismas starus acs tiklenē.

Līdzsvara orgānu uzbūve var būt dažāda. Tie var būt jutīgi taustekļu veidā, bet visbiežāk kā dziļas epitēliālas bedrites, kuras var nodalīties no ķermeņa virsmas un pārvērsties par noslēgtiem pūslīšiem jeb statocistām (98. att.). Pūslītis ir izklāts ar ektodermālu maņu epitēliju un piepildīts

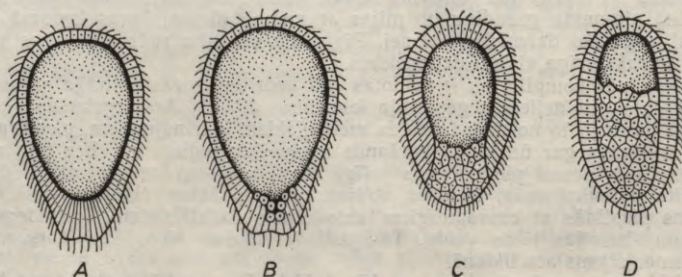


98. att. Hidromedūzas maņu orgāni:

A — *Obelia* hidromedūzas taustekļa pamats un līdzsvara orgāns (pēc O. un R. Hertvigiem), B — hidromedūzas acs plankums (no Haimana), C — hidromedūzas acs bedrīte (pēc Linko); 1 — taustekļa ektoderma, 2 — entoderma, 3 — taustekļa pamats, 4 — statolīts, 5 — statocistas dobums, 6 — maņu šūnas, 7 — tilkienes (retinātas) šūnas, 8 — pigmentšūnas, 9 — leca.

ar šķidrumu. Pūslīti ieliecās viena no tā šūnām, kuras gals ir paplašināts un atgādina kniepadatas galviņu. Galviņas iekšienē izgulsnejas viens vai daži kalcija karbonāta graudiņi. Tie ir statolīti jeb dzirdes akmentiņi, kas ir tikpat raksturīgi līdzsvara orgāniem, kā pigments redzes orgāniem. Katrai pūslīša maņu šūnai ir garš, pret pūslīša centrā esošo «kniepadatas galviņu» vērstas maņu matiņš. Matiņa uzbūve ir līdzīga dzeļšūnu knidocila uzbūvei. Pēc funkcijas hidromedūzu statocistas pūslīd atbilst cilvēka auss pusloka kanāliem. Jaunākie elektronmikroskopiskie pētījumi parādījuši, ka hidromedūzu statocistu maņu šūnu matiņu uzbūve ir līdzīga augstāk organizēto dzīvnieku, pat mugurkaulnieku, receptoro orgānu maņu matiņu uzbūvei.

Pēdējā laikā hidromedūzu statocistas uzskata ne tikai par līdzsvara orgāniem, bet arī par pielāgojumiem, kas stimulē lietussarga malas savilkšanās kustības: ja hidromedūzai izgriež visas statocistas, tā pārtrauc kustēties.



99. att. *Aequorea* hidromedūzas attīstība (pēc Klausā).

Gastrulācija notiek, blastulas (A) šūnām ieeļojot veģetatīvajā polā (B, C). Tā rezultātā izveidojas divslāņu kāpurs — planula (D).

Hidromedūzas ir šķirtdzimumiskas. Dzimumdziedzeri (gonādas) tām ir novietojusies lietussarga apakšpusē zem radiālajiem kanāliem vai uz mutes kāta un sastāv no dzimumšūnu kaudzītes, kas guļ starp ektodermu un mezogleju.

Hidromedūzas peld ūdens masā, daļēji pakļaudamās jūru strauvēnēm, daļēji aktīvi pārvietodamās, darbinot lietussarga malā un burā esošās muskuļšķiedras. Lietussarga un buras vienlaicīga saraušanās un tai sekojošais atslābums lietussarga ieliekumā esošo ūdeni te izgrūž, te pasīvi ļauj tam ieplūst. Izspiežot ūdeni, dzīvnieks saņem pretēju grūdienu un virzās ar lietussarga izliekto pusi uz priekšu. Lietussarga un buras saraušanās un atslābuma mijas rezultātā hidromedūzas kustība sastāv no pārtrauktu grūdienu virknes.

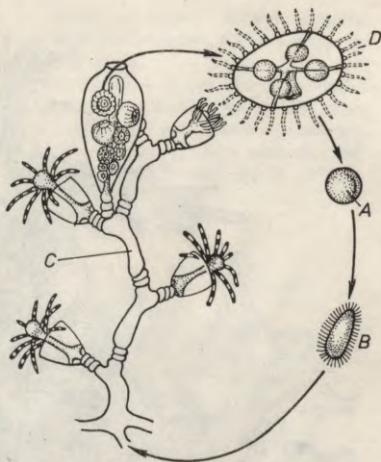
Hidromedūzas ir plēsoņas. Ar taustekļiem tās satver un nogalina dažādus sīkus dzīvniekus, norīgtos un sagremo gastrālajā dobumā.

Dzimumvairošanās un attīstība. Pēc nogatavošanās dzimumšūnas izkļūst ārā caur nelieliem ķermeņa ārējās sienas pārrāvumiem. Apaugļošanās un visa tālākā olu attīstība notiek ārpus mātes organisma. Pilnīgas un vienmērīgas drostalošanās rezultātā ola pārveidojas par iegarenu blastulu (99. att.). Pāreja no blastulas uz divslāņu stāvokli — gastrulu — vairumam zarndobumaiņu notiek, nevis vienam blastulas polam ieliecoties otrā, bet — šūnām imigrējot. Daļa blastulas pakaļējā pola sienas šūnu sāk pa vienai ieceļot kāpura iekšienē, t. i., blastocelā. Galu galā dobums piepildās ar vienveidīgu šūnu blīvu masu, kas ir entodermas aizmetnis.

Sādā veidā izveidojies kāpurs — parenhimula — atgādina sūkļu parenhimulu (96. lpp.). Vēlāk daļa entodermas šūnu kāpuram deģenerējas un to vietā rodas neliels dobums — nākamā gastrālā dobuma sākums. Šajā zarndobumaiņiem raksturīgajā stadijā kāpuru sauc par planulu (99. att.).

Planula ir ovāla, blīvi klāta ar skropstiņām, ar kuru palīdzību tā kādu laiku brīvi peld, bet pēc tam nosēstas uz gultnes un piestiprinās ar nedaudz paplašināto priekšgalu. Sēdošās planulas entodermā veidojas gastrālais dobums; distālajā galā izveidojas pārrāvums — mute, kas savieno dobumu ar ārvidi. Gar mutes malām izaug taustekļu vainadziņš, un planula pārvēršas par mazu polipu. Polips aug, pumpurojas un veido hidropolipu koloniju.

Paaudzū maiņa. Tāpat daļai hidroīdu dzīves cikls sastāv no divu pēc uzbūves un vairošanās veida atšķirīgu paaudzū secīgas maiņas. Viena paaudze ir polipevida, sēdoša, vairojas tikai bezdzimumiski un pumpurojoties veido hidropolipus un hidromedūzas. Hidromedūzas (otra paaudze) atraujas no hidropolipu kolonijas un pāriet uz brīvu, kustīgu



100. att. Hidroīda *Obelia* attīstības cikls (pēc Naumova):

A — ola, B — planula, C — hidropolipu kolonija ar blastostilu, uz kura redzami hidromedūzu aizmetni, D — nodalījies hidromedūza.



101. att. *Tubularia larynx* — atsevišķs hidrants ar gonorijiem (pēc Almana):

1 — mutes konuss, 2 — taustekļu vainagi, 3 — gonofori.

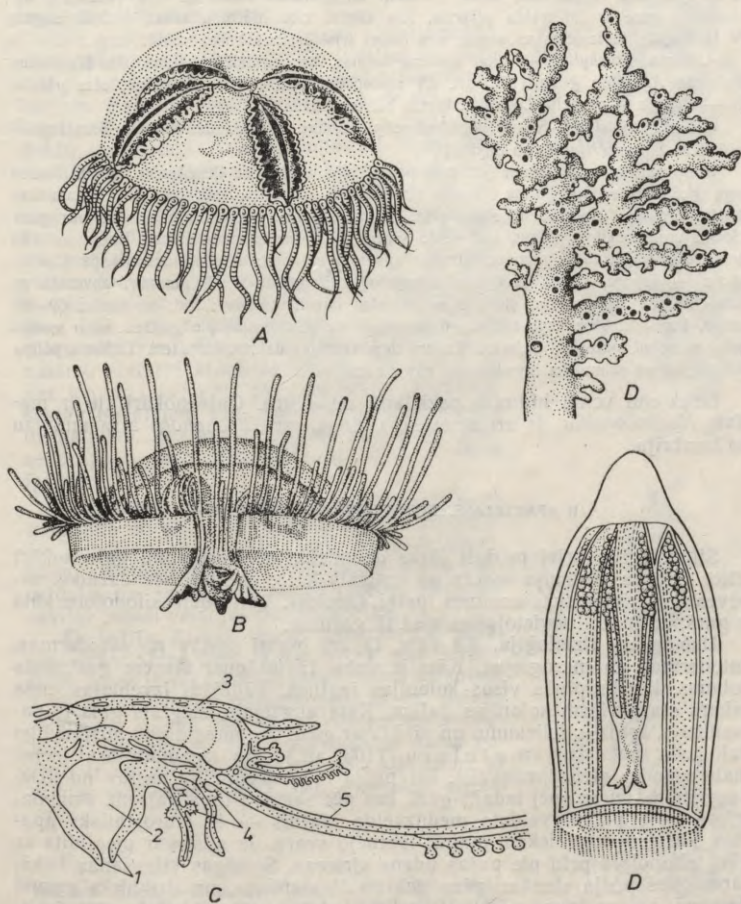
dzīvesveidu. Tās vairojas dzimumiski un no jauna dod sākumu polipu paaudzei. Tādu dažādi vairojošos paaudžu maiņu, kur viena paaudze vairojas dzimumiski, otra bezdzimumiski, sauc par metagenēzi (100. att.).

Vairumam *Hydroidea* ir tipiska paaudžu maiņa. Taču dažiem pārstāvjiem vērojamas atkāpes no minētās shēmas, vienu paaudzi un tieši medūzu paaudzi daļēji apspiežot. Kolonijā izveidojušās hidromedūzas vairs neatraujas no tās, bet, palikdamas uz vietas, t. i., uz blastostila, attīsta sevī dzimumšūnas. Tādas hidromedūzas sauc par meduzoīdiem, un atšķirībā no medūzām, tām ir nepilnīgi attīstīta mute, maņu un daži citi orgāni. Medūzu paaudzes var tikt apspiestas vēl vairāk un pakāpeniski zaudēt hidromedūzām raksturīgo formu, pārvēršoties par vienkāršiem uz polipu kolonijām sēdošiem un ar dzimumšūnām pieblīvētiem maisiem — gonoforijiem (101. att.). Sākumā, būdamas brīvi kustīga patstāvīga paaudze, hidromedūzas tādejādi pakāpeniski kļūst it kā par hidropolipu kolonijas dzimumorgāniem. Tas ir interesants piemērs īpatņa degradācijai līdz vienkārša orgāna pakāpei.

Tomēr dažkārt izmaiņas paaudžu maiņā acimredzot iet pretējā virzienā, un medūzu paaudze iegūst pilnīgu dominanci pār polipu paaudzi. Līdzīgi kā starp hidrozojiem ir tīkai tīri polipoīdas formas (hidras), kuras nekad neveido medūzas, tieši tāpat ir grupa hidromedūzu (*Trachylida* kārta), kas visā savas dzīves laikā paliek medūzas. Tās ir līdzīgas iepriekš aprakstītajām hidromedūzām; šo medūzu planula nenosēstas uz gultnes, bet pārvēršas tieši par hidromedūzu. Tādejādi te paaudžu maiņa izžūd un paliek tikai viena paaudze — medūzas.

Klasifikācija. 1. kārtā. Leptolida — formas ar dažādi izteiktu paaudžu maiņu; polipu stadija parasti veido krumveida vai kokveida kolonijas. Kārtā ir 4 apakškārtas: *Athecata*, *Thecophora*, *Limnomedusae* un *Hydrocorallia*.

Tā ir vislielākā hidroidu grupa. *Athecata* un *Thecophora* apakškārtu kolonijas (95. att.) veido blīvas audzes uz jūras dibenā, aļģēm, gliemežnīcām, pāļiem utt. Atsevišķi hidranti ir ļoti mazi, bieži vien ne garāki par 1 mm, tikai dažī *Athecata*, piemēram, *Tubularia* (101. att.) sasniedz dažus centimetrus, bet pie Japānas krastiem mitošais vieninieks polips *Branchiocerianthus* — pat 1 m. Hidromedūzas parasti arī ir nelielas,



102. att. Dažādi Hydrozoa:

A — indīgā krustmedūza (*Gonionemus*). B — saldūdens hidromedūza *Craspedacusta*. C — *Chondrophora* kārtas pārstāvja *Porpita* uzbūves shēma, D — kalķa hidrokoraļļu *Hydrocorallia* kolonija, E — trahimēdūza *Aglantha* (pēc Naumova, C — no Baiera); 1 — mutes atvere, 2 — zarnas dobums, 3 — hitīnveida skeletplānīte, 4 — gonofori, 5 — taustekļi.

zvana diametrs no 5 mm līdz 2—3 cm, reti lielākas. Vairums *Leptolida* kārtas pārstāvju dzīvo jūrās, saldūdeņos ir sastopamas tikai nedaudzas *Limnomedusae* apakškārtas sugas, kurām raksturīga medūzu paaudzes dominance. Tā visu kontinentu subtropu un tropu saldūdeņos, kā arī akvārijos ar tropu augiem un zīvm periodiski parādās *Craspedacusta* hidromedūzas (102. att. B). Pie hidromedūzām pieder arī ļoti indīgās jūras krustmedūzas (*Gonionemus*), kas dzīvo Japānas jūrās un Kuriļu salu piekrastēs (102. att. A). So sugu polipi bez optikas ir tik tikko saskatāmi un neveido kolonijas.

Hydrocorallia pārstāvjem (102. att. D) raksturīgs masīvs kaula skelets, un tāpēc tie atgādina dažus koraļļus (124. lpp.). Sastopami mērenajās un tropu jūrās.

2. kārtā, *Chondrophora* — lielas polipu vieninieku formas tropu jūru ūdens virskārtā. Ķermeņa saplacināts, mute, taustekļi un gonofori vērsti uz leju (102. att. C). Aborālajā pusē ir hitinveida plātnīte, kas atbilst citu hidroidu tēkai. *Velella* sugām (V tabula, 2) tā izslejas uz augšu virs ūdens trīsstūrainas buras veidā.

3. kārtā, *Trachylida* — tikai medūzu formas, bez paaudžu maiņas. Pie šīs kārtas piederošā *Aglantha* ģints (102. att. E) sastopama visā Pasaules okeānā, otrs pārstāvis — *Cunina* — parazitē *Leptolida* kārtas hidromedūzās.

4. kārtā, *Hydrida* — vieninieki, tikai polipu formas, bez paaudžu maiņas. Pārstāvji — saldūdens hidras (*Hydra*) un daži citi.

Starp zarndobumaiņiem ir ļoti maz parazitisku formu. No tiem īpašu interesi izraisa suga *Polypodium hydriforme*, kuras sistematiskā piederība līdz pat šim laikam nav skaidra. *Polypodium* parazitē sturu olās. Saimnieka olās *Polypodium* attīstās par garu izlocītu stolonveidīgu polipu, kas veido virkni pumpuru ar taustekļiem. Interesanti, ka stores olās *Polypodium* pumpuri atrodas apvērsta stāvoklī: ektoderma ir iekšpusē, entoderma — ārpusē, vērstā pret olas barojošo dzeltenumu. Vēlāk pumpuri apvēršas ar ektodermu uz āru un, kad sturu olas iznērstas ūdenī, stolons sairst; izveidojas 60—90 polipu, kuri pāriet uz neparazitisku dzīvesveidu un piestiprinās pie gultnes. Visu vasaru polipi vairojas, gareniski daloties. Rudenī tiem veidojas dzimumdziedzeri. Tālākais polipa liktenis, kā arī saimnieka invadēšanās nav zināma.

Izraktnu veidā hidroidi pazīstami no silūra. Galvenokārt tie ir māsīvie *Hydrocorallia*. Ir arī atsevišķas ziņas par *Thecaphora* atrašanu jau no kembrija.

II APAKSKLASE. SIFONOFORI (SIPHONOPHORA)

Sifonofori ir brīvi peldoši jūras dzīvnieki, kas sastopami galvenokārt siltos ūdeņos. Kolonija sastāv no centrālā kāta, uz kura sež dažādas uzbuves un fizioloģiskās nozīmes īpatņi (zooīdi). Vairumam sifonoforu kāts ir garš, un īpatņi novietojušies visā tā garumā.

Uzbūve un fizioloģija. Kā kāts, tā arī īpatņi sastāv no ektodermas, entodermas un mezoglejas. Kāts ir dobs, tā iekšpusi aizņem gastrālās dobums, kas turpinās visos kolonijas īpatņos. Tādējādi izveidojas ciets sakars starp visām kolonijas daļām. Kāta augšējais, slēgtais gals ir pāresnināts, ar dziļu ieliekumu un pildīts ar gāzi. Šo pāresnināto pūšļveidīgo daļu sauc par pneimatoforu (103. att.). Ap pneimatofora ieejas malu atrodas slēdzējmuskulis, bet pūšļa dibena epitēlijs sastāv no dziedzeršūnām, kuras spēj izdalīt gāzi, kas pēc sastāva tuva gaisam. Pneimatofors — stipri pārveidots medūzveida īpatnis — ir hidrostatisks aparāts, kas ļauj dzīvniekam mainīt īpatnējo svaru. Ja pūslis ir piepildīts ar gāzi, sifonofors peld pie pašas ūdens virsmas. Spēcīgas viļņošanās laikā, sarauļoties pūšļa sienām, gāze tiek no tā izspiesta, un dzīvnieks grimst dziļumā. Lai no jauna paceltos virskārtā, dziedzeršūnas izdala gāzi, kura, pateicoties tam, ka slēdzējmuskulis saraujas, paliek pūslī un to izplēš.

Uz kāta zem pneimatofora atrodas peldzvanī (nektofori), kas atgādina nelielas medūzas, bet ar stipri reducētu kātu, taustekļiem un maņu

orgāniem. Peldzvanu funkcija ir sifonofora pārvietošana: pastāvīgas peldzvanu kontrakcijas pārvieto dzīvnieku, dzenot to ar pneimatoforu pa priekšu.

Ļoti nozīmīgu daļu sifonoforu kolonijā sastāda barotājpolipi — gastrozoīdi. Katram gastrozoīdam ir garš zarots tausteklis. Taustekļa zaru galos izvietojušās milzumdaudz dzelšūnu, kuras veido dzelšūnu baterijas. Tausteklis satver un paralizē upuri, kuru pēc tam ierij gastrozoīdu platā mute, un gastrozoīdu dobumā tas tiek sagremots.

Bez gastrozoīdiem uz kāta sēž vēl citi polipveida īpatņi — palponi. Tie ir it kā vienkāršoti gastrozoīdi ar nezarotiem, vienkāršiem taustekļiem. Palponu funkcija vēl ir neskaidra, bet iespējams, ka tie piedalās vielmaiņas galaproduktu izvadīšanā. Kolonijā obligāti ir arī dzimumīpatņi — gonofori, kas veidoti pēc medūzu tipa (lidzīgi piestiprinātiem meduzoīdiem dažu *Leptolida* kārtas formu kolonijās), kuros attīstās dzimumdziedzeri. Vienā kolonijā bieži ir divējādi gonofori — vīrišķie un sievišķie. Īpatņu izkārtojums sifonoforu kolonijā ir dažāds, bet visbiežāk šāds: viens pneimatofors, kas aizņem kāta galotni; zem tā izvietojas peldzvani. Pārējie īpatņi sēž uz kāta ar zināmu atstarpi atdalītās grupās. Grupas sauc par kormidijām, pie tam katra tā parasti sastāv no diviem dzimumīpatņiem, gastrozoīda un palpona. Bez tam bieži vien kormidijas pārsedz īpaša segplātnīte, kas arī ir pārveidots īpatnis.

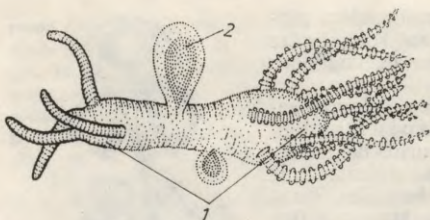
Vairošanās un attīstība. Dzimumvairošanās gadījumā no olām, kuras izveidojušās sievišķajos gonoforos, līdzīgi kā citiem zarndobumaiņiem, attīstās kāpurs planula; planula drīz pārveidojas par sarežģītāku kāpuru formu, kurai atsevišķi zooidi veidojas pumpurojoties.

Ekoloģija. Sevišķi daudz sifonoforu ir siltajās jūrās. Starp tiem ir gan sīkas, gan ievērojami lielas formas, kurām kāta garums pārsniedz 1 m, bet taustekļu garums bieži ir vēl lielāks (*Physalia* sugām līdz 10 m). Sifonoforu ķermenis ir caurspīdīgs, bet atsevišķas tā daļas parasti ir spilgti krāsotas. Vairums sifonoforu ir pilnīgi iegrimuši ūdenī, bet *Physalia* sugām



103. att. Sifonoforu uzbūves shēma (A) (pēc Hološovska) un sifonoforu *Halistemma* kolonija (B) (pēc Delaža un Eruarda):

1 — pneimatofors, 2 — peldzvanš (nektofors), 3 — dzimumīpatņi (gonofori), 4 — barotājpolipi (gastrozoīdi), 5 — dzelktaustekļi, 6 — segplātnīte, 7 — izdalītājpolipi (palponi), 8 — kolonijas kāts.



104. att. Peldoša *Moerisia* kolonija ar polipiem (1) un medūzām (2) (pēc Naumova).

kolonialitāti, otri sifonoforu uzskatīja par vienu īpatni un visas to pieejas par komplicēta organisma orgāniem.

Vairums mūsdienu zoologu uzskata, ka sifonofori ir cēlušies no koloniālām polipiem, tiem pielāgojoties peldošām dzīvesveidam.

Bez attīstības vēstures šādam uzskatam par labu liecina arī tas, ka tagad atrastas vairākas peldošu polipu kolonijas (starp tām viena — *Moerisia* — arī Kaspijas jūrā; 104. att.). Šādu hidroidu kolonijās attīstās kā hidropolipi, tā meduzoīdi.

Jādomā, ka sifonofori ir cēlušies no koloniāliem *Hydroidea* līdzīgiem īpatņiem, veidojoties polimorfismam un sadalot funkcijas starp atsevišķiem īpatņiem. Pēc šāda sifonoforu uzbūves skaidrojuma pneimatofors, peldzvani un gonofori viegli un dabiski iekļaujas medūzu uzbūves tipā, bet barotājpilipi un palponi atbilst pārveidotiem hidropolipiem.

II KLASE. SCIFOZOJI (SCYPHOZOA)

Pie šīs samērā nelielās klases (200 sugu) pieder tikai jūrā dzīvojoši zarndobumaņi. To dzimumpaaudze — medūzas jeb scifomedūzas (105. att.) ir ievērojami lielākas par hidromedūzām. Atšķirībā no hidromedūzām tām nav arī buras.

Uzbūve un fizioloģija. Scifomedūzu ķermenim ir apaļa lietussarga vai, ja tas ir izstiepts galvenās ass virzienā, augsta zvana veids (106. att.). Lietussarga iekšējās ieliektās pusēs vidū mutes kāta galā atrodas četrstūrainā mute. Mutes stūri izstiepjas 4 renītesveida izaugumos — mutes lēveros, kuri noder barības satveršanai; dažām sakņmutes medūzām (*Rhizostomida* kārtā) mutes lēveri kļūst krokaīni un saaug tā, ka no mutes atveres paliek tikai ļoti daudzas sikas poras, caur kurām gremošanas sistēmā nonāk barība — sīki planktona organismi (109. att.).

Mute ved entodermālā kuņģī, kas aizņem lietussarga centru un veido 4 kabatveida izspīlējumus. Kuņģī no malām izstiepjas 4 valniši ar gastrālajiem pavedieniem, kuri palielina entodermas uzsūcējvirsmu.

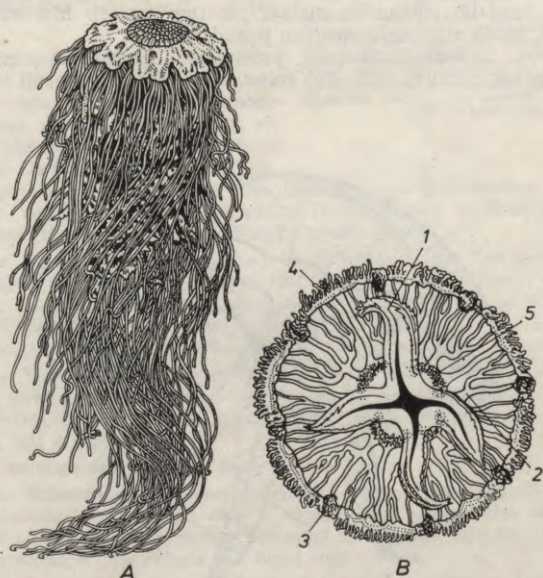
No kuņģa uz ķermeņa malām atiet radiālu kanālu sistēma. Vienkāršākos gadījumos tie ir tikai 4, citām sugām — 8, bet virknē scifomedūzu gastrovaskulārā sistēma ir vēl sarežģītāka un sastāv no 4 stipri zarotiem pirmās pakāpes kanāliem, 4 zarotiem otrās pakāpes un 8 nezarotiem trešās pakāpes kanāliem. Kanāli izvietojušies regulāri un to ārējie gali savienojas ar gredzenkanālu, kas apņem lietussarga malu.

lielais pneimatofors (līdz 30 cm garš), kas atrodas saisināta kāta galā, rēgojas laukā no ūdens. Šie sifonofori vairs nespēj ienirt zem ūdens, un pneimatofors tiem funkcionē kā bura. Fizāliju garo, ar spēcīgām dzelkapsulu baterijām apgādāto taustekļu apdedzinājumi ir jūtami pat cilvēkam.

Sifonoforu izcelsme. Sifonoforu uzbūves interpretācijai izteikti divējādi viedokļi. Vieni zinātnieki aizstāvēja to

Lietussarga malā atrodas taustekļi, kuru skaits ir dažāds. Daži taustekļi iepreti pirmās un otrās pakāpes kanāliem izmainās un pārvēršas par malas ķermenīšiem jeb ropālijiem (107. att.). Šie taustekļi saisinās un kļūst resnāki, tajos attīstās redzes un līdzsvara orgāni. Katrā ropālijā visbiežāk ir viena statocista un vairākas dažādas sarežģītības pakāpes actiņas; bez actiņām, kuras ir līdzīgas hidromedūzu actiņām, te ir arī sarežģītākas pūšļveida acis. Tāda acs rodas, acs bedrītei iegrīstot zem epitēlija un noriešoties no ķermeņa virsmas, pie tam bedrīte noslēdzas, veidojot zemādas acs pūslī. Ādas epitēlijs virs pūšļa kļūst plāns, caurspīdīgs un to sauc par radzeni. Pūšļa dibens un sānsienas, līdzīgi kā hidromedūzām, sastāv no pigmentšūnām un maņu šūnām. Pūšļa sienas daļa, kas guļ tieši zem radzenes, stipri uzbiezinās un veido divkārši izliektu lēcu. Pūšļa iekšieni piepilda bezstruktūras stiklveida ķermenis, ko izdala pūšļa sienas. Kaut gan acīm ir sarežģīta uzbūve, pēc vairuma autoru domām, tās atšķir tikai gaismu un tumsu. Sakarā ar labi attīstītiem maņu orgāniem scifomedūzu nervu sistēma arī kļūst komplikētāka. Apmales nervu gredzenā (atbilstoši 8 ropālijiem) parādās 8 nervu šūnu sakopojumi jeb gangliji. Tas ir pirmais nozīmīgāku nervu mezglu izveidošanās piemērs.

Vairošanās un attīstība. Scifomedūzas ir šķirtdzimumiskas. Dzimumdziedzeri attīstās no kuņģa kabatu apakšējās virsmas entodermas. Nobriedušās dzimumšūnas tiek izvadītas caur medūzas muti.



105. att. Scifomedūzas:

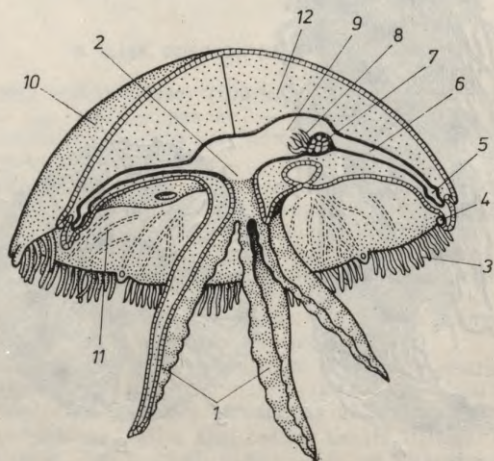
A — *Cyanea capillata* (Kondakova zīm.), B — *Aurelia aurita* (pēc Kikentāla);
 1 — mutes lēveris, 2 — gastrovaskulārās sistēmas radiālie kanāli, 3 — ropāliji, 4 — taustekļi lietussarga malā, 5 — gonādas.

Pēc pilnīgas un vienmērīgas olas drostalošanās izveidojas blastula, bet pēc tam — tipiska skropstaina planula. Sākumā tā peld, vēlāk ar priekšgalu piestiprinās pie jūras dibena. Agrākajā pakalgalā, bet tagad augšējā polā pārraujas mute, kas ved jau noformētā gastrālajā dobumā. Ap muti attīstās taustekļu vainags, kurā taustekļu skaits dalās ar četri. Gastrālā dobuma entoderma veido 4 gareniskus kuņģa valnišus. So izmaiņu rezultātā planula pārvēršas par mazu vieninieku polipu scifostomu jeb scifopolipu (108. att.), kas mazliet līdzīgs hidrai, tikai komplicētāk veidots. Šim polipam pumpurojoties, var veidoties citi scifostomi.

Galvenais process, kas notiek ar scifostomu, ir strobilācija: polips šķērseniski dalās, veidojot iežmaugas, kuras pakāpeniski iegriežas dziļāk scifopolipa ķermenī, līdz tas atgādina citu uz cita sakrautu, ar centrālu eju savstarpēji savienotu šķīvīšu kaudzi. Sajā attīstības stadijā scifopolipu sauc par strobilu. Strobilācijas procesā izveidojušies diski ir jaunas scifomedūzas, kas pavērstas ar savu lietussargu ieliekto pusi uz augšu. Scifomedūzas, sākot ar augšējo, pakāpeniski atraujas no scifopolipa, apgriežas ar izliekto pusi uz augšu un pāriet uz peldosu dzīvesveidu. Daudzējādā ziņā tās vēl atšķiras no pieaugušām scifomedūzām, tāpēc tiek uzskatītas par īpašu kāpura stadiju — efiru. Efiras lietussarga malā ir dziļi iegriezumi, kas to sadala 8 daivās. Pārvēršoties par pieaugušu scifomedūzu, tā pastiprināti aug, lietussarga malas izliedzinās, veidojas komplicēta kanālu sistēma, parādās malas taustekļi un gonādu aizmetņi.

Tādējādi scifozojiem ir skaidri izteikta metagenēze, t. i., dzimumpaudžu un bezdzimumpaudžu maiņa, pie tam, pretēji hidrozoju *Leptolida* kārtai, labāk attīstīta ir medūzu paaudze.

Ekoloģija. Scifomedūzas peld, pateicoties lietussarga kontrakcijām, kuru skaits var sasniegt 100—140 reizu minūtē. Daži scifozoji ir plaši iz-



106. att. Scifomedūzas uzbūves shēma (no Baiera):

- 1 — mutes lēveri, 2 — mutes atvere, 3 — taustekļi, 4 — ropālijs,
5 — gredzenkanāls, 6 — radiālie kanāli, 7 — gonādas, 8 — gastrālā pavadieni, 9 — kuņģis, 10 — eksumbrella, 11 — subumbrella,
12 — mezogleja. Ektoderma svītrotā, entoderma melnā.

platīti: tā *Aurelia aurita*, kas dzīvo gandrīz visās mērenās un tropu jūrās, sastopama arī Arktiskajos ūdeņos. Citu scifozoju izplatība ir ierobežotāka.

Vairumam scifomedūzu ķermenis ir caurspīdīgs, jo audos ir ļoti daudz ūdens (it īpaši mezoglejā). Daudzām scifomedūzām ūdens sastāda 97,5% no kopējās ķermeņa masas.

Scifomedūzu izmēri var būt ļoti lieli: *Aurelia aurita* parasti sasniedz 40 cm diametrā, bet *Cyanea capillata* — dažkārt gandrīz 2 m, un tās taustekļu garums ir 10—15 m. Scifomedūzas ir plēsoņas. Tās barojas ar dažādiem planktoniskiem bezmugurkaulniekiem, bet reizumis arī ar zivju mazuljiem.

Ar izplestiem taustekļiem scifomedūzas aptver lielu ūdens platību. Tā *Drymonema*, kas sasniedz 25 cm diametrā, ar taustekļiem izmēdi 150 m² lielu apli.

Klasifikācija. Scifozoji dalās 5 kārtās.

1. kārtā. **Stauromedūzas (*Stauromedusae*)**. Kārtā ir neliels skaits savdabīgu formu ar sēdošu dzīvesveidu. Stauromedūzām ir kātiņš, ar kuru tās piestiprinās pie substrāta. Lietussarga malas veido dziļus izgriezumus, starp kuriem uz īpašiem rokveida izaugumiem sēž kniepatatām līdzīgu taustekļu pušķi. Stauromedūzu dzīves ciklā nav paaudzju maiņas. No planulas tieši attīstās jauna medūziņa. Kā vistipiskākie kārtas pārstāvji jāmin *Halicyclustus* (109. att. A) un *Lucernaria* ģintīs.

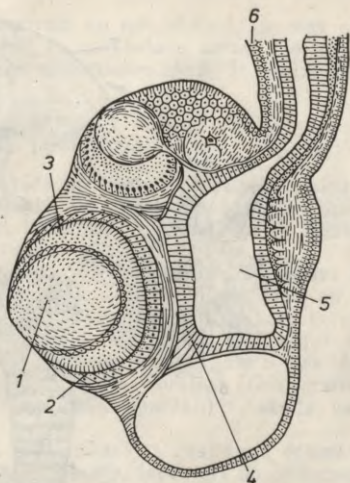
2. kārtā. **Kubmedūzas (*Cubomedusae*)** arī ir neliela grupa. Tām parasti ir četrstūrainis, augsts ķermenis ar 4 ropāļiem (107. att.) un 4 vienkāršiem (piemēram, *Carybdeia*) vai zarotiem taustekļiem. Kubmedūzas sastopamas siltu jūru seklūdeņos. Dažas tropu sugas, kas bieži sastopamas Austrālijas un Indonēzijas piekrastēs (piemēram, *Chirosalmus* sugas) var izraisīt cilvēkam smagus, dažkārt nāvējus «apdegumus».

3. kārtā. **Vainagmedūzas (*Coronata*)**. Gredzeniska rīeva sadala scifomedūzu lietussargveidīgo ķermeni centrālā diskā un perifērā vainagā. Ropāļi un taustekļi sēž uz īpašiem galertveida cokoliem. Kārtas nedaudzās ģintīs (*Atolla*, *Periphylla*) sastopamas galvenokārt lielā dziļumā.

Lielākā scifozoju daļa pieder pie divām pēdējām kārtām.

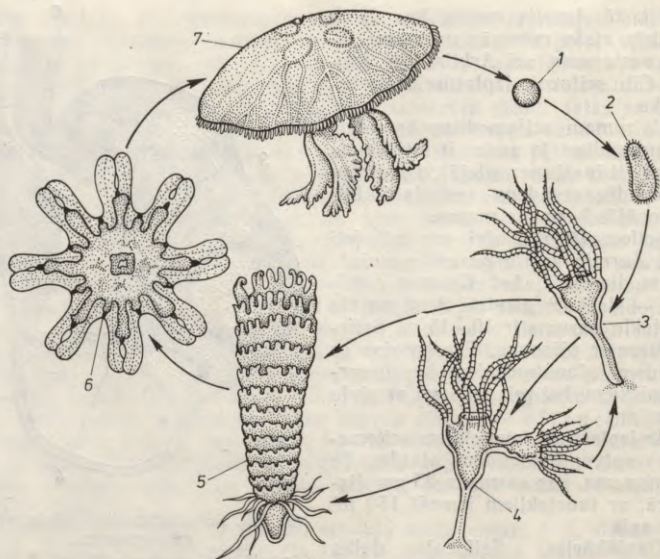
4. kārtā. **Diskmedūzas (*Semaeostomeae*)**. Šīs kārtas scifomedūzām raksturīgs diskveidīgi saplacināts ķermenis, kura malā ir daudz taustekļu. Pie kārtas pieder *Aurelia aurita* (105. att. B) un PSRS ziemeļu ūdeņos parastā *Cyanea capillata* (105. att. A). Dažas diskmedūzas, it īpaši *Pelagia*, spēj tumsā stipri mirdzēt.

5. kārtā. **Sakņmutes medūzas (*Rhizostomida*)**. Šīs kārtas medūzas parasti ir lielas un vislielākā daudzveidību sasniedz tropu jūrās. Melnajā jūrā sastopams šīs kārtas pārstāvis — *Rhizostoma pulmo* (109. att. B). Sakņmutes medūzām gar lietussargveidīgā ķermeņa malu nav taustekļu. Laupījuma satveršanas funkciju pilnībā veic mutes leveri. Dažas sakņmutes medūzas Āzijas zemēs sālitā veidā izmanto pārtikā.



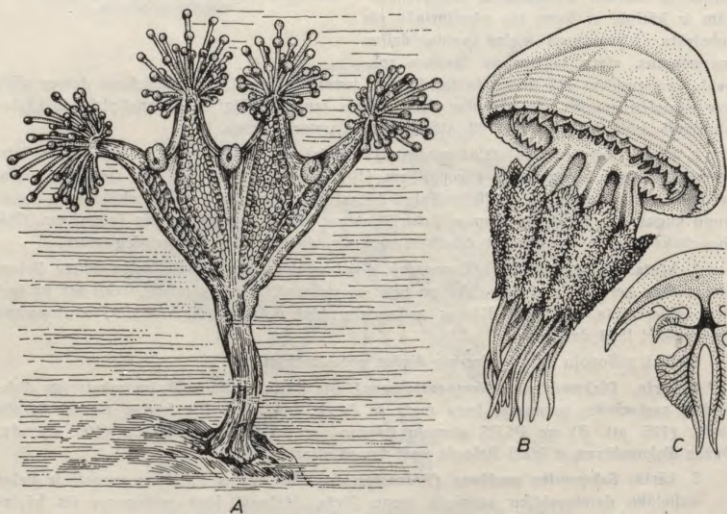
107. att. Scifomedūzas *Carybdeia* ropāļa garenriezums.

Kreksājā pusē griezumš gālis caur 2 galvenajām ropāļļa acīm, tukššais laukums zem ropāļļa ir stotacista (stololiti, gatavojot preparātu, izšķidusi; pēc Sevjakova); 1 — lēca, 2 — retinas šūnu gaismasjutīgais slānis, 3 — stiklveida ķermenis, 4 — radiālā kanāla (5) entodermālais izklājs, kas turpinās ropāļļa, 6 — ropāļļa ektoderma.



108. att. Scifozoja *Aurelia attistiba*:

1 — ola, 2 — planula, 3 — scifostoms (scifopolips), 4 — scifostoma pumpurošanās, 5 — strobilācija, 6 — efīra, 7 — pieaugusi scifomedūza (pēc Baiera).



109. att. Scifozoju pārstāvji:

A — sēdoša stauromedūza *Haliclystus* (skats no sāniem), B — sākmutes medūza *Rhizostoma pulmo*, C — sākmutes medūzu gārgriezuma shēma (pēc Delaža un Ereuara).

Tā kā scifomedūzām ir miksts ķermenis un nav skeleta, tās nav saglabājušas izrakteņu veidā. Tomēr daži to nospiedumi atrasti no apakšējā kembrija. Vislielākais scifomedūzu nospiedumu skaits ir saglabājies jūras slānekļos Zolenhofenā.

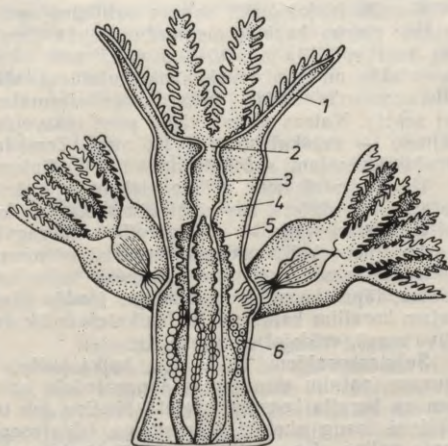
III KLASE. KORAĻĪ (ANTHOZOA)

Koraļļi ir sastopami tikai polipu veidā un tiem nav paaudžu maiņas. Tie ir jūras dzīvnieki, reizumis vieninieki, bet lielākoties koloniāli dzīvnieki, pie tam kolonijas var sasniegt ievērojamu lielumu. Tā ir lielākā zarndobumainīgu klase, kas aptver 6000 sugu.

Uzbūve un fizioloģija. Koraļļi atgādina hidropolipus, bet to uzbūve ir ievērojami sarežģītāka. Atsevišķa īpatņa ķermenis ir cilindrisks (110. att.). Vieninieku koraļļu apakšējais gals ir saplacināts par pēdu, ar kuru koraļļis piestiprinās pie substrāta, bet koloniālām formām tas savienojas ar kolonijas kātu vai zariem. Mute atrodas ķermeņa pretējā gala centrā. Ap muti izveidojas dobu taustekļu vainags. Daļai koraļļu (*Octocorallia* apakškl.) ir 8 taustekļi, bet citiem (*Hexacorallia* apakškl.) — skaitā, kas dalās ar 6.

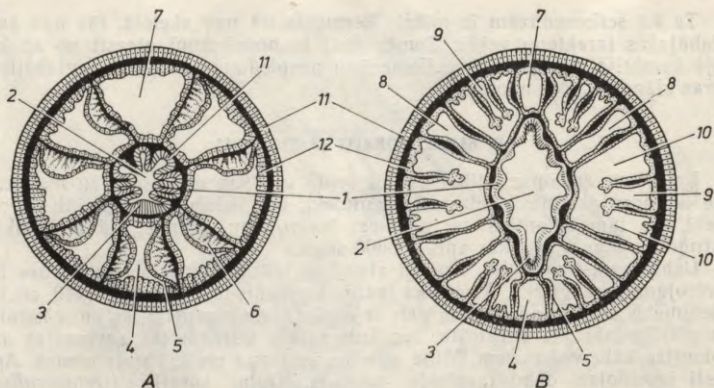
Mute pāriet garā caurulē — riklē, kura nokarājas gastrālajā dobumā. Rikle izveidojas kā mutes diska sienas ieliekums, tāpēc arī no iekšpuses tā izklāta ar ektodermālu epitēliju. Rikles caurule ir vienā virzienā saplacināta tā, ka tās dobums kļuvis spraugveidīgs. Šis spraugas vienā vai abos galos atrodas mutes renītes — sifonoglijas (111. att.), kuras izklāj šūnas ar ļoti garām skropstiņām. Atrazdamās nepārtrauktā kustībā, skropstiņas dzen ūdeni koraļļa gastrālajā dobumā, bet pārējā rikles daļā ūdens tiek izvadīts no gastrālā dobuma atpakaļ laukā. Tādējādi ir nodrošināta pastāvīga ūdens apmaiņa, kam ir svarīga nozīme koraļļa dzīvē. Gremošanas dobumā iekļūst svaigs, ar skābekli bagāts ūdens, bet polīpiem, kuri barojas ar sīkiem planktona organismiem, arī barība. Koraļļa audiem skābekli atdevušais un ar ogļskābi piesātinātais ūdens izplūst ārā kopā ar nesagremotajām barības atliekām.

Gastrālo dobumu izklāj entoderma un īpašas radialis sienas jeb septas to sadala kamerās. Kameru skaits atbilst taustekļu skaitam. Septas sastāv no mezoglejas, ko pārklāj entoderma. Koraļļu augšējā daļā starpsienas ar vienu malu pieaug pie ķermeņa sienas, bet ar otru — pie rikles. Polīpa apakšējā daļā (zemāk par rikli) tās ir piestiprinātas tikai pie ķermeņa sienas, tāpēc gastrālā dobuma centrālā



110. att. Astopstarkoraļļa *Alcyonium* kolonijas daļas shēma (pēc L. un V. Simkevičiem):

1 — taustekļi, 2 — mute, 3 — rikle, 4 — septa, 5 — mezenterālie pavedieni, 6 — olas.



111. att. Šķērsgriezumi caur astonstarkoralli (A) un sešstarkoralli (B) (A — pēc Hiksona, B — pēc Haimana):

1 — rikle, 2 — rikles dobums, 3 — sifonogliiņa, 4 — ventrālā virzienkamera, 5 — septa, 6 — septas muskulvalnītis, 7 — dorsālā virzienkamera, 8 — iekškamera starp divām pakāpēs septām, 9 — iekškamera starp divām sekundārām septām, 10 — starpkamera, 11 — ektoderma, 12 — entoderma. Mezogleja melna.

daļa — kuņģis paliek nesadalīts. Septu skaits atbilst taustekļu skaitam. Septu brīvās malas ir uzbiezinātas, un tās sauc par mezenterālajiem pavedieniem (110. att.). Šiem pavedieniem ir svarīga nozīme gremošanā, jo tajos atrodas entodermālās dziedzeršūnas, kuras izdala gremošanas fermentus.

Koraļļu histoloģiskā uzbūve salīdzinājumā ar hidropoliņiem ir sarežģītāka: plānas bazālās membrānas vietā tiem ir biezs mezoglejas slānis, bez tam epitēlija-muskuļšūnu vietā zem ektodermas atrodas pastāvīgs gareniskās un gredzeniskās muskulatūras slānis. Notikusi muskuļaudu diferencēšanās. Spēcīgi attīstītas entodermālās izcelsmes muskuļšūnas ir arī septās. Katras septas vienā pusē tās veido garvirzienā ejošu sabiezējumu — muskuļvalnīti (111. att.). Zemādas nervu pinums koraļļiem izteikts ievērojami spēcīgāk nekā hidropoliņiem.

Tikai vieniniekiem, arī ne visiem, nav skeleta. Turpretī koloniālajiem koraļļiem ir skelets, kas visbiežāk sastāv no kalcija karbonāta, retāk (daļai astonstarkoraļļu — *Octocorallia*) no ragvielai līdzīgas vielas. Astonstarkoraļļiem kaļķa skelets izgulsnējas mezoglejā un vienkāršākā gadījumā sastāv no izkaisītām mikroskopiskām kaļķa adatām (112. att.). Šīs adatas, tāpat kā sūkļiem, veidojas īpašās šūnās — skleroblastos. Sarkanaļam koraļļim kaļķa adatu (spikulu) ir tik daudz, ka vairums to saplūst blīvā masā, veidojot cietu skeletu.

Sešstarkoraļļiem (113. att.) kaļķa skelets ir veidots citādi. Sākumā jaunam īpatnim ektodermas šūnas izdala uz āru pēdas plātnīti, bet pēc tam ap koraļļa ķermeni skeleta blodiņu jeb tēku. Tad no tēkas ķermeņa iekšienē ieaug skeleta starpsienas (skleroseptas), ieliecot savā priekšā esošo polipa sienu dziļi tā gastrālajā dobumā. No milzīga īpatņu skaita sastāvošās kolonijās blakus esošo polipu blodiņas bieži saplūst kopā. Tādējādi pēc izcelsmes *Octocorallia* apakšklasei skelets ir iekšējs (veidojas mezoglejā), bet *Hexacorallia* apakšklasei — ārējs, jo guļ uz āru no ektodermas un ir tās produkts.

Skleroseptām un istajām mikstajām starpsienām ir noteikts skaits un novietojums, kas noder par svarīgu sistematisku pazīmi.

Astonstarkoraļļiem (*Octocorallia*; 111. att. A) ir 8 starpsienas, kas sadala gastrālo dobumu 8 perifēriskās kamerās; divas no tām, kas pienāk pie rīkles caurules šaurajām malām, sauc par virzienkamerām. Septās stingri noteiktā kārtībā izvietojušies muskuļvalniši. Tā rezultātā vienā no virzienkamerām (nosacīti sauksim to par ventrālo) viens pret otru ir pāvērsti divi muskuļvalniši. Otrā virzienkamerā (dorsālajā) muskuļvalniši neiespiežas.

Sešstarkoraļļiem septu novietojums ir sarežģītāks (111. att. B). Pa pāriem novietoto starpsienu skaits dalās ar 6, bet to ir vismaz 12. Starpsienas neattīstās visas reizē. Vispirms izveidojas 6 pāri pirmās pakāpes septu, kuras gastrālo dobumu sadala 12 kamerās. Starp divām viena pāra starpsienām esošo kameru sauc par iekškameru, bet kameru, kas izveidojusies starp dažādu pāru starpsienām, — par starpkameru. Turpmākās septas attīstās pa pāriem no starpkameru sienas.

Skleroseptas vienmēr attīstās iekškamerās un nekavē jaunu miksto septu aizmešanos, kuras veidojas tikai starpkamerās.

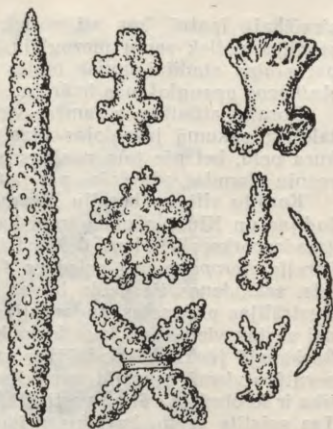
Fizioloģiskās funkcijas pēlītas galvenokārt aktīnijām — lieliem vieniniekiem bezskeleta polīpiem. Pretēji koloniālām formām aktīnijas spēj ar savas muskuļotās pēdas palīdzību lēni rāpot. Saņēmušas kairinājumu, tās stipri saraujas, ievēl taustekļus un pārvēršas par nelielu cietu pikū.

Aktīnijas, it īpaši to taustekļi, ir ļoti jutīgas.

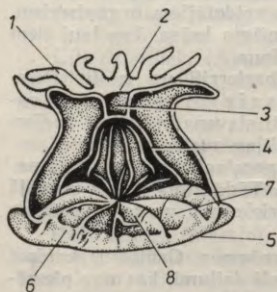
Lielās aktīnijas ir plēsoņas un barojas ar vēžiem, gliemjiem u. c. Laupījumu saņem ar taustekļiem, kuri izšauj dzelz pavedienu lādiņu, pēc tam atveras mute, no tās plata maisa veidā izmaucas daļa rīkles, kas aptver noķerto dzīvnieku.

Aktīniju gremošanas procesā, tāpat kā hidrai, apvienojas gremošana šūnās un dobumā.

Vairošanās un attīstība. Koraļļi vairojas bezdzimumiski un dzimumiski. Mikstās vieninieces aktīnijas dažkārt vairojas daloties, koloniālajām formām novērojama pumpurošanās. Koraļļi ir tikai šķirtdzimumiski. Dzimumdziedzeri veidojas septās starp entodermu un mezogleju. Dzimumvairošanās gadījumā spermatozoīdi pārrauj vīrišķo īpatņu septu epitēliju, caur muti izkļūst ārā un tāpat caur muti nonāk



112. att. Astonstarkoraļļu kalķa adatas (spikulas).



113. att. Sešstarkoraļļa uzbūves shēma; skleroseptu veidošanās (pēc Pfurtsellera):

1 — taustekļi, 2 — mute, 3 — rīkle, 4 — pēdas plātnīte, 5 — septas, 6 — blodina, 7 — skleroseptas, kas ieliec polipa mikstos audus (8) gastrālajā dobumā.

sievīšajā īpatnī, kur arī notiek olas apaugļošanās. Attīstības sākuma stadijas notiek septu mezoglejā. Daudzām aktīvajām visa attīstība līdz pat polipa stadijai notiek mātes organisma gastralajā dobumā. Dažiem *Anthozoa* apaugļošanās ir ārēja.

Koraļļu attīstība ir samērā vienkārša. Ola pilnīgi un vienmērīgi drostalojas; sākumā izveidojas blastula, tad ar skropstiņām klāta planula, kura peld, bet pēc tam nosēžas ar priekšgalu uz gultnes un, līdzīgi hidrozoju planulai, pārvēršas par jaunu polipu.

Koraļļu rīfi un koraļļu nozīme Zemes garozas veidošanā. Atlantijas, Indijas un Klusā okeāna tropiskajā daļā ir izplatīti rīfu veidotāji koraļļi (madreporkoraļļi), kuri dažkārt ir ļoti lieli (vairāk nekā 2 m diametrā; koraļļa *Acropora* zari sniedzas 4 m augstu). Tiem ir masīvs kaļķa skelets, seklūdeņos tie veido blīvas audzes — koraļļu rīfus. Populārākie ir Austrālijas piekrastes, Indonēzijas un Okeānijas salu rīfi, no kuriem daudzi sastāv vienīgi no koraļļu kaļķa. Vistālāk uz ziemeļiem rīfi iesniedzas Sarkanajā jūrā. «Visziedošāko» stāvokli tie sasniedz tur, kur ūdens temperatūra ziemā nenoslīd zemāk par 20°C. Līdztekus tam šo koraļļu izplatība ir ierobežota vēl pa vertikāli, un tie atrodas tikai līdz 50 m dziļumam. Tas saistīts ar to, ka rīfus veidojošo madreporkoraļļu audos dzīvo simbiotiskas viensūnas aļģes — zooksantellas, kurām nepieciešama saules gaisma. Zooksantellu loma madreporkoraļļu dzīvības procesos līdz galam vēl nav noskaidrota. Pieņemumi, ka koraļļi spēj sagremot aļģes, pēdējā laikā nav apstiprinājušies. Šķiet, ka zooksantellas koraļļiem nepieciešamas normālai skeleta veidošanai. Skeleta augšana krasi palēninās tumsā vai koraļļiem, kuriem mākslīgi atņemtās zooksantellas. Visiem rīfus veidojošiem koraļļiem ir nepieciešams jūras ūdens ar normālu okeāna ūdens sāļumu, t. i., tādu, kas satur apmēram 3,5% sāļu. Tāpēc tie nekad neapmetas upju grīvās un citās atsāļinātās jūru vietās. Madreporkoraļļiem nepieciešams arī tīrs, dzidrs, ar skābekli pietiekami piesātināts ūdens.

Koraļļu rīfs ir dzīves un attīstības vieta daudziem jūras organismiem (114. att.). Te mīt daudz aļģu, gliemju, tārpju, vēžu, adatādaiņu, kā arī zarnodobumainu citu grupu bentiskie pārstāvji. Koraļļu audzēs dzīvo ļoti daudz zivju. Visi šie dzīvnieki un augi kopumā veido īpatnēju organismu kopumu jeb koraļļu rīfu biocenozī. Daļai šīs biocenozes locekļu ir pamaatīgs kaļķa skelets un, līdzīgi madreporkoraļļiem, tie piedalās rīfa veidošanā. Citi atrod te slēptuvi un barojas ar rīfu veidotājiem organismiem. Koraļļu biocenozes dzīvniekiem ir fantastiski spilgta krāsa, kas ļauj tiem paslēpties uz spilgto madreporkoraļļu koloniju fona.

Izdalāmi trīs rīfu veidi: piekrastes rīfi, barjerriifs un atoli. Piekrastes rīfs aņem cietzemes krastu, barjerriifs novietots paralēli krastam, bet zināmā attālumā no tā. Ipaši slavens ir Lielais barjerriifs, kas stiepjas 1400 km garumā gar Austrālijas austrumu krastu.

Atols ir koraļļu gredzens, kas nedaudz paceļas virs jūras līmena. Gredzena iekšpusē ir jūras ūdens ezers, lagūna. Tādā atolā ūdens un vējš ienes dažādu augu sēklas (starp tām arī kokosriekstus), un tas pārvēršas par ziedošu saliņu.

Piekrastes rīfu veidošanās neprasa paskaidrojumus. Grūtāk izskaidrot atolu rašanos, jo tos no visām pusēm aņem lieli dziļumi, kas nav piemēroti koraļļu kolonijām.

Č. Darvins, novērodams koraļļu rīfus un salas ceļojuma laikā uz «Bigla», secināja, ka visi rīfu veidi ceļušies no piekrastes rīfiem, jūras dibenam pakāpeniski grimstot. Ja ar piekrastes rīfu aņemtas salas vietā jūras dibens sāk lēnām grimt, sala sāk pārplūst ar ūdeni un apmēros samazinās. Koraļļi, kas atrodas ap salu, atbilstoši rīfa grimšanai sāk būvēt to uz augšu, jo spēj dzīvot tikai nelielā dziļumā, un rīfa dziļākās vietas



114. att. Koraļļu rīfs bēguma laikā (pēc Gentšela).

sāk atmirt. Tādējādi, kamēr sala grimst, to aptverošais rīfs paliek tuvu ūdens virsmai, pamazām atdalās no sarūkošās salas un pārvēršas par barjerrīfu. Salai pilnīgi nogrimstot, tās vietā paliek seklūdens lagūna, bet rīfs pārveidojas par atolu.

Citi zinātnieki (Agasizs u. c.) barjerrīfu un atolu veidošanos izskaidro citādi. Viņi uzskata, ka koraļļi pārklāj zemūdens kalnugrēdu un smaiļu pašas virsotnes. Šie kalni sākumā sniedzās virs ūdens, bet pēc tam atmosfēras ietekmē tiktāl saira, ka nonāca zem ūdens līmeņa, bet pašu visaugstāko smaiļu vietā izveidojās jūras seklūdens rajoni, ļoti piemēroti koraļļu kolonijām. Dziļurbumi atolos tomēr parādīja, ka vairāku simtu metru dziļumā to pamatne sastāv no koraļļu būvēm. Tas apstiprina nevis Agasiza, bet Darvina teoriju.

Daži autori (Merejs) pieņem, ka atoli un barjerrīfi attīstās, izaugot no šķīstot jūras ūdens ietekmē. Arējās, pret atklāto okeānu vērstās rīfa daļas apskalo ar kaļķa sāļiem bagāts ūdens, kas sekmē koraļļu augšanu, bet rīfa iekšējā daļa pārtiek no ūdens, kurā ir samazinājies kaļķa daudzums, toties pieaudzis ogļskābes — koraļļu gāzu maiņas produkta daudzums, kas sekmē kaļķa šķīšanu. Tā rezultātā rīfa atmirstošās iekšējās daļas šķīst jūras ūdenī, bet perifērās turpina augt. Taču turpmākajā jūru hidroķīmiskajā izpētē Mereja teorija neguva apstiprinājumu. Izrādījās, ka ogļskābe, ko satur lagūnu ūdens, kā arī rīfu ārmaļu ūdens, augstās tropu temperatūras apstākļos kaļķi nešķīdina. Tādējādi neviens no jaunākajām

teorijām par koraļļu rifu un salu veidošanos nav apgāzusi Darvina pamattēzes.

Kas attiecas uz rifa virsūdens daļas izcelšanos, tad sākumā visi rifi ir zem ūdens, pēc tam jūra pakāpeniski atlauž tā malas un atlūzumus izmet virspusē. Atlūzumu slānis aug, telpas starp lielajiem koraļļiem piepildās ar sīkām materiāla drāzām un beidzot bijušā zemūdens rifa vieta rodas 4 un vairāk metru augsta saskalota kaļķa masa.

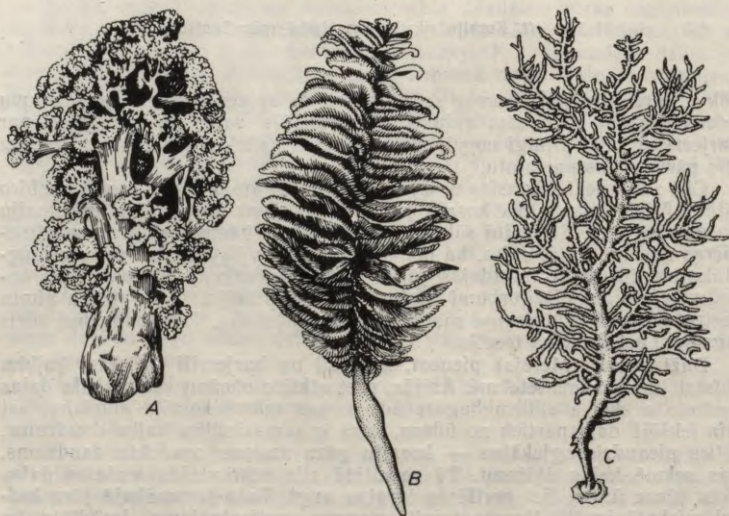
Polipu milzīgo veidotājspēju var izskaidrot daļēji ar to ārkārtīgi lielo skaitu, daļēji ar kaļķa vieglo ieguvī no jūras ūdens tropu apstākļos.

Koraļļu rifi ir pastāvējuši, sākot ar senākajiem ģeoloģiskajiem laikmetiem, bet rifu veidotāju dzīvnieku sastāvs ir mainījies. Kainozoja un mezozoja rifus veidojuši koraļļi, kas līdzīgi mūsdienu koraļļiem. Paleozojā rifu veidotāji bija izmirušo *Rugosa* un *Tabulata* apakšklašu koraļļi. Bez tam aktīvi rifu veidošanā piedalījās *Stromatoporoidea* — izmiruši *Hydrozoa* pārstāvji; kas tuvi mūsdienu *Hydrocorallia* apakškartai.

Klasifikācija. Pie *Anthozoa* klases pieder divas recentas un trīs pilnībā izmirušas apakšklases.

I. APAKŠKLAŠE. ASTONSTARKORAĻĶI (OCTOCORALLIA)

Apakšklases pārstāvjiem ir 8 taustekļi un 8 septas. *Octocorallia* skelets attīstās mezoglejā (115. att.). Apakšklasē apvienotas alcionāriju jeb mikstkoraļļu (*Alcyonaria*), gorgonāriju jeb ragkoraļļu (*Gorgonaria*) un jūrasspalvu (*Pennatularia*) kārtas. Pie alcionārijiem pieder visvienkāršāk veidotie koraļļi. Skelets tiem sastāv no mezoglejā izkaisītām spikulām, kuras dažkārt nesaplūst ass stiegrā. Alcionāriju kolonijas veido blīvas audzes nelielā dziļumā tropu jūrās, taču sastopamas arī mērenajos un polārajos ūdeņos. PSRS ziemeļu un Tālo Austrumu jūrās visparastākās ir



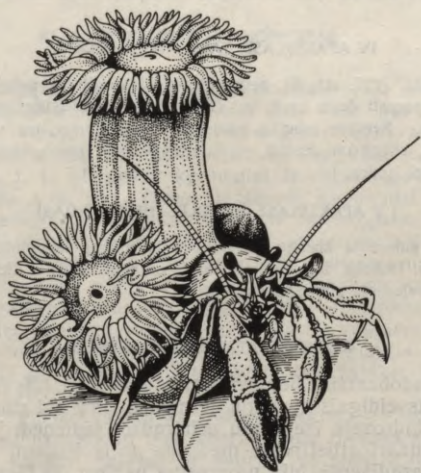
115. att. Dažādi astonstarkoraļļi:

A — alcionārijs (*Gersemia*), B — jūrasspalva (*Pennatula*), C — ragkoraļļu (*Leptogoria*) kolonija.

zarotās *Gersemia*. Gorgonārijiem bez spikulām kokveidīgās kolonijas asi izgulsnējas ragvielas stiegra, kas dažkārt pilnīgi vai daļēji pārkalķojas. Dažiem ragkoraļļiem skeletā uzkrājas ievērojams joda daudzums. Ar to droši vien arī izskaidrojama to izmantošana viduslaiku medicīnā. Ipaša nozīme ir sarkanajam korallim (*Corallium rubrum*), kas sastopams Vidusjūrā dziļāk par 50 m. No sarkanā koraļļa rožsarkanā vai ķieģeļsarkanā kaļķa skeleta izgatavo rotaslietas un sīkizstrādājumus. Graciozās jūraspalvas ar divās regulārās rindās izvietotajiem polīpiem uz taisnā oranžā, sārtā vai violetā kolonijas kāta pieder pie *Pennatularia* kārtas. Šādas kolonijas galveno kātu veido primārais polips; nereti kātā izgulsnējas raga balstšķiedra. Jūraspalvu kolonija ar savu pamatni var iespiesties smilšainā vai dūņainā gruntī. Dažas no tām spēj mirdzēt.

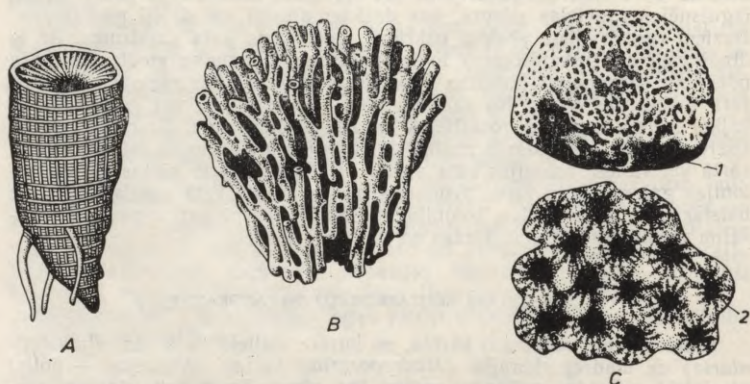
II APAKŠKLAŠE. SEŠSTARKORAĻĶI (HEXACORALLIA)

Sešstarkoraļķi iedalās 5 kārtās, no kurām vislielākās ir aktīniju (*Actiniaria*) un madreporkoraļķu (*Madreporaria*) kārtas. Aktīnijas — polipi vieninieki, ar pēdas palīdzību spējīgi lēni rāpot. Tie ir lieli (dažkārt pārsniedz 60 cm diametrā) bezskeleta polipi, kas izceļas ar formu pareizību un krāsas skaistumu. Dažas aktīnijas (*Sagartia* u. c.) dzīvo simbiozē ar vienuļņiekvēžiem, uz kuru apdzīvotām gliemežu čaulām tās sēž (116. att.). Vēzis tām noder par transportlīdzekli, savukārt ar dzeļkapsulām bruņotā aktīnija pasargā vēzi no plēsēju uzbrukuma. Pieaugot un pārceļojot uz lielāku gliemežnicu, vēzis ar spīlēm pārceļ arī aktīniju no vecās čaulas uz jauno. Madreporkoraļķi (*Madreporaria*) veido kolonijas ar masīvu ārēju kaļķa skeletu. Tie ir galvenie koraļļu rifu veidotāji; pazistami, sākot ar triāsu. Bez tam ir vieninieku (*Ceriantharia*) un koloniālo koraļļu (*Zoantharia* un *Antipatharia*) kārtas.



116. att. Aktīnija uz vienuļņiekvēža aizņemas gliemeža čaulas (pēc Makarova).

III APAKŠKLASE. ČETRSTARKORAĻĻI (TETRACORALLIA JEB RUGOSA)



117. att. Fosilie koraļļi:

A — vieninieks četrstarkoraļļs *Omphium* (no Delaža), B — *Tabulata* koraļļu kolonija (no Druskina un Obručovas, C — *Heliolitidae* kolonija (no Baiera); 1 — kopskats, 2 — kolonijas daļa.

Tie ir izmiruši paleozoja koraļļi, galvenokārt vieninieki (117. att. A), retāk koloniāli; bieži tiem ir augšgalā paplašināta kausa vai raga veids. Jauni *Tetracorallia*, spriežot pēc to skeleta, veido 6 primāro septu aizmetņus, kas runā par labu to radniecībai ar *Hexacorallia* apakšklasi. Nākamās skleroseptas neaizmetas visos sešos, bet tikai četros sektoros. No tā arī šo koraļļu nosaukums — četrstarkoraļļi. Otrs nosaukums — *Rugosa* — saistīts ar raksturīgām gredzeniskām krokām to skeleta ārējā virsmā. Četrstarkoraļļi izplatīti no ordovika līdz perma periodam, bet galveno attīstību sasniedza akmeņoģļu laikmetā, kad no tiem izveidojās ievērojami biezi koraļļu rīfi.

IV APAKŠKLASE. TABULĀTI (TABULATA)

Izmiruši koloniāli (117. att. B), retāk vieninieki koraļļi ar neliela izmēra polīpiem. Skleroseptu skaits parasti dalās ar 6, bet tās ir nepilnīgi attīstītas vai atgādina rindās izkārtotus dzelkņus. Senākie tabulāti pazīstami no kembrija, bet visplašāko izplatību sasniedza ordovikā, silūra un devonā, piedaloties koraļļu rīfu veidošanā. Mezozoja sākumā tabulāti pilnīgi izmira.

V APAKŠKLASE. HELIOLĪTI (HELIOLITIDAE)

Liela izmirusi paleozoja koraļļu grupa; bez izņēmuma koloniāli. Tiem ir raksturīgas 12 skleroseptas. Heliolīti bija plaši izplatīti, un tāpēc tiem ir liela nozīme kā vadfosilijām, nosakot paleozoja slānekļu vecumu.

COELENTERATA TIPA FILOĢENĒZE

Zemākie zarndobumaiņi bez šaubām ir hidrozoji (*Hydrozoa*). Pierādījums tam ir maisveidīgais divslāņu ķermenis, kura abi slāņi saskaras mutes malās. Par hidrozoju izejformu acīmredzot jāpieņem jūru hidropolipi, no kuriem sekundāri attīstījušās medūzas ar ievērojami sarežģītāku uzbūvi. Medūzu parādīšanās bija progresīva pazīme, jo tām bija liela loma sugas izplatīšanās. Taču recentajiem *Hydrozoa* daudzos gadījumos ir notikusi sekundāra medūzu paaudzes reducēšanās.

Saldūdens *Hydrida* nevar uzskatīt par filogēnētiski primitīvām formām, jo kā to uzbūves, tā dzīves cikla ipatnības, domājams, radušās sekundāri sakarā ar pāreju uz dzīvi saldūdeņos.

Starp hidrozojiem sifonofori droši vien parstāv vēlākas izcelsmes grupu, kurā notikusi ievērojama atsevišķu kolonijas ipatņu specializācija dažādos virzienos, un tās rezultātā izveidojās polimorfās kolonijas.

Evolūcijas procesā *Scyphozoa* polipu stadija (scifostoms) lielu progresu neuzrādīja, bet scifomedūzas sasniedza ievērojami augstāku sarežģītības pakāpi, kas izskaidrojams ar brīvi peldošo dzīvesveidu. *Anthozoa* dzīves cikls norit bez metaģenēzes, un to evolūcija virzījās, piemērojoties sēdošām dzīvesveidam, kuram ļoti raksturīga ir pumpurošanās un koloniju veidošana. Šī zarndobumaiņu klase veikusi ievērojamu progresīvu evolūciju uzbūves komplicēšanās virzienā, jo gremošanas aparāts *Anthozoa* jau diferenciējies divās daļās: ektodermālā rīklē un entodermālā viduszarnā. Bez tam *Anthozoa* un *Scyphozoa* gremošanas sistēma kļūst sarežģītāka arī tajā ziņā, ka veidojas kuņģa starpsienas, kas palielina uzsūcošo virsmu. Ņemot vērā abu klašu uzbūves plāna līdzību ar hidrozojiem, var pieņemt to ģenētisko saistību ar šo zemāko klasi.

TIP S. KTENOFORI (CTENOPHORA)

Ktenofori ir jūrās dzīvojoši brīvi peldoši, retāk pa substrātu rāpojoši vai sēdoši, radiālsimetriski (divstaraini) dzīvnieki. Ķermenis, tāpat kā zarndobumaiņiem, sastāv no divām šūnu kārtām — ektodermas un entodermas, starp kurām atrodas biezs mezoglejas slānis. Raksturīga tipa iezīme ir lī m š ū n a s. Kustības nodrošina pārveidotu skropstiņu darbība.

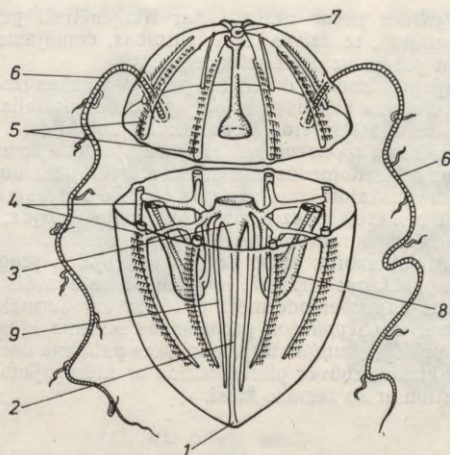
Ktenoforu tipā, kurā apvienotas apmēram 90 sugas, ir viena klase ar tādu pašu nosaukumu.

KLASE. KTENOFORI (CTENOPHORA)

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis visbiežāk maisveida, pie tam vienā maisa galā novietojusies mute; šo ķermeņa polu sauc par mutes jeb orālo polu, bet pretējo — par aborālo polu (118. att.). Ķermeņa galvenā ass iet caur abiem poliem un caur to var vilkt divas dažādas simetrijas plaknes, t. i., ktenoforu ķermenim ir raksturīga radiālā, konkrēti — divstarainā simetrija. Tomēr jāatzīmē, ka daudzi orgāni (airplātņu rindas, radiāli dzimumdziedzeri) ir novietojusies ap galveno asi skaitā pa 8. Tādējādi ktenoforu ķermeņa izveidojumā vērojama divu simetrijas tipu — divstarainā un astoņstarainā savienojums.

Mute ved ektodermālā, vienā virzienā stipri saplacinātā cauruļveida rīklē. Rīkles augšgals pāriet entodermālā kuņģī — saspīestā maisā, kas perpendikulārs rīkles saplacinājuma plaknei. Rīkles saplacinājuma plakni sauc par rīkles plakni, bet plakni, kurā saplacināts kuņģis, — par taustekļu plakni, jo tajā guļ viens pāris taustekļu (sk. tālāk); tās tad arī ir simetrijas plaknes (118. att.).

No kuņģa atiet gastrovaskulārās sistēmas kanāli. Viens kanāls ir vērsts uz mutes pretējo polu un tieši aborālā pola tuvumā sadalās 4 īsos zaros: divi ir akli un divi beidzas ar šaurām atverēm. Citi divi kanāli atiet no kuņģa taustekļu plaknē un vērsti perpendikulāri ķermeņa galvenajai asij — tie ir pirmās pakāpes kanāli; katrs no tiem ceļā uz ķermeņa sienu divreiz dihotomiski zarojas, dodot 2 otrās pakāpes un pēc tam

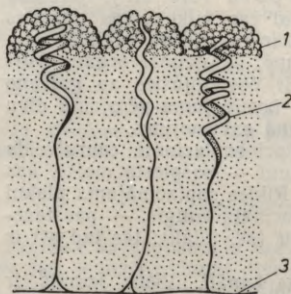


118. att. Šķērseņiski pārgriezta ktenofora uzbūves shēma (pēc Hertviga):

1 — mute, 2 — rīkle, 3 — kuņģis, 4 — meridionālie kanāli, 5 — airplātņu rindas, 6 — taustekļi, 7 — aborālais orgāns, 8 — taustekļa soma, 9 — kanāli, kas vērsti orālo pola virzienā.

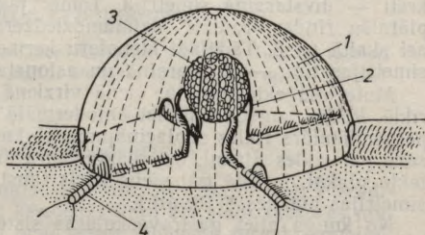
4 trešās pakāpes kanālus. Tādējādi izveidojušies 8 trešās pakāpes kanāli beidzas meridionālajos kanālos, kuri ir tādā pašā skaitā un iet paralēli ķermeņa virsmai no aborālā pola uz orālo. Meridionālo kanālu abi gali ir slēgti. No kuņģa virzienā uz orālo polu gar rīkles sāniem stiepjas vēl divi kanāli.

Atbilstoši meridionālajiem kanāliem pa ķermeņa virsmu iet 8 valniši, uz kuriem ir ktenoforu galvenie kustību orgāni — airplātņi. Valniši atiet no aborālā pola un sniedzas gandrīz līdz mutes polam. Uz katra



119. att. Ktenofora limšūnas uzbūve (no Naumova):

1 — puslodes ar lipīgā sekreta pilieņiem, 2 — spirāliskais pavediens, 3 — taustekļa muskuļšķiedra.



120. att. Aborālā orgāna uzbūves shēma (pēc Kestnera):

1 — kupols, ko veido saplūdušas skropstīnas, 2 — atsperte, 3 — statolīts, 4 — skropstkanāli.

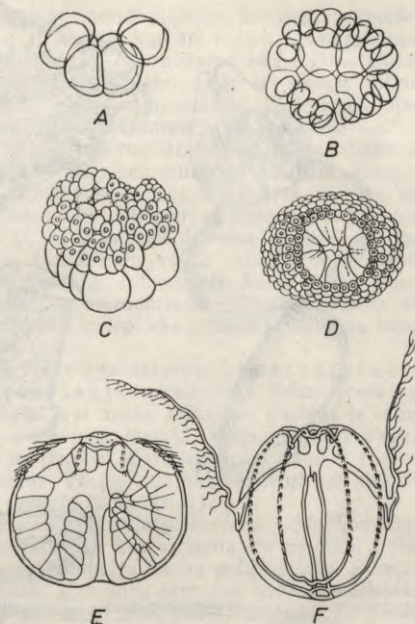
valniša šķērseniski izvietojušās nelielas četrstūrainas plātņītes; tās ir caurspīdīgas, plānas un to gali ķemmveidīgi šķelti. Airplātņītes sit pa ūdeni vienā virzienā, darbojoties līdzīgi daudzēm sikiem ariem un pārvietojot dzīvnieku ar mutes polu pa priekšu. Histoloģiskā uzbūve rāda, ka katra airplātņīte sastāv no lielām saplūdušām skropstiņām.

No katras airplātņīšu rindas gala sākas ar skropstiņām izklāts valnītis (mirgojošais pavediens). Vēlāk šie valniši pa pāriem saplūst, izveidojot četrus valnišus, kuri beidzas aborālajā polā.

Tādējādi ktenofori visā savā dzīves laikā pārvietojas ar pārveidotām skropstiņām. No zarndobumainiem šāda kustību spēja ir tikai kāpuriem, bet pieaugušā stāvoklī to nomaina muskulatūras kustības.

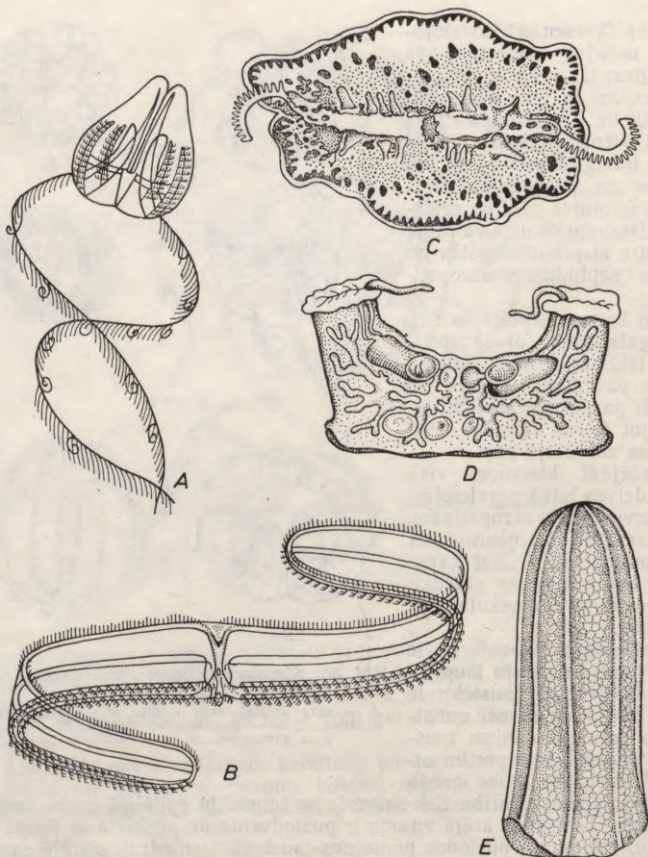
Vairumam ktenoforu ir viens pāris taustekļu laupījuma satveršanai. Taustekļi ir gari, bieži vien zaroti un atiet no ķermeņa sāniem taustekļu plaknē viens pretim otram. Tie var ievilkties īpašās taustekļu somās. Barība tiek satverta ar taustekļu epitēlijā esošu līmšūnu palīdzību. Līmšūnas ārējā virsma ir puslodveida un pārklāta ar lipīga sekretā pilieniem. No puslodes pamatnes taustekļi iesniedzas spirālē savijies pavediens, kas ar otru galu piestiprinājies pie gareniskās muskulatūras kūliša, kurš iet pa taustekļa un tā atzaru garenisko asi (119. att.). Siki jūras organismi, saskaroties ar taustekļiem, pielip pie līmšūnām. Ja upuris mēģina izrauties, līmšūnas atvirzās no taustekļa virsmas, bet ar elastīgo, spirālisko pavedienu, kas kā atsperē amortizē noķertā dzīvnieka rāvienus, paliek saistīta ar to. Ar taustekļiem noķerto laupījumu satver lielās mutes kustīgās malas.

Ktenoforu nervu sistēma sastāv no nervu šūnu perifēriskā (subepitēliālā) pinuma, kas zem airplātņīšu rindām un mirgojošiem pavedieniem veido blīvākas stiegras, kuras iet uz aborālo polu. Te atrodas īpatņs maņu orgāns, kuru sauc par aborālo orgānu (120. att.). Tā pamatni veido spilvenveidīgs, ar dzidru kupolu klāts ektoplazmas uzbiezījums. Kupols izveidojies no garu salīpušu skropstiņu vainaga. Kupola iekšienē virs spilvena virsmas atrodas 4 kāšveida atsperītes. Tās izveidojušās, saplūstot garām vicām, kas atiet no receptoriskām šūnām, kuras saistītas ar aborālo orgānu. Uz atsperītēm balstās statolīts, kas sastāv no salīpušiem kalcija fosfāta kristāliem. Atsperīšu pamatu vicas savieno ar



121. att. Ktenofora *Bolinopsis* embrionālā attīstība (no Baiera):

A — agra drostalošanās stadija, B — mikromēru veidošanās, C, D — gastrulācijas stadijas, E — jauna kāpura garengriezums, F — izveidojies kāpurs.



122. att. Dažādi ktenoforu pārstāvji:

A—D — taustekļktenofori, A — *Cydippe* (pēc Hūra), B — Venēras josta (*Cestus veneris*) (pēc Meijera), C — rāpojšs ktenofors *Coeloplana* (pēc Kikentāla), D — sēdošs ktenofors *Tjaljiella* (no Dogela), E — beztaustekļktenofors *Beroe cucumis* (pēc Naumova).

airplātņiņu rindām. Kaut arī viss šis aparāts tiek uzskatīts par līdzsvara orgānu, tas regulē arī pārvietošanās kustības. Dzīvniekam, kuram iznīcināts aborālais orgāns, airplātņiņu darbība ir traucēta.

Mezogleja ktenoforiem ir labi attīstīta, dzidra un ūdeņaina, līdzīgi kā medūzām. Ktenofori neizceļas ar krāsu spilgtumu, dažkārt tiem ir viegli rozaina krāsa. Darbojoties caurspīdīgās airplātņites uz vispārējā fona laistās visās varavīksnes krāsās.

Vairošanās un attīstība. Ktenofori ir hermafroditiski, pie tam dzimumšūnas veidojas entoderumā. Katra gremošanas sistēmas meridionālā kānā vienā pusē atrodas desveida olnīca, otrā — tāds pats sēklinieks.

Nobriedušās dzimumšūnas izplūst meridionālajos kanālos, pārplēšot to sienu, bet no turienes caur muti ārvidē, kur arī notiek apaugļošanās.

Dzīves cikls ktenoforiem ir vienkāršs, bez metamorfozes. Drostalošanās pilnīga, bet nevienmērīga: viens dziļa pols sastāv no sīkiem mikromēriem, kas drostalojas ātri, otrs — no makromēriem, kuri drostalojas lēni (121. att.). No mikromēriem attīstās ektoderma, no makromēriem — entoderma. Mikromēri uz leju apaug makromēru masu, kuras apakšējā polā šajā laikā parādās ielikums — primārā mute un gastrālā dobuma aizmetnis. Izveidojas gastrula. Blastopora malās ektoderma ieliecas un veido rīkli. Gastrālā dobuma dziļumā daļa entodermas šūnu iespiežas telpā starp ektodermu un entodermu (t. i., blastulas dobuma atliekā) un tur veido krustveida šūnu grupu. No šīm šūnām vēlāk attīstās mezoglejas šūnu elementi un taustekļu muskulatūra. Interesanti, ka te pirmo reizi redzama speciālas trešās dziļlapas — mezodermas aizmetņa veidošanās attīstības laikā. Šis necīgais aizmetnis ir iepriekš minētā krustveida šūnu plātnīte.

Klasifikācija. Ktenofori dalās divās apakšklasēs: taustekļktenoforos (*Tentaculata*) un beztaustekļktenoforos (*Atentaculata*). *Tentaculata* sugām visā dzīves laikā vai agrās attīstības stadijās ir taustekļi, *Atentaculata* sugām to nav nevienā stadijā. Vairums sugu pieder pie taustekļktenoforiem. Dažiem no tiem ir stipri izmainīts, sāniski (rīkles plaknē) izstiepts lentveida ķermenis. Tā garums var sasniegt 1,5 m, piemēram, *Veneras josta* — *Cestus veneris* (122. att. B).

Lielu interesi izraisa plātņktenofori (*Platyctenidae*). Šie ktenofori (122. att. C) ir saplacinājušies galvenās ass virzienā un ne tikai peld, bet var arī rāpot pa substrātu ar saplacināto mutes polu uz leju. Pārejot no peldoša dzīvesveida uz rāpojošu, ktenoforu ķermeņa uzbūvē notikušas lielas izmaiņas. Izņēmums starp citiem ktenoforiem ir arktiskā *Tjaljiella* (122. att. D) ģints, kuras sugas ir sēdošas. To mazuļiem ir tipiska ktenoforu forma. Jaunie dzīvnieki ar muti nosēžas uz substrāta, mutes vidusdaļa saaug, bet tās gali kā dūmeņi izstiepjas uz augšu un tver barību.

Pie beztaustekļktenoforiem pieder ziemeļu un Tālo Austrumu jūrās parastais *Beroe cucumis* (122. att. E). Tas pārtiek no citiem ktenoforiem, norijot tos ar plati atveramo muti.

***Ctenophora* tipa filogēnēze.** Ktenoforiem ir dažas primitīvas pazīmes, piemēram, pārvietošanās ar pārveidotām skropstiņām. Ktenoforu attīstībā parādās mezodermas aizmetņa iezīmes — ar to tie tuvinās tārpiem. Iespējams, ka ktenofori atdalījās no evolūcijas zara, kas tiem bija kopīgs ar *Coelenterata*, pirms vēl zarndobumaiņi bija kļuvuši par sēdošiem dzīvniekiem.

NODALĪJUMS. BILATERĀLI (BILATERIA)

TIPS. PLAKANTĀRPI (PLATHELMINTHES JEB PLATODES)

1. Pie plakantārpu tipa pieder divpusēji (bilaterāli) simetriski dzīvnieki, caur kuru ķermeni var vilkt tikai vienu simetrijas plakni. Divpusējā simetrija pirmo reizi parādās tieši šajā bezmugurkaulnieku grupā.

Plakantārpi ir trīsdziļlapji. Ontoģenēzes procesā tiem formējas nevis divas dziļlapas kā zarndobumaiņiem, bet gan trīs. Starp ektodermu, kas veido segslāni, un entodermu, no kuras veidojas zarna, tiem ir vēl vidējā dziļlapa — mezoderma. Ķermenis vairumā gadījumu izstiepts garumā un

saplacinājies dorsoventrālā virzienā (ieguvis lapas, plātnītes vai lentes veidu).

2. Plakantārpu uzbūves svarīga īpatnība ir ādas-muskuļu maiss. Tā kopumā sauc ārējo epitēliju un tieši zem tā esošo komplicēto muskulatūru. Muskulatūra, kas nereti iedalās vairākos slāņos (gredzeniskais, gareniskais), blīva maisa veidā zem epitēlija apņem visu dzīvnieka ķermeni un nesadalās atsevišķos specializētākas nozīmes muskuļos, kā tas ir augstākajiem bilaterālajiem dzīvniekiem (posmkājiem, gliemjiem). Ādas-muskuļu maisa muskulatūras elementu saraušanās rezultātā veidojas plakantārpjiem raksturīgās tārpveidīgās kustības.

3. *Plathelminthes* ķermeni nav dobuma. Tie ir bezdobuma jeb parenhimatozi dzīvnieki: telpu starp iekšējiem orgāniem aizpilda mezodermas izcelsmes saistaudi jeb parenhīma, kas sastāv no ļoti daudzām šūnām. Parenhīma aizņem visas telpas starp orgāniem un pilda dažādas funkcijas: balsta funkciju, uzkrāj rezerves barības vielas, piedalās vielmaiņas procesos utt.

4. Gremošanas sistēma vēl ir primitīva un sastāv tikai no ektodermālas priekšzarnas jeb rīkles un entodermālas viduszarnas, kas noslēdzas akli. Galazarnas un ānusa nav. Parazitiskām formām gremošanas sistēma var pilnīgi reducēties.

5. Nervu sistēma sastāv no viena smadzeņu gangliju pāra un no tā atejošām kaudāli vērstām nervu stiegrām, kuras savieno gredzeniskas šķērssķiedras. Augstāku attīstības pakāpi sasniedz divas gareniskās stiegras (sānu vai ventrālās). Plakantārpjiem veidojas nervu sistēmas centrālais regulējošais aparāts.

6. Asinsrites un elpošanas sistēmas nav.

7. Pirmo reizi parādās speciāli izvadorgāni, kas veidoti pēc protonefrīdiju tipa. Tā ir zarotu kanālu sistēma. Katrs kanāls beidzas parenhīmā ar īpašu zvaigzņveida jeb terminālo šūnu, kurai ir skropstiņu pušķis. Ar ārēdi protonefrīdijus savieno speciālas ekskretēporas jeb izvadporas.

8. Plakantārpu dzimumsistēma ir hermafroditiska: veidojas komplicēta kanālu sistēma dzimumproduktu izvadišanai, un attīstās orgāni, kuri nodrošina iekšēju apaugļošanu.

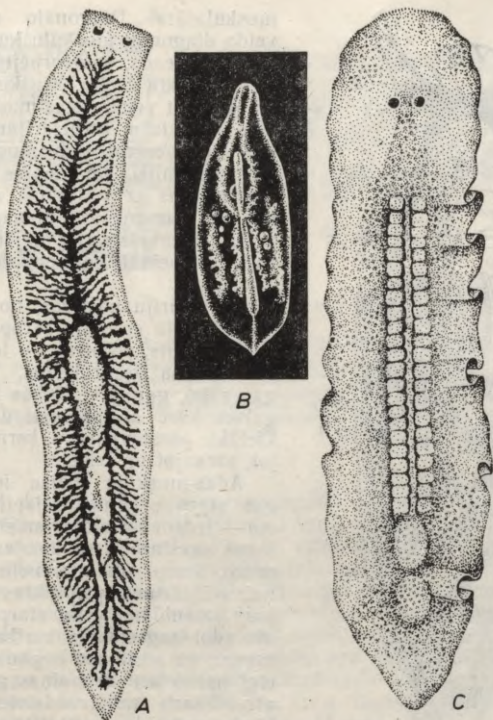
Pie plakantārpu tipa pieder 5 klases: skropstiņtārpi (*Turbellaria*), sūcējtārpi (*Trematoda*), monogeneji (*Monogeneoidea*), lenteņi (*Cestoda*), cestodāriji (*Cestodaria*). Pēdējās 4 klasēs ir tikai parazitiskās formas.

I KLAŠE. SKROPSTIŅTĀRPI JEB TURBELĀRIJAS (TURBELLARIA)

Brīvi peldoši tārpi jūrās vai saldūdeņos, retumis augsnē. Visu ķermeni tiem klāj skropstiņepitēlijs (123. att.). Skropstiņtārpu sugu skaits sasniedz 3000.

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis garš, lapveidīgs un parasti bez jebkādām piedevām. Tikai nedaudzām turbelārijām ķermeņa priekšgalā ir nelieli taustekļveida izaugumi (124. att.). Skropstiņtārpi ir nelieli, un to izmēri variē no milimetra līdz dažiem centimetriem. Tikai retos gadījumos ķermenis ir bezkrāsains vai viscaur balts; parasti ādas pigmenta graudiņi iekrāso to dažādā, dažkārt ļoti spilgtā krāsā.

Ķermeni klāj vienslāņa skropstiņepitēlijs (125. att. A), kas sastāv no augstām cilindriskām šūnām, kuru brīvajā galā ir skropstiņas. Dažām turbelārijām robežas starp atsevišķām šūnām izzūd. Tādos gadījumos citoplazmas daļas, kurās atrodas kodols, diezgan dziļi iegrīst audos, kļūst kolbveidīgas un ar sašaurināto galu savienojas ar ārējo slāni (125. att.

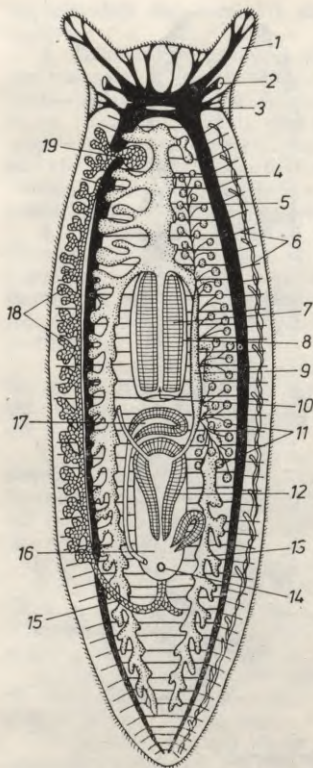


123. att. Skropstīgtārpi (*Turbellaria*):

A — *Dendrocoelum lacteum* (*Tricladida*), B — *Mesostoma ehrenbergi* (*Rhabdocoela*), C — *Leptoplana alcinoi* (*Polycladida*)
(pēc Strelkova).

B). Ārējā slānī nav kodolu, tā ir nesadalīta citoplazmas plātne ar skropstīgnām brīvajā malā. Tādu segaudu tipu sauc par iegrimušo epitēliju.

Turbelāriju ķermeņa segā ir daudz ādas dziedzeru. Parasti tās ir pokāļveida vai bumbierveida dziedzeršūnas, kuras izkaisītas pa visu ķermeņa virsmu vai sakopotas kompleksos. Tās var atrasties kā pašā epitēlijā, tā arī iegrimt ķermeņa dziļumā. Viena no ādas dziedzeru formām ir rābdītšūnas. Tās satur mirdzošas nūjiņas — rābdītus, kas stipri lauž gaismu. Rābdīti izvietojušies perpendikulāri ķermeņa virsmai. Dzīvnieku kairinot, tie viegli tiek izmesti no epitēlija ārvidē un, ūdenī stipri uzbrīstot, veido uz tārpā ķermeņa virsmas biezās gļotas, kurām, iespējams, ir aizsargloma. Zem epitēlija atrodas elastīga pamatmembrāna jeb bazālā membrāna — epitēlija šūnu pamatnes izdalīts produkts; tā piedod ķermenim noteiktu formu, un pie tās piestiprinās muskuļi. Zem bazālās membrānas novietojusies komplicēta muskulatūra, kas sastāv no vairākiem gludās muskulatūras slāņiem. Ārējā ir gredzeniskā muskulatūra, nedaudz dziļāk — gareniskā muskulatūra un beidzot — diagonālā



124. att. Triszaruzarnas turbelārijas uzbūves shēma (pēc Grafa):

1 — taustekļveida izaugumi, 2 — acis, 3 — smadzeņu ganglijs, 4 — viduszarnas priekšējais zars, 5 — gareniskā nervu slēgta, 6 — nervu šķērssiēgta, 7 — rīkle, 8 — rīkles kabata, 9 — sēklvads, 10 — mute, 11 — sēklinieki, 12 — kopulācijas orgāns, 13 — viduszarnas pakāļējais zars, 14 — dzimummatere, 15 — olvads, 16 — dzimumkloāka, 17 — kopulācijas soma, 18 — dzeltenumdziēzeri, 19 — olnīca. Kreisajā pusē nav parādīti sēklinieki, 1. līnijā — dzeltenumdziēzeri un olnīca.

Dažām turbelāriju grupām (piemēram, *Tricladida* kārtas saldūdens planārijām un *Polycladida* kārtas jūras turbelārijām) mute atveras nevis rīklē, bet īpašā dziļā ārējās segas izliekmā, ko sauc par rīkles kabatu (124., 135. att.). No kabatas dibena tās dobumā iesniedzas muskuļota rīkle. Tā ir cauruļveidīga, spēj stipri izstiepties, caur muti izsniegties ārīdē — savvert medijumu. Entodermālā viduszarna daudzām *Turbellaria* formām ir dažādi veidoti. Sikajiem skropstiņtārpiem (*Rhabdozoela*, *Macrostamida* kārtām u.c.) tai ir vienkārša maisa vai galā noslēgtas caurulītes veids

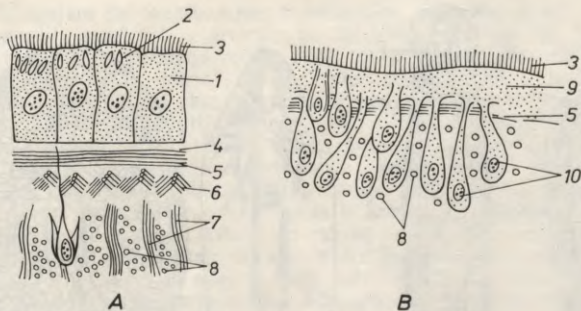
muskulatūra. Diagonālo muskulatūru veido diagonāli muskuļu kūliši, kuri iet divos virzienos, savstarpēji krustojoties zem noteikta leņķa. Muskulatūra kopā ar epitēliju veido ādas-muskuļu maisu. Bez tam visām turbelārijām ir raksturīgi dorsoventrāli jeb muguras-vēdera muskuļu kūliši. Tie stiepjas no ķermeņa mugurpuses uz vēderpusi un piestiprinās pie ķermeņa abu plakano pušu bazālās membrānas; tādejādi dzīvnieks spēj saplacināt ķermeni dorsoventrālā virzienā.

Turbelāriju kustības, no vienas puses, ir ārējā epitēlija skropstiņu darbības rezultāts, no otras, — to ādas-muskuļu maisa kontrakcijas. Turbelārijas gan rāpo, gan peld. Sikās formas peld galvenokārt ar skropstiņu palīdzību. Lielākie pārstāvji rāpo, ķermeni izstiepjot, saraujot un izlokot.

Ādas-muskuļu maisa iekšpusē telpas starp orgāniem aizpilda parenhīma — irdeni izvietotas saistaudu šūnas, kuras savstarpēji savienojas ar izaugumiem. Starp šūnām ir nelielas, ar ūdeņainu šķidrumu piepildītas telpas, kas ļauj parenhīmai veikt starpnieka lomu, aizvadot sagremotās barības vielas no zarnas uz iekšējiem orgāniem. Vienlaicīgi notiek arī vielmaiņas galaproduktu aizvadišana uz izvadsistēmu. Parenhīmā atrodas daudz fibrillāro veidojumu, tādēļ to var uzskatīt arī par balstaudiem.

Gremošanas sistēma sastāv no priekšzarnas un viduszarnas, kas beidzas akli. Mute noder ne tikai barības norīšanai, bet arī nesagremoto, cieto barības atlieku izmešanai. Vairums skropstiņtārpu ir plēsoņas, kas barojas ar dažādiem sīkiem dzīvniekiem.

Mute parasti atrodas ķermeņa ventrālajā pusē: netālu no ķermeņa priekšgala, ventrālās puses vidū vai tuvāk pakalgalam. Mute ved ektodermālā rīklē, kas savukārt pāriet viduszarnā.



125. att. Ādas-muskuļu maisa uzbūves shēma:

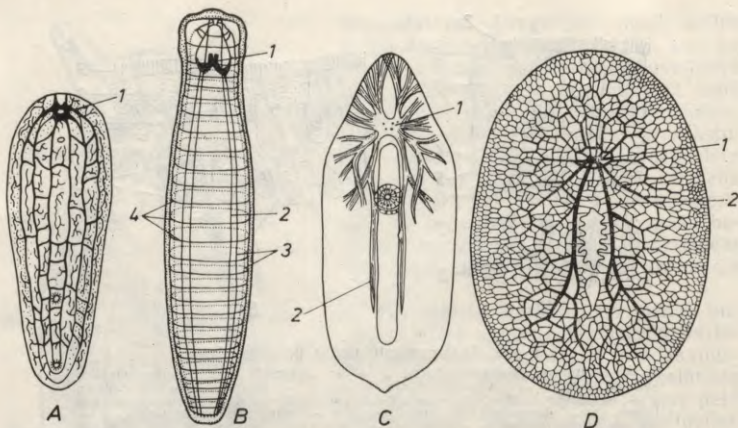
A — ar tipisku skropstīnēpītēliju, B — ar iegrīmušo epītēliju (pēc Graffia shematizēts): 1 — skropstīnēpītēlija šūnas, 2 — rabditi, 3 — skropstīņas, 4 — bazālā membrāna, 5 — gareniskā muskulatūra, 6 — diagonālā muskulatūra, 7 — dorsoventrālā muskulatūra, 8 — gareniskā muskulatūra, 9 — ārējais citoplazmatiskais slānis, 10 — citoplazmas iegrīmušās daļas ar kodoliem.

(134. att. C). Lielajām formām zarna vienmēr ir zarota. Tā daudzzarzarnas turbelārijām (*Polycladida*) rikle ved kuņģī, no kura uz visām ķermeņa pusēm atiet zaroti, galos noslēgti kanāli (135. att.). Triszarzarnas turbelārijām (*Tricladida*) no ķermeņa vidusdaļā novietotās rikles atiet uzreiz trīs galvenie viduszarnas zari (123., 124. att.): viens iet taisni uz priekšu, pārējie divi noliecas un gar rikles sāniem virzās uz pakaļgalu; katrs zars dod aklus sānzarus. Tādam zarnas izveidojumam nav gadījuma raksturs. Sikajām turbelārijām, kuru izmēri nepārsniedz dažus milimetrus, sagremotā barība pa sūkļveidīgajiem parenhimatozajiem audiem viegli sadalās pa visu ķermeni. Lielajiem trikladīdiem, kuru izmēri dažkārt sasniedz 1—3 cm un dažkārt pat 30 cm, šis process ir ārkārtīgi apgrūtināts. Šiem skropstīņtārpjiem gremošanas produktus pa dzīvnieka ķermeni sadala zarnas atzari, visos virzienos šķērsojot parenhīmu un tieši saskaroties ar viņiem audiem un orgāniem. Barības sagremošanā turbelārijām, līdzīgi kā zarndobumaiņiem, nozīmīga vieta ir gremošanai šūnās. Barības daļiņas, kuras vispirms tiek pakļautas rikles dziedzeru sekrēta iedarbībai, nonāk viduszarnā, kur tās satver zarnas epītēlija šūnas. Epītēlija šūnas veidojas daudz gremošanas vakuolu. Bezzarnas turbelārijām vispar nav izteiktas viduszarnas (126. att.). Rikle tām iesniedzas nedaudz savrupā parenhīmas iecirknī (gremošanas parenhīmā), kur barība tiek sagremota šūnās.



126. att. Bezzarnu turbelāriju *Convoluta* uzbūve (pēc Breslava):

1 — parenhīma, 2 — mute, 3 — gremojošā parenhīma, 4 — dzimumatveres, 5 — virišķais kopulācijas orgāns.



127. att. Turbellāriju nervu sistēma:

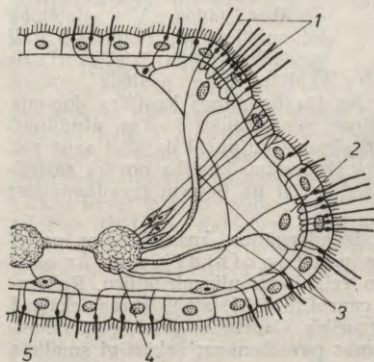
A — *Convoluta* (*Acoela*) (no Baiera), B — *Bothrioplanu* (pārstāvis no *Tricladida* kārtai tuvas kārtas), C — *Mesostoma* (*Rhabdocoela*), D — *Planocera* (*Polycladida* (no Beklemiševa, pēc dažādiem autoriem); 1 — smadzenes, 2 — gareniskās ventrālās nervu stiegras, 3 — gareniskās sānu un dorsālās nervu stiegras, 4 — nervu šķērssiēgras.

Nervu sistēmu turbelārijiem veido smadzeņu gangliji un no tiem atejošas nervu stiegras. Šīs sistēmas galvenā īpatnība salīdzinājumā ar zarndobumaīņu nervu sistēmu ir nervu elementu koncentrācija ķermeņa priekšgalā un pārkaita nervu mezglu — smadzeņu gangliju — formēšanās. Tās ir primitīvas smadzenes, kas darbojas kā regulējošs nervu centrs. No ganglijiem atiet stiegras, kas sastāv no nervu šķiedrām un visā stiegru garumā izkaisītām nervu šūnām.

Turbelāriju nervu sistēmas uzbūve ir visai dažāda, kas ļauj izprast tās evolūcijas ceļus klases ietvaros. Dažām bezzarnas turbelārijiem (*Acoela*) nervu sistēma ir ļoti vienkārša (127. att. A). Tā veido difūzu pinumu, atrodas tuvu ķermeņa virsmai un zināmā mērā atgādina zarndobumaīņu nervu sistēmu. Mazs smadzeņu ganglijs inervē tārpā priekšgalā esošo statocistu. Šī primitīvā nervu sistēma pilnveidojas 3 galvenos virzienos. Vispirmās pārkārtojas nervu pinums, un tā rezultātā rodas gareniskās nervu stiegras un šķērssiēgras, kas tās savieno. Paraleli palielinās smadzeņu ganglija izmēri un nozīme. No neliela, statocistu inervējoša nervu mezgla tas pakāpeniski pārveidojas par visa ķermeņa galveno koordinējošo centru. Vienlaicīgi notiek nervu sistēmas iegrimšana parenhīmā. Tas ir svarīgs pielāgojums, kas nodrošina ganglija un stiegru pasargāšanu no ārvides iespējamās kaitīgas iedarbības. Beidzot jāatzīmē vēl viens svarīgs turbelāriju nervu sistēmas evolūcijas moments. Primitīvām formām vēl ir diezgan daudz (5 vai 6 pāri) garenisko stiegru, kas diferencējušās no difūzā nervu pinuma. Evolūcijas gaitā to skaits samazinās līdz diviem un pat vienam pārim (127. att. C). Palikušās stiegras ir spēcīgi attīstītas un samērā resnas. Tātad te ir notikusi homologisko orgānu oligomerizācija. Visas gareniskās stiegras savieno gredzeniskās šķērssiēgras, un līdz ar to nervu sistēma iegūst regulāru režģa formu (127. att. B). Sādu, arī citām plakantārpu klasēm raksturīgu nervu sistēmas uzbūves tipu sauc par ortogonu.

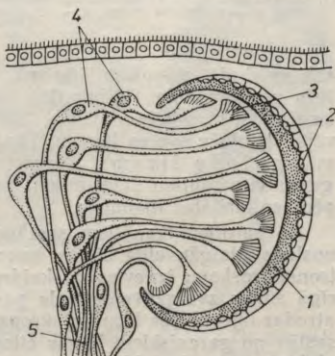
Savdabīgajām daudzzaruzarnas turbelārijām (*Polycladida* kārtā) smadzeņu ganglijs samērā tālu atvērīts no dzīvnieka ķermeņa priekšgala un atrodas starp to un ķermeņa centru (127. att. D), bet trīszaruzarnas turbelārijām (*Tricladida* kārtā), taisnzarnas turbelārijām (*Rhabdocoela* kārtā) un dažiem citiem skropstīntārpiem ganglijs tuvināts priekšgalam. Atbilstoši tam arī no ganglija atejošo nervu stiegru ir daudz (līdz 11 pāriem), un tās starveidīgi atiet uz visām pusēm, pie tam pakāļejo stiegru garums (sakarā ar ganglija novietojumu) pieaug. Blakus esošās nervu stiegras savieno smalku šķērsnervu sistēma, veidojot sarežģītu nervu pinumu. Divas pakāļējās nervu stiegras ir labāk attīstītas par pārējām. Tas piešķir nervu sistēmai bilaterālu raksturu. Trīszaruzarnas turbelārijām no smadzenēm uz pakāļgalu atiet vairākas nervu stiegras, bet starp tām īpaši izceļas ventrālo stiegru pāris, kas resnāks par visām pārējām; tādejādi trīszaruzarnas turbelārijām bilaterālā simetrija nervu sistēmas izveidojumā ir ļoti labi izteikta.

Maņu orgāni *Turbellaria* klasē attīstīti samērā bagāti. Taustes funkcijas veic visa ķermeņa virsma, bet dažām sugām arī nelieli pārkaita taustekļi ķermeņa priekšgalā. Arvides mehāniskos un ķīmiskos kairinājumus tieši uztver garas, nekustīgas ķermeņa izkaisītas maņu vīcas. Principā to uzbūve līdzīga zarndobumaiņu dzeļšūnu maņu vīcai (knidocilam; 103. lpp.). Taču atšķirībā no knidocila tās ir saistītas ar nervu šūnām, kuru izaugumi aiziet līdz smadzeņu ganglijam (128. att.). Tas nodrošina centralizētu dzīvnieka atbildes reakciju uz kairinājumu. Tādas uzbūves maņu orgānus sauc par *sensilām*. Dažām turbelārijām (*Acoela* u. c.) ir līdzsvara maņas orgāns — *statocista* — slēgts maisiņš, kurā atrodas kalcija karbonāta dzirdes akmentiņi. Statocista izvietojusies virs smadzeņu ganglija. Acis ir gandrīz vienmēr. Var būt viens pāris acu tieši virs smadzenēm vai arī to ir vairāk (daži desmiti), un tās atrodas ķermeņa malās visapkārt priekšgalam. Acis (129. att.) parasti sastāv no pigmentkausa, kuru veido viena vai dažas pigmentšūnas. Kausa dobumā iesniedzas receptoro šūnu gaismasjutīgā daļa. No katras receptorās šūnas



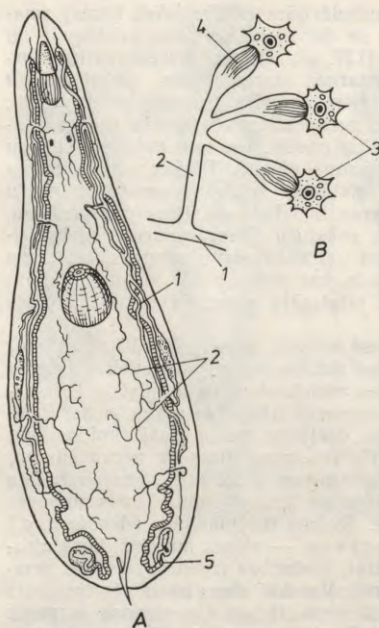
128. att. Turbelāriju maņu šūnu (sensilu) galu izvietojums adā. Priekšgala šķērs griezumā (shematizēts pēc Geleja):

1 — ar nervu šūnām saistītas maņu vīcas, 2 — nervu šūnas, 3 — nervu šūnu izaugumi, 4 — smadzeņu ganglijs, 5 — skropstīnēpītelija šūna.



129. att. Turbelāriju acs uzbūves shēma (pēc Heses):

1 — pigmentkausa, 2 — pigmentkausa šūnu kodoli, 3 — receptoro šūnu gaismasjutīgā daļa, 4 — receptoro šūnu kodoli, 5 — nervu šķiedras, kas veido redzes nervu.



130. att. Turbellārijas izvadstēma:

A — galveno izvadkanālu novietojums taisnzarnas turbelārijai *Gyratrix hermaphroditus* (no Raizinger), B — protonefrīdiju izbūves shēma (pēc Bues un Santona); 1 — galvenie gareniskie izvadkanāli, 2 — zarotie kanāliņi, 3 — zvaigzņveida (terminālās) šūnas, 4 — mirgojošā liesma, 5 — izvadpora.

rākām rindā stāvošām šūnām). Katra šūna ir zvaigzņveida (terminālā) šūna. No tās pamatnes kapilāra dobumā iesniedzas skropstiņu pušķis. Skropstiņas nepārtraukti kustas, atgādinot vējā plivojošu sveces liesmu. Tāpēc arī skropstiņu pušķi dažkārt sauc par mirgojošo liesmu. Nepārtrauktā skropstiņu kustība novērš sastrēgumu virzāmajam šķidrūmam, kas tālāk plūst pa tieviem izvadkanāliem pēc kapilaritātes likumiem.

No zarotiem kanāliem sastāvošus izvadorgānus, kuru distālos galus noslēdz zvaigzņveida šūnas, sauc par protonefrīdijiem. Ar elektronmikroskopu izdevies noskaidrot šo veidojumu ultrastruktūru. Raksturīgā šūnas zvaigzņveida daļa pāriet caurulītē (131. att.), kuras iekšienē atrodas mirgojošās liesmas skropstiņu pušķis. Caurulītes priekšgalā sienas sastāv no gareniskiem blīvas citoplazmas pavidieniem; ārkārtīgi smalkās plaisas starp tiem klāj gļotaina plēvīte. Tieši šajā protonefrīdija rajonā šķidrums iesūcas kanāliņā no apkārtējās parenhīmas. Protonefrīdijī veidojas no ektodermas. To funkcija acīmredzot ir ne tik daudz šķidro vielmaiņas galaproduktu izvadīšana no organisma, kā osmotiskā spiediena regulēšana. Ar to izskaidrojama īpaši spēcīgā protonefrīdiju attīstība saldūdens turbelārijām. Osmotiskā spiediena atšķirība ķermeņa šūnās un

pretējā gala atiet nervu šķiedra. Šķiedras vēlāk apvienojas redzes nervā un virzās uz smadzenēm. Pigmentkausa izliektā daļa paversta pret ķermeņa virsmu tā, ka gaismas stars vispirms iziet caur receptoro šūnu ķermeņi un tikai pēc tam tas nonāk receptoro šūnu gaismasjutīgajā daļā. Tāda tipa acis sauc par apvērstām jeb invertētām acīm. Atcerēsimies, ka medūzām retinālo šūnu gaismasjutīgā daļa ir novietota pret ārvidi, t. i., pret gaismas avotu vērstajā daļā. Tās ir neapvērstas jeb neinvertētas acis.

Elpošanas orgānu turbelārijām nav. Udenī izšķīdušais skābeklis nonāk tārpa ķermeņi difūzi caur visu virsmu. Šajā sakarā liela nozīme ir turbelāriju saplacinātajai ķermeņa formai.

Izvadstēma kā atvērta sistēma pirmo reizi parādās skropstiņtārpiem (130, 131. att.). To veido divi vai daži kanāli, un katrs no tiem ar vienu galu atveras ārvidē. No šiem galvenajiem kanāliem ķermeņa dziļumā atiet ļoti daudz sānzaru, kuri pāriet vēl tievākos vados. Visi sistēmas ļoti smalko vadu (kapilāru) gali iesniedzas šūnās (iziet cauri vai kapilāra galu noslēdz samērā liela zvaigzņveida (terminālā) šūna. No tās pamatnes kapilāra dobumā iesniedzas skropstiņu pušķis. Skropstiņas nepārtraukti kustas, atgādinot vējā plivojošu sveces liesmu. Tāpēc arī skropstiņu pušķi dažkārt sauc par mirgojošo liesmu. Nepārtrauktā skropstiņu kustība novērš sastrēgumu virzāmajam šķidrūmam, kas tālāk plūst pa tieviem izvadkanāliem pēc kapilaritātes likumiem.

ārvidē izraisa nepārtrauktu ūdens ieplūdi audos. Lieko ūdeni tātad arī izvada protonefrīdijī. Primitīvām jūras turbelārijām (*Acoela* kārtai) vēl nav speciālu izvadorgānu, un ekskretus tām izvada kustīgas šūnas — amebocīti, kuri, piepildījušies ar vielmaiņas galaproduktiem, izkļūst ārā caur ķermeņa segu.

Dzimumsistēma skropstiņtārpiem ir hermafroditiska un nereti visai complicēta (124., 134., 135. att.). Galvenā complicēšanās salīdzinājumā ar zarnodobumaiņiem ir speciālu kanālu izveidošanās dzimumšūnu izvadīšanai. Vairumam turbelāriju ir kompakti, ar īpašu apvalku klāti dzimumdziedzeri. Turbelāriju dzimumsistēma ir ļoti daudzveidīga, tādēļ nav iespējams dot vienotu šīs sistēmas raksturojumu. Seit dotais apraksts veidots galvenokārt uz daudzzaruzarnas (*Polycladida*) un trīszaruzarnas (*Tricladida*) turbelāriju dzimumsistēmu bāzes.

Vīrišķā sistēma sastāv no daudziem nelieliem parenhīmā izkaisītiem sēkliniekiem. No sēkliniekiem atiet sēklas kanāliņi, kas katrā ķermeņa pusē beidzas vienā kopīgā gareniskā virzienā ejošā sēklvadā. Abi sēklvadi stiepjas gar rīkles sāniem un aiz tās savienojas, veidojot sēklas izsviedējkanālu. Tas atrodas muskulotā kopulācijas orgānā (*penis*), kas beidzas īpašā ķermeņa ieliekumā — dzimumkloākā; dzimumkloāka atveras ar dzimumportu, caur kuru var izvīzīt kopulācijas orgānu. Dzimumkloākā beidzas arī sievišķā sistēma.

Sievišķā sistēma satur vai nu daudz ļoti mazu olnīcu, vai tās ir tikai divas, vai pat viena. Olnīcu skaita samazināšanās bieži notiek tāpēc, ka vaiņams to zaudē spēju producēt īstas olšūnas un pārvēršas par dzeltenumdziedzeriem, kas piegādā tikai barības vielas. Var iedomāties, kā turbelāriju evolūcijas procesā notika šāda olnīcu uzbūves un funkcijas izmaiņa. Acīmredzot sākotnējās daudzajās olnīcās daļa olšūnu neattīstījās, bet tika izmantotas augošu oocītu barošanai (tā tas notiek dažām primitīvām turbelārijām). Vēlāk pirmatnējās olnīcas diferencējās oocītus producējošās olnīcās un dzeltenumdziedzeros, kuru šūnas — dzeltenumdzimumšūnas — ir homologiskas oocītiem, bet zaudējušas spēju apaugloties un tālāk attīstīties. Tās ir piepildītas ar barības vielām un ietilpst complicētas olas sastāvā (sk. tālāk), kur tiek izmantotas topošā dīgļa barībai. No olnīcām uz pakaļgaļu atiet 2 olvadi. Pa celam ar tiem savienojas smalkie dzeltenumdziedzeru kanāli. Aiz rīkles abi olvadi saplūst vienā kanālā — makstī, kas atveras dzimumkloākā. Nereti dzimumkloākā vēl beidzas neliels maisiņš — kopulācijas soma, kurā kopulācijas laikā nonāk otra īpatna sperma. Katru apaugloto olšūnu apņem dzeltenumdzimumšūnu grupa. Kompleksu ietver kopīga čaula. Rezultātā izveidojas complicētas (t. i., no dažādiem šūnu elementiem sastāvošas) olas. Tās ir raksturīgas ne tikai daudzām turbelārijām, bet arī citiem plakantārpiem.

Apaugļošanās ir iekšēja, pie tam viena īpatna kopulācijas orgāns tiek ievadīts otra īpatna dzimumkloākā. Šis otrs īpatnis tajā brīdī funkcionē kā mātiņa.

Dzimumsistēmas detaļu izveidojums dažādām skropstiņtārpu grupām var variēt. Tikai daļai turbelāriju sievišķie dzimumdziedzeri diferencējas olnīcās un dzeltenumdziedzeros. Daudzie sēklinieki nereti pakļauti oligomerizācijai, un to skaits sarūk līdz diviem



131. att. Zvaigzņveida šūnas elektronmikroskopiska shēma (pēc Kimmela, izmainīta):

1 — terminālās šūnas zvaigzņveida ķermenis, 2 — citoplazmatiskie pavedieni, 3 — caurulīte (tās iekšpusē mirgojoša liesma).

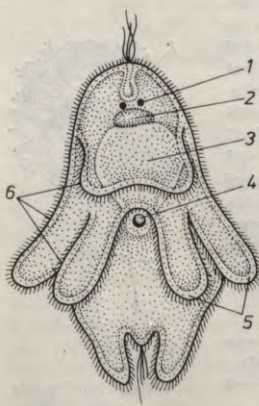
(piemēram, *Rhabdoceola* kārtai). Ipašu uzmanību pelna berzzarnas turbelāriju ārkārtīgi primitīvais dzimumsistēmas izveidojums. Dzimumsēšanas tām guļ tieši parenhīmā, neveidojot noformētus dzimumdziedzērus (134. att.). Nereti nav arī dzimumvadu. Dažām primitīvākām bezzarnas turbelārijām (*Acoela* kārtai), kā šķiet, nav arī dzimumatveres un olas izkļūst ārā caur plīsumu sienā vai caur muti, kas atgādina attiecīgu procesu zarnodobumaiņiem. Savdabīgs ir arī apaugļošanās veids. Viena īpatņa kopulācijas orgāns ieburbjas otra īpatņa ādā un parenhīmā, kur arī izlaiž spermatozoīdus. Spermatozoīdi pēc tam patstāvīgi nonāk līdz olšūnām un apaugļo tās. Turbelāriju neparastā dzimumvadu uzbuves daudzveidība parliecināši parāda, ka šāda sistēma pirmo reizi attīstījusies tieši šai grupai. Dzimumvadu — turbelāriju jaunveidojuma — rašanās ir saistīta ar pāreju uz rāpojošu dzīvesveidu. Turbelārijas ir tajā attīstības momentā, kad dzimumsistēma «meklē» jaunus, visizdevīgākus un ērtākas formas dzimumproduktu izvadišanai ārvidē vai ievadišanai partnera ķermenī dzimumprocesa laikā.

Vairošanās un attīstība. Vairumā gadījumu vairošanās ir tikai dzimumiska. Dažādām skropstiņtārpu kārtām embrionālā attīstība stipri atšķiras. Ola parasti drostalojas pilnīgi, bet nevienmērīgi, atgādinot posmtārpu spirālisko drostalošanos (sk. tālāk). Olas blastomeri vēl pirms gastrulas izveidošanās diferenciējas mikromēros, no kuriem vēlāk izveidojas ektoderma, un 4 makromēros, kas dos sākumu entodermai un mezodermai.

Polycladida kārtas jūras formām attīstība saistīta ar metamorfozi. No olas iznāk t. s. Millera kāpurs (132. att.), kas ar daudzām būtiskām pazīmēm atšķiras no pieauguša īpatņa. Kāpura ķermenis ir olveidīgs un nav dorsoventrāli saplacināts, zarnu kanāls nezarots, maisveida. Ipaši raksturīgs ir vainags, kas sastāv no 8 samērā garām daivām, aptver ķermeņa vidusdaļu nedaudz uz priekšu no mutes. Gar daivu malu stiepjas spēcīgi attīstītu skropstiņu josla. Skropstiņas kopumā veido blīvu priekšmutes skropstiņu vainagu.

Kāpurs brīvi peld planktonā, un, tikai pakāpeniski pārvērtoties par mazu turbelāriju, apmetas uz gultnes. Pārējiem skropstiņtārpiem attīstība ir tieša.

Dažas turbelārijas (*Macrostomida* kārta) spēj vairoties bezdzimumiski, atkārtoti šķēršeniski daloties. Dalīšanās sākas ar iezmaugas veidošanos aiz rīkles (133. att.). Vēl pirms ķermeņa pakalējās daļas pilnīgas nodalīšanās tajā parādās orgānu iedīgi, kuriem vēlāk reģenerējoties, izveidojas vesels dzīvnieks. Aiz iezmaugas no ektodermas nodalās pāra šūnu kaudzīte — smadzeņu pirmais aizmetnis; virs tā veidojas acis, bet nedaudz tālāk iezīmejas rīkle. Tikai pēc tam sākas dalīšanās. Tā kā orgāni aizmetas un veidojas jau agrāk, abi dalīšanās procesā radušies īpatņi uzreiz spēj patstāvīgi baroties, uztvert kairinājumus utt. Daudzām turbelārijām pakalējās daļas noriešanas no priekšējās aizkavējas tik ilgi, kamēr katrs no nākamajiem meitpatņiem paspēj sagatavoties jaunam dalīšanās procesam. Tādējādi *Microstomum* un dažām citām turbelārijām



132. att. Millera kāpurs (no Baiera):

- 1 — acis, 2 — smadzeņu ganglijs,
3 — maisveida zarna, 4 — mute,
5 — daivas, 6 — priekšmutes
skropstiņu vainags.

veidojas ķēdīte no 4, 8 un pat 16 vienā rindā sakārtotiem īpatņiem; vēlāk ķēdīte sadalās atsevišķos īpatņos. Ķēdīte ir it kā islaicīga kolonija.

Klasifikācija. Vēl nesen plaši bija atzīta turbelāriju vecā klasifikācijas sistēma, kurā pēc zarnu kanāla morfoloģijas klasi dalīja bezzarnas, daudz-zaruzarnas, trīszaruzarnas un taisnzarnas skropstīntārpu kārtās. Tagad klasifikācija ir pamatos pārstrādāta un klasē izdala 12 kārtas. Minēsim tikai galvenās.

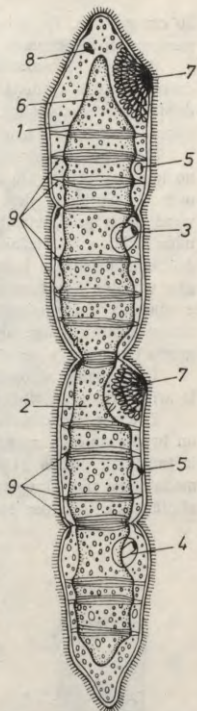
1. kārtā. Bezzarnas skropstīntārpi (*Acoela*). Ļoti sīkas, pārsvarā jūras formas, ar daudzām primitīvām pazīmēm (nav viduszarnas, tās lomu pilda gremojošā parenhīma, nav protonefrīdiju, perifēriski novietots nervu pinums, primitīva dzimumsistēmas uzbūve u. c.). Ir statocistas. Dažu *Acoela* parenhīmā ir daudz simbiotisku viensūnas aļģu zoohlorellu, kuras piedod ķermenim zaļu krāsu. Pārstāvis — *Convoluta* (134. att. A), parasta forma jūru piekrastēs, daudzu fizioloģisku pētījumu objekts.

2. kārtā. Makrostomīdi (*Macrostomida*). Sīki saldūdeņu un jūru skropstīntārpi ar maisveida viduszarnu. Primitīva ģenitālā sistēma (dzeltenumdziedzeri nav nodalījušies). Galvenie pārstāvji — *Macrostomum* un *Microstomum*. Pēdējiem raksturīga bezdzimumvairošanās, šķērseniski daloties, un īpatņu ķēdītes veidošanās (133. att.).

3. kārtā. Gnatostomulīdi (*Gnathostomulida*). Savdabīga sīku, jūru piekrastes smiltis dzīvojošu skropstīntārpu grupa. Ir maisveida viduszarna un rīklē pāris hitinveida žokļu. Kārtas raksturīga pazīme ir tā, ka segepitēlija šūnām nav skropstīņu, bet ir vīcas (katrai šūnai viena vīca). *Gnathostomulida* uzbūves primitīva pazīme ir arī nervu sistēmas perifēriskais novietojums, kā arī protonefrīdiju un norobežotu dzeltenumdziedzeru trūkums. Pārstāvis — *Gnathostomula* (134. att. B).

4. kārtā. Daudz-zaruzarnas skropstīntārpi (*Polycladida*). Jūrās mitoši, dažkārt relatīvi lieli (līdz 15 cm) skropstīntārpi ar lapveida ķermeni. To sazarotā viduszarna (sk. iepriekš) un lielais dzimumdziedzeru skaits ir saistīts ar dzīvnieku prāvajiem izmēriem (135. att.) Polikladīdu dzimumsistēmas uzbūvē ir dažas primitīvas iezīmes — nav dzeltenumdziedzeru, bet dažām sugām — arī dzimumvadu utt. Daudz-zaruzarnas skropstīntārpu tropu joslas pārstāvji, it īpaši koraļļu rifu iemītnieki, ir spilgti un raibi. PSRS ziemeļu jūrās parasta ir *Leptoplana* ģints (123. att. C). Attīstība norit ar metamorfozi (132. att.).

5. kārtā. Trīszaruzarnas skropstīntārpi jeb planārijas (*Tricladida*). Sugām bagātākā kārtā. Ķermenis lapveida vai lentveida. Dzimumsistēmai raksturīgi daudzi sēklinieki, divas olnīcas un dzeltenumdziedzeru bagātība. Viduszarna trīszarota. Pārsvarā saldūdeņu formas, pie kurām pieder mūsu pazīstamākās turbelārijas: baltā planārija (*Dendrocoelum lacteum*), kas ir 2–3 cm gara (123. att. A), tumšā daudzace (*Polycelis nigra*) ar daudzām acīm ķermeņa priekšgalā u. c. Dažas *Tricladida* sugas mīt jūrās (piemēram, *Procerodes lobata*, kurai daudzi orgāni regulāri atkārtojas pa ķermeņa garenisko asi). Dažas tropu sugas, piemēram, *Bipalium*, pielāgojušās dzīvei uz sauszemes un sastopamas zem lapām mitrā augsnē utt. Sauszemes *Tricladida* dažkārt spēj sasniegt



133. att. Turbelārija *Microstomum* (*Macrostomida*) dalīšanās stadijā — ķēdīte ar 16 īpatņiem (no Graffa):

1 — priekšējais (mātes) īpatnis, 2 — pakalējais (pirmais meitas) īpatnis, 3, 4 — no pirmajiem diviem nodalījušies un daļēji noformējušies meit-īpatņi, 5 — jaunu meit-īpatņu nodalīšanās sākumstadijas, 6 — zarņa, 7 — rīkle, 8 — acis, 9 — robežas starp jaunajiem īpatņiem.

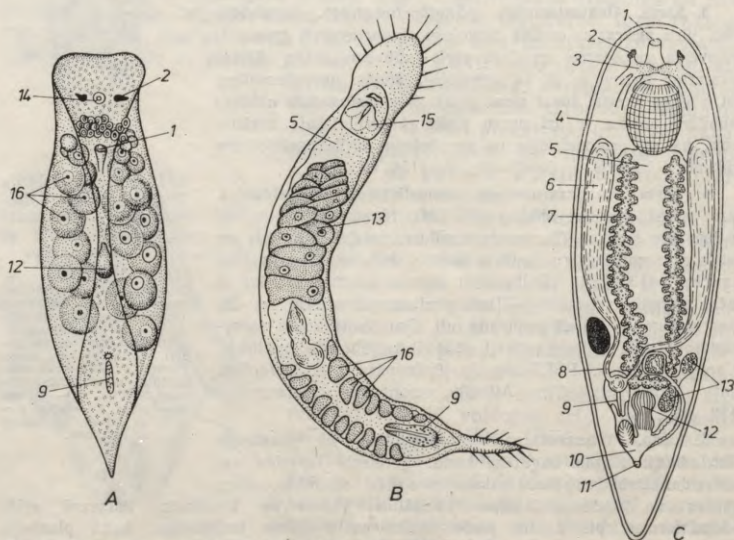
30 cm garumu. Īpaši bagāts ar planārijām ir Baikāla ezers, kur tās sasniedz ievērojamu garumu un sastopamas līdz vairāku simtu metru dziļumam.

6. kāрта. Taisnzarnas skropstīptārpi (*Rhabdocoela* jeb *Neorhabdocoela*). Ļoti mazi dzīvnieki (0,5—5 mm) (134. att. C), lielākoties tikai viegli saplacināti, gandrīz cilindriski vai vārpstveidīgi. Daudzi no tiem labi peld ūdenī, darbinot ķermeņa segas skropstiņas. Raksturīga uzbūves īpatnība ir taisna, galā akli noslēgta viduszarna.

Mute parasti atrodas ķermeņa priekšgalā. Vīrs rīkles ir neliels smadzeņu ganglijs, no kura uz priekšgalu atiet 3, 2 vai pat tikai viens nervu stiegru pāris. No maņu orgāniem lielākoties ir viens pāris ļoti vienkāršu acu ķermeņa priekšgalā. Izvadstīdumu veido viens pāris protonefrīdiju kanālu ar 2 atverēm. Dzimumstīdumam raksturīga masīva gonādu uzbūve. Visbiežāk tās sastāv no viena pāra sēklinieku, viena pāra olnīcu un viena dzeltenumdziedzeru komplektu pāra. Sievišķo un vīrišķo dzimumstīdumu novietojums diezgan variabls. Pie tam vairākos gadījumos sievišķajai dzimumstīdumam bez olu izvada vēl ir speciāls apaugļošanās vads — maksts. Tik sīks kārtas apraksts dots tāpēc, ka šai skropstīptārpu grupai mūsdienās piešķir lielu filoģenētisko nozīmi. To uzskata par izejas grupu citām tārupu klasēm, ar kurām iepazīsīties tālāk.

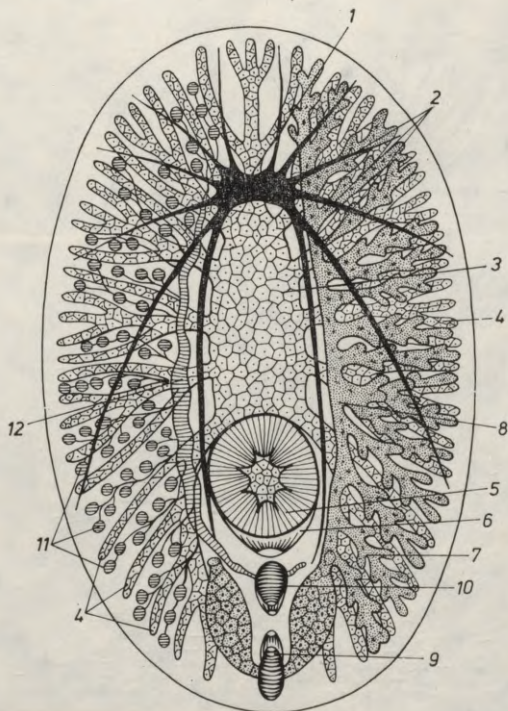
Taisnzarnas skropstīptārpi sastopami saldūdeņos, jūrās un uz sauszemes (sūnās). Ir arī gliemjos un citos bezmugurkaulniekos parazitējošas formas.

7. kāрта. Temnocefalīdi (*Themnocephalida*). Tropu saldūdeņos mitozoņu vēžu, gliemju un brūnūrupu parazīti. Sīki, dažus milimetrus gari, saplacināti tārpi, kuriem priekšgalā ir taustekļu pušķis (136. att. A), bet pakaļgalā — piesūceknis ar limdziedzeriem. Ķermeņa segai nav skropstiņu. Temnocefalīdu uzbūvē ir daudz līdzības ar taisnzarnas skropstīptārpiem, taču par to vietu sistēmā pastāv domstarpības. Agrāk tos pievienoja trema-



134. att. Dažādu turbelāriju kārtu pārstāvji:

A — bezzarnas turbelārija *Convoluta* (pēc Graffa), B — gnatostomulīdu (*Gnathostomulida*) pārstāvis *Gnathostomula* (pēc Aksa), C — taisnzarnas turbelārija *Dalyella viridis* (pēc Breslawa): 1 — mute, 2 — acis, 3 — smadzeņu ganglijs, 4 — rīkle, 5 — zarna, 6 — sēklinieks, 7 — dzeltenumdziedzeris, 8 — sēklvads, 9 — kopulācijas orgāns, 10 — dzimumkloāks, 11 — dzimumatvere, 12 — kopulācijas soma, 13 — olnīcas, 14 — statocista, 15 — hitinveida zokļi, 16 — dzimumsūnas, kas atrodas parenhīmā.



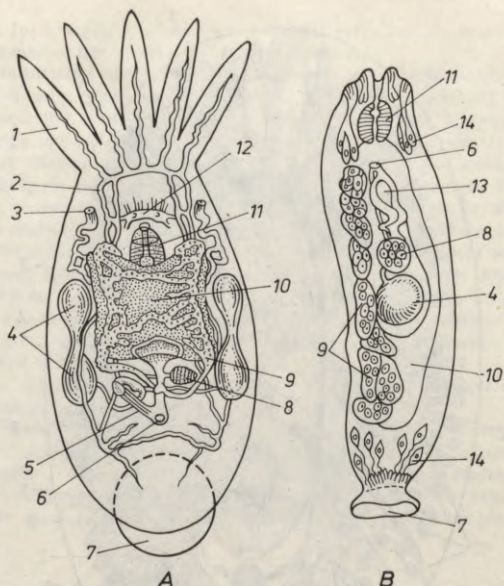
135. att. *Polycladida* uzbūve (pēc Grafa):

1 — smadzeņu ganglijs, 2 — gareniskās nervu stiegras, 3 — zarnu kanāla centrālā daļa, 4 — zarnas atzari, 5 — rīkle, 6 — rīkles kabata, 7 — olnīca, 8 — olvadis, 9 — sievīšā dzimummatere, 10 — kopulācijas orgāns, 11 — sēklinieki, 12 — sēklvadis. Zīmējuma kreisajā pusē izņemtas olnīcas, labajā — sēklinieki.

to dēļ, vēlāk izdalīja patstāvīgā klasē. Tagad vairums speciālistu uzskata temnocefalīdus par turbelārijām, kas stipri pārveidojušās sakarā ar parazitisku dzīvesveidu.

8. kārta. *Udonellīdi (Udonellīda)*. Sīkas, tikai dažus milimetrus garas, jūrās dzīvojošas turbelārijas. Ķermeņa priekšgalā tām ir liels, ar limdziedzeriem bagāts piesūceknis (136. att. B) — pielāgojums parazitiskam dzīvesveidam. *Udonellīdi* apmetas uz vēžiem, kuri savukārt ir zivju parazīti. Mute ved rīklē un apļveida viduszarnā, kas apņem dzimumdziedzeru kompleksu. Attīstība tieša. *Udonellīdu* sistemātiskais stāvoklis ir neskaidrs.

Turbelāriju izcelsme. Apskatot turbelārijas, nākas saskarties ar svarīgiem jautājumiem par bilaterālās simetrijas un visa plakantārpu tipa iezīmi. Jautājumā par turbelāriju izcelsmi plašāk izplatītas 2 teorijas. Ilgu laiku populāra bija Langa teorija, kas pamatojas uz daudzazarznas turbelāriju un ktenoforu organizācijas līdzību. Kā vieni, tā otri pārvietojas ar skropstiņu palīdzību, abām grupām ir kopīgs gremošanas sistēmas uzbūves tips. Gremošanas sistēma sastāv no rīkles, kuņģa un no kuņģa atejošiem akliem zariem. Līdzīgi ktenoforiem, dažām turbelārijām

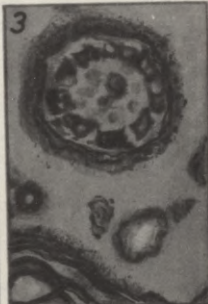
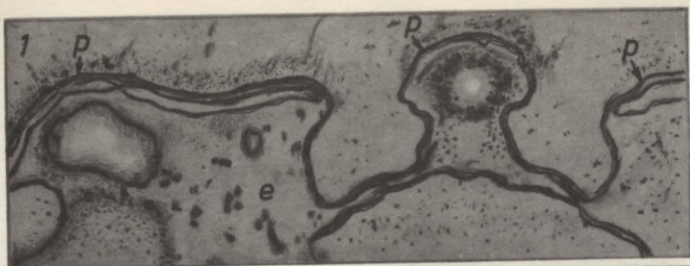


136. att. Parazītisko turbelāriju uzbūve:

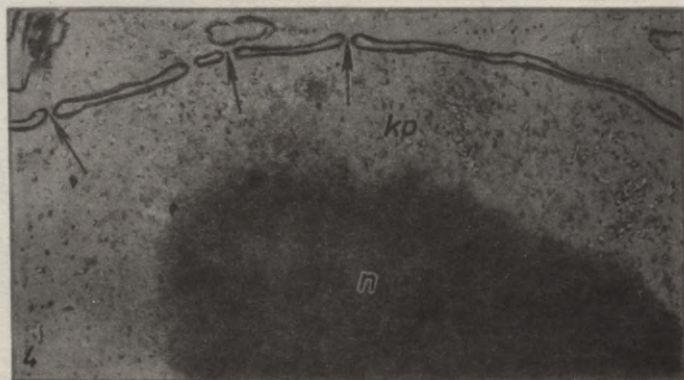
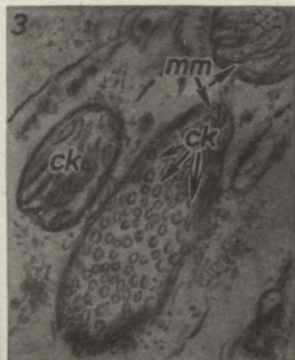
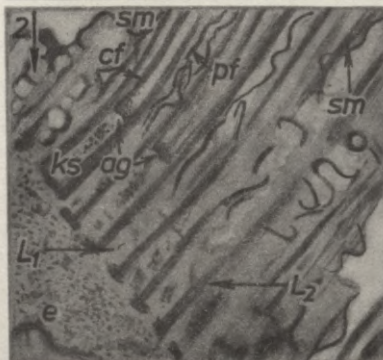
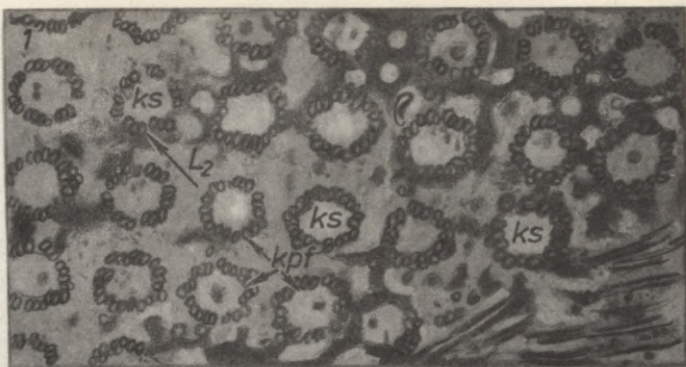
A — *Themnocephala* (pēc Breslava), B — *Udonellida*; 1 — taus-
teju pušis, 2 — protonēfrīdiju kanāls, 3 — ekskretora, 4 — sekli-
nieki, 5 — kopulācijas orgāns, 6 — dzimumatvere, 7 — piesūcekņi,
8 — olnīca, 9 — dzeltenundziedzeri, 10 — zarna, 11 — rīkle, 12 —
smadzeņu ganglijs, 13 — nogatavojušies ola, 14 — dziedzeršūnas.

zem smadzenēm atrodas līdzsvara maņas orgāns (statocista). Beidzot, ktenoforu attīstībā iezīmējas trešās digllapas — mezodermas aizmetnis, kas skaidri izteikts turbelārijām. Turbelāriju un ktenoforu līdzība šķiet ļoti pārliecinoša, salīdzinot daudzzaruzarnas skropstintārpus ar ktenoforu *Coeloplana metschnikovi*, kuru aprakstīja krievu zoologs A. Kovaļskis. Mečņikova celoplanai, tāpat kā turbelārijām, virsmu blīvi klāj sikas skropstiņas, airplātnišu nav, ķermenis lapveidīgi saplacināts, zarna stipri sazarota. Celoplana var ne tikai peldēt, bet arī rāpot pa substrātu. Pēc Langa domām, ktenofori parāda zināmu pāreju uz *Polycladida* kārtai raksturīgo organizāciju un dod atslēgu plakantārpu izcelsmes izpratnei. Taču Langa teorijai ir daudz vāju vietu. Turbelāriju ciltskoka pamatā tā liek sarežģīti veidotās daudzzaruzarnas turbelārijas, tajā pašā laikā primitīvās *Acoela* uzskata par dzīvniekiem, kas sekundāri vienkāršojusies. Balstoties uz abu grupu ārējo līdzību un zarnas izveidojumu, šī teorija atstāj bez ievēribas turbelāriju dzimumsistēmas un pārejo orgānu uzbūves īpatnības. Bez tam *Polycladida* un ktenoforu embrionālās attīstības dati, kā arī salīdzinoša šo dzīvnieka ķermeņa asu attiecību analīze pierāda Langa teorijas neatbilstību.

Otra teorija par turbelāriju izcelšanos, kuru izvirzīja Graffs un vēlāk modernizēja un papildināja pazīstamais padomju zoologs V. Beklemiševs, ieguvusi plašāku atzinību. Sajā gadījumā par izejas grupu pieņem *Acoela*, kurai raksturīga virkne primitīvu organizācijas pazīmju. Tā kā



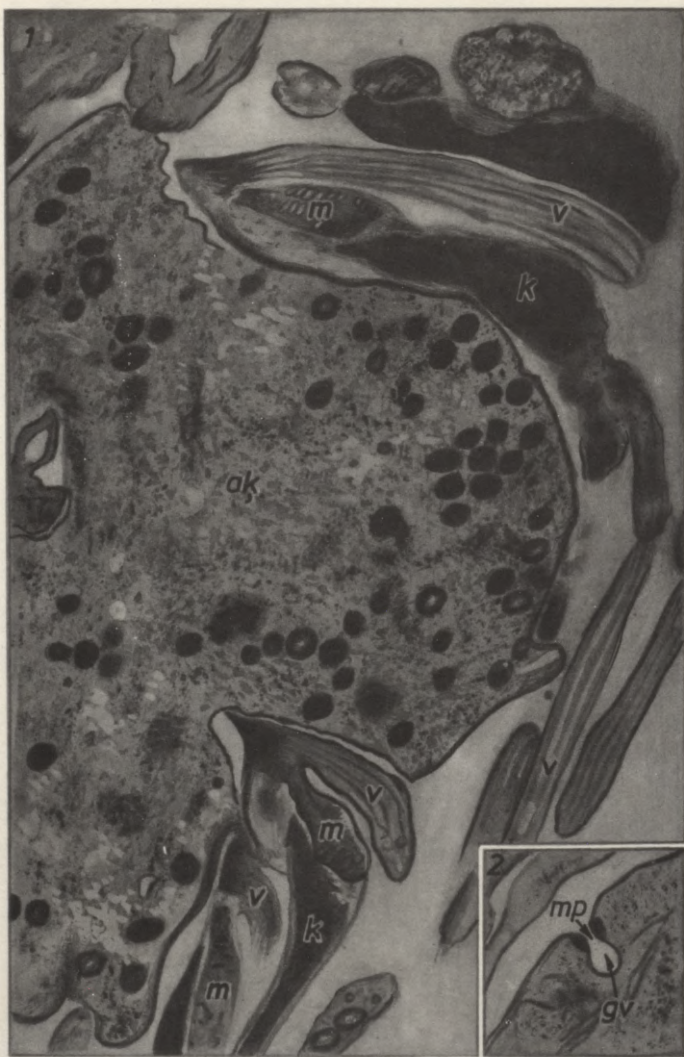
I tabula. 1 — griezumš caur vienšdškropšaiša *Loxodes magnus* šķeršņa viršmu, 60 000 \times (Raikova oriš.). 2 — vienšdškropšaiša *Tracheloraphis caudatus* šķersgriezums, 16 000 \times (Raikova oriš.). 3 — vienšdškropšaiša *Kentrophoros latum* šķersgriezums, 90 000 \times (Raikova oriš.). 4 — garengriezums caur vienšdškropšaiša *Kentrophoros latum* šķropšaišas pamatu un kinetosomu, 60 000 \times (Raikova oriš.). 5 — šķropšaiša *Neobursarium gigas* izšauta trichocista, 20 000 \times (pēc Dražesko).
 ag — aksišā granula, ks — kinetosoma, kd — kinetodesmas, m — mitohondriji, mi — mionemas, tp — trihocistas
 ag — aksišā granula, ks — kinetosoma, kd — kinetodesmas, m — mitohondriji, mi — mionemas, tp — trihocistas
 šķersšvitrotais pavediens, tu — trihocistas uzšālis, p — pelikula, sm — šķropšaišas membrāna, pf — periferas
 fibrillas, kpf — kinetosomas periferas fibrillas, s — šķropšaišas, cf — centrālās fibrillas, e — endoplazma ar vakuolām.



II tabula. 1 — vēderskropstaiņa *Euplotes eurystomus* cirra pamatnes šķērsgriezums, 45 000 × (pēc Tjufro u.c.); bulta L_2 norāda uz blīvo materiālu, kas savieno kinetosomas kūlīti; 2 — *Euplotes eurystomus* cirra pamatnes garengriezums, 34 000 × (pēc Tjufro u.c.); bultas L_1 un L_2 norāda uz blīvo materiālu, kas savieno kinetosomas divos līmeņos, 3 — skropstaiņa *Trachelonema sulcata* mitohondriji, 36 000 × (Kovalevas oriģ.), 4 — griezumā caur gregarinas *Selenidium* gamonta kodola rajonu, 30 000 × (pēc Vivje un Srevela). Bultas norāda uz kodola divslāņainās membrānas atverēm.
 ag — aksiālā granula, ks — kinetosomas, kp — karioplazma ar hromatīna granulām, n — kodoliņš (nukleols), sm — skropstaiņas virsmas membrāna, mm — mitohondrija virsmas membrāna, pf — perifērās fibrillas, kpf — kinetosomas perifērās fibrillas, ck — mitohondriju caurulveida kristas, cf — centrālās fibrillas, e — endoplazma.



III tabula. 1 — griezum caur vienādkropstaiņa *Loxodes magnus* mikronukleju metafāzes stadijā, 11 000 × (Raikova orig.). 2 — griezum caur kokcīdijas *Eimeria magna* šizontu, 8500 × (Sņigirevskas orig.).
 ap — ahromatīna vārpstas pavedieni, ko — konoids, kp — karioplazma, mz — merozoīti, aš — atliekķermenis, r — roptriji, h — hromosomas, k — kodols, km — kodola dubultmembrāna.



IV tabula. 1 — griezumā caur kokcīdijas *Eimeria intestinalis* mikrogamontu daļu, kurā veidojas mikrogametas, 28 000 X (Sņigirevskas oriģ.), 2 — griezumā caur *Eimeria intestinalis* jauna šizonta daļu, 30 000 X (Sņigirevskas oriģ.).
 v — mikrogametu vicas, m — mikrogametas mitohondrijs, mp — mikropora, aķ — allieķermenis, gv — gremošanas vakuolas veidošanās, k — kodols.



V tabula. Zarndobumaiņi: 1 — scifomedūza *Floresca parthenia* (pēc Hekeja), 2 — peldošs hidrozoju vieninieks *Veella veella* no *Chondrophora* kārtas (pēc Savilova), 3 — sarkanais korālis *Corallium rubrum* (no Leikarta), 4 — rāpojošā ktenofora *Ctenoplana duboscqui* (pēc Davidova).



VI tabula. Tārpi: 1 — *Polycladida* kārtas jūras skropsttārps *Yungia aurantiaca* (pēc Langa), 2 — *Rhabdoceola* kārtas saldūdens skropsttārps *Mesostoma eherenbergi* (no Steimaņa un Breslava), 3 — nemertintārps *Lineus geniculatus* (pēc Burgera), 4 — *Errantia* apakšklases daudzartārps *Nereis pelagica* (pēc Makintoša), 5 — *Sedentaria* apakšklases daudzartārps *Protula protula*, kas mit kaļķa caurulītēs (no Heses un Dofleina).



VII tabula. Gliemji: 1 — hitons *Tonicella granulata* (no Jakovljeva), 2 — plaušgliemezis *Tachea nemoralis* (pēc Mezenheimera), 3 — kaiļzaungliemezis *Aeilis coronata* (no Hekeļa), 4 — kaiļzaungliemezis *Glaucus lineatus*, kas dzīvo jūrās ūdens virskārtā un piestiprinās pie ūdens virsplēvītes, skats no ventrālās puses (pēc Savilova), 5 — dziļūdens kalmārs *Thaumatolampas diadema* ar spidorgāniem (no Rosela un Jonga), 6 — astoņkājis *Eledone moschata* (pēc Jata).



VIII tabula. Adatādaņņi: 1 — daudzstaru jūraszvaigzne *Crossaster papposus* (oriģ.), 2 — jūraszvaigzne *Patiria pectinifera* (oriģ.), 3 — oļiūra *Ophiopholis aculeata* (oriģ.), 4 — Japānas jūrasgurķis *Styichopus japonicus* (pēc Dogela un Strelkova, ar izmaiņām).

Acoela nav zarnas, to var salīdzināt ar zarndobumaiņu planulu (vai precīzāk — parenhimulu) un izteikt pieņēmumu par turbelāriju izcelsmi no kaut kādiem tai līdzīgiem senčiem. Tie varēja būt vairotiespēju ieguvuši seno zarndobumaiņu kāpuri (dabā plaši izplatīto vairotiespēju kāpura stadijā sauc par neotēniju). Sādu neotēnisku kāpuru uzbūves tālākas sarežģīšanās rezultātā radās zemākajām turbelārijām raksturīgās pazīmes. Kā zināms, parenhimulām nav gremošanas dobuma, un viegli iedomāties to entodermas pārveidošanās iespēju par *Acoela* gremošanas parenhimu.

Taču, pēc mūsu uzskata, arī šī teorija nav bez trūkumiem. Lieta tā, ka zarndobumaiņu kāpurs ir specializēta izplatīšanās stadija, kas sekundāri zaudējusi barošanās spēju. No tā izveidojies polips sāk uzņemt barību tikai pēc tam, kad kāpurs ir piestiprinājies pie substrāta un tam izveidojies gastrālais dobums ar muti. Pieņemot Graffa teoriju, ir jāpieļauj, ka parenhimula ne tikai sāka neotētiski vairoties, bet arī atgriezās pie primitīvāka barošanās veida, kāds acimredzot bija raksturīgs fagocitellveidīgajiem daudzšūņu priekštečiem. Šie nepārliecinošie spriedumi atkrīt paši par sevi, ja pieņemam, ka bezzarnas skropstītāri cēlušies nevis no zarndobumaiņu neotēniskiem kāpuriem, bet tieši no fagocitellas (83. lpp.) vai tai līdzīgiem primitīviem daudzšūņu organismiem.

Filogenētiskās attiecības starp zemākajiem *Metazoa* (zarndobumaiņiem un bezzarnas skropstītāriem), liekas, var iedomāties šādā veidā. Kā *Coelenterata* tips, tā primitīvie skropstītāri ir cēlušies no fagocitellveidīgiem senčiem. Pirmajā gadījumā šie priekšteči piestiprinājas pie substrāta, zaudējot pie tam spēju aktīvi pārvietoties. Fagocitoblasta šūnām atvērtošies dziļa perifērijā (83. lpp.), izveidojās ar entodermu izklāts gastrālais dobums un atvērās mute. Tādējādi nonākam pie zarndobumaiņu izejformas — polipveida organisma (101. lpp.), un tikai to izplatīšanās stadijai (kāpuram) saglabājās skaidri izteiktas senču formu pazīmes.

Otrā gadījumā pirmatnējie daudzšūņu organismi nepiestiprinājas pie substrāta, bet nogūlās uz tā ar ķermeņa sāniem, pie tam saglabājot spēju pārvietoties. Pastāvīgas mutes parādīšanās un primitīvas dzimumvairošanās formas attīstība noveda pie bilaterālsimetrisku dzīvnieku bezzarnas senčiem, kuri acimredzot arī deva sākumu istām bezzarnas turbelārijām. Speciālu izvadorgānu, noformētu (apvalkā ietvertu) gonādu un dzimumvadu trūkums, dzimumproduktu izvadīšana caur plisumu ķermeņa sienā vai caur muti — šis un vēl citas primitīvas *Acoela* pazīmes var izskaidrot ar sākotnēju organizācijas vienkāršību tās fagocitellveidīgajiem priekštečiem.

Pirmāro formu pāreja uz bentisku, rāpojošu dzīvesveidu izraisīja stārainās simetrijas pārveidošanos par bilaterālo. Sēdošiem un planktonā pasīvi peldošiem dzīvniekiem visas ap ķermeņa galveno asi esošās daļas ir vienādi situētas, barību tverot, ārvides kairinājumus un stimulus saņemot utt. Kad kustīgie fagocitellveidīgie organismi nokļuva uz gultnes, šīs attiecības izmainījās. Tā ķermeņa puse, kas saskārās ar substrātu, kļuva par ventrālo, bet rāpojot uz priekšu pavērtais ķermeņa gals izrādījās nokļūvis īpašos apstākļos, jo saņēma kairinājumus no ārpuses. Tas bija par iemeslu morfoloģiski atšķirīgai ķermeņa dorsālās un ventrālās puses diferencijai, kā arī pakāpeniskai nervu elementu koncentrācijai un smadzeņu attīstībai priekšgalā. Mute, kas izejformām, tāpat kā zarndobumaiņu planulām, izveidojās ķermeņa priekšgalā, turbelāriju senčiem, pārejot uz rāpošanu, droši vien pārvietojās ventrālajā pusē. Tam vajadzēja atvieglot barības savākšanu no substrāta. Taču sakarā ar ķermeņa priekšējā gala diferencēšanos un maņu orgānu koncentrēšanos tajā,

mutei priekšējs novietojums izrādījās izdevīgāks, gan barību meklējot, gan pārejot uz plēsonīgu dzīvesveidu — arī upuri tvarstot. Acimredzot evolūcijas gaitā turbelārijām mute pakāpeniski pārvietojās uz ķermeņa priekšgalu, tomēr saglabājot ventrālu stāvokli. Šī procesa atainojumu var saskatīt mutes stāvokļa daudzveidībā dažādām recento turbelāriju grupām. Visu minēto izmaiņu kopums galā skropstiņtārpu senčiem rezumējās par bilaterālo simetriju.

Pašas klases ietvaros turbelāriju evolūcija notika, attīstoties nervu sistēmai un izvadorgāniem, pilnveidojoties dzimumsistēmai, kā arī citām orgānu sistēmām. Liela nozīme šajos procesos bija oligomerizācijai (samazinājās sākotnējais lielais nervu stiegru, izvadkanālu, acu, gonādu un citu veidojumu skaits).

II. KLAŠE. TREMATODES JEB SŪCĒJTĀRPI (TREMATODA)

Trematožu klase sastāv vienīgi no bezmugurkaulnieku un mugurkaulnieku iekšējo orgānu parazītiem. Pie sūcētāriem pieder apmēram 4000 sugu.

Trematožu uzbūve ļoti atgādina turbelāriju uzbūvi, tāpēc dažu orgānu sistēmu apskatos dosim tikai īsus papildinājumus (137. att.).

Trematožu ķermeņa garums lielākoties mērāms milimetros, bet dažkārt tārpi ir arī lielāki. Tā aknu fasciola sasniedz 5 cm garumu. Vislielākās ir dažu zivju trematodes, piemēram, *Didymozoidae* dzimtas pārstāvjiem ķermeņa garums sasniedz 1,5 m.

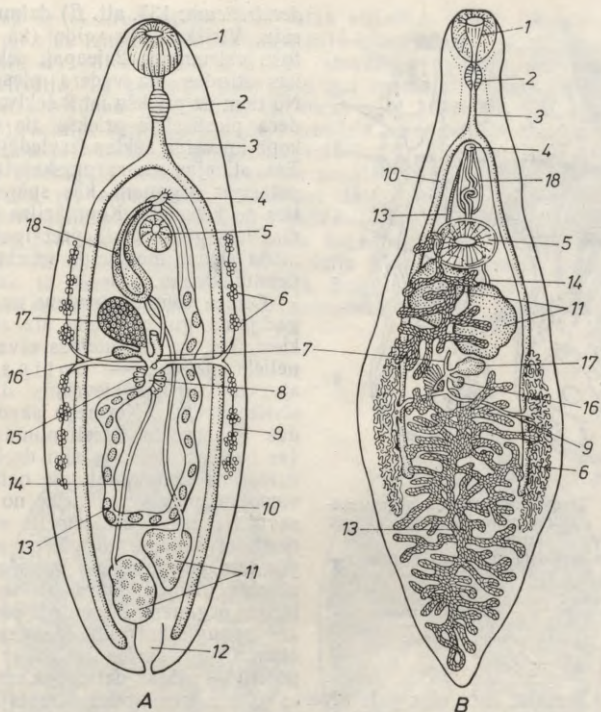
Uzbūve. Ķermeņa forma visbiežāk ir lapveida. Raksturīgi ir piesūcekņi, no kā arī klase ieguvusi nosaukumu. Piesūcekņi ir blodveida bedrītes, kuras apņem muskuļots valnītis, kas sastāv no sarežģītas muskuļšķiedru sistēmas. Darbojoties šiem muskuļiem, piesūcekņa dobums var samazināties vai palielināties.

Parasti viens — mutes piesūceknis atrodas ķermeņa priekšgalā (tā dibenā novietojusies mute) un viens — vēdera piesūceknis — ventrālajā pusē. Tie ir piestiprināšanās orgāni, ar kuru palīdzību sūcētāri noturas saimniekdzīvnieka ķermenī.

Segslāni — tegumentu — trematodēm veido iegrīmušais epitēlijs (133. lpp.), kuram atšķirībā no turbelāriju epitēlija nav skropstiņu. Šī īpatnība acimredzot saistīta ar trematožu parazītisko dzīvesveidu. Segslāņa ārējā daļa ir bezkodolu citoplazmas plātnīte, kurā daudz mitohondriju un vakuolu. Citoplazmatiskas šķiedras šo slāni savieno ar parenhīmā iegrīmušām citoplazmas daļām, kurās izvietojusies kodoli (138. att.). Citoplazmatiskajā plātnītē nereti atrodas kutikulas dzelkņi — parazītu papildu fiksācijas orgāni. Zem šī slāņa klājas bazālā membrāna, aiz kuras seko gredzeniskā un gareniskā muskulatūra. Muskulatūra un parenhīma veidotas tāpat kā skropstiņtāriem. Trematodes ir samērā mazkustīgas.

Gremošanas sistēma. Ķermeņa priekšgalā esošā mute ved muskuļotā ektodermālā rīklē, bet tā turpinās šaurā barības vadā. Entodermālā viduszarna visbiežāk veido divus no barības vada atejošus zarus, kas gar ķermeņa sāniem stiepjas uz pakaļgalu, kur abi beidzas akli. Lielām trematodēm, piemēram, aknu fasciolai (*Fasciola hepatica*) viduszarna dažkārt zarojas (139. att. B). Tas atviegloja vielmaiņas produktu sadali dzīvnieka parenhimatozajā ķermenī (135. lpp.).

Nervu sistēma (140. att.) sastāv no smadzeņu ganglija pāra, no kura uz priekšu atiet ķermeņa priekšgala un piesūcekņa nervi, bet uz pakaļgalu — trīs pāri garenisku nervu stiegru. Visspēcīgāk attīstīti ven-



137. att. Dīģenētisko sūcējtārpu uzbūve:

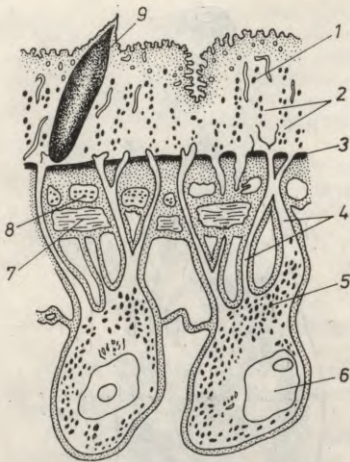
A — sūcējtārpa uzbūves shēma (pēc Smita), B — lancetveida dikrocēlija (*Dicrocoelium dendriticum*) uzbūve (pēc Kestnera); 1 — mutes piesūcekņš, 2 — rīkle, 3 — barības vads, 4 — dzimummatere, 5 — vēdera piesūcekņš, 6 — dzeltenumdziedzeri, 7 — Laurera kanāls, 8 — ootips, 9 — dzeltenumdziedzeru kanāls, 10 — viduszarnas zars, 11 — sēklinieki, 12 — urīnpūslis, 13 — dzemde, 14 — sēklvads, 15 — melisa ķermenis, 16 — sēklas uztvērējs, 17 — olnīca, 18 — kopulācijas orgāns.

trālie nervi, kas sasniedz ievērojamu resnumu. Visas gareniskās stiegras savieno gredzeniski šķērsnervi, veidojot ortogona tipa nervu sistēmu.

Maņu orgāni attīstīti ārkārtīgi vāji, un tas izskaidrojams ar šo tārpu parazitisko dzīvesveidu. Trematožu kāpurim, kuri kādu laiku brīvi peld ūdenī, nereti ir nelielas, pēc turbelāriju acu tipa veidotas acis (viens vai divi pāri). Ādas receptori (sensilas) izveidoti tāpat kā turbelārijām un attīstīti galvenokārt brīvi dzīvojošiem kāpurim.

Izvadstīvēma (141. att.) ir protonefrīdiju tipa un parasti sastāv no viena galvenā savācējkanāla, no kura uz visām pusēm atiet ļoti daudz atzaru. Atzaru galos ir terminālās šūnas ar mirgojošo liesmu. Galvenie kanāli atveras ķermeņa pakaļgalā kopejā rezervuārā — urīnpūslī, bet savukārt urīnpūslis — ar izvadporu ārīdē.

Dzimumstīvēma detaļās variē, tāpēc sīkāk apskatīsim vienu atsevišķu gadījumu, piemēram, lancetveida dikrocēlija (*Dicrocoelium*



138. att. Trematožu ķermeņa segas shēma pēc elektronmikroskopa attēla (pēc Tredgolda):

1 — ārēja bezkodolu citoplazmas plātne, 2 — mitohondriji, 3 — bazālā membrāna, 4 — citoplazmatiski pavadīni starp epitēlija ārejo un iekšējo daļu, 5 — iegrīmusi citoplazmas daļa ar kodolliem (6), 7 — gareniskā muskulatūra, 8 — gredzeniskā muskulatūra, 9 — kutikulas dzelznis (garengriezumā).

dendriticum; 137. att. B) dzimumaparātu. Viriško daļu veido (kā trematožu vairumam) 2 ieapaļi sēklinieki, kas atrodas aiz vēdera piesūcekņa. No tiem uz priekšu iet 2 sēklvadi. Vēdera piesūcekņa priekšā tie saplūst kopā un veido sēklas izviedējkānālu. Tas stiepjas cauri muskuļotam kopulācijas orgānam, kas spēj izvīrziņties no ķermeņa. Kopulācijas orgāna distālais gals vērsts pret īpašu ķermeņa sienas maisveida ieliekumu — dzimumkloāku.

Olnīca vienmēr ir viena un dotajā gadījumā guļ nedaudz aiz sēkliniekiem. Iss, no tās atejošs olvads ved nelielā maisiņā — ootipā, kurā atveras vairums sievišķās dzimumsistēmas vadu. Ķermeņa sānos atrodas ķekarveida dzeltenumdziēzteri (ar barības vielām); divi dzeltenumdziēzteru šķērskanāli pie ootipa savienojas un atveras tajā; no ootipa savukārt atiet garš izlocīts vads — dzemde; sākumā tā vēršas atpakaļ, pēc tam pagriežas uz priekšgalu un atveras dzimumkloākā blakus kopulācijas orgānam. Dzemde ir pieblīvēta ar apaugļotām un neapaugļotām olām. Ootips savienojas arī ar nelielu pūslīti — sēklas uztvērēju, un ar isu

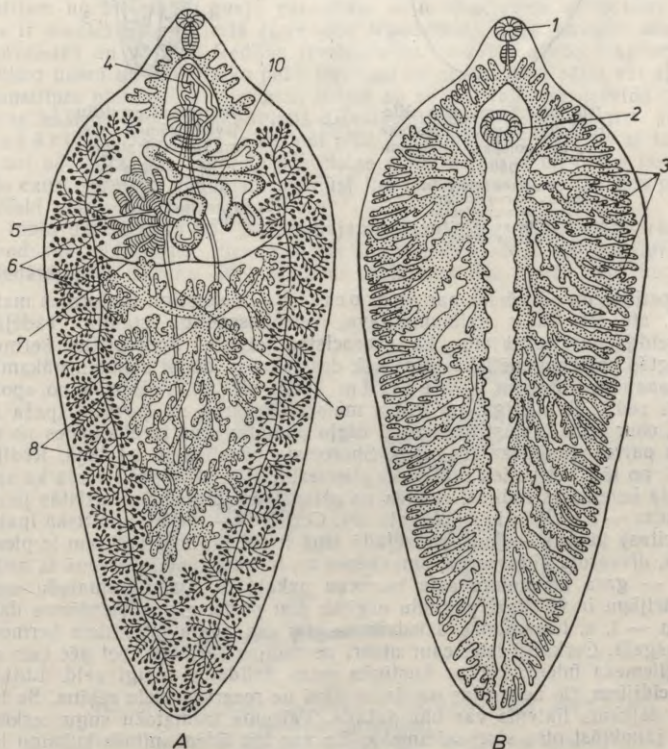
Laurera kanālu, kura otrs gals atveras uz āru trematodes dorsālajā pusē. Visbeidzot, ootipu apņem siki čaumaldziēzteri.

Atsevišķiem trematožu dzimumsistēma dažkārt var atšķirties no dotās shēmas ar vairākām pazīmēm: olnīca sazarota (139. att. A), sēklinieks nepāra, dzimumkloāka var atrasties ķermeņa pakaļgalā utt.

Nogatavojušās olšūnas no olnīcas nonāk ootipā, kur arī notiek to apaugļošanās. Kopulācijas orgāns tiek ievirzīts dzemdē, pa kuru spermatozoīdi iekļūst sēklas uztvērējā, bet no turienes ootipā. Laurera kanāls, kuram agrāk piešķīra maksts lomu, drīzāk noder lieko sēklas šūnu izvadišanai, lai tās neuzkrātos ootipā. Pa dzeltenumdziēzteru izvadkanāliem no dzeltenumdziēzteriem ootipā nonāk dzeltenumšūnas, kuru citoplazma piepildīta ar barības vielām (glikogēnu). Katru apaugļoto olšūnu apņem dzeltenumšūnu grupa. Pēc tam visu šo kompleksu apņem blīva čaula — izveidojas komplicēta ola līdzīgi turbelāriju olām. Olas čaula veidojas no īpašām dzeltenumšūnās esošām granulām. Čaumaldziēzteri, šķiet, izdala ūdeņainu šķidrumu, ar kuru piepildās dzemde. Pilnīgi noformējusies komplicēta ola nokļūst dzemdē, pa kuru lēnām virzās uz izeju, dažkārt pa ceļam veicot daļu attīstības.

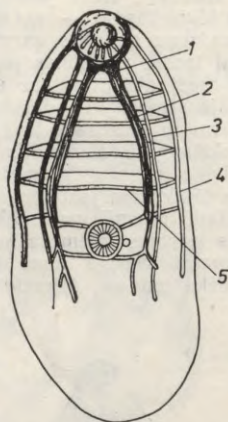
Vairošanās un dzīves cikls. Trematožu dzīves cikls ir sarežģīts, jo saistīts ar saimnieku un paaudžu maiņu (142., 143. att.). Vispārīgā, tipiskākā gadījumā tas norit šādā veidā. Hermafroditiska dzimumgatava trematode (to sauc par marītu) parazitē mugurkaulnieku zarnās vai citos iekšējos orgānos. Tās izdētās olas izkļūst no saimnieka organisma

visbiežāk ar ekskrementiem. Lai tālāk attīstītos, olām jānonāk ūdenī. Ūdenī no olas iznāk ar skropstīņepitēliju klāts kāpurs — miracidījs (143. att. A). Miracidijam ir 2 acis, smadzeņu ganglijs un viens pāris protonefrīdiju. Tā ķermeņa pakaļgalā guļ īpašas diglšūnas jeb partenogētiskas olšūnas (t. i., olšūnas, kuras spēj attīstīties bez apaugļošanas). Miracidija ķermeņa priekšējā trešdaļā atrodas liels dziedzeris, kura citoplazma piepildīta ar graudainu sekretu. Šī dziedzera izvadi atveras kāpura priekšgalā neliela muskuļota snukiša galā. Miracidījs nebarojas un pārtiek no embrionālās attīstības laikā uzkrātā glikogēna. Kādu laiku miracidījs peld ūdenī. Lai attīstītos tālāk, tam jānokļūst saimnieka ķermenī. Starpsaimnieka lomu pilda dažādi gliemji, galvenokārt tomēr gliemeži. Ar snukiša palīdzību miracidījs ieburbjas gliemeža ķermenī un iespiežas tā iekšējos orgānos. Sajā procesā svarīga loma ir kāpuru dziedzeru sekretam, kas noārda saimnieka audus. Miracidījs nomet



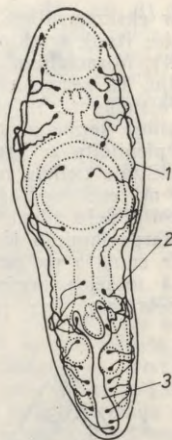
139. att. Aknu fasciola (*Fasciola hepatica*) (no Cendlera):

A — dzimumsistēmas uzbūve, B — gremošanas sistēma: 1 — mutes piesūceknis, 2 — vēdera piesūceknis, 3 — viduszarnas zari, 4 — kopulācijas orgāns, 5 — olnīca, 6 — dzeltenumdziļderis, 7 — dzeltenumdziļderu šķērskanāls, 8 — seklīnīki, 9 — seklīvadi, 10 — dzemde.



140. att. Trematodes *Microphallus* nervu sistēma (no Belopolskas, ar izmaiņām):

1 — smadzeņu ganglijs, 2 — ventrālās nervu stieģas, 3 — dorsālās nervu stieģas, 4 — laterālās nervu stieģas, 5 — šķērsstieģas.



141. att. Trematožu izvadsistēmas shēma (pēc Odeninga):

1 — galvenie sūkņkanāli, 2 — protonefrīdiju kanāli ar terminālām šūnām galos, 3 — urinpišis.

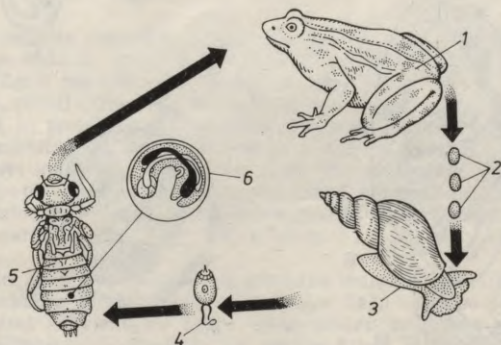
skropstiņas un pārvēršas par sporocistu — nekustīgu bezformas maisu (143. att. B). Tā ir dzimumgatava, vairotiespējīga stadija. Tādējādi miracidijš nav nekas cits, kā sporocistas kāpurs. Sporocistas ķermeņi ieslēgtās partenogētiskās olas sāk drostāloties, dodot sākumu nākamās, meitpaaudzes dīgļiem — redijām (143. att. C). Atšķirībā no sporocistas redija ir kustīga, tai ir isa maisveida zarna un ķermeņi ipaša atvere, caur kuru izkļūst arī jaunā dīgļu paaudze, kas izveidojusies no redijas partenogētiskajām olām. Sporocista pārplīst un iet bojā. Redijas iznāk no tās, bet paliek tajā pašā gliemežī. Tālāk tādā pašā veidā kā sporocistā izveidojās redijas, redijās no atsevišķām dīgļšūnām attīstās jauna paaudze — cercāriji (143. att. D). Cercārijs — hermafroditiskā ipatņa (marītas) kāpurs — jau daudzējādā ziņā ir līdzīgs marītai: tam ir piesūcekņi, divzarota viduszarna, smadzenes un izvadsistēma. Galvenā tā atšķirība — gara muskuļota aste ķermeņa pakalgalā. Dažu trematožu sugu cercārijiem ir vēl daži pagaidu orgāni: acu pāris, grupa viensūnas dziedzeru — t. s. iespīšanās dziedzeru — un asa adata jeb stīlets ķermeņa priekšgalā. Cercāriji iziet caur atveri no redijas ķermeņa, bet pēc tam arī no gliemeža ūdeni, kur ar kustīgās astes palīdzību rosiņi peld. Līdzīgi miracidijiem, tie nebarojas un dzīvo tikai uz rezerves vielu rēķina. So kāpuru tālākais liktenis var būt dažāds. Vairuma trematožu sugu cercārijiem jānokļūst otrā starpsaimniekā. Tie var būt ūdeni mītošo kukaiņu kāpuri, dažādi gliemji, zivis, kurkuļi un citas sugas. Ar stīletu cercāriji bojā ķermeņa segu un iekļūst brūcē iespīšanās dziedzeru sekretu. Sekrets iznīcina saimnieka audus un tādējādi atvieglo cercāriju iespīšanos tā ķermeņī. Cercāriji nomet asti un stīletu un, apmetušies saimnieka iekšējos orgānos, pārklājas ar plānu, caurspīdīgu apvalku — iecīstējas. Sis at-

tistības posms ir miera stadija, un to sauc par metacerkāriju (143. att. E). Tā tālākā attīstība un pārvēršanās par hermafroditisku dzimumipatni iespējama tikai tādā gadījumā, ja otru starpsaimnieku apēd kāds lielāks mugurkaulnieks, kura zarnās metacerkārijs atbrīvojas no apvalka un pabeidz savu attīstību.

Tāpat trematodēm dažādas dzīves cikla stadijas notiek dažādos saimniekos (142. att.). Mugurkaulnieku, kurā trematožu hermafroditiskā paaudze dzimumiski vairojas, sauc par definitīvo saimnieku. Tos dzīvniekus, kuros parazitē trematožu pārējās paaudzes un attīstības stadijas, sauc par starpsaimniekiem. Visbiežāk tie ir divi. Pirmais starpsaimnieks trematodēm vienmēr ir kāda gliemju suga. Otra starpsaimnieka lomu pilda dažādi dzīvnieki, bet vienmēr tādi, ar kuriem barojas definitīvais saimnieks. Definitīvais saimnieks invadējas ar trematodēm, apēdot tās kopā ar barību.

No izklāstītās tipiskās trematožu dzīves cikla shēmas ir iespējamas dažādas atkāpes (144. att.). Tā aknu fasciolai (*Fasciola hepatica*) — izplatītam un bīstamam govju parazitāram — ir tikai viens starpsaimnieks. Tas ir mazais diļgliemezis (*Lymnaea truncatula*), kura ķermenī attīstās sporocistas un redijas. Redijās izveidojušies cercāriji atstāj diļgliemezi, nokļūst ūdenī un kādu laiku peld. Pēc tam tie nosēstas uz zāles vai aļģēm ūdenstilpes piekrastē, nomet asti, izdala ap sevi apvalku un izveido cistu, kuras iekšienē kādu laiku saglabā dzīvotspēju. So stadiju sauc par adoleškāriju. Dzeršanas laikā lopi plūc piekrastes zāli un kopā ar to norij arī adoleškārijus. Lopu zarnās cistas apvalks izšķīst un jaunā fasciola ceļo cauri ķermeņa dobumam, nokļūst līdz aknām un te zultsvados pakāpeniski sasniedz dzimumgatavību.

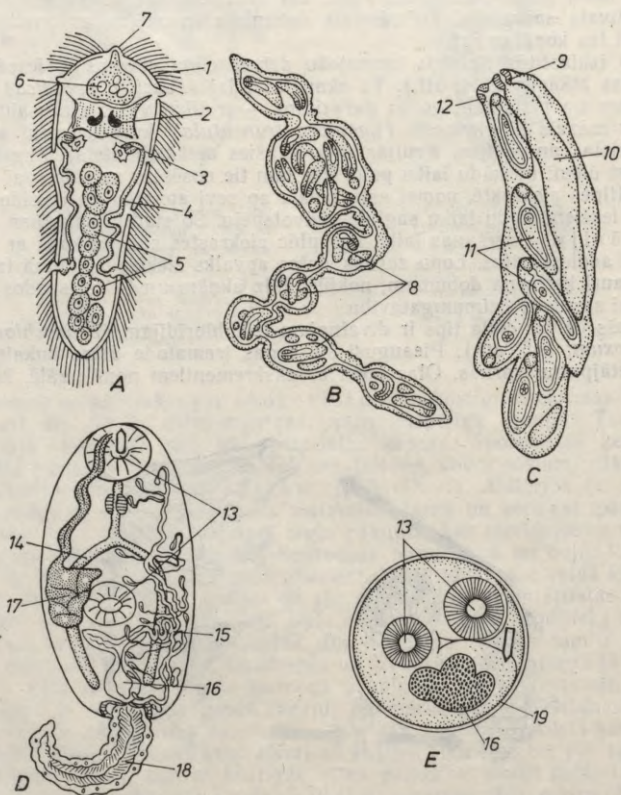
Ipašs dzīves cikla tips ir divainajam leukohlorīdijam (*Leucochloridium paradoxum*; 145. att.). Pieaugusi šīs sugas trematode dzīvo kukaiņēdāju dziedātājputnu zarnās. Olas kopā ar ekskrementiem nonāk zālē, kur tās



142. att. Digenētiska sūcējtarpa tipiska dzīves cikla shēma (pēc Smita, izmainīta):

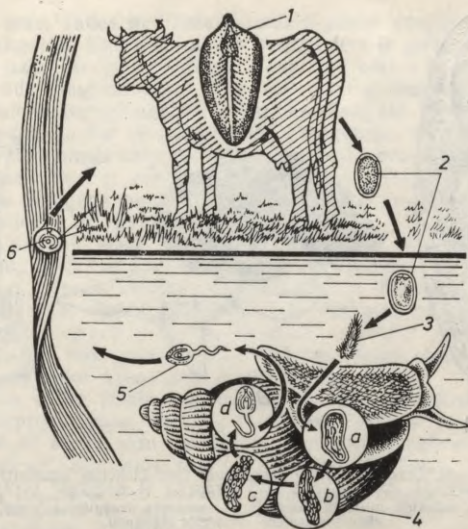
1 — definitīvais saimnieks (varde), kurā parazitē trematodes hermafroditiskās paaudzes dzimumgatavā forma (marīta), 2 — no saimnieka zarnām ūdenī izkļuvušas olas, 3 — pirmais starpsaimnieks (gliemezis), kurā parazitē partenogēnētiskās paaudzes, 4 — brīvi peldošs kāpurs (cercārijs), kas iespiežas otra starpsaimnieka ķermenī, 5 — otrs starpsaimnieks (ūdenī dzīvojošs spāres kāpurs), kura ķermenī izveidojas metacerkārijs (6). Definitīvais saimnieks invadējas ar parazitētu, apēdot spāres kāpuru ar metacerkāriju.

apēd sauszemes dzintargliemeži (*Succinea*). Gliemeža ķermenī *Leucochloridium* miracidiji pārvēršas par garām, zaroņām sporocistām, kurās uzreiz formējas jaunas trematodes (saisināta attīstība). Sporocistas izaugumi ir spilgtā krāsā, apņemti ar tumša pigmenta gredzenu, un tā galā parādās melnu plankumu grupa. Bez tam caur izspīlēto taustekļa ādu labi saskatāmie sporocistu zari, pateicoties spēcīgai muskulatūrai, enerģiski saraujas. Tas padara tos ārkārtīgi līdzīgus dažu kukaiņu kāpuriem. Ar šo līdzību apmulsinātie putni knābā taustekļus līdz ar sporocistas daļām un invadējas ar sporocistās esošajām jaunajām trematodēm.



143. att. Trematožu kāpuru un partenogēnētisko paaudžu uzbūve (pēc dažādiem autoriem):

A — miracidija, B — sporocista, C — redija, D — cercārijs, E — metacercārijs: 1 — skropstiņas, 2 — acis, 3 — smadzeņu ganglijs, 4 — protonefridijs, 5 — digl-sūnas, 6 — miracidija dziedzeri, 7 — snukītis, 8 — rediju digļi, 9 — rikle, 10 — maisveida zarna, 11 — cercāriju digļi, 12 — atvere cercāriju izklūšanai no redijas, 13 — mutes un vēdera piesūcekļi, 14 — viduszarna, 15 — protonefridiji, 16 — urīnpūslis, 17 — iespiešanās dziedzeri, 18 — cercārija aste, 19 — metacercārija cistas apvalks.

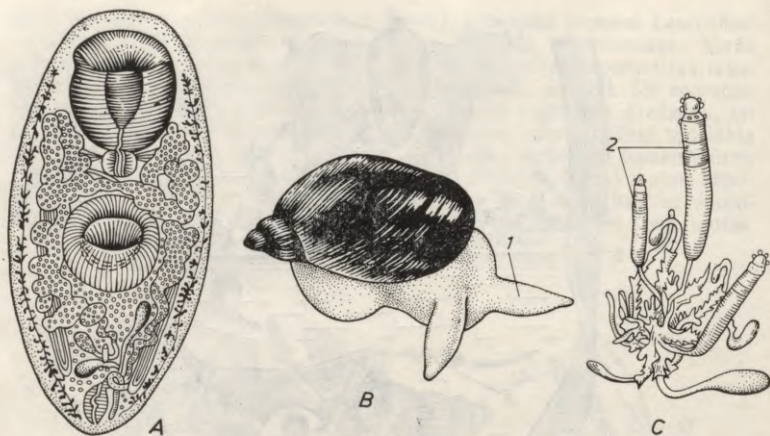


144. att. Aknu fasciolas (*Fasciola hepatica*) dzīves cikls (no Cendlera, izmainīts):

1 — marita no govu aknu žultsvadiem, 2 — olas, 3 — miracijs (ārvidē), 4 — partenogēnētisko paaudžu un cercāriju attīstība starpsaimnieka — mazā diġgliemezā — organismā (a — sporocista, b, c — redijas, d — cercārijs), 5 — brīvi peldošs cercārijs, 6 — uz zāles stiebra iecīstējies adoleeskārijs.

Visa trematodes attīstības cikla normālai norisei ir nepieciešama izcili labvēlīga dažādu apstākļu sakritība. Tā aknu fasciolas dzīves cikla normālai gaitai ir nepieciešams, lai olas nokļūtu ūdenī, lai tur būtu mazais diġgliemezis, citādi miracijs nobeidzas; nepieciešams, lai ūdenstilpi apmeklētu lopī, jo pretējā gadījumā adoleeskārijs nesasniedz pilnu attīstību. Sakarā ar neskaitāmiem faktoriem, kas kavē attīstību, parazītu dzīves ciklā izveidojas pret kaitīgiem apstākļiem vērsti pielāgojumi. Viens no tiem ir parazītu spēja producēt milzumdaudz olu. Daudzām turbelārijām olu skaits izsakāms simtos, bet trematodes producē tūkstošus un desmitus tūkstošus olšūnu. So parādību sauc par parazītu olu lielā skaita likumu.

Trematožu attīstības īpatnība ir paaudžu maiņa. Ilgu laiku diġlšūnu dalīšanās uzskatīja par bezdzimumvairošanos. Taču vēlāk šo procesu sāka pareizi skaidrot kā vienu no neapaugļoto olšūnu attīstības jeb partenogēzes gadījumiem. Sporocistas un redijas tāpēc jāuzskata par divām mātišu paaudzēm, kurās olšūnu, resp., diġlšūnu attīstība notiek partenogēnētiski. Trematožu attīstības cikls ir heterogonisks. Ar šo terminu apzīmē divu atšķirīgu dzimumpaaudžu likumsakarīgu maiņu (šķirtdzimumu un hermafroditiskas, šķirtdzimumu un partenogēnētiskas, hermafroditiskas un partenogēnētiskas paaudzes maiņu). Trematodēm sastopams tieši pēdējais heterogonijas tips. To raksturo vairāku partenogēnētisko paaudžu un vienas tipiskas dzimumgatavas hermafroditiskas paaudzes regulāra maiņa.



145. att. *Leucochloridium paradoxum* (pēc Hekerta, izmainīts):

A — marita, B — invadēts dzintargliemezis (*Succinea*), C — no gliemeža aknās izolēta sporocista; 1 — uztukuši gliemeža taustekļi ar sporocistu izaugumiem tajos, 2 — sporocistu pigmentētie maisveida izaugumi.

Heterogonijas nozīme trematožu dzīves ciklā ir tāda pati kā lielajam producēto olu skaitam. Tā atkārtoti palielina dīglu skaitu, kuri spēj invadēt definitīvo saimnieku.

Trematožu fizioloģija. Dzīves cikla laikā trematodēm vairākkārt notiek dzīves vides, kā arī parazitisko un brīvi dzīvojošo stadiju maiņa. Tā sporocistu kāpuri miracidiji un maritu kāpuri cercāriji peld ūdenī, bet sporocistas, redijas un maritas ir parazīti. Šis atšķirības ietekmē arī daļu fizioloģisko funkciju.

Dažādām trematožu paaudzēm raksturīgs atšķirīgs barošanās veids. Mugurkaulniekos parazitējošās maritas barojas galvenokārt ar saimnieka zarnu saturu un asinīm. Barības pārstrādes procesā tām, tāpat kā turbellārijām, ievērojamu vietu ieņem gremošana šūnās. Gliemežu aknās parazitējošās redijas aktīvi rīj šī orgāna audus un nodara saimniekam smagus bojājumus. Sporocistām (arī dzīvo gliemju aknās) barošanās ir pavisam īpatnēja. Šiem parazītiem nav zarnas un, kā tagad noskaidrots, tās caur ķermeņa virsmu izdala gremošanas fermentus, kuri pārstrādā līdzās esošos saimnieka audus. Pēc tam šos «ārpusorganisma» gremošanas produktus sporocista uzņem caur visu ķermeņa virsmu. Sporocistas ārējo slāni klāj milzumdaudz citoplazmas izaugumu — mikrobārktīņu, kuras ārkārtīgi stipri palielina parazīta ķermeņa uzsūcējvirsmu un līdz ar to atviegolina uzsūkšanās procesu. Brīvi dzīvojošie kāpuri (miracidiji, cercāriji), kā jau norādīts, vispār nebarojas un pārtiek tikai no rezerves barības vielām, kuras uzkrātas embrionālās attīstības laikā. Uzkrāto vielu daudzums nosaka kāpura dzīves ilgumu.

Dažādos trematožu dzīves cikla posmos ir ļoti atšķirīgs arī vielmaiņas raksturs. Brīvi dzīvojošie kāpuri elpo ar visu ķermeņa virsmu, uz difūzijas pamata uzņemot ūdenī izšķīdušo skābekli. Trematožu parazitiskās paaudzes un attīstības stadijas nereti izrādās skābekļa ziņā ļoti sliktos apstākļos, jo daudzos saimnieka iekšējos orgānos (piemēram, zarnās) skā-

bekļa ir ļoti maz. Tādos gadījumos parazīti pāriet (daļēji vai pilnīgi) uz anaerobu vielmaiņu. Enerģijas avots trematodēm ir glikogēns, kas kā rezerves viela uzkrājas to parenhīmā. Tēpat arī notiek tā sarežģīta bioķīmiska pārstrāde (sagremošana), kas saistīta ar glikogēna anaerobu šķelšanos. Trematožu parazitiskajām attīstības stadijām ir nepieciešams ļoti daudz glikogēna, jo šis vielmaiņas tips enerģētiskā ziņā ir ārkārtīgi neizdevīgs. Parazīti tomēr spēj eksistēt uz anaerobo procesu rēķina, jo saimnieka organismi tiem ir praktiski neizmēlams glikogēna avots.

Trematožu patogēnā nozīme. Daudzas cilvēka un dzīvniekos parazitējošās trematodes ir ļoti patogēnas.

Vislielākā saimnieciskā nozīme ir aknu fasciolai (*Fasciola hepatica*) — samērā lielam, 3—5 cm garam, lapveida sūcējtārpam (139. att.). Dzīvo aitu, govju un retumis cilvēka aknu žultsvados. Šīs trematodes iekšējie orgāni (viduszarna, olnīca, sēklnieki) pa lielākajai daļai ir stipri zarojušies. Diagnosti uzstāda pēc izkārnījumos atrastām trematodes olām, kuras ir 0,13—0,14 mm garas, 0,075—0,09 mm platas, ovālas, apņemtas ar dzeltenbrūnu apvalku. Vienā polā olai ir vāciņš.

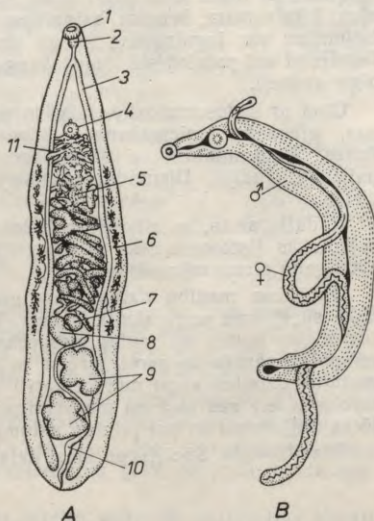
F. hepatica aītām izraisa epizootiju. Parazīta patogēnās ietekmes — žultsvadu nosprostošanas, žults apgrūtinātas izdalīšanas rezultātā dzīvnieki iet bojā no stipra aknu iekaisuma. Epizootijas uzliesmo īpaši lietainos gados, kas arī saprotams, zinot *F. hepatica* attīstību.

Cilvēkā aknu fasciola ir samērā reti sastopama. Invadēšanas notiek, dzerot nevērtu ūdeni no nelielām, visbiežāk īslaicīgām ūdenstilpēm, kurās mīt gliemeži — šīs trematodes starpsaimnieki, un nejausi norijot adoleškāriju. Invadēšanās rezultātā sklerotizējas saimnieka žultsvadu sienas un atrofējas aknu parenhīma: aknas uzblīst, kļūst sāpīgas, pacients kļūst dzeltens.

Ārstēšanai lieto speciālus pret-helminthu līdzekļus (antihelminthozus preparātus). Aknu fasciolu apkaro, iznīcinot tās starpsaimnieku — mazo diġgliemezi un nosusinot pārpuvotās plavas, kurās bieži izveidojas šī gliemeža eksistencei piemērotas īslaicīgas ūdenstilpes.

To pašu saimnieku aknās sastopams arī 0,5—1,2 cm garais lancetveida dikrocēlijs (*Dicrocoelium dendriticum* jeb *D. lanceatum*). Šī suga (137. att. B) nav tik kaitīga kā iepriekšējā. Dikrocēlija pirmais starpsaimnieks ir daži sauszemes gliemeži (*Zebrina*, *Fruticicola* u. c.), otrs — skudras, kuras invadējas, apēdot gliemežu izdalītās, gļotainā pārvalkā ietvertās cercāriju paketes.

Kaķa jeb Sibīrijas opistorhs (*Opisthorchis felineus*; 146. att. A) parazitē suņu, kaķu, kā arī cilvēka



146. att. Cilvēkā parazitējošās trematodes: A — kaķa opistorhs (*Opisthorchis felineus*; pēc Brauna), B — asins šistosoma (*Schistosoma haematobium*; pēc Losa). Platākais īpatnis — tāviņš (♂) tur mātīti (♀) savā vēdera rievā; 1 — mutes piesūcekņi, 2 — rīkle, 3 — viduszarna, 4 — vēdera piesūcekņi, 5 — dzemde, 6 — dzeltenumdziedzeri, 7 — olnīca, 8 — sēklas uztvērejs, 9 — sēklnieki, 10 — urīnpūslis, 11 — sēklas izviedējkānāls.

aknās. Parazīta garums sasniedz 8—13 mm, platums 1,2—2 mm. Kaķa opistorha visraksturīgākā pazīme ir sēklinieku novietojums ķermeņa pakaļgalā un to rozetveida forma. Pirmais šīs trematodes starpsaimnieks ir gliemezis Liča bitinija (*Bithynia leachi*), bet otrs — zivis: rauda, ālants un dažas citas. Cilvēks invadējas, apēdot jēlas vai kaltētas zivis ar *O. felineus* metacerkāriju cistām. Cilvēkam *O. felineus* patogēnā nozīme ir neapšaubāma, bet, ja parazītu ir daudz, slimība var pat beigties ar nāvi. Ir gadījumi, kad vienā cilvēki atrasti 75 000 kaķa opistorhu. Kaķa opistorhs izplatīts Sibīrijā un PSRS Eiropas daļas austrumu un dienvidu rajonos.

Asins šistosoma (*Schistosoma haematobium*) vispirms interesanta ar to, ka ir šķirtdzimumiska (146. att. B). Tēviņš (12—14 mm garš) ir nedaudz īsāks, bet resnāks par mātīti; tā ventrālā puse veido dziļu plaisu, kurā gul par to garāka (20 mm), bet tievāka mātīte; parasti vienmēr dzīvo pa pāriem. Ļoti raksturīgas ir lielās (0,12 mm), ovālās olas bez vāciņa, bet ar dzelkni sānos vai pakaļgalā. *Sch. haematobium* dzīvo cilvēka vēdera dobuma lielajās vēnās, kā arī nieru un urīnpūšļa vēnās. Mātīte dēj olas urīnpūšļa un galazarnas sienu asinsvados. Olas, kurās atrodas noformēties miracidijš, caururbj urīnpūšļa sienu un nonāk tā dobumā, bet pēc tam ar urīnu tiek izvadītas ārā. Ūdenī no olām izšķīļas miracidiji un iespīēžas dažu saldūdens plaušgliemežu ķermeņi. Gliemežos attīstījušies cercāriji nonāk ūdenī un aktīvi caur ādu iekļūst cilvēka asinīs, tam pel-doties, strādājot rīsa plantācijās utt. Rezultātā attīstās ļoti smaga un bīstama slimība — šistosomatoze. Olu atrašana slimnieka asinīs apstiprina diagnozi. Ar olām ievainotais urīnpūslis, nieres un urīnvadi ir par cēloni nieru iekaisumam, brūcēm, asiņainam urīnam. Bez tam ap olu sakoncentrējumiem var izgulsnēties fosfāti un tā rezultātā veidoties nierakmeņi. Iespējami arī patoloģiski audu saaugumi, kuru rezultātā attīstās ļaundabīgie audzēji.

Ciņa ar šistosomatozi sastāv no pasākumu kompleksa: slimo ārstēšanas, gliemežu iznīcināšanas, ūdenstilpju pasargāšanas no piesārņošanas. Sistosomatoze — dienvidzemju slimība, izplatīta Āfrikā (Nilas palienā), Indijā, Dienvidaustrumāzijā, Dienvidamerikā un dažās citās vietās.

Ir dati par to, ka cilvēki ar šistosomatozi slimojuši jau ļoti sen: pārkaļķojušās šistosomu olas atrastas ēģiptiešu mūmijās, kuras apglabātas 1300 gadu pirms mūsu ēras.

Dažādiem medību dzīvniekiem un mājdzīvniekiem patogēno digenētisko sūcējtārpu sugu skaits ir liels. Tā daudzas *Echinostomatidae* dzimtas sugas, kurām ap mutes piesūcekni ir lielu dzelkņu vainags, dzīvo mājputnu zarnās un nereti izraisa to masveidīgu bojāeju. Dažu *Diplostomatidae* dzimtas sugu metacerkāriji sastopami saldūdens zivju (plauža, foreles u. c.) acu lēcā un masveidīgas invāzijas gadījumos izraisa stipru lēcas duļķojumu un pat pilnīgu aklumu utt.

Klasifikācija. Sūcējtārpu klasi daļa 2 apakšklasēs.

I APAKŠKLASE. DIGENĒTISKIE SŪCĒJTĀRPI (DIGENEA)

Apakšklases pārstāvjiem gandrīz vienmēr ir 2 piesūcekņi un sarežģīta attīstība ar saimnieku un paudžu maiņu. Pie šīs apakšklases pieder lielum lielais vairums trematozu sugu. Pēc to uzbūves un bioloģijas īpatnībām arī ir veidots viss iepriekšminētais klases raksturojums.

II APAKŠKLASE. ASPIDOGASTREJI (ASPIDOGASTREA)

Skaita, ka aspidogastreju ir tikai 40 sugas. Apakšklases galvenā morfoloģiskā atšķirība no dīgenētiskajiem sūcējātrpiem ir piestiprināšanās orgānu ipatnība. Vēdera piesūcekņa vietā aspidogastrejiem ir milzīgs piesūkšanās disks, kas sadalīts vairākās piesūkšanās bedrīšu rindās. Visparastākā suga ir bezzobes aspidogastrejs (*Aspidogaster conchicola*; 147. att.), kas sastopams gliemeņu bezzobju (*Anodonta*) sirds somā. Pārējie šīs grupas pārstāvji parazitē galvenokārt gliemjos, kā arī zivīs un brūņurupučos. Pati būtiskākā apakšklases atšķirība no dīgenētiskajiem sūcējātrpiem ir gluži citāda dzīves cikls, kurš gan notiek ar metamorfozi, bet kurā nekad nav paaudžu maiņas. Pamatojoties uz to, daudzi dāvēti aspidogastrejus izdala plankātrņu tipa patstāvīgā klase.

III KLAŠE. MONOĢENEJI (MONOĢENOIDEA)

Monogeneji ir ektoparazīti un parasti dzīvo uz zivju ādas un žaunām, ļoti reti abinieku un rāpuļu urīnpūsli un citos orgānos. Monogeneju sugu skaits sasniedz 2500.

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis lielākoties ir izstiepts garumā un saplacināts. Pakalgalā tam ir īpašs piestiprināšanās disks ar sarežģītu kāšu, piesūcekņu vai divvāku vārstuļu komplektu. Divvāku vārstuļu knaibļveidīgi satver daļu saimnieka audu. Spēcīgie piestiprināšanās orgāni ļauj monogenejiem noturēties uz tādu kustīgu un strauji peldošu dzīvnieku kā zivju ķermeņa virsmas vai uz to nepārtrauktas ūdens straumes apskalotajām žaunām. Speciāli piestiprināšanās veidojumi ir arī tārpa ķermeņa priekšgalā. Tie kalpo parazīta galvasgala fiksācijai barības uzņemšanas laikā un sastāv no nelieliem piesūcekņiem vai lapveida izaugumiem, kuros atveras vienišūnas dziedzera izvadi, kas izdala lipīgu sekrētu (149. att.).

Iekšējā uzbūve monogenejiem ir līdzīga ar trematodēm. Ķermeņa segu veido teguments, kas principā ir tāds pats kā sūcējātrpiem. Ķermeņa priekšgalā esošā mute ved maisveida vai divzarotā zarnu kanālā, kurš lielajām formām ir ar sānizaugumiem (148. att.).

Nervu sistēma ir ortogona tipa: no smadzeņu ganglija atiet trīs pāri garenisku, ar daudzām šķērssienu savienotu nervu stiegru.

Maņu orgāni vāji attīstīti, kaut arī dažām sugām sugām ķermeņa priekšgalā ir viens vai divi pāri invertētu acu (149. att.) un daudz sensilu.

Izvad sistēma pārstāv protonēfrīdiji; galvenie ekskrecijas kanāli beidzas ar 2 izvadporām ķermeņa priekšgalā.

Dzimum sistēma hermafrodītiska. Ir viens vai (lielajām formām) daudz sēklinieku un parasti viena olnīca (148., 149. att. A). Dzeltēnūdziedzeri ir spēcīgi attīstīti. Spermatozoīdi pēc kopulācijas nonāk ootipā pa speciālu vadu (maksti), kas atveras uz āru ar atsevišķu atveri. Samērā īsajā dzemdē vienlaicīgi atrodas dažas diezgan lielas olas. Tārpa ķermeņa pirmajā trešdaļā novietojusies kopīga dzimumpora, kurā atveras



147. att. *Aspidogaster conchicola* kopskats (pēc Strelkova):

- 1 — mute piesūceknis,
2 — vēdera piesūkšanās disks.

dzemdes distālais gals un vīrišķais kopulācijas orgāns, kas nereti apbruņots ar hitinveida adatiņām un kāsišiem.

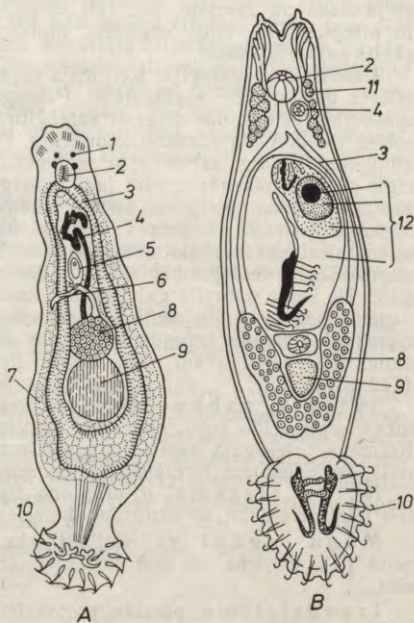
Vairošanās un dzīves cikls. Monogēņu dzīves ciklā nav saimnieku un paaudžu maiņas. To attīstība notiek tikai ar metamorfozi un ir samērā vienkārša.

Par piemēru ņemsim nozīmīga karpu zivju parazīta *Dactylogyrus vastator* (149. att. A) attīstību. Šis nelielais 1—3 mm garais tārpīņš dzīvo uz zivju žaunām un turpat arī dēj uz īsa kātiņa sēdošas olas. Olās izveidojas kāpurs, kas pēc tam atstāj olu un brīvi peld (150. att.). Kāpura priekšgalā ir divi acu pāri. Ķermeni klāj vairākas platas skropstiņu joslas, ar kuru palīdzību kāpurs peld. Pakalgalā atrodas sīki embrionālie kāsiši, kuru vietā vēlāk izveidojas pieaugušā tārpa piestiprināšanās aparāts. Rajonu kāpura pakalgalā, uz kura ir kāsiši, sauc par cerko-



148. att. Varžu polistoma (*Polystoma integerrimum*; pēc Strelkova):

1 — mute, 2 — rīkle, 3 — dzimumatvere, 4 — maksts, 5 — sēklvadis, 6 — dzemde, 7 — dzeltenumdziļderu vads, 8 — dzeltenumdziļderi, 9 — viduszarna, 10 — piestiprināšanās diska piesūcekņi, 11 — piestiprināšanās diska kāši, 12 — olvadis, 13 — olnīca.



149. att. Karpu žaunu parazīti:

A — *Dactylogyrus vastator* (pēc Bihovska un Guseva), B — *Gyrodactylus elegans* (pēc Furmana): 1 — acis, 2 — rīkle, 3 — viduszarna, 4 — kopulācijas orgāns, 5 — dzemde ar olu, 6 — maksts, 7 — dzeltenumdziļderi, 8 — olnīca, 9 — sēklinieks, 10 — piestiprināšanās disks ar lielām centrālajiem un sīkiem malās dzelkņiem, 11 — dziļderi, 12 — četru paaudžu dīgļi.

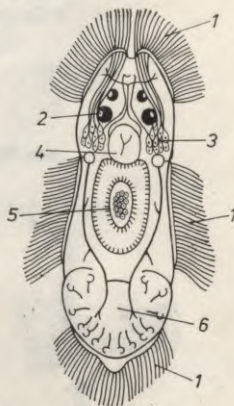
mēru. Kāpurs apmetas vai nu uz tās pašas zivs, vai uzmeklē citu īpatni.

Komplīcētāka dzīves cikla norise ir citam monogēņu pārstāvim — varžu polistomai (*Polystoma integerrimum*; 148., 151. att.), kura dzimumgatavības stāvoklī dzīvo varžu urīnpūslī. Pavasarī, kad vārdes iet ūdenī pāroties, sākas polistomas dzimumvairošanās. Polistomas izliecas caur kloāku, kurā vārdēm atveras urīnpūslis, un ūdenī dēj apaugļotās olas. No olas iznāk mazs, skropstiņu klāts kāpurs, kuram ķermeņa pakalgalā vēl nav pieaugušām formām tik raksturīgo 6 piesūcekņu, bet ir 16 sīki kāsiši. Kāpurs brīvi peld ūdenī, kamēr pietiprinās pie kurkuļa žaunām; ja saimnieks netiek atrasts, kāpurs nobeidzas. Pēc pietiprināšanās kāpurs noņem skropstiņu segu. Pakalgalā tam izveidojas 2 lieli kāši, un sāk formēties piesūcekņi. Kāpurs pārvēršas par pieaugušu polistomu un sāk dēt olas. No šīm olām iznāk otra kāpuru paaudze, kas vairs nespēj pabeigt attīstību uz žaunām līdz saimnieka metamorfozei, kuras laikā žaunas atrofējas un aizaug. Polistomu kāpuri no tā bojā neaiziet, bet pa vārdes ķermeņa virsmu migrē uz kloāku. No turienes tie salasās urīnpūslī, kurā tikai pēc 3 gadiem (vienlaicīgi ar vārdi) sasniedz dzimumgatavību. Polistomas attīstībā aprīnojama ir parazita dzīves norīšu ciešā saistība ar saimnieka dzīves atsevišķiem periodiem, kā arī tas apstāklis, ka polistomas savā dzīves ciklā no ekto-parazitiska dzīvesveida (uz žaunām) pāriet uz endoparazitismu.

Beidzot jāpaskata vēl viena monogēneja — girodaktīla (*Gyrodactylus*; 149. att. B) vairošanās īpatnības. Ģints sugas interesantas ar to, ka tās ir dzīvzemdētājas. Dzīvnieka dzemdētās partenogēnētiski attīstās viens vienīgs dīgļis, kurā vēl pirms tā piedzimšanas formējas nākamā «mazmeitas paaudze», bet tajā savukārt aizmetas vēl viens jaunākas — ceturtās — paaudzes dīgļis.

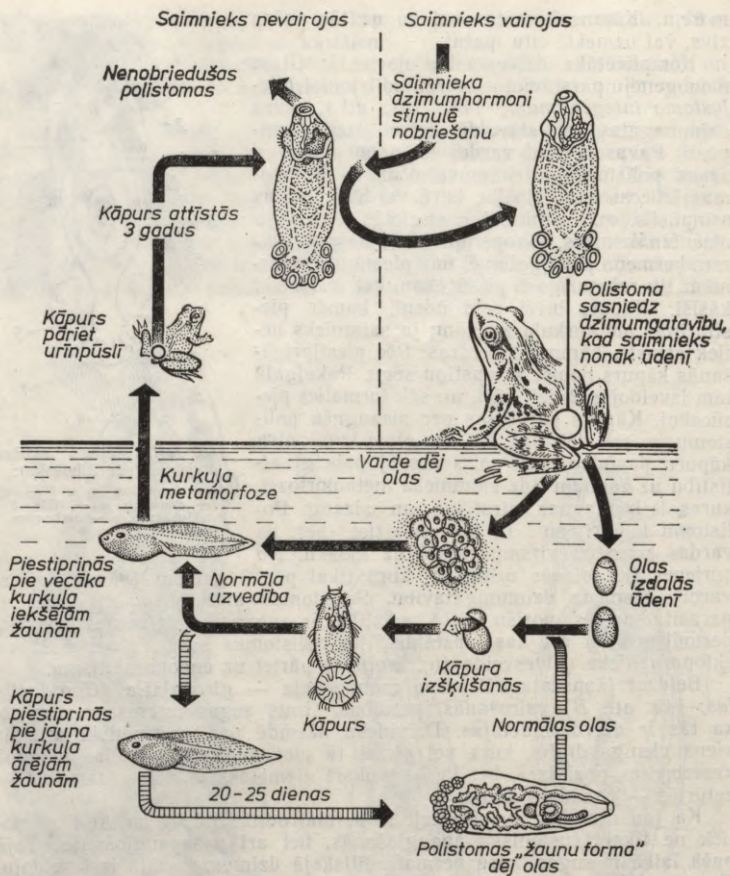
Kā jau norādīts, monogēneji ir hermafrodīti. Sakarā ar to tiem netiek ne tikai krusteniska apaugļošanās, bet arī pašapaugļošanās. Tajā pašā laikā ir sugas, kuru hermafrodītiskajā dzimumaparātā ir izveidojušies speciāli pielāgojumi, kuri izslēdz pašapaugļošanās iespēju. Tāda adaptācija ir divvainajam diplozonam (*Diplozoon paradoxum*; 152. att.), kas mīt uz saldūdens karpveidīgo zivju žaunām. Parazīta kāpuri dzīvo pa vienam, bet pēc tam satuvojas pa pāriem un savienojas tā, ka viena īpatņa īpašs vēdera piesūceknis aptver otra dorsālo pauguru. Sajā vietā abi dzīvnieki saaug un šādā stāvoklī paliek visu dzīves laiku. Jaunais diplozons attīstās tālāk tikai tad, ja ir satīcis otru īpatni. Savienojoties viena eksemplāra vīrišķie dzimumvadi atveras otra sievišķajos vados, un tā tiek nodrošināta krusteniska apaugļošanās (152. att.).

Monogēņu patogēnā nozīme. Uz zivīm parazitējošie monogēneji nereti kļūst par cēloni zivju saslimšanai un pat bojāejai, it īpaši diķsaimniecību apstākļos. Vislielākā praktiskā nozīme ir daudziem *Dactylogyridae* dzimtas pārstāvjiem, kuri dzīvo uz saldūdens zivju žaunām. Tā, piemēram, daktilogīri (*Dactylogirus*) uzbrūk karpu mazulim tādā daudzumā, ka uz vienas zivtiņas atrod līdz 500 šo sīko (1—3 mm garo) parazītu. Tie barojas ar saimnieka gļotām, epitēliju un (retumis) asinīm,



150. att. Kāpura uzbūves shēma (pēc Bihovska):

- 1 — skropstiņu josla, 2 — acis, 3 — dziedzeri, 4 — rīkle, 5 — viduszarna, 6 — cermokers.



151. att. Varžu polistomas (*Polystoma integerrimum*) dzīves cikla norise.

dažkārt izraisot zivju masveida nobeigšanos. Bistamo parazītu skaitā ietilpst arī *Gyrodactylidae* dzimtas pārstāvji.

Zivju nobeigšanās monogeneju invāzijas rezultātā dažkārt notiek arī dabiskās ūdenstilpēs. Tā storu ničija (*Nitzschia sturionis*), kas parazitē Volgā uz storu žaunām, un, aklimatizējot sev rjugas, nejausi tika ieviesta Arāla jūrā, pārgāja tur uz vietējām storēm (uz šipa jeb kailvēdera stors) un izraisīja to masveidīgu bojāeju.

Klasifikācija. Monogeneju sistematikas pamatā ir piestiprināšanās aparāta uzbūves īpatnības. Pēc šīs pazīmes *Monogenoidea* klasi tagad iedala 2 apakšklasēs un kopumā 9 kārtās.



152. att. Divainais diplozons (*Diplozoon paradoxum*):

A — ārējais izskats (pēc Strelkova). B — dzimumsistēmas uzbūve (pēc Cellera):
 1 — mute, 2 — mutes piesūcekņi, 3 — rīkle, 4 — viduszarņa, 5 — dzeltenumdziļderi,
 6 — dzimumdziedzeru komplekss, 7 — piestiprināšanās vārstuli, 8 — dzeltenumdzi-
 deru vads, 9 — dzeltenumdziļderi, 10 — sēklivads, 11 — olnīca, 12 — dzemde, 13 —
 maksts, 14 — sēklinieks, 15 — piestiprināšanās aparāta kāši, 16 — olvads, 17 —
 kreisā ipatņa sēklivada savienošanās vieta ar labā ipatņa maksti, 18 — ārējā maksts
 atvere.

I APAKŠKLASE. ZEMĀKIE MONOGENEJI JEB DAUDZKĀŠI (POLYONCHOINEA)

Pie apakšklases pieder monogeneji, kuriem piestiprināšanās disks apbruņots ar spēcīgi attīstītiem kāšiem, piesūcekņiem vai viss pārvērties par vienu spēcīgu piesūcekni. Kāpurim (150. att.) ir acis un uz piesūkšanās diska 14—16 sīki malas kāsiši. Pamatā jūru un saldūdens zivju parazīti. Te pieder iepriekš minētās *Dactylogyridae*, *Gyrodactylidae* un citas dzimtas. *Polystomatidae* dzimtas pārstāvji parazitē uz abiniekiem un rāpuļiem. Daudzas sugas, piemēram, varžu polistoma (148. att.), pārgājušas parazitēt uz saimnieka iekšējiem orgāniem, t. i., kļuvušas par endoparazītiem. Visas polistomas ir lieli tārpi ar zarotu viduszarnu un daudziem sēkliniekiem. To piestiprināšanās diskam parasti ir 6 muskuļoti piesūcekņi.

II APAKŠKLASE. AUGSTĀKIE MONOGENEJI JEB MAZKĀŠI (OLIGONCHOINEA)

Šīs apakšklases monogeneji parazītē tikai uz zivīm. Tiem ir specializēti piestiprināšanās orgāni — vārstuļi, kas darbojas pēc slazdu principa (151. att.). Līdz ar vārstuļu parādīšanos kāši zaudē galvenā piestiprināšanās orgāna nozīmi un pieaugušiem tārpiem to dažkārt var nebūt. Kāpurim parasti ir 10 malas kāsiši. Pie šīs apakšklases pieder iepriekš apskatītais *Diplozoon paradoxum* (152. att.).

IV KLAŠE. LENTEŅI JEB CESTODI (CESTODA)

Lenteņi — plakantārpi, kurus parazītiskais dzīvesveids ietekmējis daudz vairāk nekā trematodes un monogenejus. Dzimumgatavības stāvoklī lenteņi sastopami mugurkaulnieku zarnu kanālā; to jaunākās stadijas dzīvo kā bezmugurkaulnieku, tā mugurkaulnieku ķermeņa dobumā un dažādos orgānos. Sugu skaits pārsniedz 3000.

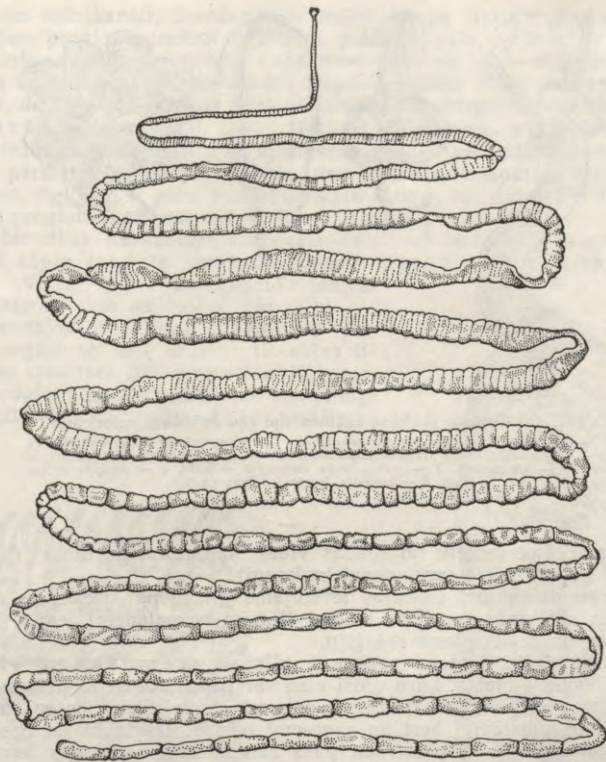
Pieaugušo lenteņu uzbūve un fizioloģija. Ķermenis parasti ir garš, lentveida un vairumā gadījumu sadalījies daudzos proglotīdos (153. att.). Reti tas ir viengabalains, nedalīts. Priekšgals veido nelielu galvu jeb skoleksu, kam seko nesadalīts kakls, bet aiz tā — proglotīdi.

Uz galvas ir piesūcekņi vai kāšu tipa piestiprināšanās orgāni (154. att.). Piesūcekņi ir vienmēr, bet kāši tiem ir retāk sastopami. Visumā piesūcekņi veidoti tāpat kā trematodēm. Visbiežāk tie ir 4 un atrodas galvas priekšpusē. Retāk tipisko piesūcekņu vietā galvai ir divas garenvirzienā izstieptas plaisveida piesūkšanās rievas. Kāši izvietojas vai nu tieši uz galvas virsmas, vai uz īpaša termināla izauguma — snuķīša, veidojot vienu vai vairākus vainadziņus. Snuķītis ir ievēlams. Retos gadījumos (*Tetrarhynchus*) ir 4 gari snuķīši, kas klāti ar daudziem kāšiem un var dziļi ievilkties īpašās makstīs.

Proglotīdi parasti ir četrstūrāni, to skaits variē no 3 līdz vairākiem tūkstošiem. Priekšējie proglotīdi ir vismazākie, virzienā uz pakaļgalu to lielums pakāpeniski pieaug. Proglotīdi aug un to skaits palielinās visā lenteņa dzīves laikā. Lentenis aug kakla rajonā: kakls pagarinās, un no tā pakaļējā gala noriešas arvien jauni proglotīdi. Tādējādi visjaunākie proglotīdi aizņem ķermeņa priekšējo daļu; jo tālāk uz pakaļgalu, jo proglotīdi ir vecāki. Visu proglotīdu virkni kopumā sauc par strobilu (pēc līdzības ar scifoziju scifostoma strobilāciju).

Pieauguša lenteņa garums svārstās no 1 mm līdz 10 m. Ķermeņa krāsa, kā tas raksturīgs daudziem endoparazītiem, vienveidīga — balta vai iedzeltena.

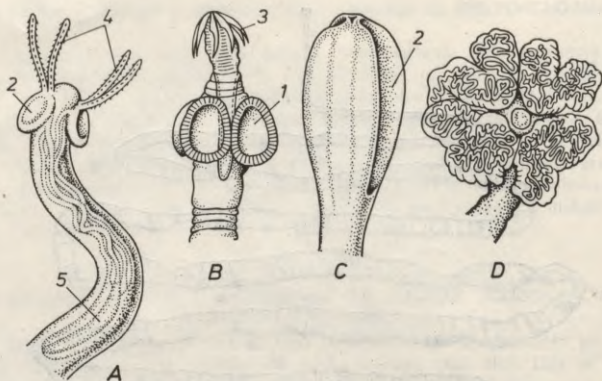
Cestodiem ir tipisks ādas-muskuļu maiss. To ķermeņa sega ļoti līdzīga trematožu un monogeneju apvalkam un veidota pēc tā paša tipa kā



153. att. Vērša lenteņa kopskats (pēc Holodkovska).

turbelāriju iegrimušais epitēlijs. *Cestoda* teguments sastāv no bezkodolu citoplazmas slāņa, ko smalki citoplazmas pavedieni savieno ar citoplazmas iegrimušajām daļām, kurās atrodas kodoli. Atšķirīga īpatnība ir tā, ka ārējo citoplazmatisko slāņu virsmu klāj milzumdaudz sīku matveida izaugumu — mikrotrihu, kuri acimredzot piedalās barošanās procesā (155. att.). Saskatīt tos var tikai ar elektronmikroskopu. Mikrotrihu ultrastruktūra principiāli atšķiras no trematožu sporocistu mikrobārkstīņu struktūras.

Tieši zem bazālās membrānas atrodas ārējais gredzeniskās un iekšējais gareniskās muskulatūras slānis. Bieži šiem diviem slāņiem pievienojas vēl trešais dziļākais gredzeniskās muskulatūras slānis (156. att.). Bez tam ir vēl dorsoventrālo muskuļu kūliņu sistēma, kas aužas cauri parenhimai. Vairumam cestodu parenhimā izklīdētas mikroskopiskas ieapaļas kalcija karbonāta konkrēcijas — t. s. kaļķa ķermenīši. To izcelšanās un funkcija līdz galam vēl nav noskaidrota, bet domā, ka kaļķa ķermenīši veidojas kā ekskretīvielas un pilda savdabīgas bufersistēmas



154. att. Cestodu skoleksa uzbūves tipi (no dažādiem autoriem):

A — *Tetrahynchus* (*Trypanorhyncha*), B — *Hymenolepis* (*Cyclophyllidea*),
 C — *Diphyllobothrium* (*Pseudophyllidea*), D — *Phyllobothrium* (*Tetraphylli-*
dea); 1 — piesūcekļi, 2 — piesūksnās rievas, 3 — kāši, 4 — snukšī ar k-
šiem, 5 — makstis, kurās ieviekas snukšī.

lomu, pasargājot lentiņi no skābas vides kaitīgās iedarbības (piemēram, kad kāpuri migrē caur saimnieka kuņģi).

Lentiņu parenhimā uzkrājas ievērojams glikogēna daudzums, kura anaerobās šķelšanās rezultātā lentiņi (līdzīgi trematodēm) iegūst dzīvības procesiem nepieciešamo enerģiju.

Visraksturīgākā lentiņu pazīme ir pilnīgs **gremošanas sistēmas** trūkums — fakts, kuru droši vien var izskaidrot ar to dzīvesveidu. Otrā dzīvnieka (saimnieka) zarnu dobumā dzīvojošiem lentiņiem nav nepieciešams patstāvīgi ķert un sagremot barību. Izšķīdušā un uzsūcšanai pieejamā veidā to pārstrādā paša saimnieka gremošanas fermenti. So jau daļēji sagremoto barību parazitē uzņem ar visu ķermeņa virsmu. Acīmredzot tegumenta citoplazmatiskās plātnītes ar mikrotrihijiem sekmē šī procesa norisi. Svarīgi atzīmēt, ka saimnieka diēta, it īpaši tās ogļhidrātu saturs, ietekmē lentiņa augšanu un attīstību.

Nervu sistēma lentiņiem, tāpat kā parazitējiem vispār, ir vāji attīstīta. Maņu orgānus pārstāv pa visu ķermeņa virsmu izkaisītas maņu šūnas, kuras gan visvairāk koncentrētas skoleksā. Centrālā nervu sistēma sastāv no smadzeņu mezglu pāra galvā, no kura uz pakaļgalu atiet vairāki ar šķērsnerviem savienoti nervu stiegru pāri (ortogons). Divas ķermeņa sānos izvietotās stiegras attīstītas spēcīgāk par pārējām (157. att.). No stiegrām atiet smalki atzari, veidojot zem ādas samērā blīvu nervu pinumu.

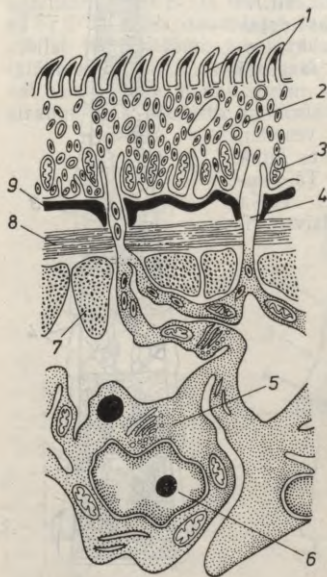
Izvadstēma ir protonefrīdiju tipa (157., 158. att.). Gar sāniem visā ķermeņa garumā tieši blakus nervu stiegrām, bet uz iekšpusi no tām, iet divi galvenie izvadkanāli. Tie sākas ķermeņa pakaļgalā, virzās uz priekšgalu, sasniedz galvu, pagriežas atpakaļ un no jauna aizstiepas līdz pakaļgalam, un beidzas ar kopēju izvadporu. Rezultātā bieži rodas iespaidi, ka lentiņiem ir 4 gareniskie izvadkanāli, bet patiesībā ir tikai 2 ķermeņa priekšgalā cilpveidā saliekti vadi. Abi kanāli, pakaļgalā savienojoties, nereti veido kopīgu nelielu kontraktilu urīnpūsli. Dalītajiem lentiņiem sānu kanālus kā galvā, tā katra proglotidā pakaļējā gala

savieno šķērskanāli; izvadsistēma iegūst kāpņu izskatu. Kad strobilas pēdējais proglotīds nokrīt (strobilas pakalējo galu periodiskas atrašanās sekas), jauns urinpūslis vairs neveidojas un katrs sānu kanāls atveras uz āru ar atsevišķu atveri. Daudzie kanālu atzari caurauž parenhīmu, un to galus noslēdz terminālās šūnas ar mirgojošo liesmu.

Dzimumsistēma (159., 160. att.) lentiņiem ir hermafroditiska un visumā līdzīga trematožu dzimumsistēmai. Tikai dažiem nedalīto lentiņu pārstāvjiem (*Caryophyllaeus*) ir viens dzimumaparāts. Citiem, piemēram, ligulām, ir gara dzimumaparātu virkne, bet dalītajiem lentiņiem katrā proglotīdā attīstās sava dzimumsistēma.

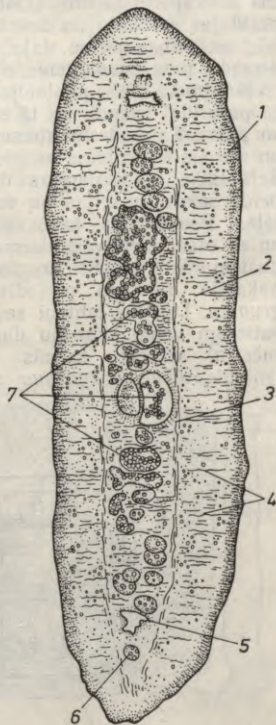
Atsevišķas dzimumaparāta daļas dažādiem lentiņiem diezgan stipri variē, tāpēc apraksta piemēram ņemsim vienu atsevišķu lentiņu, piemēram, vērsa jeb neapbruņoto lentiņu (*Taeniarhynchus saginatus*, 159. att.).

Jaunajos priekšējos proglotīdos dzimumorgāni vēl nav attīstīti, tie sākas tikai ar apmēram 200. proglotīdu. Nākamajos proglotīdos, kur dzimumsistēma pilnīgi attīstīta, tās vīrišķā daļa sastāv no



155. att. Cestodu ķermeneņa sega pēc elektronmikroskopijas materiāliem (pēc Begina; šķērsgriezums):

1 — matveida izaugumi, 2 — citoplazmas ārējais slānis ar mitohondrijiem (3) un dažādiem iestīgumiem, 4 — citoplazmas sliekšņa, kas savieno citoplazmas ārējo slāni ar tegumenta iegrīmušo daļu, 5 — tegumenta šūnu iegrīmušā daļa ar kodoliem (6), 7 — gareniskā muskulatūra, 8 — gredzeniskā muskulatūra, 9 — bazālā membrāna.

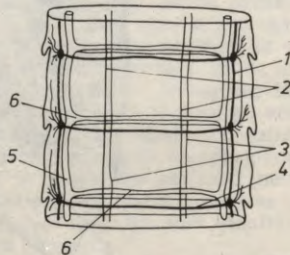


156. att. Vērsa lentiņa (*Taeniarhynchus saginatus*) proglotīda šķērsgriezums (pēc Strelkova):

1 — ādas-muskulu masas, 2 — parenhīma, 3 — iekšējās gredzeniskās muskulatūras slānis, 4 — dorsoventrālās muskuļi, 5 — izvadsistēmas sānu kanāls, 6 — gareniskās laterālās nervu stieģas, 7 — dzimumsistēmas daļu griezumā.

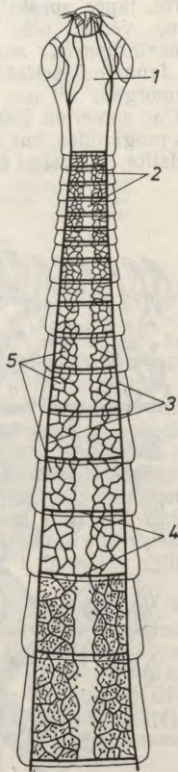
daudziem parenhīmā izkaisītiem sēkliniekiem. Smalki sēklas kanāliņi savienojas kopā un veido kopīgu sēklvadu. Sēklvads paveršas uz vienu no proglotīda sānmalām un tur iet cauri kopulācijas orgānam — muskuļotai caurulītei, kuras gals iesniedzas dziļā proglotīda sānmalas ieliekumā — dzimumkloākā.

Sistēmas sievišķā daļa sastāv no zarotās olņicas, kuras izvads — olvads, tāpat kā trematodēm, ietilpst ootipā. Ootipā nonāk arī nepāra sietveidīga dzeltenumdziedzera saturs. Dzeltenumdziedzris pieguļ proglotīda pakājējai sienai. Bez tam no ootipa atiet divi kanāli. Viens no tiem — maksts — stiepjas blakus sēklvadam un atveras tam līdzās dzimumkloākā. Otrs, resnāks, virzās no ootipa uz priekšu pa proglotīda vidusliniju un beidzas aklī — tā ir dzemde. Olšūnas nonāk ootipā, kurā caur maksti iespiežas arī spermatozoīdi. Ootipā olas apaugļojas, pārklājas ar čaulu un tiek iestumtas dzemdē, kur iziet attīstības pirmo daļu. Tā kā vērša lenteņa dzemdei nav izvadatveres, olas tajā paliek ilgi un izšķūst laukā, tikai plīstot proglotīda sienām. Olas tā pārpilda dzemdi, ka tā stipri izspīlējas, dodot no galvenā stumbra uz abām pusēm daudz sānzaru, un aizņem ievērojamu proglotīda daļu (162. att.). Šajā laikā visas pārējās dzimumsistēmas daļas beidz savas funkcijas un vairāk vai mazāk atrofējas. Proglotīdus, kuros palikusi tikai sazaroātā un ar olām pieblīvētā dzemde, sauc par nobriedušiem. Nobriedušie proglotīdi aizņem strobilas pakājējo daļu un periodiski atraujas veselām grupām. Lielākie lenteņi savas ilgās dzīves laikā patiešām veido kolosālu daudzumu olu. Tā, piemēram, cilvēka zarnās parazitējošais vērša lenteņis (*Taeniarhynchus saginatus*) dzīvo vi-



157. att. Lenteņa strobila daļa ar nervu stiegrām un izvadkanāliem (pēc Fūrmana):

1 — galvenā laterālā nervu stiegra, 2 — dorsālās nervu stiegras, 3 — ventrālās nervu stiegras, 4 — nervu gredzens, 5 — izvadsistēmas gareniskais sānu kanāls, 6 — izvadsistēmas šķērskanāls, kas savieno gareniskos kanālus.



158. att. Lenteņa izvadsistēma (pēc Simkēviča):

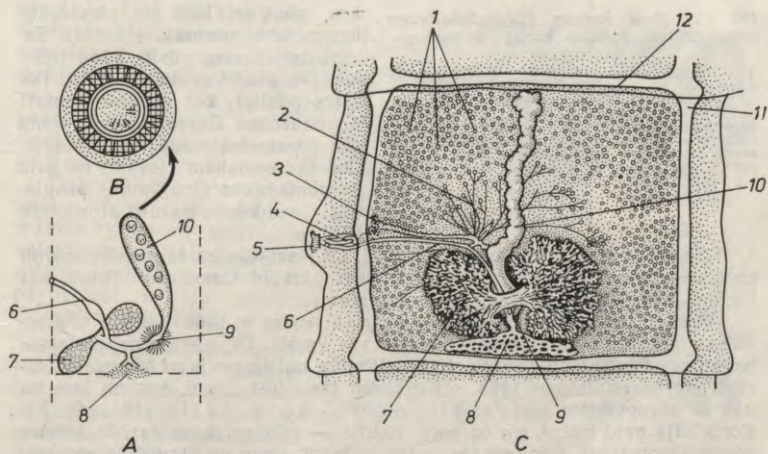
1 — scolekss, 2 — proglotīdi, 3 — izvadsistēmas gareniskie sānu kanāli, 4 — šķērskanāls, kas savieno izvadsistēmas gareniskos kanālus, 5 — izvadsistēmas kanālu sazarojums (divos pēdējos proglotīdos parādīts vissīkākie atzari, kuri katrs sākas ar terminālo šūnu).

dēji 18—20 gadus un gadā producē 600 milj. olu, lātd visas savas dzīves laikā vērša lentesis ražo apmēram 11 miljardus olu.

Citiem lenteņiem var būt virkne dažādu atkāpju. Tā, dzemde, kas ir akli noslēgta vērša lentesim, nereti (piemēram, *Diphyllobothrium* u. c.) atveras uz āru vienā no proglotīda plakanažām pusēm (160. att.). Šādām sugām olas piepilda dzemdi un izkļūst no tās saimnieka zarnās. Virišķā atvere un maksts atvere pie tam var atrasties vienā proglotīda plakanažā pusē. Interesanta izmaiņa ir daļēja vai pilnīga dzimumaparāta dubultošānās katrā proglotīdā, kas novērojama dažām sugām, piemēram, suņa lentesim (*Dipylidium caninum*).

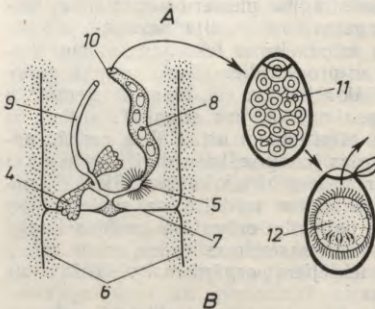
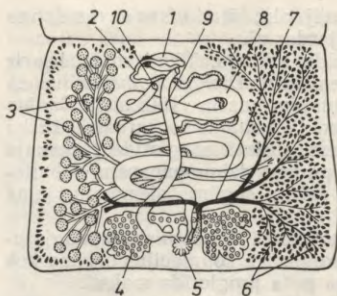
Vairošanās un attīstība. Lenteņiem notiek kā krusteniskā apaugļošanās, tā pašapaugļošanās, pie tam viena proglotīda kopulācijas orgāns tiek ievadīts otra makstī vai tas pat ielokās tā paša proglotīda makstī.

Lenteņa dzīves ciklu sākumā apskatīsim, par piemēru ņemot cūkas lentesi (*Taenia solium*), kura dzimumgatavības stadija parazitē cilvēka zarnās (162. att.). Olas iznāk ārā no saimnieka ar fekālijām, vai nu pārplīstot proglotīda sienām, vai kopā ar proglotīdiem, kuru grupas periodiski atraujas no strobīlas. Lai ola tālāk attīstītos, tai, tāpat kā trematožu olai, jānokļūst pilnīgi noteiktā starpsaimniekā, kas sugai *T. solium* ir cūka. Cūkas invadejas, rakājoties pa atkritumiem utt. Cūkas zarnās nokļuvušām olām čaula noārdās un no olas iznāk seškāšu diglis — onkosfēra — maza daudzšūnu lodīte ar sešiem hitīna kāšiem. Šie kāši neatbilst tiem kāšiem, kas daudziem lenteņiem veidojas uz skoleksa, un tālākā attīstībā tiek nomesti. Ar kāšu palīdzību onkosfēra ieurbjas kuņģa vai zarnu sienā, nonāk limfas vai asinsrites sistēmas vados un ar asinsstrāumi tiek aiznesta uz dažādiem iekšējiem orgāniem: visbiežāk uz



159. att. Vērša lenteņa (*Taeniarhynchus saginatus*; *Cyclophyllidea* kārta) dzimumsistēmas uzbūve:

A — sievišķās dzimumsistēmas uzbūves shēma, B — ola ar tajā ieslēgtu onkosfēru (pēc Smita), C — vērša lenteņa hermafroditisks proglotīds (pēc Polanska); 1 — sēklinieki, 2 — sēklas kanāliņi, 3 — sēklvadis, 4 — kopulācijas orgāns, 5 — dzimumkloāka, 6 — maksts, 7 — olnīca, 8 — dzeltenumdziedzeris, 9 — ootips, 10 — dzemde, 11 — ievadsistēmas gareniskais kanāls, 12 — ievadsistēmas šķērskanāls, kas savieno gareniskos kanālus. Dzemde akli noslēgta. Olām nav vāciņa, tās attīstās dzemdē. Nav brīva koracīdija.



160. att. Platā lenteņa (*Diphyllobothrium latum*; *Pseudophyllidea* kārtā) dzimumapara-
rata uzbūve:

A — hernafrodītisks progliotīds (no Sulca un Gvozdeva); B — sievišķās dzimumsistēmas shēma (pēc Smita): 1 — kopulācijas orgāns, 2 — sēklivads, 3 — sēklinieki, 4 — olnīca, 5 — ootips, 6 — dzeltenumdziedzeri, 7 — dzeltenumdziedzeru vads, 8 — dzemde, 9 — maksts, 10 — dzemdes atvere. Saliktajām olām (11) ir vāciņš. Olas nonāk ūdenī, kur tajās attīstās brīvi peldošs kāpurs — koracīdijs (12).

aknām, muskuļiem, retāk — plaušām, smadzenēm u. c. Te onkosfēra iestrēgst, paliek un pārvēršas finnas stadijā (161. att. A, B). Metamorfoze sākas ar onkosfēras strauju augšanu. Tā sasniedz prāva zirņa lielumu. Kāpura ķermenis pārveidojas ar šķidrumu pildītā pūslī — finnā. Pūšļa siena vienā punktā veido ieliekumu, kura dibenā uz iekšējās virsmas parādās 4 bedrišveida piesūcekņu aizmetņi, bet starp tiem visdziļāk dibenā nelielu kāsiņu vainags. Ieliekums ir cūkas lenteņa galvas aizmetnis, tikai iemaukts uz iekšu finnas pūslī. Cūkas ķermeni finna tālāk neattīstās, taču tā savā starpsaimniekā var atrasties vairākus gadus, neaizētot bojā. Lai sasniegtu dzimumgatavību, finnai jānokļūst definitīvā saimniekā, t. i., cilvēka zarnās. Ar nepietiekami izceptu vai izsālitu gaļu cilvēka zarnās nonākušās *T. solium* finnas gremošanas sulu ietekmē izkļūst no gaļas, bet pēc tam finnas galva (galvenokārt žults ietekmē) izmaucas uz āru, pie tam kāši un piesūcekņi ieņem savu normālo stāvokli. Sakrotātais finnas pūslis kādu laiku karājas skoleksa kakla galā (kā astes pūslis), bet pēc tam nokrīt un noārdās. Galva kakla rajonā sāk pastiprināti augt un, veidojoties šķērseniskām rievām, tā galā norobežojas arvien jauni progliotīdi, veidojot garu progliotīdu ķēdi.

Tātad *T. solium* attīstības cikls (162. att.) saistīts ar saimnieku maiņu un komplikētu metamorfozi — onkosfēras pārveidošanos par finnu, bet finnas — par dzimumgatavu lenteņa stadiju.

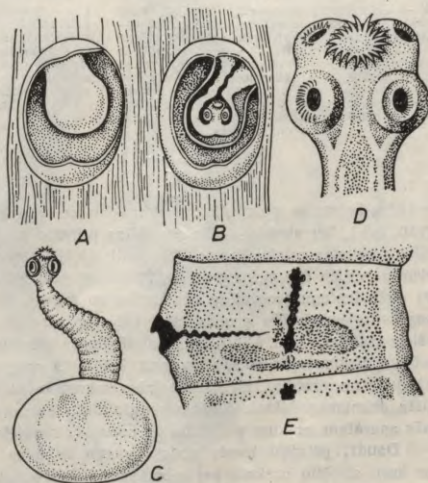
Pārējiem lenteņiem attīstības vispārējā norise ir tāda pati, taču atsevišķas, pie tam visai svarīgas detaļas var variēt. Tā, piemēram, platajam lenteņim (*Diphyllobothrium latum*) attīstība notiek arvienu, bet diviem starpsaimniekiem (163. att.). Olām jānokļūst ūdenī, kur no tām iznāk ar skropstiņām klāts seškāšu diglis — koracīdijs (164. att. B). Koracīdijs peld ūdenī, un to norij vēzītis — ciklops, kura zarnās kāpurs nomet skropstiņas. Pēc tam tas caururbj zarnu sienu un nonāk ciklopa ķermeņa dobumā, kur pārvēršas par īpašu ļoti sīku (0,5 mm) tārpveidīgu stadiju — procerkoīdu (164. att. C, D). Tā pakalgalis, uz kura atrodas onkosfēras kāši, nelielas lodes veidā ar iezmaugu nodalīts no pārējā kāpura ķermeņa. Šo ķermeņa daļu uzskata par homologisku cerkomēram, kas ļoti raksturīgs monogeneju kāpuriem. Procerkoīda attīstībai ir nepieciešamas 3 nedēļas. Invadētos ciklopus apēd lidakas, vēdzeles, asari,

ķīši un dažas lašveidīgās zivis, kurās procerkoidi caurbj ķuņa sienu un salasās ķermeņa dobumā, olnīcās, muskuļos un citos orgānos. Tur procerkoids noiet cerkomēru, aug un pārvēršas par plerocerkoidu. Tas ir 1—1,5 cm garš tārpniš ar blīvu ķermeni, kura priekšgalam (topošajai galvai) ir divas piesūkšanās rievas, un tas ir iemaukts plerocerkoidā. Šī stadija atbilst finnas stadijai (164. att. E). Platā lenteņa attīstība beidzas cilvēka, suņa vai kaķa zarnās, kuri šim parazitam ir definitīvie saimnieki. Saimnieka zarnās plerocerkoida galva (skoleks) izmaucas un kāpurs pilnīgi pārvēršas par jaunu lentiņu, kas pakāpeniski kakla pakaļgalā norieš proglotidus. Bez plerocerkoida un iepriekš aprakstītās cūkas lenteņa finnas ir arī citas finnu formas (165. att.). Cūkas lentiņim raksturīgo finnas uzbūves tipu sauc par cisticerku. Kā jau norādīts, tas ir neliels pūslis ar vienu uz iekšu iemauktu galvu. Ipašs finnas veids — cenurs — veidojas tādos gadījumos, kad finnas pūslis stipri aug un tā sienās vienas iemauktas galvas vietā aizmetas daudzas, no kurām katra dod sākumu dzimumgatavam lentiņim. Beidzot, sevišķi spēcīgu attīstību sasniedz finna ehinokoks. Ehinokoka pūslis izaug ļoti liels un iekšpusē veido daudzus mazākus sekundārus pūšļus — perējamās kapsulas. Kapsulu iekšējās sienās savukārt formējas ļoti daudzi galvu pumpuri. Tādējādi ehinokoka katra perējamā kapsula atbilst it kā vienam cenuram, bet viens vienīgs seškāšu dīgļis dod sākumu vairākiem lūkstošiem galvu. Neskatoties uz ārēju atšķirību, visas minētās finnu formas ir viena kopēja pamattipa variācijas.

Pēc dzīves cikla, kura būtība ir metamorfozes pavadīta attīstība, cestodi stāv tuvāk monogonejiem nekā trematodēm. Trematodēm, kā zināms, notiek heterogonijas tipa paaudžu maiņa. Taču tām lenteņu sugām, kurām veidojas cenurs vai ehinokoks, dzīves cikls sekundāri sarežģās. Tajā nāk klāt pūšļveida stadijas bezdzimumiska vairošanās, ar pumpurošanos dodot daudz meitapatņu galvu (skoleksus). Tā ir divu paaudžu — dzimuma un bezdzimuma — maiņa jeb metagenēze.

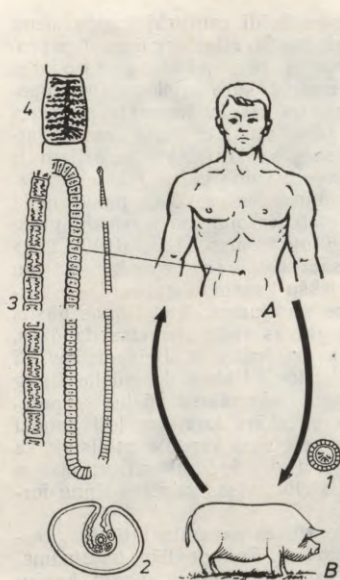
Galvu skaita pieauguma nozīme (gluži tāpat kā trematožu rediju un sporocistu vairošanās) ir palielināt pēcnācēju skaitu un līdz ar to pastiprināt iespēju invadēt definitīvo saimnieku.

Savdabīgais ķermeņa sadalījums proglotīdus, kas raksturīgs vairumam pieaugušo lenteņu, radījis vairākus atšķirīgus cestodu organizācijas un strobilas uzbūves skaidrojumus. Pēc koloniālās jeb polizoiskās teorijas, lenteņa proglotīdu ķēde ir individu kolonija, kas izveidojusies, bezdzimumiski vairojoties, t. i., viena primārā ipatņa (skoleksa) galotnei pumpurojoties. Katrs proglotīds



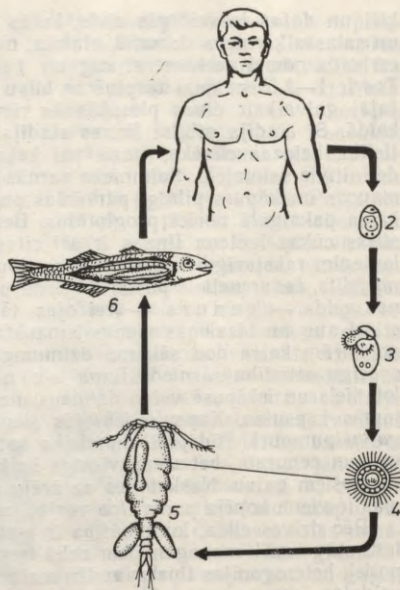
161. att. Cūkas lenteņa (*Taenia solium*) attīstības stadijas (pēc Pflurtsellera):

A, B — finnas cūkas galā, C — izversta finnas galva, D — pieauguša lenteņa skoleks, E — hermafroditisks proglotīds.



162. att. Cūkas lenteņa dzīves cikls:

A — definitīvais saimnieks (cilvēks), kurā parazitē dzimumgatavības stadija, B — starpsaimnieks (cūka), kas apēd olas (pēc Nobila, ar izmaiņām); 1 — lenteņa ola ar onkosīeru, 2 — finna, 3 — dzimumgatavības stadija, 4 — atsevišķs nobriedis proglotīds, iznācis no cilvēka zarnām. Cilvēks var invadēties, barībā lietojot termiski nepietiekami apstrādātu cūkas gaļu.



163. att. Platā lenteņa dzīves cikla shēma:

1 — definitīvais saimnieks (cilvēks), kurā parazitē dzimumgatavības stadija, 2 — no cilvēka zarnām ārvidē iznākusi lenteņa ola, 3 — koraciija izšķīšanās, 4 — brīvs koraciija, 5 — pirmais starpsaimnieks (ciklops) ar procerkoidu ķermeņa dobumā, 6 — otrs starpsaimnieks (zivis) ar pierocerkoidiem muskulatūrā. Cilvēks invadējas, barībā lietojot termiski vāji apstrādātas zivis ar pierocerkoidiem.

ir šādas kolonijas īpatnis. Proglotīdu ķēde pie tam tiek salīdzināta ar sciomedūzu strobilu (116. lpp.), bet skolekss — ar strobilas primāro polipu — scifostomu. Cestodu koloniatātes teorijai par labu liecina šādi fakti: 1) tikko minētā salīdzināšanas iespēja ar piemēriem no citām dzīvnieku grupām; 2) pilnīgi patstāvīgais dzimumaparāts katrā proglotīdā; 3) dažu lenteņu proglotīdu neatkarība no galvas; tā ar olām piebļīvētas *Taeniarhynchus saginatus* proglotīdu grupas, atrāvušās no strobilas un izvadītas ārvidē, spēj vēl vairākas stundas rāpēt. Vēl lielāku patstāvību ir sasnieguši daži haizivju zarnu lenteņu (piemēram, *Echinobothrium*, *Trilocularia*; 166. att.) proglotīdi. Vēl nenobrieduši, tie pa vienu atraujas no strobilas, ilgu laiku dzīvo saimnieka zarnās, šajā periodā stipri izaug un atīstīta dzimumproduktus. Šādiem proglotīdiem pat veidojas kaut kas līdzīgs piestiprināšanās aparātam, ar kura palīdzību tie noturas saimnieka organismā.

Daudzi pētnieki tomēr atzīst lenteņu uzbūves monozoisko teoriju, sakarā ar kuru strobilu uzskata par vienu īpatni, bet proglotīdus — tikai par šī īpatņa daļām. Tiešām, katrā proglotīdā patstāvīgs ir tikai dzimumaparāts, bet visas pārējās orgānu sistēmas liecina nevis par atsevišķu proglotīdu, bet gan par visas strobilas individualitāti kopumā. Tā nervu sistēmā ir tikai viens smadzeņu ganglijs, izvad sistēmā — tikai viens urīnpūslis utt. Beidzot, ir dažas lenteņu ģintis, kurām ir tikai viens dzimumaparāts un no pārējā ķermeņa neskaidri norobežots skolekss. Šādi lenteņi atgādina trematodes. Mono-

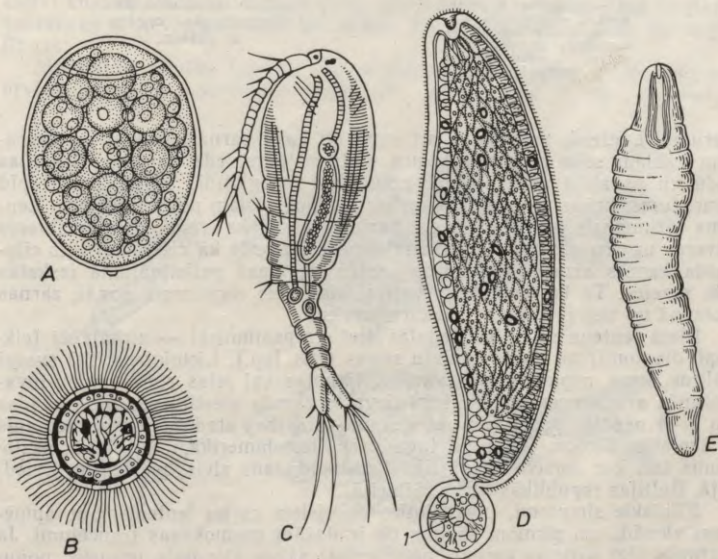
zoiskās teorijas aizstāvji uzskata šādas formas par visprimitīvākām. Tiek minēti dažādi cēloņi, kuru rezultātā varēja notikt cestodu dzimumaparātu skaita pavairošanās un ķermeņa sadalīšanās proglotīdos. Pirmām kārtām dzimumaparātu skaita pieaugums sekme lielāka olu daudzuma ražošanu (sk. lielā olu skaita likumu 153. lpp.). Iespējams, ka dzimumaparāta dubultošanās katrā proglotīdā arī parāda šo tendenci.

Droši vien, ka cestodu ķermeņi vēl pirms tā sadalīšanās proglotīdos izveidojas gariniska dzimumaparātu virkne, kā tas ir arī tagad dažām ligulām (*Ligula*). Tikai vēlāk ap katru dzimumaparātu proglotīdu veidā norobežojas ķermeņa iecirkņi, kas tātad pēc izcelsmes atbilst nevis veseram ipatnīm, bet tikai tā daļai.

Patogēnie lenteņi. Daudzas cilvēkā un dzīvniekos parazitējošās lenteņu sugas izraisa smagas slimības — cestodozes, kas var beigties ar nāvi. Vislielākais patogēno sugu skaits ir *Pseudophyllidea* un *Cyclophyllidea* kārtās (sk. tālāk). Pie pirmās kārtas pieder viens no bīstamākajiem zivju parazītiem — parastā karpu ligula (*Ligula intestinalis*; 167. att.). Zivis ligula sastopama lielu, līdz 50—80 cm garu plerocerkoidu veidā, kuri kā baltu lentu kamols guļ plauzū, raudu un citu karpveidīgo zivju ķermeņa dobumā. Ligulas pasliktina zivju ēstgribu un stipri kavē augšanu, bet masveidīgas invāzijas gadījumos izraisa pat nobeigšanos.

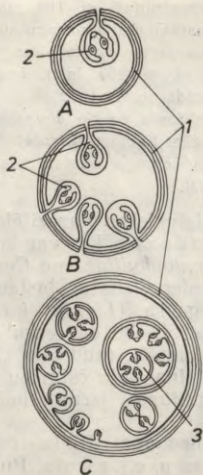
Ligulas pieaugušā stadija, kas ir tikai nedaudz lielāka par plerocerkoidu, dzīvo ūdensputnu (kaiju, zivju gārņu u. c.) zarnās. Putni invadējas, apēdot zivis, kurās ir plerocerkoidi.

Ipaši jāapskata platais lentenis (*Diphyllobothrium latum*; 160. att. A), kas ir plaši izplatīts cilvēka parazīts un dzīvo lievajās zarnās. Strobila, kas sastāv no 3000—4000 proglotīdu, var pārsniegt 9 m



164. att. Platā lenteņa attīstības stadijas (pēc Skrjabina, Sulca, Rozena):

A — salikta ola, B — koracidījs, C — procerkoids invadēta ciklopa ķermeņa dobumā, D — procerkoids, E — plerocerkoids; 1 — procerkoida cerkoms.



165. att. Dažādu fi-
nu tipu uzbūves
shēma (pēc Skrjabina
un Sulca):

A — cisticerks; B — ce-
nurs; C — ehinokoks; 1 —
finnas pūšļa sienu, 2 —
lemauktās galvas, 3 —
galvu pumpurošanās
meitpušļos.



166. att. No *Trilocularia*
strobilas nodalījies
proglotīds, kas patstā-
vīgi dzīvo haizivju
zarnās un izveido pie-
stiprināšanās orgānu
ar kašiem.

garumu. Lentenis sastopams arī suņu un kaķu zarnās. Galvai un šaurajam kaklam seko proglotīdi, kuru platums pārsniedz garumu. Strobilas vidū un pakaļējā galā atrodas nobrieduši proglotīdi, kuru centrā spīd cauri tumši brūns plankums — ar nobriedušām olām pildīta dzemde. Lentēņa dzimumsistēmas atšķirīga pazīme ir tā, ka visas dzimumatveres atveras uz āru proglotīdu plakanajā pusē. Dzemē kā cieši sagriezts cilpveida kanāls aizņem proglotīda centru un mazā palielinājumā izskatās pēc rozetes. Tā kā dzemē ir vaļēja, olas lielā daudzumā nonāk zarnas dobumā un tiek izvadītas ar izkārnījumiem.

Platā lentēņa attīstībā piedalās divi starpsaimnieki — aircājvēži (ciklopi, diptomi) un dažādas zivju sugas (168. lpp.). Lietojot pārtikā svaigi sāļtus ikrus, nepietiekami izvārītas, izceptas vai jēlas zivis, notiek invadēšanās ar plerocerkoidiem, kuri tievajās zarnās piestiprinās pie gļotādas un 3—4 nedēļās pārvēršas par dzimumgatavības stadiju. Platais lentenis ir izplatīts Eiropā, Āzijā un tagad arī Ziemeļamerikā. Tas biežāk sastopams tur, kur iedzīvotāji pārtikā lieto saldūdens zivis, piemēram, Zviedrijā, Baltijas republikās¹, Obā, Sibīrijā.

Kliniskie simptomi, invadējoties ar visiem zarnu lentiņiem, ir apmēram vienādi, un pirmām kārtām tie ir dažādi gremošanas traucējumi. Ja parazīts ilgi uzturas zarnās, pakāpeniski sākas vispārējs nespēks, nogurums un mazasinība. Platā lentēņa kaitīgā ietekme izskaidrojama ne tikai

¹ Latvijas PSR ļoti reti (*Tulk.*).

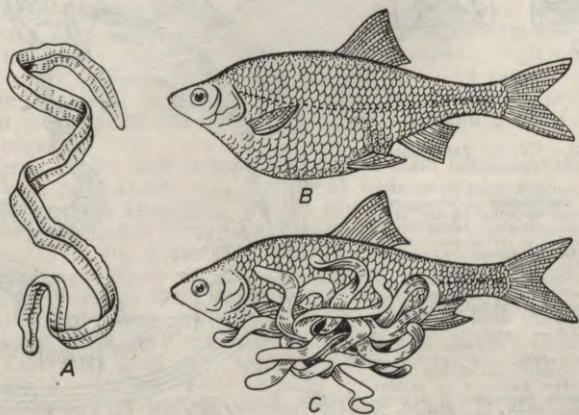
ar mehānisku iedarbību uz zarnām, bet arī ar to, ka parazitīti ēd saimnieka barību. Ļaundabīgā mazasinība ceļas kā smagas sekas avitaminozei, kuru izraisījuši platā lenteņa dzīvības procesi, selektīvi patērējot B₁₂ vitamīnu.

Pie *Cyclophyllidae* kārtas piederošais vērša jeb neapbruņotais lenteņis (*Taeniarhynchus saginatus*) otro nosaukumu ieguvis tāpēc, ka tā skoleksam piestiprināšanās orgāni ir 4 piesūcekņi, bet nav kāšu. Strobilā ir vairāk nekā 1000 proglotīdu un tā sasniedz 4—10 m garumu. Dzimumaparāts aizmetas, sākot ar 200. proglotīdu. Nobriedušu proglotīdu garums ir 16—30 mm, platums — 5—7 mm. Centrālajam dzemdes kanālam katrā pusē ir 17—35 sānzari (168. att. D). Šis lenteņis dzīvo saimnieka tievajās zarnās un spēcīgo piesūcekņu dēļ ir grūtāk izdzinams nekā pārējie lenteņi.

Kopā ar cilvēka izkārnījumiem zemē nonākušas lenteņa olas var norīt liellopi. Lopu zarnās no olām iznāk seškāšu dīgļi, kas caururbj zarnu gļotādu, iekļūst limfvados un ar limfas straumi tiek aiznesti uz dažādiem iekšējiem orgāniem. Daļa dīgļu iestrēgst muskuļos, kur arī pārvēršas par cisticerka tipa finnu zirņa lielumā. Tādējādi cilvēka invadēšanās ar neapbruņoto lenteņi notiek, lietojot pārtikā slikti sterilizētu (t. i., nepietiekami izvārītu vai izceptu) liellopu gaļu.

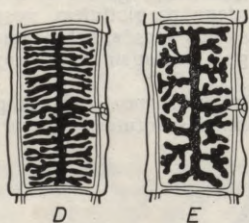
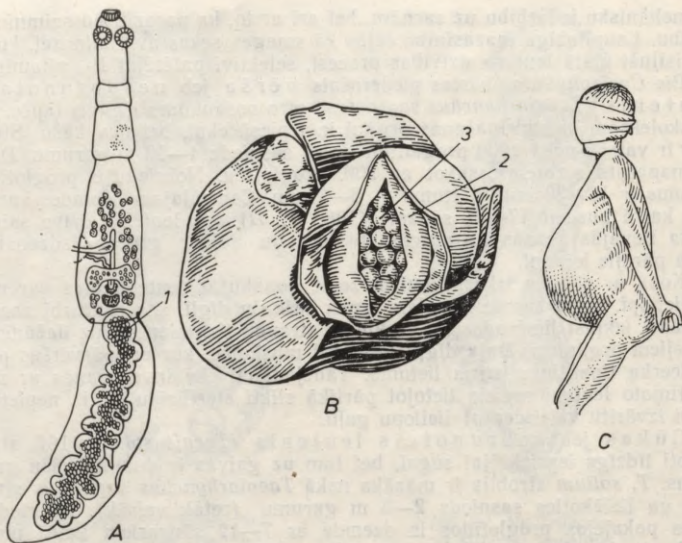
Cūkas jeb apbruņotais lenteņis (*Taenia solium*; 161. att.) ir ļoti līdzīgs iepriekšējai sugai, bet tam uz galvas ir dubults kāšu gredzens. *T. solium* strobila ir mazāka nekā *Taeniarhynchus saginatus* strobila un lielākoties sasniedz 2—3 m garumu (retāk vairāk). Nobriedušajos pakāļajos proglotīdos ir dzemde ar 7—12 sānzariem katrā pusē (168. att. E). Ar izkārnījumiem ārvīdē nonākušie lentes gabali ar 5 vai 6 nobriedušiem proglotīdiem, pretēji vērša lenteņa proglotīdiem, nespēj aktīvi kustēties. Cūkas lenteņis dzīvo cilvēka tievajās zarnās, bet tā starpsaimnieks ir nevis govslopi, bet cūkas, kuru gaļā sastopamas šīs sugas finnas.

Minētajām cilvēka lenteņu sugām visvienkāršāk diagnozi uzstādīt pēc ārvīdē izkluvušo nobriedušo proglotīdu un dzemdes formas. Ir svarīgi



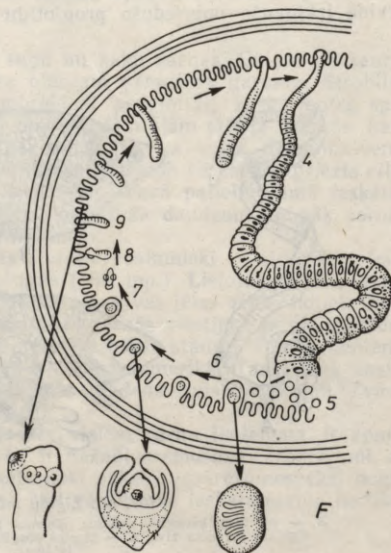
167. att. *Ligula intestinalis*:

A — no zivs ķermeņa dobama izņemts plerocerkoids, B — uzpūsta, ar ligulām invadēta zivs, C — ligulas pārpļēsušas zivs ķermeņa sienu (pēc Hofera).



168. att. Cilvēkā parazitējošie lenteņi:

A — graudainā ehinokoka (*Echinococcus granulosus*) dzimumgatavības stadija no suņa zarnām, B — ehinokoka pušveida stadija cilvēka aknās, C — ar ehinokoku invadēts cilvēks (pēc Brauna), D — nobriedis vērsa lentesa proglotīds, E — nobriedis cūkas lentesa proglotīds, F — cilvēka pundurlenteņa (*Hymenolepis nana*) abilstības cikls cilvēka zarnās; 1 — ar olām pildīta dzemde, 2 — pārgriezta ehinokoka pušļa siena, 3 — sīki meitpūšļi, 4 — pieaugusi strobila, 5 — olas iznāk no strobilas un no tām veidojas seškāšu digļis, 6 — seškāšu digli zarnas bārkstīnās, 7 — onkosferas pārvešanās par finnu, 8 — finnas galva izmaucas un nonāk zarnas dobumā, 9 — skolekss pietiprinās pie zarnas sienas un veidojas strobila. Apakšā lielajā palielinājumā ir attēloti onkosfera, finna un skolekss.



šajā gadījumā pareizi noteikt diagnozi, jo *T. solium* ir ievērojami bīstamāks par pārējām sugām. Cūkas lentenis cilvēkā var būt sastopams ne tikai pieaugušā, bet arī finnas stadijā, t. i., cilvēks var tam noderēt par starpsaimnieku. Tātad, ja *T. solium* olas nokļūst cilvēka kuņģī, no tām iznāk onkosfēras, kuras pārvēršas par finnām. Finnas bieži parādās aknās, dažreiz smadzenēs, acīs un var izraisīt bīstamu saslimšanu, pat nāvi. Parasti invāzijas cēlonis ir netīrība, piemēram, olu pielipšana pie veļas, rokām utt. Taču personām, kas invadētas ar *T. solium* zarnu formu, var būt arī cits masveida pašinvadēšanās veids un proti — vemjot notiek zarnu antiperistaltiskā saraušanās, kuras rezultātā strobilas gabali var nonākt tievajā zarnā un kuņģī. Te no proglotidos esošajām nobriedušajām olām iznāk dīgļi, kas ieurbjas gļotādā un pārvēršas par finnām. Tāpēc saslimšana ar *T. solium* zarnu formu ir nopietna, slimajam pēc iespējas ātrāk parazīts jāizdzen un pie tam obligāti ārsti uzraudzībā, jo antihelmintozie preparāti dažos gadījumos izraisa saindēšanos un vemšanu.

Ievērojami retāk par iepriekšējām sugām¹ sastopams cilvēka pundurlentenis (*Hymenolepis nana*; 168. att. F) — cilvēka tievo zarnu iemītņiņš. Šī lenteņa pilnā strobilā atrodas 100—200 proglotīdu, un tas tikko sasniedz 1—4,5 cm garumu. Galvas galā uz snukiša ir no 20—24 kāšiem sastāvošs vainags, bet galvas malās 4 iepaļi piesūcekņi.

Cilvēka pundurlentenis ir interesants izņēmums starp lenteņiem, jo attīstās bez saimnieku maiņas. Olas izdalās ar izkārnījumiem un tās norij ar netīru barību vai ūdeni. Cilvēka zarnās no olām iznākušie dīgļi ieurbjas zarnu bārkstiņās un pārvēršas par finnām. Finnas vēlāk izkrit zarnu dobumā, kur arī attīstās strobilas.

Cilvēkam visbīstamākais ir graudainais ehinokoks (*Echinococcus granulosus*; 168. att. A, B, C). Attiecībā uz lentes un pūšļveida stadiju lielumu šī suga ieņem gluži pretēju stāvokli iepriekš aprakstītajām. Tās dzimumgatavības forma sastāv tikai no 3 vai 4 proglotīdiem un sasniedz 5 mm garumu, bet lenteņa finna veido pūšļi ābola un dažkārt pat bērna galvas lielumu. Pieaugušais ehinokoks dzīvo suņu, lapsu, vilku tievajās zarnās, bet finnas stadija atrodama liellopu, aitu, cūku, retāk zirgu, trušu, kā arī cilvēka dažādos orgānos (it īpaši aknās un plaušās). Lopi invadējas, apēdot kopā ar zāli *Echinococcus* olas, kuras tur nokļuvušas ar ganu suņu ekskrementiem. Cilvēks aplīp, neuzmanīgi apejoties ar suņiem. Ehinokoka olas ir tik mazas (35 μm garas), ka viegli var nokļūt mutē, ja rokas nedomāzģā pirms ēšanas pēc tam, kad glāstīti invadēti suns u. tml. Tas pats var notikt, ja sunim ļauj laizīt rokas vai seju. Savukārt suņi invadējas ar ehinokoka finnām, apēdot slimu liellopu un cūku iekšējos orgānus.

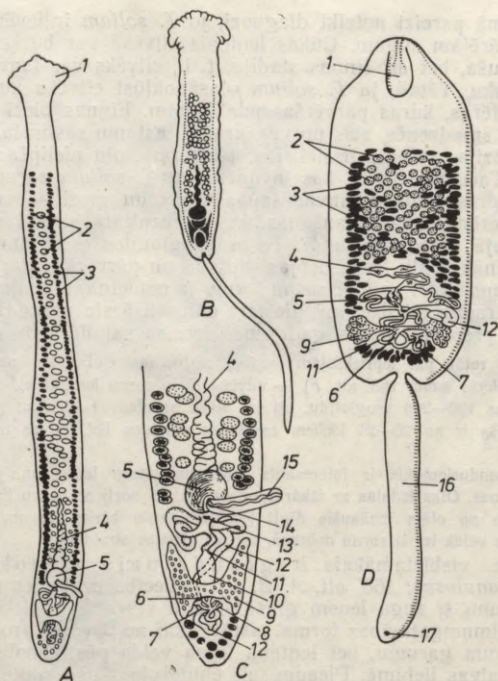
No zarnu kanālā iekļuvušām *Echinococcus* olām iznāk seškāšu dīgļis, kas izspiežas cauri zarnas sienai un nonāk iekšējos orgānos.

Ehinokoka dīgļa attīstība notiek ļoti lēni. Mēnesi pēc invadēšanās finnas pūšlis ir sasniedzis 1 mm diametrā un tikai pēc 5 mēnešiem — 1 cm. Finna attīstās un aug gadiem un veido uz savas iekšējās sienas sekundārus pūšļus (meitpūšļus) ar daudzām galvām. Ir zināmi gadījumi, kad govs aknās izveidojies 60 kg smags ehinokoka pūšlis.

Ehinokoka izplatība, no vienas puses, ir saistīta ar lopu un suņu daudzumu dotajā vietā, no otras puses, tā atkarīga no cilvēka apiešanās ar suņiem. Ehinokoks īpaši bieži sastopams ziemeļu tautām, piemēram, Islandē, Sibīrijā.

Ehinokoka kaitīgā ietekme katrā gadījumā pilnīgi ir atkarīga no tā lieluma un atrašanās vietas. Nelielu izmēru ehinokoki dažkārt paliek slīmajam nepamanīti un tiek atrasti tikai nejauši, piemēram, operējot.

¹ Latvijas PSR — biežāk (*Tulk.*).



169. att. Nedalīto lenteņu anatomija:

A — karpu zivju zarnās parazitējošā *Caryophyllaeus laticeps* kopskats, B — tā kāpurs (pēc Fūrmana), C — pieauguša kariofileja pakalgala uztūves daļas, D — *Archigetes appendiculatus* no saldūdens oligohetu ķermeņa dobuma (pēc Marķēviča); 1 — skoleks, 2 — sēklīnieki, 3 — dzeltenumdziēderi, 4 — sēklivads, 5 — kopulācijas aparāta sone, 6 — olvads, 7 — dzeltenumdziēderu vads, 8 — čaumaldziēderi, 9 — olnīca, 10 — sēklas uztverējs, 11 — maksts, 12 — dzemde, 13 — sievišķā dzimummatere, 14 — virišķā dzimummatere, 15 — izvīrītis kopulācijas orgāns, 16 — aste, 17 — kāpura kāši.

Turpretī lielle ehinokoki ne tikai bojā orgānu, kurā apmetušies, bet arī mehāniski kairina organisma blakusrajonus, piemēram, spiež uz nerviem, asinsvadiem utt. No ehinokoka atbrīvojas tikai operatīvi.

No mājdzīvnieku parazitētiem jāmin smadzeņu multiceps (*Multiceps multiceps*), kas izraisa aitām griešanās slimību. Dzimumgatavā lentes stadijā multiceps ir sastopams ganu suņu zarnās, bet tā finnas attīstās aitu un dažū citu mājas un savvaļas nagaiņu zarnās. Ja ir bojāta viena no smadzeņu puslodēm, dzīvnieks sāk kustēties pa apli. Multicepsa pūšveida stadija sasniedz valrieksta lielumu un ir vēl lielāka. Pēc 4—6 nedēļām, skaitot no klīnisko simptomu parādīšanās, iestājas nāve. XIX gs. beigās Francijā ik gadus multicepsa finnu dēļ gāja bojā līdz 1 milj. aitu.

Neapšaubāmi saimnieciska nozīme ir arī *Anoplocephalidae* dzimtas lenteņiem, kuri parazitē zivju, aitu un liellopu zarnās. Tā, piemēram, *Mo-*

niezia expansa un dažas citas šīs dzimtas sugas izraisa nopietnas zarnu slimības un tūkstošiem aitū krišanas gadījumu. So lenteņu miniatūrās finnas attīstās sikajās bruņērcū jeb sūnērcū (*Oribatidae*) dzimtas ērcēs, kuras dzīvo zālē. Aitas norij ērces kopā ar zāli.

Klasifikācija. Lenteņu klase aptver pavisam 9 kārtas. Apskatīsim tikai galvenās.

1. kārta. *Caryophyllidea*. Tipiski kārtas pārstāvi ir karpu zivju zarnās mītošie kariofileji (*Caryophyllaeus*). So parazītu ķermeņis nav sadalīts, un tajā ir tikai viens dzimumaparāts (169. att. A). Robainais priekšgals funkcionē kā galva. Kāpuri (procerkoidi ar astes piedevu) dzīvo mazsartāru ķermeņa dobumā. Tuvi kariofileju radnieki *Archigetes* (169. att. D) visu dzīves laiku saglabā astes piedevu un dzimumgatavību sasniedz mazsartāru ķermeņa dobumā. Tas ir vienīgais cestodu pārstāvis, kura dzimumvairošanās notiek bezmugurkaulniekos. Iespējams, ka *Archigetes* ir neotēniski kāpuri, kas zaudējuši pieaugušo stadiju.

2. kārta. *Pseudophyllidea* apvieno lenteņus, kuru skoleksam ir tikai 2 piesūckšanās rievās un dažkārt arī atsevišķi kāši. Dzemdei ir patstāvīga atvere (160. att. B). Vislielākā nozīme ir divām dzimtām — ligulu (*Ligulidae*) un difilobotriju (*Diphyllobothriidae*). Ligulām ir garš lentveida ķermenis ar daudziem secīgiem dzimumaparāta komplekšiem, un ne vienmēr tas sadalīts proglotidos; galva neskaidri nodalīta. Difilobotriju ķermenis sadalīts proglotīdos, galvai kā piestiprināšanās orgāni ir izveidojušās divas plaisveida rievās — botrijas (154. att. C).

3. kārta. *Cyclophyllidea*. Cestodi, kuru skoleksam ir 4 piesūcekņi un kutikulas kāsišu vainags. Dzemdei nav atveres (159. att. C), un ar olām piebīvētie proglotīdi veseli atraujas no strobilas. Te pieder lielā tēniju (*Taeniidae*) dzimta, kurā ir daudz nozīmīgu cilvēka un dzīvnieku parazītu.

V KLAŠE. CESTODĀRIJI (CESTODARIA)

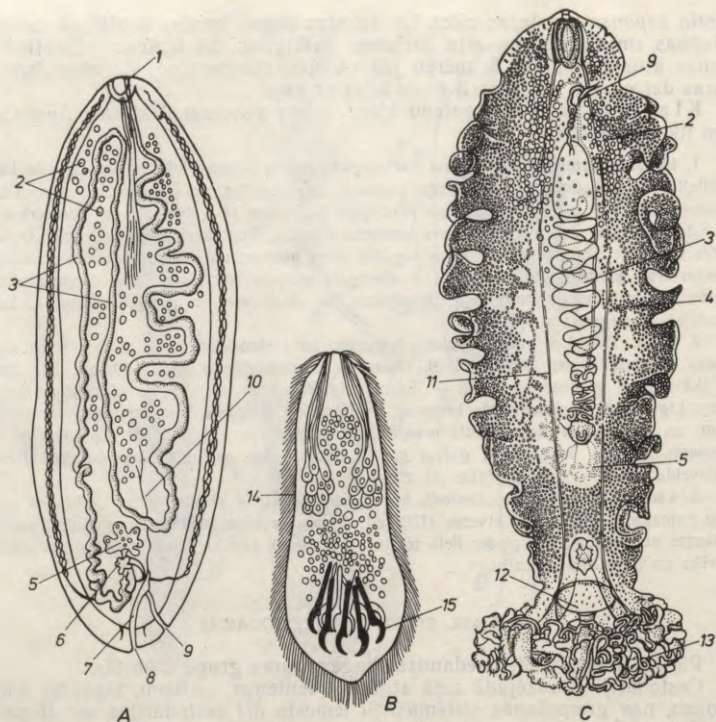
Pie šīs klases pieder nedaudzas sugas, kuras grupē 2 kārtās.

Cestodāriji daudzējādā ziņā atgādina lenteņus, un tiem, tāpat kā lenteņiem, nav gremošanas sistēmas. Šī iemesla dēļ cestodārijus nereti piešķaita pie *Cestoda* klases kā apakšklasi. Faktiski cestodārijiem ir ne mazums no lenteņiem atšķirīgu pazīmju. Vispirms tas attiecas uz kāpura — likoforas (170. att. C) izveidojumu, kuram ir nevis kā lenteņu onkosfērai 6, bet 10 embrionālie kāši. Likoforas cerkomērs atšķirībā no cestodēm bieži netiek nomests, bet saglabājas arī dzimumgataviem īpatņiem. Visi cestodāriji ir nesadalītas formas ar vienu dzimumaparātu. Dzimumsistēma, tāpat kā pārējiem plakantārpiem, ir hermafroditiska un sastāv no daudziem folikulāriem sēkliniekiem un vienas divdaivainas olnīcas. Dzeltenumdziēzēri ļabi attīstīti, dzemde atveras uz āru ar patstāvīgu atveri. Ir maksts. Visi pārējie orgāni izveidoti principiāli tāpat kā lenteņiem.

1. kārta. *Gyrocotylidea*. Parazītē senu haizivju — himēru — zarnās. Girokotilu ķermenis saplacināts, tā malas ar robainiem izaugumiem (170. att. B). Ķermeņa pakalgalā atrodas piestiprināšanās disks krokainas rozetes veidā, priekšgalā — neliels piesūckēnis. Piestiprināšanās rozeti inervē spēcīgs nervu gredzens, kas savieno laterālās nervu stieģes. Attīstība notiek ar metamorfozi. No olas iznākušajam kāpuram pakalgalā ir disks ar kāšiem (cerkomērs), no kura vēlāk attīstās pieaugušās formas piestiprināšanās rozete.

Gyrocotylidea kārtas savdabība ir tā, ka tās pārstāvjos apvienojas monogeneju un lenteņu klašu pazīmes, un kārta ieņem it kā starpstāvokli starp šīm klasēm.

2. kārta. *Amphilinidea*. Vislielāko interesi izraisa Sibīrijas amfilīna (*Amphilina fo-liacea*; 170. att. A), kurai ir līdz 5 cm garš, ovāls lapveida ķermenis. Parazīts sastopams storu zivīs Volgas—Kaspijas baseinos un Sibīrijas upēs. Dzimumgatavības stāvokli



170. att. Cestodāriju (*Cestodaria*) klases pārstāvji:

A — sterlētās ķermeņa dobumā parazitējošās Sibīrijas amfilīnas (*Amphillina foliaceae*) anatomija (pēc Heina), B — himēru zarnās parazitējošās *Gyrocotyle* urna uzbūve (pēc Luča). C — girokotiļu (*Gyrocotyle*) kāpurs (no Sulca un Gvozdeva); 1 — dzemdes atvere, 2 — sēklīnīki, 3 — dzemde, 4 — dzeltenumdziēzeri, 5 — ootips, 6 — ootips, 7 — maksts, 8 — maksts atvere, 9 — vīrišķā dzimumatvere, 10 — sēklvadis, 11 — nervu stieģra, 12 — nervu gredzens, 13 — piestiprināšanās rozete, 14 — kāpura skropstiņu sega, 15 — embrionālie kaši.

dzīvo nevis zarnās, bet saimnieka ķermeņa dobumā. Amfilīnas starpsaimnieki ir dažās sēnēdvēžu (*Amphipoda* kārta) un šķeltkājvēžu (*Mysidacea*) sugas. To ķermeņa dobumā dzīvo procerkoida tipa kāpurs. Kad zivs apēdusi vēzi, kāpurs pārveršas par dzimumgatavības stadiju. Sakarā ar pieaugušo amfilīnu dzīves vietu (ķermeņa dobums zarnu kanāla vietā) daži zinātnieki pieaugušo amfilīnu uzskata par plerocerkoida tipa neotēnisku kāpuru, kas ieguvis dzimumvairošanās spēju.

PLATHELMINTHES TIPIA FILOĢENĒZE UN JAUTĀJUMS PAR PARAZĪTISMA IZCELSĀNOS

Plakantārpu izcelšanās saistās ar primitīvo zarndobumaiņu senčiem. *Plathelminthes* filogenētiskā koka pamatā, bez šaubām, atrodas skropstiņtārpu klase (*Turbellaria*), kuras iespējamie izcelšanās ceļi no hipotētiskajiem planulveida organismiem apskatīti iepriekš (143. lpp.). Kā norā-

dīts, primitīva uzbūve raksturīga bezzarnas skropstīntārpiem (*Acoela*), kuri acimredzot arī deva sākumu pārējiem skropstīntārpiem. Taču vislielāko interesi filogenētisko attiecību izpratnei kopumā *Plathelminthes* tipa robežās izraisa taisnzarnas skropstīntārpi. Shematizējot iepriekš aprakstīto (142. lpp.) *Rhabdocoela* uzbūvi, iegūstam visu plakantārpu vispārīnātu prototipu — dzīvnieku ar vienkāršu taisnu zarnu, smadzenēm, 2—6 nervu stiegrām, vienu protonefrīdiju pāri, pārskaita gonādām un hinizētu kopulācijas aparātu. No šī prototipa var atvasināt pārējās, dažādā ziņā specializētākās *Plathelminthes* grupas. Acimredzot visi tagad dzīvojošie parazitiskie plakantārpi cēlušies no brīvi dzīvojošām formām, kas bija kopīgas ar taisnzarnas turbelāriju senčiem un morfoloģiski tiem tuvas. So priekšteču formu evolūcija gāja 3 pamatvirzienos: viens zars deva sākumu tagad dzīvojošajiem *Rhabdocoela*, divi pārējie pielāgojās parazitiskam dzīvesveidam.

Daudzām recētām turbelārijām, bet it īpaši taisnzarnas skropstīntārpiem, piemīt spēja dzīvot kopdzīvē (simbiozē) ar citiem dzīvniekiem. Ir zināmas *Rhabdocoela* sugas, kuras atrod sev slēptuvi dažū vēžu perējām somā vai žaunu dobumā. Ir arī īstas parazitiskas sugas, kuras apmetas gliemjos, jūraszvaigznēs, zivīs utt. No tā var secināt, ka arī taisnzarnas skropstīntārpu priekšteči, izveidojoties piemērotiem apstākļiem, varēja kļūt par parazitātiem.

Brīvi dzīvojošu dzīvnieku pāreja uz parazitismu varēja notikt pa vairākiem ceļiem. Sajā ziņā svarīga nozīme ir dažādiem simbiozes tipiem, to starpā arī t. s. kvartirantismam, kurā viens — izmēros mazākais partneris atrod sev slēptuvi otra — lielāka dzīvnieka ķermenī. Tādi kvartiranti, iespējams, bija recento monogeneju turbelārijveidīgie senči. Apmetušies uz zivju žaunu ādas vai spuru virsmas, tie sākumā barojās ar te sastopamajiem sīkiem bezmugurkaulniekiem vai ar zivju ķermeņa segas izdalītām gļotām. Droši vien šādus kvartirantus neapmierināja ne vienmēr no ārpuses iegūstamā barība, un tie sāka veidot brūces saimnieka ķermenī un atrada tajā neizsīkstošu barības avotu. Pārejot pakāpeniski uz barošanās ar saimnieka asinīm un audiem, tie tādā veidā kļuva par īstiem ektoparazitātiem.

Seno monogeneju pāreja uz parazitismu droši vien bija saistīta ar skrimšzivju (himēru, haizivju) parādīšanos, tātad to var attiecināt uz silūru vai devonu. *Monogenoidea* klases evolūcija virzīta galvenokārt pietiprināšanās aparāta pilnveidošanā, tā nodrošinot pastāvīgu parazīta saistību ar saimnieka ķermeni.

Atsevišķos gadījumos ektoparazitisms var tālāk pāriet endoparazitismā. Tā daudzi monogeneji visu dzīvi pavada uz zivju žaunām. Tāds dzīvesveids ir arī varžu polistomas kāpurim uz kurkuļu žaunām, un šis tārpu sugas paaudzei, kura spēj beigt attīstību līdz saimnieka metamorfozes beigām. Aizaugot kurkuļa žaunām, polistomas nākām paaudze migrē uz jauno varžu urinpūsli. Process, kas te vienai paaudzei notiek individuālās attīstības laikā, jādoma, varēja notikt arī *Polystoma* filogenēzē. Tās senči dzīvoja vai nu uz zivīm, vai ūdens abiniekiem, kuri visu mūžu elpoja ar žaunām.

Svarīgi atzīmēt, ka daži recentie monogeneji parazitē zivju mutes dobumā, rīklē un barības vadā. Acimredzot evolūcijas gaitā sākotnēji uz žaunām parazitējošie tārpi pakāpeniski pārvietojās uz mutes dobumu un tālāk zarnu kanālā. Filogenēzē tas ir ticams pārejas ceļš no ektoparazitisma uz parazitēšanu saimnieka zarnās. Tieši tā no senajiem monogenejveidīgajiem senčiem varēja attīstīties cestodu un cestodāriju klases. Sajā ziņā īpašu interesi izraisa cestodāriji, jo himēru zarnās parazitējošo girotilu (*Gyrocotyle*) organizācijā apvienojas monogeneju un lenteņu

uzbūves pazīmes. Acimredzot *Gyrocotile* var uzskatīt par *Cestoda* un *Monogenoidea* klašu starposmu. Šo triju klašu filogenētisko tuvību apstiprina cerkomēri (trematodēm un turbelārijām to nav). Cestodu un cestodāriju evolūcijā ārkārtīgi raksturīga ir endoparazitiskā dzīvesveida izraisītā organizācijas vienkāršošanās, kas parādās pilnīgā gremošanas sistēmas un maņu orgānu redukcijā un dzimumsistēmas produktivitātes ievērojamā palielināšanā.

Monogenoidea, *Cestoda* un *Cestodaria* pārstāvju dzīves cikli notiek ar metamorfozi, bet bez heterogonijas. Dažos gadījumos (ehinokokam) kā līdzeklis pēcnācēju skaita palielināšanai sekundāri rodas metagēneze. Evolūcijas gaitā cestodiem un dažiem cestodārijiem (amfilīnai) parādījās starpsaimnieki, kuri parazītus nodeva tālāk definitīvajiem saimniekiem — mugurkaulniekiem un kļuva par nepieciešamo attīstības ķēdes posmu. Ektoparazītu izplatīšanās starpsaimnieku līdzdalība nedod nekādas priekšrocības. Jādomā, ka tieši ar to arī izskaidrojams starpsaimnieku trūkums monogēnu attīstības ciklā.

Recento trematožu klase filogenēzes procesā acimredzot veidojās ne daudz citādāk, kaut gan pielāgošanās parazitismam arī te notika uz simbiotisko attiecību pamata. Mūsdienās dzīvojošiem sūcējtarpiem dzīves cikls obligāti saistīts ar gliemjiem. Droši vien tieši gliemji arī bija filogenētiski pirmie trematožu saimnieki. Nav grūti iedomāties simbiozes izcelšanos starp gliemjiem un diģenētisko sūcējtarpu brīvi dzīvojošiem senčiem. Šo senču kāpuri, līdzīgi taisnarnas skropstiņtarpiem, domājams, dzīvoja tuvu gruntij, zem akmeņiem vai izmantoja par slēptuvi gliemju čaulas. Šādā veidā tie viegli varēja nokļūt molusku žaunu dobumā (413. lpp.) un tur apmesties, tādējādi kļūstot par kvartirantiem. Saprotais, tāda pāreja no brivas eksistences uz kvartirantismu bija ļoti lēna, un kāpuri vēl ilgu laiku saglabāja sakaru ar ārvidi. Turpmāk šādi kvartiranti, kas sākumā droši vien barojās neatkarīgi no gliemjiem, varēja sākt baroties ar to asinīm un tādā veidā adaptēties parazitismam. Pakāpeniski notika parazītu pārvietošanās gliemju ķermeņa iekšienē. No ārvides nelabvēlīgajiem faktoriem tos pasargāja saimnieka organisms, kas līdztekus tam bija arī pastāvīgs barības avots, no kura izmantoja ķermeņa sulu un audus. Trematožu senčiem tas noteica jaunu evolūcijas virzienu, kas izpaudās pakāpeniskā un aizvien dziļākā to organismu vienkāršošanā un ātrākā nobriešanā. Kāpuri, kuri agrāk atstāja savu saimnieku un dzimumgatavību sasniedza ārvidē, vairs laukā neizgāja un sāka vairoties saimnieka ķermenī. Tā kā trematožu senčiem, domājams, ilgu laiku saglabājās arī brīvi dzīvojošā paaudze, dzīves cikls ieguva heterogonijas raksturu, t. i., divu dažādu dzimumpaaudžu maiņu. Paaudžu atšķirības izpaudās tādējādi, ka parazitiskās paaudzes īpatņi parazitisma ietekmē vienkāršojās un no hermafroditēm pārvērtās par partenogēniskām mātītēm, bet brīvi dzīvojošā paaudze palika hermafroditiska.

Augšējā triasā, parādoties kaulzivīm, trematožu priekšteču dzīves ciklā iekļāvās nevis viens, bet divi saimnieki. Vēlu hermafroditiskās paaudzes pāreja uz parazitismu atspoguļo tas, ka vēl ir saglabājušās visas brīvi dzīvojošiem plakantārpiem raksturīgās organizācijas līnijas (komplicēta dzimumsistēma un izvadsistēma, gremošanas sistēma utt.).

Dzīves cikls ar 2 saimniekiem — gliemjiem un mugurkaulniekiem — raksturīgs, piemēram, aknu fasciolai, un parasti to uzskata par primitīvu dzīves cikla izejas tipu. Acimredzot tikai daudz vēlāk izveidojās mūsdienu diģenētisko sūcējtarpu vairumam raksturīgais dzīves cikls, kurā piedalās 3 saimnieki. Pie tam otra, definitīvā saimnieka barībai derīga starpsaimnieka parādīšanās uzskatāma par pielāgojumu, kas nodrošina definitīvā saimnieka invadēšanos.

PIELIKUMS PLATHELMINTHES TIPAM. MESOZOA

Te pieder vairākas nelielas endoparazitisku dzīvnieku grupas, kuras gan, bez šaubām ir daudzšūni, bet ievērojami vienkāršāk veidoti nekā visi pārējie *Metazoa*. Tiem nav tipisko diglāpu diferenciācijas, jo zem ārējā epitēlija, kas apņem ķermeni, ir vai nu tikai viena centrālā šūna, vai vienkāršs dzimumšūnu sakopojums. Līdz pat XX gs. sākumam mezozojiem piešķīra lielu filogenētisku nozīmi kā pārejas formām starp *Protozoa* un *Metazoa*. Tagad ir vairāk vai mazāk nostabilizējies uzskats, ka šie dzīvnieki ir vienkāršojušies endoparazitiskā dzīvesveida ietekmē. Saskaņā ar vienu autoru uzskatu tie ir vienkāršojušies *Coelenterata*, uz ko norāda zināma līdzība ar zarndobumaiņu kāpuru planelu, pēc citu autoru uzskata *Mesozoa* ir kaut kādi vienkāršojušies plakan-tārpi. Otrs uzskats mums šķiet pamatotāks.

Katrā ziņā *Mesozoa* uzskatāma par provizorisku grupu, kas saglabāsies tik ilgi, kamēr to neizdosies ģenētiski saistīt ar kādiem augstākiem *Metazoa*. Pie *Mesozoa* pieder 2 klases (*Orthonectida* un *Dicyemida*), kurās kopumā ir tikai apmēram 60 sugas.

I KLAŠE. ORTONEKTĪDI (ORTHONECTIDA)

Neliela sīku (mazāki par 1 mm) organismu grupa, kas parazitē dažādu jūras dzīvnieku (*Turbellaria*, *Nemertini*, *Polychaeta*, *Mollusca*, *Ophiuroidea*) ķermeņa dobumā vai dzimumdziedzeros. Ortonektīdi ir šķirtdzimumiski. Tēviņiem un mātītēm ir iegarens ķermenis, kas sastāv no ārēja skropstīņepitēlija un iekšēja virišķo vai sievišķo dzimumšūnu sakopojuma (171. att.). Dzimumgatavie īpatņi atstāj saimnieku, iziet ūdenī, kur notiek apaugļošanās.

Apaugļotās mātītes iekšienē olas attīstās par sīkiem skropstainiem kāpuriem. Kāpuri atstāj mātes organismu un aktīvi iespīēžas piemērotā saimniekā. Kāpura ārējais slānis pie tam iet bojā, bet iekšējais šūnu sakopojums saplūst nelielā plazmodijā, kas barojas ar daudz izaugumu palīdzību, kuri iespīēžas saimnieka audos.

Plazmodija kodolu skaits palielinās. Vairums kodolu ir veģetatīvi, taču daži kodoli kļūst lielāki un ap tiem norobežojas blīvāka citoplazma. Izveidojušās šūnas sāk drostaloties un vienos plazmodijos attīstās par mātītēm, citos — par tēviņiem. Šūnas, no kurām attīstās tēviņi un mātītes, pēc mūsu domām ir partenogētiskas olas.

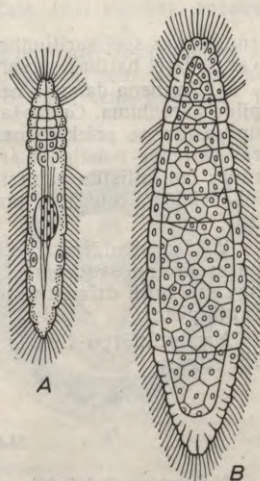
Tādā gadījumā *Orthonectida* dzīves cikls ir heterogonisks, t. i., ar tipisku divdzimumu (tēviņi un mātītes) un partenogētisku (plazmodiju) paaudžu maiņu. Taču daži autori pieņem *Orthonectida* ģeneratīvās šūnas par īpašām bezdzimumiskām šūnām jeb agametām, kuras spēj bezdzimumiski dot sākumu dzimumpaaudzei.

Pārstāvji: *Rhopalura* (ofiūrās), *Stoecharthrum* (polihetos).

II KLAŠE. DICIEMĪDI (DICYEMIDA)

Dicemīdi (172. att.) sastopami tikai galvkāju nierēs. Parazīta tārpveidīgais ķermenis sastāv no milzīgas centrālās šūnas, ko apņem skropstainu šūnu slānis, no kurām daļa veido t. s. galvas kapuci. Ķermeņa garums dažkārt var sasniegt 1 cm.

Centrālajā šūnā veidojas īpašas ģeneratīvās šūnas, kuras attīstās bez apaugļošanās, t. i., atbilst partenogētiskām olām. Tādējādi aprakstīta dicemīdu paaudze nav nekas cits, kā partenogētiskās mātītes.



171. att. *Rhopalura ophiocomae* (*Orthonectida* klase):
A — tēviņš, B — mātīte (no
Klausa).



172. att. *Dicyemida* klases pārstāvji:

A — *Dicyema macrocephalum* jauna partenogētiska mātīte ar dīgļiem, kas izveidojušies ass šūnā, B — *Dicyemonea ciedodes* izplatīšanās kāpurs.

No olām, kuras vēl atrodas mātes centrālajā šūnā, attīstās hermafroditiskās paaudzes īpatņi. To apaugļotās olas dod sākumu izplatīšanās kāpuriem. Kāpuri ir ļoti sīki, bumbierveidīgi, to priekšgala epitēlija šūnās ir 2 ķermeņi, kuri stipri lauž gaismu. Kāpuri aktīvi atstāj saimnieka organismu un iziet ūdenī. To tālākais liktenis nav zināms. Nav izslēgts, ka tie tieši invadē jaunus galvkāju īpatņus. Diciemidu sarežģītais attīstības cikls, kurā notiek secīga partenogētiskās un tipiskas divdzimumpaaudzes (hermafroditiskas) maiņa, atgādina sūcējtārpu dzīves ciklu. Uz šī pamata daži zoologi diciemīdus tuvina trematodēm, pieņemot, ka abas šīs grupas cēlušās no kopējiem senčiem.

Līdzīgi citiem parazitiskiem organismiem, diciemīdi iegūst dzīvei nepieciešamo enerģiju, anaerobi šķeļot epitēlija šūnās uzkrātās glikogēna rezerves. Elektronmikroskopiskie pētījumi parāda, ka šīs šūnas veido ļoti daudz krociņas, tā stipri palielinot epitēlijvirsmu. Jādama, ka tas ir pielāgojums saimnieka organisma izšķīdināto barības vielu uzņemšanai.

Pārstāvji: *Dicyema*, *Dicyemonea*.

T I P S. NEMERTINTĀRPI (NEMERTINI)

Ūdensdzīvnieki, gandrīz bez izņēmuma dzīvo brīvi jūrās, retumis parazīti. Ķermenis tārpveida, garš, klāts ar skropstiņepitēliju, zem kura atrodas gredzeniskās un gareniskās muskulatūras slāņi. Ķermeņa priekšgalā ir garš

snuķis, kas spēj saritināties speciālā makstī. Snuķim var būt stilets, un tas var noderēt barības satveršanai.

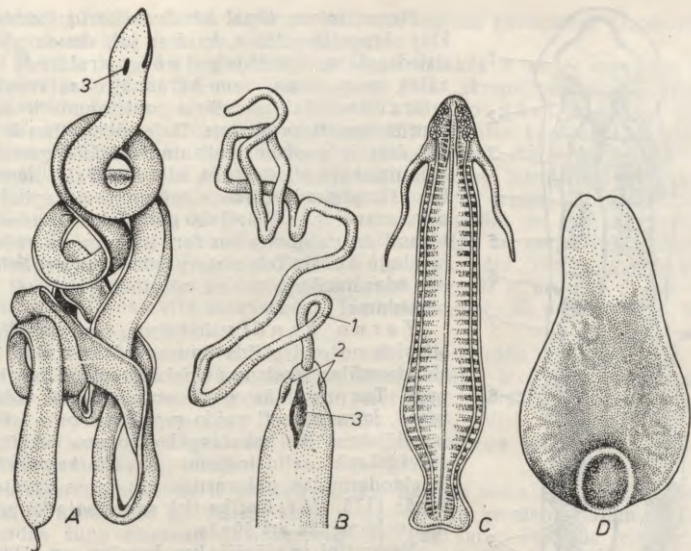
1. Ķermeņa dabuma nemertintārpiem nav, un telpu starp orgāniem aizpilda parenhīma. Gremošanas sistēma ir sarežģītāka nekā plankantārpiem un sastāv no priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas; galazarna atveras ķermeņa pakaļgalā ar anālo atveri. Nemertintārpiem pirmo reizi parādās labi attīstīta asinsrites sistēma. Speciālu elpošanas orgānu nav. Kā izvadstēma funkcionē protonefrīdiji. Nervu sistēma veidota pēc ortogona tipa.

2. Nemertintārpi ir šķirtdzimumiski. Dzimumstēma ir ļoti primitīva un sastāv no daudzām folikulārām maisveida gonādām. Nemertintārpiem nav sarežģītu dzimumvadu un koplācijas aparāta, kas tik raksturīgi plankantārpiem.

Nemertintārpu tipā ir tikai viena klase. Patlaban zināmas apmēram 750 sugas.

KLASE. NEMERTINI (NEMERTINI)

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis parasti garš, spējīgs sarauties un dažkārt saplacināts dorsoventrālā virzienā; biežāk tas cilindrisks (173. att. A). Nemertīnu izmēri variē no 1—2 cm līdz 2 m, bet izņēmuma gadījumā pat līdz 30 m (*Lineus longissimus*). Vairumam nemertīnu krāsā dominē

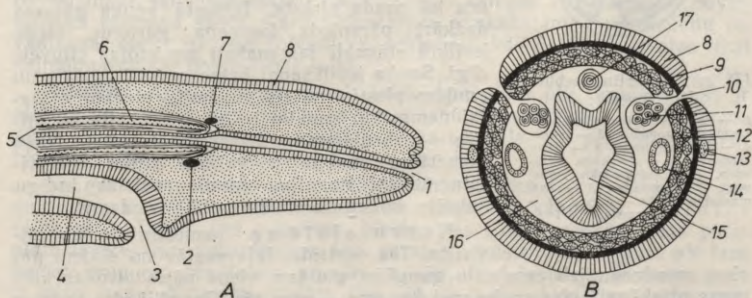


173. att. Dažādi nemertīni (pēc dažādiem autoriem):

A — *Cerebratulus*, B — *Cerebratulus* priekšgals ar snuki, kas izvirzīts no maksts, C — *Nectonemertes*, D — *Malacobdella*; 1 — snukis, 2 — sānu rieva, 3 — mute.

tumšie toņi, bet ir sugas, kurām raksturīga zaļa, koši sarkana, rozaina vai raiba krāsa.

Gareniskās plaisas veidā ķermeņa ventrālajā pusē atrodas mute, bet uz priekšu no tās, dziļnieka pašā priekšējā polā ir atvere, caur kuru pa laikam tiek izmests ārā garš snukis (173. att. B). Ķermeņa pakalgalā ir neliela izvadatvere.



174. att. Nemertīna iekšējā uzbūve:

A — priekšgala shematiskais garengriezums (pēc Birgera, no Baiera), B — šķersgriezuma shēma (pēc Novicka, no Baiera); 1 — atvere, caur kuru izvirza snuki, 2 — vēdera nervu ganglijs, 3 — mute, 4 — barības vads, 5 — ievilkts snukis, 6 — snuka maksts dobums, 7 — pārgriezts dorsālais smadzeņu ganglijs, 8 — epiderma, 9 — gredzeniskā muskulatūra, 10 — dzimumatvere, 11 — olnīca, 12 — gareniskā muskulatūra, 13 — sānu nervu stiegra, 14 — sānu asinsvads, 15 — zarna, 16 — parenhīma, 17 — dorsālais asinsvads.

ir skaidri izteikta nervu sistēmas tendence iegrimt parenhīmā. Gareniskās stiegras savieno daudzas šķērskomisūras.

Maņu orgāni. Nemertīniem visparastākās ir sānu spraugas un cerebrālie orgāni. Sānu spraugas ir ar skropstiņepitēliju izklātas plaisveida bedres galvas sānos. Cerebrālie orgāni ir dziļāki ieliekumi, kas veido šaurus, ar skropstiņepitēliju izklātus kanālus (smadzeņu jeb cerebrālos kanālus), kuri iespiežas ādas-muskuļu maisā un parenhīmā. Tie stingri piekļaujas pie smadzeņu ganglija vai pat iesniedzas tajā. Cerebrālie orgāni un sānu spraugas ir ķīmiskās maņas orgāni. Ar to palīdzību dzīvnieki reaģē uz ūdens ķīmiskā sastāva maiņām un barības parādīšanos. Pieņem, ka cerebrālie orgāni bez tam pilda arī endokrīno funkciju. Bentiskajiem nemertīniem labi attīstīti taustes orgāni. Tās ir pa visu ķermeni izkaisītas šūnas ar taustes matiņiem. Parasti ir arī 2, 4 un vairāk acis, kas atrodas virs smadzenēm. Tās veidotas pēc tā paša tipa kā turbelārijām, t. i., invertētas.

Asinsrites sistēma. Liels solis uz priekšu salīdzinājumā ar plakantārpiem ir asinsrites sistēmas izveidošanās. Ir trīs galvenie gareniskie asinsvadi: viens dorsālais un divi sānu; dorsālais asinsvads guļ virs zarnu kanāla — starp to un snuķa maksti. Visi trīs vadi saplūst kopā ķermeņa priekšgalā un bez tam visā ķermeņa garumā savstarpēji savienojas ar šķērsvadiem.

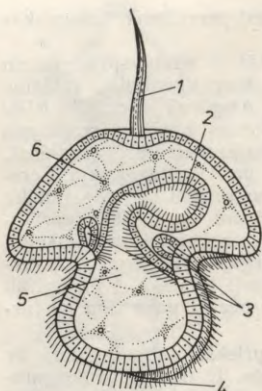
Asinsrites sistēmai ir svarīga nozīme barības vielu (gremošanas produktu) transportā pa visiem tārpa orgāniem un ķermeņa daļām. Asinīs atrodas šūnu elementi (asinskārmēnīši), kas satur dažādu elpošanas pigmentus, starp tiem hemoglobīnu, un piedod asinīm sarkanu, dzeltenu vai zaļu krāsu. Tādējādi var pieņemt, ka asinis pilda elpošanas funkciju, kaut gan speciālu elpošanas orgānu nav.

Izvad sistēma. Asinīs uzkrājušies vielmaiņas galaprodukti nonāk pēc protonefrīdiju tipa veidotā izvad sistēmā. Tās ir pāra caurulītes ķermeņa sānos, biežāk tikai tā priekšējā daļā, kas atveras uz āru ar izvadporām. Katrs kanāls dod daudz sānkanāliņu, kuru nobeigumā ir šūnas ar mirgojošo liesmu. Kanāliņu gali dziļi iespiežas asinsvadu sānu kanālos, tā atvieglinot vielmaiņas galaproduktu difūziju no asinīm izvad sistēmā.

Dzimum sistēma pretēji plakantārpiem veidota ļoti vienkārši. Nemertīni ir šķirdzimumiski. Daudzas pāra olnīcas vai sēklinieki novietojušies ķermeņa sānos starp viduszarnas sānkabatām. Dzimumšūnu izvadīšanai noder īsi vadi (olvadi vai sēklvadi), kas nereti izveidojas tikai dzimumproduktu nobriešanas laikā.

Attīstība. Apaugļošanās notiek ārēji. Apaugļotu olu drostalošanās ir pilnīga un uzrāda lielu līdzību ar posmtārpu olu spirālisko drostalošanos (236. lpp.). Drostalošanās rezultātā rodas blastula, bet pēc tam, vienam blastulas polam ieliecoties, izveidojas gastrula.

No gastrulas attīstās brīvi peldošs kāpurs, kura forma dažādiem nemertīniem ir dažāda: visraksturīgākais nemertīnu kāpurs ir pilīdījs (176. att.). Veidojoties pilīdijam, blastoporas sānos attīstās viens pāris platu lēveru, kuri nokarājas uz leju paralēli viens otram. Kāpurs pie tam iegūst bruņucepures formu ar sānu ausim. Kupolveidīgā ķermeņa galā ir garu maņu skropstiņu pušķis, kas sēž uz īpaša ektodermas sabiezējuma — tumšās plātnītes. Visu kāpuru klāj skropstiņepitēlijs, bet gar ķermeņa apakšējo malu un lēveriem stiepjas īpaši garu skropstiņu josla — apmutes mirgojošais pavediens. Kāpura apakšpuses centrā starp lēveriem atrodas mutes atvere, kas ved priekšzarnā, kura pāriet entodermālā maisveida viduszarnā. Nemertīnu attīstības īpatnība ir tā, ka pilīdija epitēlijs



176. att. Nemertina kāpurs — pilidijis (pēc Mečnikova):
 1 — maņu skropstiņu pušķis, 2 — zarna, 3 — ektodermas ieliekumi,
 4 — pirmsmutes skropstiņu vainags,
 5 — mute, 6 — mezenhīma.

nekļūst par pieaugušā dzīvnieka epitēliju, bet ir īslaicīgs veidojums un tiek nomests, kāpuram pārvēršoties pieaugušā tārpa.

Sākumā no kāpura epitēlija telpā starp ektodermu un entodermu, t. i., primārajā ķermeņa dobumā, pārvietojas atsevišķas šūnas — vidējās digllapas aizmetņi; no tām vēlāk attīstās saistaudi un daži iekšējie orgāni. Tādu izkaisītu jeb difūzu mezodermas aizmetni sauc par mezenhīmu. Tārpa pastāvīgajai ķermeņa segai veidojoties, sākumā parādās 7 ektodermas ieliekumi: viens mazs nepāra ieliekums kāpura priekšgala virsmā un trīs pāri lielāku ieliekumu tā apakšējā virsmā (mutes priekšā, sānos un aiz tās). Pēc tam šie ieliekumi ieaug pilidija iekšienē, no visām pusēm apņem tā zarnu ar mezenhīmas aizmetni un, saaugot cits ar citu, zem pilidija ķermeņa segām izveido ektodermālas izcelsmes divslāņainu maisu, kas apņem kāpura vidusdaļu. Noformējies tārps pārrauj pilidija sienu, izlien laukā, nolaižas uz gultnes un pāriet uz rāpojošu dzīvesveidu.

Ekoloģija un izplatība. Pie nemertīnu tipa pieder tārpi, kas dzīvo jūrās, izņemot vienu saldūdens ģinti. Vairums to mit mērenos un arktiskos ūdeņos, tikai nedaudzas sugas sastopamas tropos. Nemertīni ir galvenokārt bentiskie dzīvnieki; tie apmetas piekrastes zonā uz smilšainas un akmeņainas gultnes. Samērā nedaudzas sugas pielāgojušas peldošam dzīvesveidam. Pelāģiskajiem nemertīniem atšķirībā no bentiskajiem ķermenis ir īss, saplacināts, stīklaini caurspīdīgs. Peldēt tiem palīdz par peldspuru pārvērsta ķermeņa pakaļgals; nereti ir arī sānu peldspuras (173. att. C).

Starp pelāģiskajiem nemertīniem sastopamas arī dziļūdens sugas (*Pelagonemertes*), kas mit dziļāk par 1800 m. Dažiem nemertīniem ir parazitiskis dzīvesveids, tie apmetas uz krabjiem un gliemjiem. Starp tiem jāatzīmē PSRS ziemeļu jūrās parastā *Malacobdella*, kas parazitē gliemeņu mantijas dobumā. Šī nemertīna ķermeņa pakaļgalā attīstās spēcīgs piesūcekņš, ar kuru tas piestiprinās pie saimnieka audiem (173. att. D).

Klasifikācija. Nemertīnu klase iedalās divās apakšklasēs, kuras daži autori uzskata par klasēm.

I APAKŠKLASE. BEZSTILETNEMERTĪNI (ANOPLA)

Raksturīga šīs apakšklases pazīme ir tā, ka nemertīnu snuķim nav stīleta (neapbruņots snuķis). Mute atvirzījies ventrāli un novietojies aiz smadzeņu ganglija (174. att. A). Nervu sistēma guļ ādas-muskuļu maisā, bet dažkārt tieši ādas epitēlijā. *Anopla* pārstāvis ir *Cerebratulus*, kas rok smiltis alas un sastopams gar visu Atlantijas piekrasti Eiropā no tās ziemeļu robežas līdz Vidusjūrai. Pie šīs apakšklases pieder dižais linnejnemertīns (*Lineus longissimus*), kas sasniedz 10 m un dažkārt pat 30 m garumu, bet tā platumā nav lielāks par 1 cm. Cilpveidīgi saliecis savu garo ķermeni, linnejnemertīns uzturas zem akmeņiem, uzglūnot laupījumam.

Snuķim ir viens vai vairāki stileti. Mute atrodas ķermeņa priekšgalā (termināli). Nervu sistēma iegrīmusi zem ādas-muskuļu maisa un guļ parenhīmā. Pārstāvjiem raksturīgi galvenokārt nelieli izmēri. No bentiskām formām te pieder *Amphiporus* — 10—12 cm garī tāpi, kas parasti dzīvo zem akmeņiem piekrastes zonā, un vienīgā saldūdens ģints *Stichostemma*, kuras nedaudzās sugas (joti sīkas, 1—2 cm garas) sastopamas Eiropas un Ziemeļamerikas upēs un ezeros. Pie *Enopla* pieder arī pelāģisko (*Nectonemertes*, *Pelagonemertes*) un parazitisko nemertīnu (gliemeņnemertīnu — *Malacobdella*) sugas.

Nemertintārpu filogēnēze. Daudzas būtiskas nemertintārpu organizācijas pazīmes norāda uz to radniecību ar plakantārpiem, it īpaši turbelārijām. Tāpat kā skropstīntārpiem, nemertintārpiem ir parenhīmatozo uzbūve un nav ķermeņa dobuma. Galveno nervu sistēmas komponentu izvietojums un acu izveidojums nemertintārpiem un turbelārijām visumā ir līdzīgs. Kā vieniem, tā otriem ir protonefrīdiāla izvadsistēma. Virknei turbelāriju ir spirāliska drostalošanās, kas raksturīga arī nemertintārpiem. Beidzot, jāatzīmē zināma līdzība pildijam ar poliklādu Millera kāpuru. Tādējādi, domājams, ka nemertintārpi ir plakantārpu pēcnācēji.

Nemertintārpu tipa evolūcija visumā bija progresīva un noveda pie galazarnas, ānusa un asinsrites sistēmas izveidošanās, kā arī ādas-muskuļu maisa komplikēšanās. Taču snuķa — oriģinālas uzbūves orgāna — izveidošanās evolūcijas procesā, bez šaubām, ir šaura specializācija.

TIPS. VELTŅTĀRPI JEB PIRMDOBUMTĀRPI (NEMATHELMINTHES)

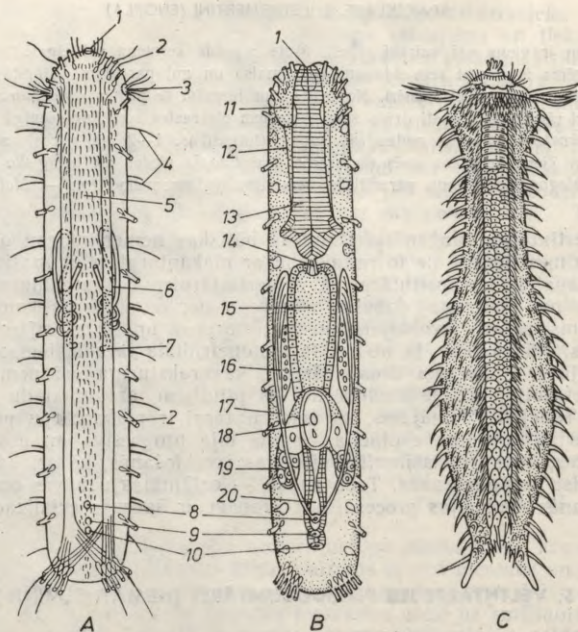
Tipam raksturīgas vairākas pazīmes.

1. Ķermenis nav posmais (neseģmentēts).
2. Ir primārais ķermeņa dobums — sprauga starp iekšējiem orgāniem, kas tieši robežojas ar apkārtejiem audiem.
3. Atšķirībā no plakantārpiem (132. lpp.) vairums veltņtārpu ir šķīrt-dzimumiski, un dzimumaparāts tiem ir vienkāršāks.
4. Asinsrites un elpošanas sistēmu nav.
5. Izvadsistēmas vai nu pavisam nav, vai to pārstāv pārveidoti ādas dziedzeri un protonefrīdiji.
6. Nervu sistēma ir ortogona tipa un cieši saistīta ar ķermeņa seģām; maņu orgāni vāji attīstīti.
7. Gremošanas sistēmai ir galazarna un ānuss.

Nemathelminthes tipa centrālā grupa ir nematožu (*Nematoda*) klase; bez tam pie tā pieskaita vēderskropstaiņu (*Gastrotricha*), kinorinhu (*Kinorhyncha*), matoņu (*Gordiacea*), virpotāju (*Rotatoria*) klases un kā pielikumu — priapulīdus (*Priapulida*).

I KLASE. VĒDERSKROPSTAIŅI (GASTROTRICHA)

Sīki tārpveida dzīvnieki, kas tik tikko sasniedz 1—1,5 mm garumu (177. att.). Ķermeņa vēderpusi klāj skropstiņas, kas palīdz dzīvniekam virzīties pa substrātu. Pēc šīs pazīmes vēderskropstaiņi atgādina turbelārijas. Sastopamas kā jūrās, tā saldūdeņos. Patlaban zināmas apmēram 160 *Gastrotricha* sugas.



177. att. Vēderskropstaiņu (*Gastrotricha*) uzbūves shēma:

A — ventrālās puses ārējais izskats un izvad sistēma, B — pārejie iekšējie orgāni, C — saldūdens forma *Chaetonotus maximus* (pēc Remanes); 1 — mute, 2 — caurulītes ar limdziedzeriem, 3 — laterālā skropstainā bedrīte, 4 — maņu sariņi, 5 — ventrālā skropstaiņu josla, 6 — protonēfrijds, 7 — izvadpore, 8 — virsiskā dzimumatvere, 9 — sievišķā dzimumatvere, 10 — anus, 11 — virsriekles ganglijs, 12 — gareniskā nervu stiegra, 13 — rīkle, 14 — barības vads, 15 — viduszarna, 16 — sēklinieks, 17 — sēklvads, 18 — oīa dzemdē, 19 — olnīca, 20 — olvads.

Uzbūve un fizioloģija. Vēderskropstaiņu uzbūve ir samērā vienkārša un liecina par to piederību pie zemākajiem tārpiem.

Vairumam saldūdens formu ķermeņa priekšgalā viegli nodalīts, līdzīgs galvai. Pakaļgals izstiepjas divos izaugumos — dakšiņā, kurā atveras limdziedzeri. Ķermeņa segai raksturīgs skropstiņepitēlijs, kas atrodas vēderpusē, kā arī galvas daļā. Pārējo ķermeni apņem plāna un maīga kutikula. Pakaļgalā ir savdabīgi bumbiņveida limdziedzeri, kuri atveras īpašu cauruļveida piedevu galos. Pēc izvietojuma un uzbūves tie atgādina taisnzarnas skropstiņtārpu (*Rhabdoceola*) ādas dziedzerus.

Tieši zem ķermeņa segas atrodas gludā muskulatūra, kas atšķirībā no vairuma tārpu neveido vienlaidu ādas-muskuļu maisu, bet sastāv galvenokārt no garenisko muskuļu kūlišiem. Sauris plaisveida primārais ķermeņa dobums nodala muskulatūru no ass virzienā novietotā **zarnu kanāla**, kas taisnas caurules veida sākas ar muti priekšgalā un beidzas ar ānusu ķermeņa pakaļgalā. Zarnu kanāls sastāv no trīssšķautņainas rīkles, no garas entodermālas viduszarnas un ļoti īsas galazarnas. Kā pēc

cauruļveida formas, tā trīsšķautņainās rīkles tas ir līdzīgs nematožu zarnu kanālam (191. lpp.). Barības sagremošana notiek šūnās.

Nervu sistēma sastāv no viena pāra virsrīkles gangliju un divām gareniskām šānu stiegrām. Taustes funkciju veic ķermeņa segā izkaisītie maņu matiņi. Galvas sānos atrodas skropstainas bedrites, kurām ir hemoreceptoru loma.

Izvad sistēmu pārstāv viens pāris izlocītu protonefrīdiju. Katram protonefrīdijam ir tikai viena terminālā šūna. Dažām formām protonefrīdiju nav.

Dzimum sistēma klases ietvaros nav nostabilizējusies: blakus hermafroditēm sastopamas arī šķirtdzimumiskas formas. Dzimumdzīdzeri vairumam ir pārskaitā, retāk — nepārskaitā. Vīrišķā un sievišķā dzimumatvere ir nepāra un sugu vairumam atrodas tieši pirms ānusa. Apaugļošanās iekšēja.

Vēderskropstaiņu filogēnēze. Nelielā *Gastrotricha* grupa izraisa interesi sakarā ar to, ka tā veido saistību starp turbelārijām un dažām *Nemathelminthes* grupām. Par *Gastrotricha* un *Turbellaria* tuvību liecina skropstīņepitēlijs dažās ķermeņa daļās, ādas dziedzuru izveidojums, protonefrīdiālais aparāts un dzimumsistēmas uzbūve.

No otras puses, ķermeņa segu kutikulizācijas tendence (daļēja skropstīņepitēlija zaudēšana), primārais ķermeņa dobums, dažu formu šķirtdzimumiskums un zarnu kanāla izveidojums norāda uz vēderskropstīņu tuvināšanos nematodēm (sk. tālāk).

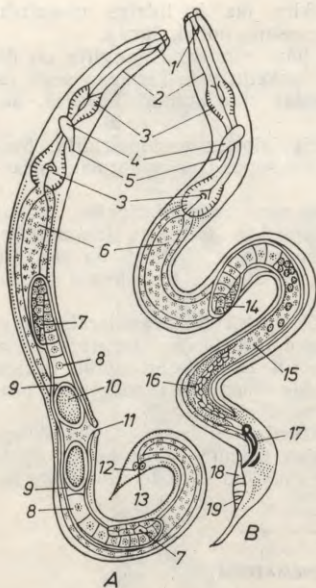
II KLASE. NEMATODES (NEMATODA)

Nematodes sugu skaita ziņā veido ļoti lielu (desmitiem tūkstoši sugu) tārpu klasi. Milzums nematožu dzīvo jūrās uz gultnes no antarktiskajiem ūdeņiem līdz Ziemeļu Ledus okeānam un ieiet bentiskās faunas sastāvā. Daudzas nematodes ir kļuvušas par saldūdeņu iemītniekiem, daudzas pielāgojušas dzīvei augsnē, pie tam šīs nematodes īpatņu skaita ziņā sastāda augsnes apdzīvotāju lielāko daļu. Bez nematodēm nenotiek neviens pūšanas process. Kā parazīti tās apmetas praktiski visos dzīvnieku un augu orgānos. Kā putnu un kukaiņu parazīti tās, var teikt, ir apguvušas arī gaisa vidi.

Pēc pielāgošanās plašuma ārvīdes apstākļiem starp metazojiem nav nematodēm līdzīgu dzīvnieku. Sajā ziņā tās var salīdzināt tikai ar baktērijām un viensūņiem. Tāda universāla pielāgošanās zināmā mērā ir izskaidrojama ar blīvas ārējās kutikulas izveidošanos, kas palielina nematožu dzīvotspēju. Bez tam nematožu ķermeņa forma un kustību raksturs izrādījās derīgi dzīvei dažādā vidē — no gultnes nogulām un augsnes līdz dzīvnieku un augu audiem.

Neskatoties uz daudzveidīgo vidi, kādā dzīvo nematodes, šiem tārpiem ir vienota un samērā pastāvīga organizācija.

Uzbūve un fizioloģija. Nematožu ķermeņa forma ir cilindriska, precīzāk, — vārpstveidīga, jo parasti virzienā uz abiem galiem ķermenis sašaurinās (178. att.). Šķērsgriezumā tas ir apaļš. Dzīvnieka priekšējā polā atrodas mute, pakalģala tuvumā, vēderpusē — ānuss. Visā ķermeņa garumā vairumam nematožu stiepjas 4 gareniskas līnijas: divas sānos, viena dorsālās un viena ventrālās pusēs vidū. Vēderpusē bez tam atrodas izvad sistēmas izvadpora (netālu no mutes), bet mātītēm vēl arī dzimumatvere. Ķermenim nav nekādu piedevu, izņemot nelielus pauguriņus un sariņus. No ārpuses nematodes apņem komplicēta daudzslāņaina kutikula. Kutikula ir savdabīgs ārējs skelets, kas kopā ar dobuma šķidrums



178. att. Nematozu uzbūves shēma:

A — mātīte, B — tēviņš (pēc Paramonova un Brjuškovas); 1 — mutēs dobums, 2 — barības vads, 3 — bulbas vada bulbus, 4 — rikles nervu gredzens, 5 — izvadpore, 6 — viduszarna, 7 — olnīca, 8 — olvads, 9 — dzemde, 10 — ola dzemdē, 11 — sievišķā dzimumatvere, 12 — galazarna, 13 — aņuss, 14 — sēklinieks, 15 — sēklivads, 16 — sēklas izsviedējkānāls, 17 — spikulās, 18 — bursālās spārnī, 19 — burasas ribas (taustes orgāni).

Dobuma veidošanās, kā arī tā sienu raksturs rāda, ka tas ir primārais ķermeņa dobums, kas tieši robežojas ar tajā esošiem orgāniem.

Bez iepriekš minētās balsta funkcijas primārajam ķermeņa dobumam ir svarīga nozīme arī vielmaiņas procesos. Pa ķermeņa dobumu plūst vielas, kas tajā iesūkšanās no zarnas dobuma un tiek transportētas uz muskulatūru un dzimumsistēmu. Cauri tam daļēji notiek arī vielmaiņas galaproduktu izvadīšana uz izvadorgāniem. Tādējādi primārais ķermeņa dobums ir uzņēmis organisma iekšējās vides funkciju, līdzīgu asinsrites sistēmas funkcijai.

Ķermeņa dobums satur ūdeņainu šķidrumu, kas dažām nematodēm, piemēram, zirga askarīdai, ir indīgs sakarā ar tajā esošiem baldriānskābi.

Atzīmēsim, ka, pēc dažām ziņām, parazitisko nematozu ķermeņa dobumu aizņem caurspīdīgas, ar šķidrumu pildītas sūnas, kuras atgādina plakantārpu parenhīmu.

Visumā nematodēm ir raksturīga kopīga histoloģiska īpatnība — tām nav nekādu skropstiņveida struktūru (pat spermatozoīdiem nav vīcas).

turgoru veido balstu (hidroskeletu) nematozu somatiskajai muskulatūrai. Svarīga ir arī kutikulas aizsargloma. Tā pasargā nematodes no mehāniskiem bojājumiem un indīgām vielām.

Zem kutikulas atrodas hipoderma, kurai ir vai nu šūnu struktūra, vai arī tā ir primāro tipisko kāpuru epitēlijsūnu saplūšanas produkts — sincītijs.

Atbilstoši 4 gareniskajām līnijām hipoderma veido 4 uz iekšu vērstus valniņus. Zem hipodermas guļ muskulatūra, kas nematodēm sastāv tikai no viena slāņa, t. i., no gareniskām šķiedrām. Muskuļslānis nav vienlaidus, bet ar hipodermas gareniskajiem valniņiem sadalīts 4 gareniskās lentēs. Sarauļoties dorsālās un ventrālās lentes darbojas kā muskuļi antagonisti, un nematodes ķermenis ir spējīgs saliekties dorso-ventrālā plaknē. Pie tam tārs pārviētojas tikai uz sāniem. Tādējādi funkcionāli vēderpuse būs viena no nematodes sānu pusēm — labā vai kreisā. Muskuļšķiedru uzbūve ir ārkārtīgi savdabīga.

Katrai muskuļšūnai ir garas vārpstas forma (zirga askarīdai tā, piemēram, sasniedz 0,5 cm garumu). No tās centra ķermeņa dobuma virzienā atiet liela pūšļveida piedeva (179. att.). Sūnas perifērijā ir ļoti smalkas kontraktīlas fibrillas, bet tās centrs un pūšļveidā piedeva sastāv no citoplazmas; piedeva ir novietojies arī muskuļšūnas kodols.

Ādas-muskuļu maisa iekšienē ir diezgan plašs ķermeņa dobums (180. att.).

Dobuma veidošanās, kā arī tā sienu raksturs rāda, ka tas ir primārais ķermeņa dobums, kas tieši robežojas ar tajā esošiem orgāniem.

Bez iepriekš minētās balsta funkcijas primārajam ķermeņa dobumam ir svarīga nozīme arī vielmaiņas procesos. Pa ķermeņa dobumu plūst vielas, kas tajā iesūkšanās no zarnas dobuma un tiek transportētas uz muskulatūru un dzimumsistēmu. Cauri tam daļēji notiek arī vielmaiņas galaproduktu izvadīšana uz izvadorgāniem. Tādējādi primārais ķermeņa dobums ir uzņēmis organisma iekšējās vides funkciju, līdzīgu asinsrites sistēmas funkcijai.

Ķermeņa dobums satur ūdeņainu šķidrumu, kas dažām nematodēm, piemēram, zirga askarīdai, ir indīgs sakarā ar tajā esošiem baldriānskābi.

Atzīmēsim, ka, pēc dažām ziņām, parazitisko nematozu ķermeņa dobumu aizņem caurspīdīgas, ar šķidrumu pildītas sūnas, kuras atgādina plakantārpu parenhīmu.

Visumā nematodēm ir raksturīga kopīga histoloģiska īpatnība — tām nav nekādu skropstiņveida struktūru (pat spermatozoīdiem nav vīcas).

Gremošanas sistēma. Mute atrodas ķermeņa priekšgalā, to apņem īpatnēji izciļņi — lūpas, kuras visbiežāk ir trīs: dorsālā un divas ventrālās sānu. Zarnu kanālu veido taisna caurule, kas stiepjas cauri visam ķermenim (181. att.). Tās priekšdaļa — priekšzarna — daļas mutes dobumā (stoma) un rīklē, kuru sauc arī par barības vadu. Mutes dobuma izveidojums var būt dažāds (182. att.). Dažām plēsīgām un zoo-parazitiskām nematodēm tajā ir kutikulāri izaugumi — zobi. Fitoparazitiskām nematodēm stoma ir pārveidojusies par dzelējsūcejorgānu — stiletu, kuru ar speciālu muskuļu — protaktoru — palīdzību var izvirzīt caur mutes atveri.

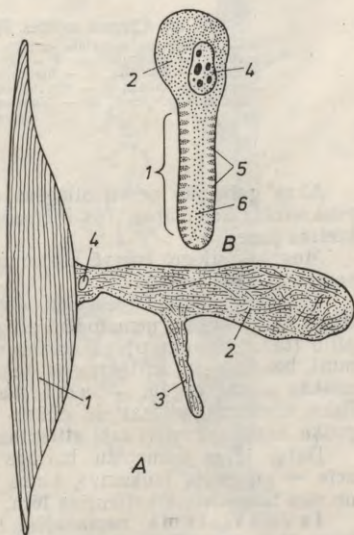
Rīklei ir blīvas, muskuļotas sienas, bieži ar paplašinājumiem (bulbusiem). Tā dobumu izklāj ārējās kutikulas turpinājums, un tai ir trīsšķautņaina forma. Rīkles sienās atrodas dziedzeri (182. att.). Tādējādi rīkle ir nematožu zarnu kanāla daļa, kurā koncentrēta tā motoriskā un dziedzeru darbība.

Rīkle pāriet entodermālā viduszarnā. Tās sienas ir plānas un sastāv no viena cilindriskā epitēlija šūnu slāņa, kura ārējo virsmu sedz plāna bazālā membrāna. Tālāk seko īsa galazarna, kas, līdzīgi rīklei, veidojusies, ieliecoties dīgļa ektodermai.

Dažām nematodēm zarna daļēji var reducēties. Tā, piemēram, pavediennematodēm (*Filaria*) zarnas pakalējais gals ir slēgts un ānusa nav, trihinellām un citām rīkli veido vienkārša lielu šūnu rinda, kuru caurburbj smalks kanāls utt.

Brīvi dzīvojošām nematodēm barībai noder dažādi sīki organismi, parazitiskās nematodes barojas ar dzīvnieka-saimnieka ķermeņa sulām; dažas nematodes pie tam pārtiek no saimnieka asinīm; daudzas nematodes iespējams augus un barojas ar to audiem. Augos parazitējošām nematodēm novērojama ārpuszarnas gremošana. Ar stileta palīdzību auga audos tiek iešļakts gremošanas dziedzeru sekrets, kas satur ļoti aktīvus fermentus, un tā gremošanas procesa sākuma posmi notiek ārpus tārpa organisma. Caur plāno stileta sienu nematodes zarnu kanālā nonāk jau pussagremota sašķidrināta barības masa.

Nervu sistēma. Nervu sistēmas centrālo daļu (183. att.) veido rīkles nervu gredzens, kas apņem barības vada priekšējo daļu. Ar nervu gredzenu saistītas gangliozās nervu šūnas. Uz priekšu un atpakaļ no nervu gredzena atiet nervu stiegras. Uz priekšu iet visbiežāk 6 īsi nervu zariņi. Atpakaļ arī vērstas 6 stiegras, bet divas no tām — tās, kas iet pa muguras un vēdera viduslīniju (pa attiecīgajiem hipodermas valnišiem), ir nesalīdzināmi spēcīgākas par pārējām.



179. att. Cērmes muskuļšūnas:

A — izolēta muskuļšūna (pēc Deinekess), B — šūnas šķērsgriezums (pēc Čitvūda); 1 — muskuļšūnas kontraktilā daļa, 2 — muskuļšūnas sarkoplazmatiskais pūslītis, 3 — plazmatiskā pūslīša izaugums, 4 — muskuļšūnas kodols, 5 — muskuļfibrillas, 6 — sarkoplazma.



180. att. Cērmes mātītes šķēsgriezums (pēc Strelkova):

1 — hipodermas dorsālais valnītis, 2 — muskuļsānu plazmatiskie izaukumi, 3 — muskuļsānas, 4 — olnīcas garengriezums, 5 — viduszarņas siena, 6 — kutikula, 7 — hipodermas sānu valnītis, 8 — izvadsistēmas garenskais kanāls, 9 — olnīcas šķēsgriezumi, 10 — dzemde, 11 — olnīcu vada garengriezumi, 12 — hipodermas ventrālais valnītis, 13 — olvadu šķēsgriezumi.

Abas galvenās nervu stiegras savstarpēji savieno daudzas smalkas puslokveida komisūras. Tās šķērseniski apņem ķermeni te no labās, te — kreisās puses.

Muguras stiegra inervē abas muskuļu dorsālās lentes, vēdera — abas ventrālās sānu lentes.

Sakarā ar racējdzīvesveidu (brīvi dzīvojošām formām) vai parazitismu maņu orgāni nematodēm attīstīti vāji. Parasti ir taustes orgāni papillu (taustes pauguru) vai sariņu veidā. Tie novietojušies galvenokārt ap muti, bet tēviņiem arī ķermeņa pakalgalā. Galvas gala sānos atrodas ķīmiskās maņas orgāni — amfīdas (184. att.). Tām ir kabatas, spirāliska ieliekuma, plaisas un citāds veids, un tās inervē speciālu matiņu pušķi. Amfīdas sevišķi labi attīstītas nematožu tēviņiem.

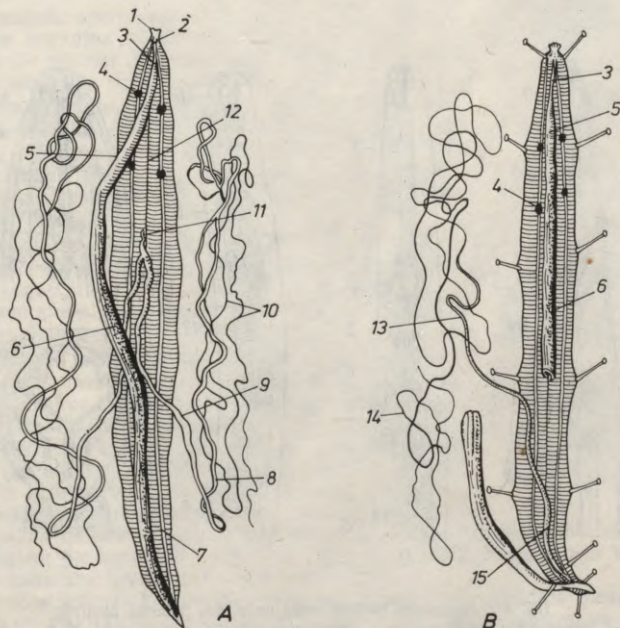
Daļai jūras nematožu barības vada rajonā var atrast primitīvas acis — pigmenta laukumus, kuros dažkārt ir izšķīrams pigmenta kauss un virs tā novietota kutikulāra lēca.

Izvadsistēma nematodēm ir īpatnēja. Tā sastāv no viensūnas ādas (hipodermāliem) dziedzeriem, kuri nomaina protonefrīdijus. Protonefrīdiji nematodēm izzuduši sakarā ar skropstaino struktūru zaudēšanu. Parasti ir viens kakla dziedzeris (185. att. A, B, C). Daļai brīvi dzīvojošo nematožu tas ir masīvs, ar īsu izvadkanālu (to papildina sīkāk dziedzeri ķermeņa sānos). Vairumam augsnes nematožu kakla dziedzeris saistīts ar gariem ekskretoriem kanāliem, kuri izvietojušies hipodermas sānu valnī-

šos. Zirga askarīdai, kas sasniedz 40 cm garumu, tāda izvadstēma izvei-
dota no vienas gigantiskas šūnas.

Pa sānu kanāliem tiek aizvadīti ķermeņi izstrādātie šķidrie vielmaiņas
galaprodukti. Nematodēm ir arī īpaši fagocitārie orgāni, kuros tiek aiz-
turēti un uzkrājas dažādi nešķīstoši vielmaiņas galaprodukti un orga-
nismā iekļuvušie svešķermeņi, piemēram, baktērijas. Tātad nešķīstošās
daļiņas, kas sakrājas fagocitārajos orgānos, netiek izvadītas no ķermeņa,
bet tādā veidā tikai tiek izslēgtas no vielu aprites organismā. Šādus orgā-
nus sauc par krājnierēm; tās sastāv no lielām zvaigzņveida šūnām
(zirga cērmei to ir četras; 185. att. D), kas izvietojušās ķermeņa dobumā
virs sānu izvadkanāliem ķermeņa pirmajā trešdaļā. Ja askarīdas ķermeņa
dabumā ar šļirci injicē fizioloģiskajā šķīdumā smalki saberztu karmina pul-
veri, tad pēc dažām stundām gandrīz visi krāsas graudiņi salasās fago-
citārajās šūnās.

Asinsrites un elpošanas sistēmu nematodēm nav.
Lielu interesi izraisa vielmaiņas norises endoparazītiskajām nematodēm,
kuras dzīvo zarnās un dažos citos dzīvnieku iekšējos orgānos pastāvīgā
skābekļa deficīta apstākļos. Sakarā ar to svarīgu lomu šo nematožu meta-
bolismā iegūst glikogēna anaerobā šķelšanās. Glikogēns nematodēm, li-
dzīgi kā parazitiskajiem plakantārpiem, ir galvenais enerģijas avots.



181. att. Atpreparēta cērme:

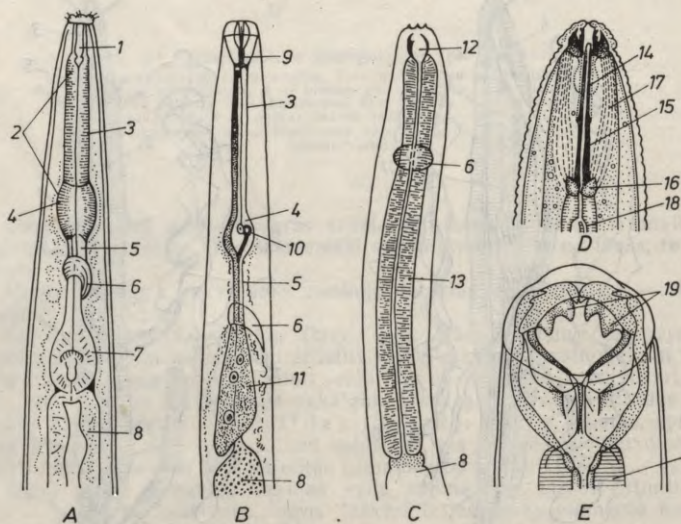
A — mātīte, B — tēviņš (pēc Strelkova); 1 — lūpas, 2 — nervu gredzens,
3 — rīkle, 4 — fagocitāras šūnas, 5 — «barības vads» (viduszarnas priekšējais
nodalījums), 6 — viduszarnas pakāējais nodalījums, 7 — sānu valnītis, 8 —
olvas, 9 — dzemde, 10 — olnīca, 11 — maksts, 12 — hipodermas ventrālās
valnītis, 13 — sēklvads, 14 — sēklinieks, 15 — sēklas izviedējkānālis.

Glikogēna krājumi nematodēm izgulsnējas galvenokārt hipodermā. Vielmaiņas procesu galaprodukti ir organiskās skābes, it īpaši sviestskābe un baldriānskābe. Ar minētajām skābēm izskaidrojams *Ascaris* ķermeņa dobuma šķidruma kodīgums. Šķidrums stipri kairina cilvēka gļotādas, ja gadījuma dēļ, piemēram, tārpu atpreparējot, nokļūst uz tām.

Dzimumsistēma. Nematodes parasti ir šķirdzimumiskas un lielākoties ar izteiktu dzimumu dimorfismu. Visumā dzimumorgāni ir cauruļveidīgi, pāra skaitā un satur dažādas dzimumšūnu attīstības stadijas. Mātītēm dzimumdziedzeri un dzimumvadi saglabājas pāra skaitā, bet tēviņiem viena no caurulītēm bieži reducējas.

Tālāk kā piemēru apskatīsim askarīdas dzimumsistēmu.

Mātiņas dzimumsistēma (178., 181. att.) sākas ar nepāra dzimumatveri ķermeņa ventrālajā pusē. Tā ved isā, šaurā kanālā — maksti, kas drīz sadalās divās daļās, pāriet divās lielāka izmēra caurulēs — dzemdēs. Tās pildītas ar apaugļotām un attīstībā esošām olām. Katra dzemde pakāpeniski sašaurinās un bez krasas robežas pāriet olvadā, kas satur vēl neattīstījušās un ar čaulu apņemtas olas. Katrs olvads savukārt sašaurinās un pāriet smalkā, pavediņveidīgā olnīcā — blīvā bezdobuma caurulītē. Šīs caurulītes sienas sastāv no vienslāņa diglepitēlija, kura šūnu galotnes saskaras ar olnīcas centrā esošu galertveida serdi; galā katra olnīca ir slēgta.



182. att. Nematozu barības vada un mutes dobuma uzbūve:

A — *Mesorhabditis spiculigera*, B — *Ditylenchus* sp., C — *Mononchus* sp., D — *Hoplolaimus tylenchiformis* stīleta uzbūve, E — *Ancylostoma caninum* mutes dobums (A—D — pēc Paramonova, E — pēc Borherta); 1 — mutes dobums, 2 — barības vads, 3 — barības vada priekšējā daļa, 4 — barības vada vidusdaļa (vidusbulbuss), 5 — pārmauga (istmus), 6 — nervu gredzens, 7 — barības vada pakāējā daļa (kardialais bulbuss) ar smalcināšanas aparātu, 8 — viduszarna, 9 — stīlets, 10 — barības vada dziedzeru izvadkanāli, 11 — barības vada dziedzeri, 12 — mutes dobums ar zobiem, 13 — barības vads, 14 — stīleta smaile, 15 — stīleta ķermenis, 16 — stīleta galvas, 17 — stīleta protractorī, 18 — barības vada sākums, 19 — zobi.

Tēviņam ir viens pavediņveida sēklinieks (181. att.), kas bez krasas robežas pāriet lielāka izmēra kanālā — sēklvadā. Sēklvads met likumu, patēt zem zarnas un virzienā uz ķermeņa pakalgalu turpinās īsā, bet vēl platākā kanālā — sēklas pūslītī, kurā uzkrājas spermatozoidi. Proksimālajā galā tas sašaurinās un pārvēršas par tievu, muskuļotu caurulīti — sēklas izviedējkanālu, kas tieši pirms ānusa pieslēdzas galazarnai. Turpat no dorsālās puses atveras viens kopulācijas somu pāris, kurā atrodas divas (retāk viena) kutikulāras adatas jeb spikulas. To gali caur ānusu izvērās laukā un kopulācijas laikā funkcionē kā palīgorgāni.

Daudzu nematožu tēviņiem papildus spikulām ir kopulācijas soma — paplašinātas un spārņveidīgi saplacinātas ķermeņa kaudālā gala sēdaļas (186. att.). Uz kopulācijas somas spārņiem parasti atrodas taustes orgāni līdzīgu sabiezinājumu jeb papillu veidā. Kopulācijas soma, tāpat kā spikulas, atviegļina tēviņa fiksēšanos pie mātītes dzimumatveres pārošanās laikā.

Nematožu spermatozoīdiem nav vicu, un pēc formas tie atgādina mazas piramīdas, kuru pamatne var izlaist nelielas pseidopodijas. Apaugļošanās iekšēja. Vairošanās tikai dzimumiska.

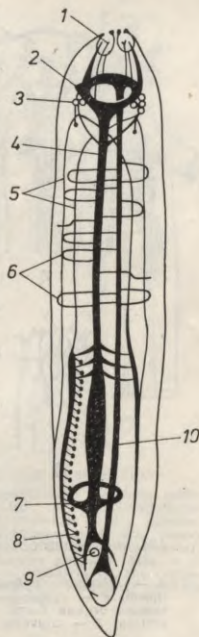
Attīstība. Vairums nematožu dēj olas, bet ir arī dzīvdzemdētājas formas. Dzīves cikls vairumam nematožu ir samērā vienkāršs: paaudžu maiņas nav. Tikai retumis, piemēram, varžu plaušās parazitējošai nematodei *Rhabdias bufonis* ir vērojama heterogonija (207. lpp.).

Apaugļotās olas vai kāpuri tiek izvadīti ārā un, lai tālāk attīstītos, tiem nepieciešams nonākt tās pašas sugas citā saimniekdzīvniekā. Taču ir ne mazums nematožu sugu, kurām daļa dzīves cikla notiek starpsaimniekā.

Nematožu attīstības ciklā spilgti izdalās drostalošanās determinētais raksturs, drostalojošās olas bilaterālā uzbūve un ļoti agra dzimumaizmetņa nodalīšanās. Drostalošanās vienmēr ir pilnīga un mazliet nevienmērīga (187. att.). Drostalošanās determinācija sākas jau ar divu blastomēru stadiju: no tiem lielākais jeb ektoblasts ir ektodermas aizmetnis, bet otrajā ir dzimumaizmetnis, kā arī virkne citu aizmetņu. Turpmākās dalīšanās sērijās šis blastomērs atbrīvojas no somatiskajiem aizmetņiem un iegūst tīri dzimumisku nozīmi. Gastrulācija notiek kā ne daudz izmainīta invaginācija (ieliekšanās).

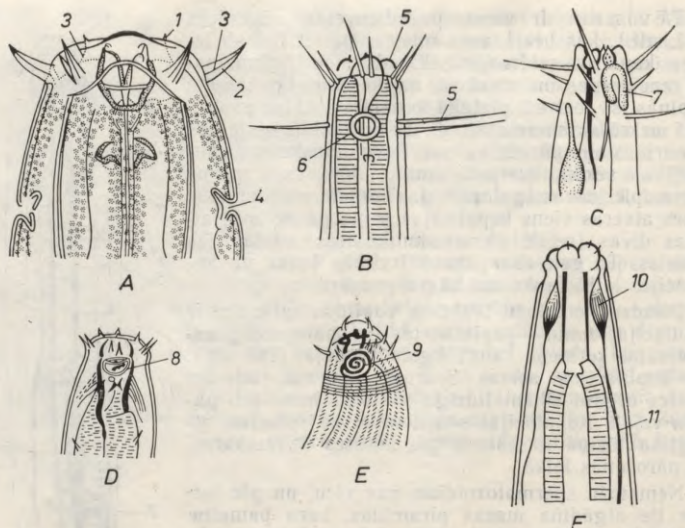
No olas izšķīlušais kāpurs, kas pēc ārējā izskata jau atgādina pieaugušu stadiju un atšķiras no tās mazāk nekā, piemēram, daudz lēnēnu un sūcējārpju kāpuri. Kāpura augšanu un pārvēršanos pavada atkārtota novilkšanās, kuras laikā vecā kutikula tiek nomesta un nomainīta ar jaunu.

Nematodēm, it īpaši mazākajiem pārstāvjiem, tipisks ir to šūnu skaita pastāvīgums. Tā vienai formai Senbergs saskaitījis 68 muskuļšūnas, 200 nervu šūnas, 120 epitēlija un 172 zarnu kanāla šūnas.



183. att. Cērmes nervu sistēmas shēma no ventrālās puses (pēc Brauna):

1 — mutes papillas ar taustes orgāniem un nerviem, kas tos inervē, 2 — rikles nervu gredzens, 3 — galvas sānu gangliji, 4 — ventrālā nervu stiegra, 5 — nervu sānu stiegras, 6 — puslokveida komisūras, 7 — pakalējais ganglijs, 8 — maņu papillas ar atbilstošiem nerviem, 9 — anālā atvere, 10 — dorsālā nervu stiegra.



184. att. Nematozu galvas gala taustes un ķīmiskās maņas orgāni (pēc Paramonova):

A — *Triploides vulgaris*, B, C, D, E — jūras nematožu galvas gali ar dažādiem amfidu tipiem, F — *Pelodera teres* porveida amfidas; 1 — lūpu papillas, 2 — galvas sariņi, 3 — taustes orgānu nervi, 4 — amfidas, 5 — taustas orgāni (papillas un sariņi), 6 — apalā amfida, 7 — cilpveida amfida, 8 — kabatveida amfida, 9 — spirāliskā amfida, 10 — porveida amfida, 11 — amfidālais nervs.

Arī lielo formu dažu orgānu sistēmām ir pastāvīgs šūnu skaits — askarīdai nervu sistēma, piemēram, sastāv no 162 šūnām. Tamlīdzīga parādība saistīta ar determināciju, kas nosaka atsevišķām orgānu sistēmām pilnīgi noteiktu šūnu skaitu. Sakarā ar to nematodēm nav reģenerācijas spēju.

Nematožu ekoloģija un cilvēkā, mājdzīvniekos, lauksaimniecības augos parazitējošo nematožu patogēnā nozīme. Plaši izplatītas ir brīvi dzīvojošas nematodes (188. att.), kuras sastāda klases sugu daudzveidības pamatmasu, bet kurām nav lielas praktiskas nozīmes. Tās visas ir sikas formas, ne lielākas par 2—3 cm. Dažas no tām pielāgojas dzīvei šķietami pat pavisam nepiemērotos apstākļos. Tā etiķa nematode (*Anguillula aceti*) dzīvo skābos šķidrumos, piemēram, rūgstošā etiķī.

Arī parazitisko nematožu ir daudz (līdz 3000 sugu), pie tam tās sastopamas dažādos orgānos kā bezmugurkaulniekiem, tā mugurkaulniekiem un augiem.

Daudzas parazitiskās nematodes atšķiras no brīvi dzīvojošām formām ar lielākiem izmēriem, pārsniedzot retumis pat 1 m garumu (196. att.), bet izņēmuma gadījumos pat 8 m un vairāk (*Placentonema gigantissima* — kašalotu placentas parazīts).

Cilvēkā sastopams ne mazums nematožu ar nopietnu patogēnu nozīmi. Viens no izplatītākiem cilvēka parazitiskiem tārpiem ir cilvēka matgalvis (*Trichocephalus trichiurus*; 189. att. A), kas dzīvo aklaļā, bet dažreiz resnajā zarnā. Tas ir bālgans, līdz 35—50 mm garš tārps ar diegveidīgu ķermeņa priekšējo daļu, ar kuru tas dziļi iespiežas zarnas gļotādā.

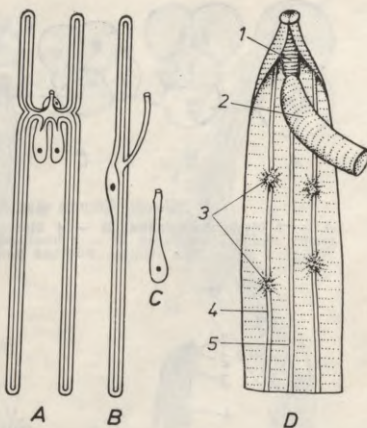
Sakarā ar to matgalvji ir grūti izzenami.

Cilvēka matgalvji izplatīts visā pasaulē un dažviet, piemēram, Ziemeļtālrijā, invadē gandrīz visus iedzīvotājus. Invadēšanās notiek, norijot ar parazīta olām aplipušu barību (it īpaši nepietiekami nomazgātus dārzeņus) vai ūdeni. Cilvēka matgalvja patoloģiskā nozīme ir neliela.

Daudz bīstamāka ir divpadsmitpirkstu zarnas ankilostoma (*Ancylostoma duodenale*) — mazs sārts tārps, kas sasniedz tikai 10—18 mm garumu (189. att. B). Tas izraisa ankilostomozī jeb t. s. bālūmkaiti, kas izplatīta galvenokārt subtropu un tropu zemēs, kā arī Dienvideiropā. Ilgi atrodoties cilvēkā, parazīts izraisa tik stipru mazasinību (anēmiju), ka tā var beigties ar nāvi.

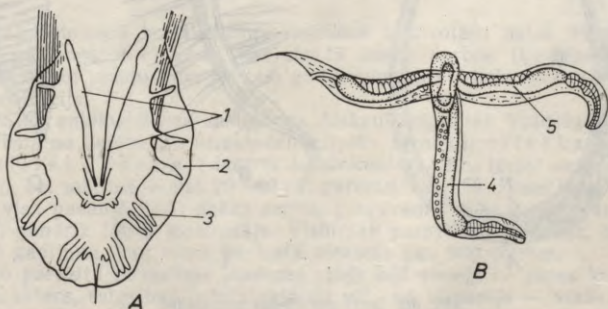
Ar mutes dobumā esošajiem hitīna zobiem ankilostoma dziļi iesūcas zarnas gļotādā, barojas ar zarnas epitēliju un sūc asinis. Bez tam kaitīgo iedarbību acimredzot izraisa arī parazīta izdalītie toksīni.

Ankilostomas olas tiek izvadītas ar izkārnījumiem, un tālāk to attīstība notiek mitrā augsnē vai ūdenī. Pēc diennakts vai vēlāk no olām iznāk kāpuri; tie divreiz novelkas un pēc tam kļūst spējīgi invadēt cilvēku. Invadēšanās parasti notiek sarežģīti: kāpuri aktīvi izurbjas caur cilvēka ādu, nonāk asinīs, ar asinīm tiek aiznesti uz plaušām, iziet no plaušām elpošanas ceļos un rīklē, tiek norīti un nonāk tievajās zarnās.



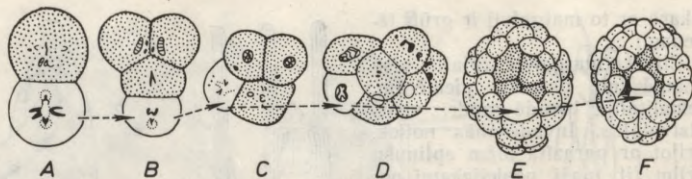
185. att. Nematozu izvadorgāni:

A, B — *Secernentea* apakšklases nematožu kakla dziedzeru zarošanās tipi, C — *Adenophorea* apakšklases nematožu masīvais kakla dziedzeris, D — atpreparētas cērmes fagocitārās šūnas (A, B, C — no Kirjanovas, D — pēc Nasonova); 1 — rickle, 2 — viduszarnas priekšējā daļa, 3 — fagocitārās šūnas, 4 — hipodermas sānu valnītis, 5 — hipodermas ventrālais valnītis ar ventrālo nervu stiegru.



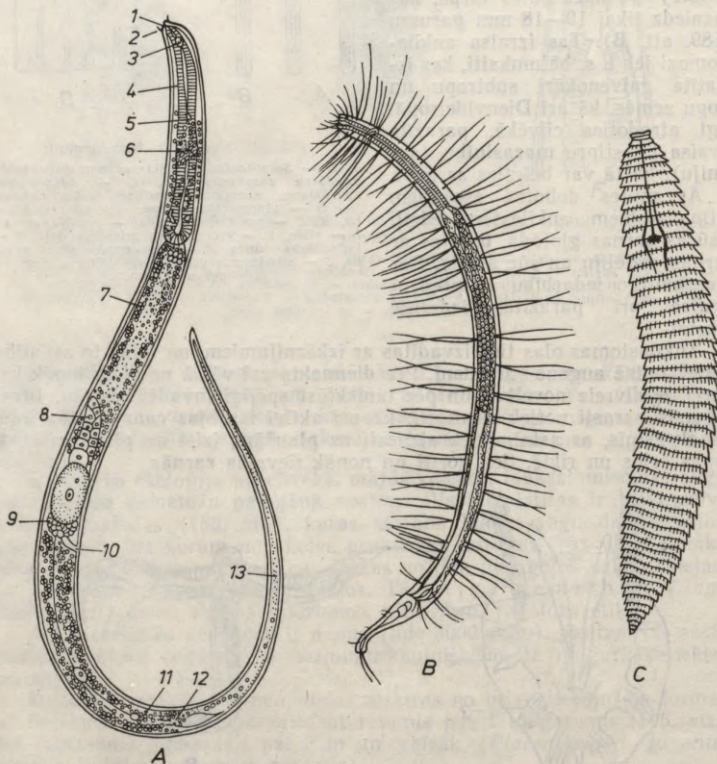
186. att. Nematodes tēviņa kopulācijas aparāts (pēc Paramonova):

A — *Pelodera aspera* — pakalģais no ventrālās puses, B — *Pristionchus aertvora* kopulācija; 1 — spikulas, 2 — bursālie spārnī, 3 — bursas ribas, taustes orgāni, 4 — tēviņš, 5 — mātīte.



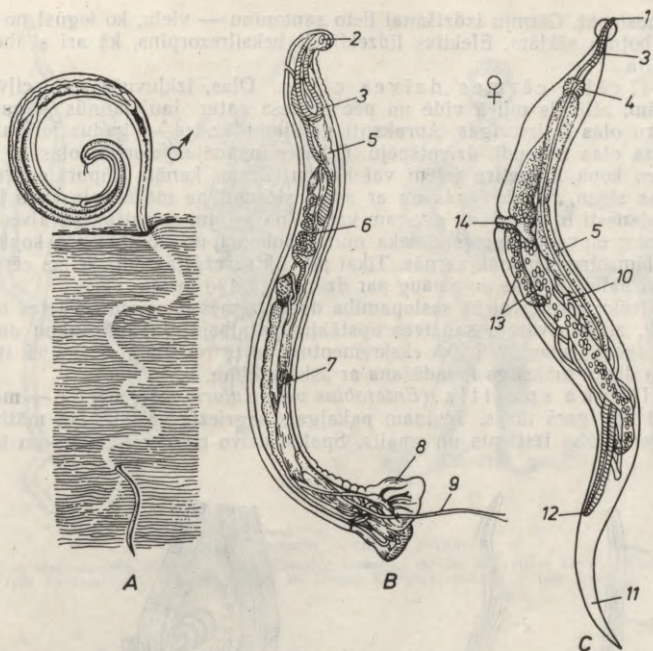
187. att. Cērmes olas drostalošanās (no Jolīes):

A — 2 blastomēru stadija, B — 4 blastomēru stadija, C — blastomēru virzīšanās un romba stadijas veidošanās, D — 8 blastomēru stadija sānkatš, E un F — drostalošanās pēdējās stadijas. Punktotā līnija norāda dzimumaizmetņa vietu.



188. att. Brīvi dzīvojošās nematodes:

A — *Monchistera subfiformis* — tipiska jūras nematode, mātīte (pēc Koba), B — *Steinaria mirabilis* — jūras nematode, uz ķermeņa redzami daudzi maņu sariņi (pēc Paramonova), C — *Criconema georgiensis* — augsnes iemītnieks (pēc Kirjanovas); 1 — lūpas, 2 — galvas sariņi, 3 — amfīda, 4 — barības vads, 5 — izvadpora, 6 — nervu gredzens, 7 — viduszarņa, 8 — olnīca, 9 — dzemde, 10 — sievišķā dzimumatvere, 11 — galazarna, 12 — anus, 13 — aste nodalījums.



189. att. Nematodes — cilvēka zarnu parazīti:

A — cilvēka matgalvja (*Trichocephalus trichiurus*) tēviņš, ar ķermeņa priekšgalu ieurības zarnas gļotādā (pēc Klausā). B — divpadsmitpirkstu zarnas ankilostomas (*Ancylostoma duodenale*) tēviņš (pēc Brauna), C — cilvēka spalša (*Enterobius vermicularis*) mātīte (pēc Brauna): 1 — mute, 2 — viduszarna, 3 — sēklinieks, 4 — barības vada bulbuss, 5 — viduszarna, 6 — sēklinieks, 7 — sēklas izviedējkānāls, 8 — dzimumsoma (bursa), 9 — spikulas, 10 — olnīca, 11 — aste, 12 — ānuss, 13 — dzemde, 14 — dzimumatvere.

Ankilostomoze ir raksturīga noteiktai iedzīvotāju daļai. Parazīts invadē galvenokārt cilvēkus, kas strādā zemes darbus (ķieģeļu rūpnīcās, šahtās, rokot tuneļus) un pie tam gadījumos, kad ir liela un ilgstoša ļaunu koncentrācija.

PSRS ankilostomoze sastopama Aizkaukāzā, retāk Vidusāzijā.

Viena no lielākajām nematodēm cilvēka zarnās ir cilvēka askārija (*Ascaris lumbricoides*). Tās tēviņi sasniedz 15—25 cm, bet mātītes — pat 20—40 cm garumu. Cilvēka cērme izplatīta gandrīz visā pasaulē, taču dažās zemēs, piemēram, Japānā, sastopama īpaši bieži, gandrīz 100% iedzīvotāju. Visbiežāk parazītu nav daudz, bet ir zināmi gadījumi, kad vienā pacientā atrastas līdz 900 cērmes.

So parazītu izraisītais ļaunums mēdz būt vietējs — sāpes kuņģa apvidū, katars, ēstgribas samazināšanās utt., un vispārējs — visas pavadošās parādības, kuras var izskaidrot tikai ar īpašām tarpa izdalītām indiņām — toksīniem — zarnas dobumā.

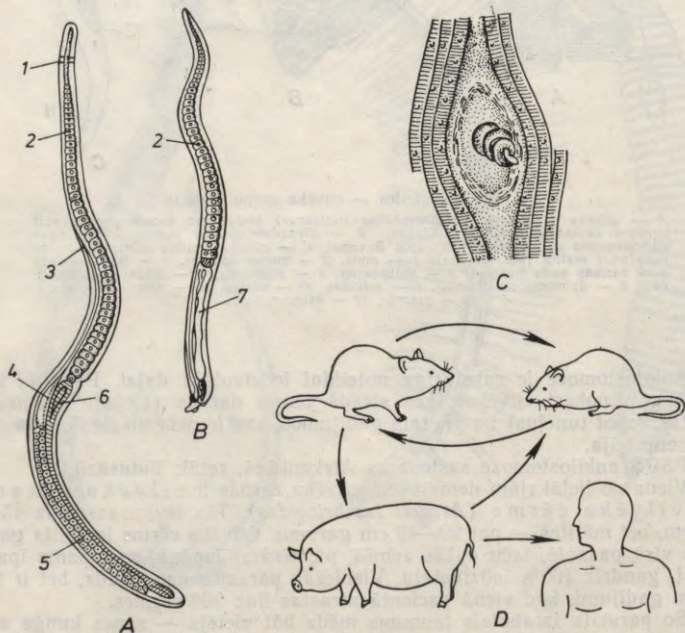
Bērniem cērmes pašas aktīvi paceļas no kuņģa pa barības vadu rīklē un izlien laukā caur muti vai degunu vai nokļūst elpvadās, un bērns

var nosmakt. Cērmju izdzīšanai lieto santonīnu — vielu, ko iegūst no cit-varvībotnes sēklām. Efektīvs līdzeklis ir heksilrezorpīns, kā arī skābekļa terapija.

Cilvēka cērmes dzīves cikls. Olas, izkļuvašas no cilvēka zarnām, attīstās mitrā vidē un pēc mēneša satur jau jaunus kāpurus. Askaru olas ir izturīgas. Aprakstīti gadījumi, kad 4–5 gadus formalinā bijušas olas nezaudē dzīvotspēju. Cilvēks invadējas, norijot olas ar kāpurīem kopā ar netīru ūdeni vai barību. Zarnu kanālā kāpurī caururbj zarnas sienu, nonāk vēnās un ar asins straumi pa mazo asinsrites loku tiek aiznesti uz plaušām; pēc tam kāpurī no asinīm secīgi pāriet alveolās, bronhos, elpvados un saimnieka mutes dobumā un no turienes kopā ar siekalām otrreiz nonāk zarnās. Tikai pēc tik sarežģītas migrācijas cērmes kāpurī paliek zarnās un pieaug par dzimumgatavu formu.

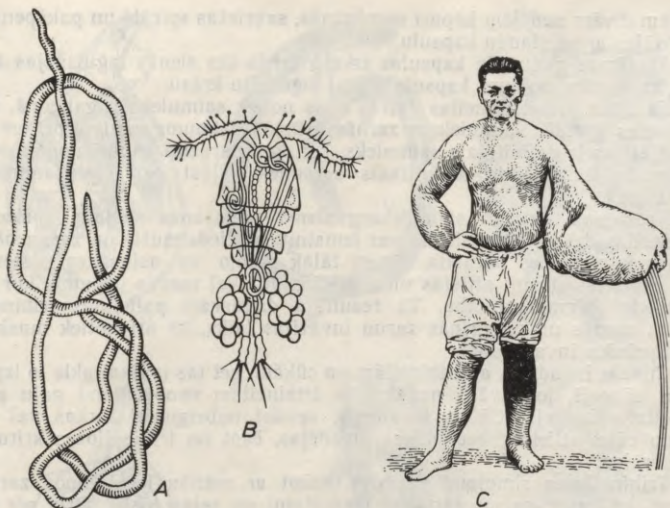
Cilvēka cērmes biežā sastopamība dažās zemēs ir saistīta, kā tas bieži notiek, ar iedzīvotāju sadzīves apstākļu īpatnībām. Japānā sakņu dārzeņu mēslošanai izmanto cilvēka ekskrementus, un tā rezultātā arī notiek it kā sakņu dārzeņu mākslīga invadēšana ar askaru olām.

Cilvēka spalītis (*Enterobius vermicularis*; 189. att. C) — mazs, 5–10 mm garš tārps. Tēviņam pakaļgals sagriezts spirālē, bet mātītēm tas ilenveidīgi izstiepts un smaīls. Spalīši dzīvo cilvēka tievajās un tais-



190. att. *Trichinella spiralis*:

A — mātīte, B — tēviņš, C — muskulatūrā iekapsulējies kāpurs (pēc Leikarta un Klausā).
D — trihinellas cirkulācijas galvenais ceļš dabā: 1 — nervu gredzens, 2 — barības vada šūnas, 3 — sievišķā dzimummatvere, 4 — dzemde, 5 — olnīca, 6 — viduszarna, 7 — sēklinieks.



191. att. Nematodes — cilvēka parazīti:

A — Medinas rīsta (*Dracunculus medinensis*), pieaugusi mātīte, B — rīsta kāpurs ciklopā (pēc Pavlovskā), C — zilopslimība, ko izraisa Bancrofta vuherērija (pēc Brumpta).

najā zarnā, visbiežāk bērniem. Apsauglotās mātītes migrē uz ānusu, kur arī diezgan ilgi dzīvo, izraisot stipru niezi. Olas dēj uz ādas ānusa tuvumā. Digļi izšķīļas no olas tikai tad, kad no jauna nonākuši cilvēka zarnās kopā ar netīru barību.

Trichinella (*Trichinella spiralis*; 190. att.) daļu dzīves cikla, līdzīgi iepriekšējai sugai, pavada zarnās, bet otru daļu — saimniekdzīvnieka muskuļos; atbilstoši tam izšķir divas stadijas: zarnu un muskuļu. *Trichinella*s saimnieki ir dažādi zīdītāji (plēsēji, pārnadži, kukaiņpēdāji, grauzēji, roņi), to vidū arī cilvēks, kuram tās izraisa īpašu slimību — *trichinellozi*. Cilvēks invadējas no cūkām, retāk — no savvaļas dzīvniekiem.

Apskatot ar trihinellām invadētu cūkas gaļu, tajā var atrast izkaisītus nelielus ovālus ķermenīšus — kapsulas, kurās ir spirālē sagriezušies sīki tārpiņi (tikai 0,5 mm gari). Tās tad arī ir jaunas «muskuļu trihinellas». Gadījumā, ja nepietiekami sterilizētu, t. i., nepietiekami izvārītu vai slikti izceptu trihinellozu gaļu apēd saimnieks (cilvēks, cūka, žurka u. c.), tā kuņģī kapsulas izšķīst, jaunās trihinellas iznāk no tām un salasās tievajās zarnās. Cilvēka zarnās nonākušo trihinellu skaits var būt milzīgs. Tievajā zarnā tās aug un pēc trim dienām ir izveidojušas par dzimumgataviem tēviņiem un mātītēm. Notiek kopulācija, pēc tam apauglotā mātīte ar priekšgalu piestiprinās pie gļotādas. *Trichinella* raksturīga ir olu dzīvdzemdēšana. Dzīves laikā (bet dzīvo tā apmēram divus mēnešus) mātīte dzemdē līdz 2000 kāpuru. Jaunie kāpuri iespīēžas limfvados un pēc tam arī asinsrites sistēmā. Asins straume tos aiznes uz dažādām ķermeņa daļām. Tālāk, paši aktīvi kustoties, kāpuri iespīēžas šķerssvītrotās muskulatūras šķiedrās, kur barojas, aug un galu galā šķiedras iznīcina. Pēc

kādām divām nedēļām kāpuri nomierinās, sagriežas spirālē un pakāpeniski pārklājas ar saistaudu kapsulu.

Apmēram gadu pēc kapsulas izveidošanās tās sienās izgulsnējas kalcija karbonāts, no kura kapsula iegūst pienbalto krāsu.

Tādējādi viss trihinellas dzīves cikls notiek saimnieka organismā, bez izešanas ārvidē. Saimniekam zarnās attīstās dzimumgatavi tārpi, un šai stadijai tas ir definitīvais saimnieks, bet, kad parazīta kāpuri nonāk muskulatūrā, līdzšinējais definitīvais saimnieks kļūst par starpsaimnieku (190. att.).

Krasi samazinoties saimniekorganisma pretošanās spējam, apskatītā trihinellas dzīves cikla shēma var izmainīties. Piedzimušie un zarnu bārkstiņās iespiedušies parazīta kāpuri tālāk neceļo uz asinsrites sistēmu, bet uz vietas strauji attīstās un atgriežas atpakaļ zarnas dobumā, kur arī sasniedz dzimumgatavību. Tā rezultātā daudzkārt palielinās trihinellu skaits zarnās un pagarinās zarnu invāzijas laiks, kā arī notiek muskuļu pastiprināta invadēšanās.

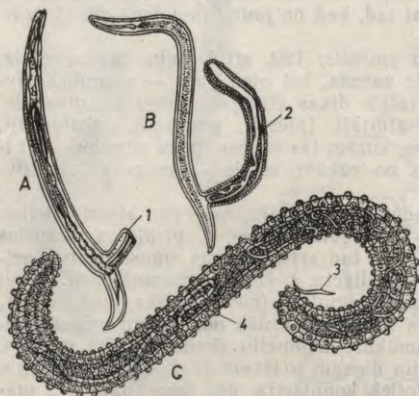
Cilvēks invadējas ar trihinellām no cūkām, bet tas ir tikai akls to izplatības sānceļš, jo cilvēkā nonākušām trihinellām nenovēršami galu galā paredzēta bojāeja. Cūkas invadējas, apēdot nobeigušās žurkas vai no kauto cūku atliekas, bet žurkas invadējas, ēdot no trihinellozes kritušus ciltšbrāļus.

Trihinellozes simptomi parādās, sākot ar mātīšu iespiešanos zarnas sienā, kā kuņģa-zarnu darbības traucējumi un sejas tūska. Drīz pēc slimības sākas drudzis, bet pēc tam ceļas temperatūra, dažkārt pat līdz 40°C. Jūtamās arī galvas un kaulu sāpes, nogurums un, iztaustot dažādu muskuļus, vairāk vai mazāk stipras sāpes tajos, it īpaši kožot, rījot, grozot acis. Slimība var ilgt līdz pusotram mēnesim un stipras invāzijas gadījumos var izraisīt nāvi.

Profilaktiski pasākumi pret trihinellozi ir pārdošanā nododamo cūku kautķermeņu veterināri sanitārā apskate,

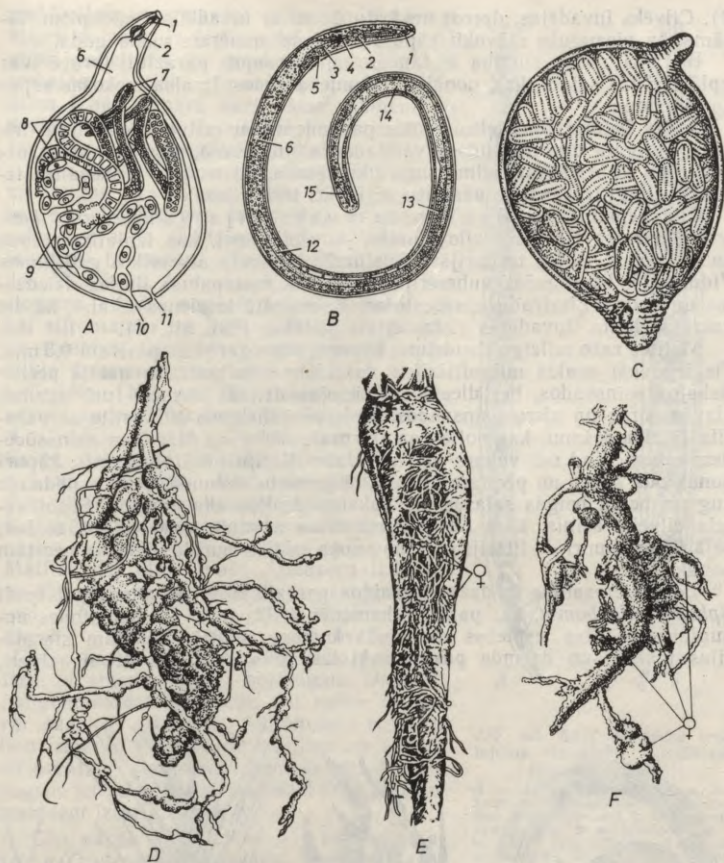
zem mikroskopa izmeklējot muskulatūras gabaliņus. Ar trihinellām invadētos kautķermeņus iznīcina. Turot cūkas, nepieciešams ievērot tīrību, sekot, lai tās neēd nobeigušās žurkas vai citu kauto cūku atliekas.

Medinas rišta (*Dracunculus medinensis*; 191. att. A) izplatīta galvenokārt tropos; PSRS kādreiz bija sastopama atsevišķās vietās Vidusāzijā. Sis bīstamais cilvēka parazīts atgādina bālganu pavedienu un sasniedz 32—100 cm garumu. Medinas rišta parazitē saistaudos, veidojot zemādas augoni. Augonis parasti satur kamolā satinušos mātīti, kurai gandrīz visu ķermeni aizņem milzīga dzemde ar bezgala daudziem dīgļiem. Teviņi atrasti tikai nesen, un tie ir samērā mazi (2 cm).



192. att. *Sphaerularia bombi* no kameņu ķermeņa dobuma:

A — apaugļota mātīte, kurai sāk izmaukties dzemde (1), B — dzemdes tālaka izmaukšanās (2), C — mātīte palikusi nelielas piederības veidā (3) no ķermeņa izmauktas, izaugušās dzemdes galā (4) (pēc Klausu).



193. att. Nematodes — augu sakņu sistēmas parazīti (no Kirjanovas):

pangnematodes (*Meloidogyne* sp.). A — mātīte un B — tēviņš; C. — biešu nematodes *Heterodera schachtii* mātīte. Cauri ķermeņa segai spīd daudzās olas; D — ar dienviņu pangnematodi (*Meloidogyne incognita*) stipri invadētas gurķu saknes, E — ar biešu nematodi stipri invadēta cukurbietes sakne. Atsevišķas mātītes saskatāmas kā balti graudiņi; F — biešu nematodes mātīte (♀) bietes saknē lielā palielinājumā; 1 — stiletis, 2 — barības vads, 3 — barības vada dziedzeris, 4 — nervu gredzens, 5 — izvadpore, 6 — viduszarņa, 7 — olnīca, 8 — olvads, 9 — dzemde, 10 — dzimumatvere, 11 — ānuss, 12 — sēklinieks, 13 — sēklivads, 14 — sēklas izviedējkanāls, 15 — spikulās.

Augoņi parādās visbiežāk kājās, retāk rokās un citās ķermeņa daļās. Kad augonis atveras, no tā spiežas laukā kamolā satinušās rīstas ķermeņa gals; drīz pēc tam mātīte dzemdē milzumdaudz kāpuru, kuri caur brūci iznāk laukā.

Tālākā kāpuru attīstība notiek ūdenī, kur tos norij starpsaimnieks — vēzītis ciklops (*Cyclops*). Kāpurs (mikrofilārijs) iespējās ciklopa ķermeņa dobumā un tur attīstās tālāk, sasniedzot 1 mm garumu (191. att.

B). Cilvēks invadējas, dzerot nevarītu ūdeni ar invadētiem ciklopiem. Zināms, ka pieaugušu stāvokli kāpurs sasniedz apmēram vienā gadā.

Bistama rištas slimība ir tāpēc, ka, noraujot parazītu, brūcē var ieplūst rištas saturs, kas, nonākot saimnieka audos, izraisa mokošas sāpes un flegmonu.

Secīgi lietojot kompleksus cīņas paņēmienus ar rīstu (ūdenstilpju tīrīšana, obligāta dzeramā ūdens vārīšana vai filtrēšana, visu slimnieku uzskaitē un to ārstēšana, slimo suņu likvidēšana, ūdensvadu ierīkošana) izdevās pilnīgi izskaust šo parazītu no PSRS teritorijas.

Cita nematode — Bankrofta vuherērija (*Wuchereria bancrofti*) izraisa cilvēkam ziļoņslimību — elephantiozi, kas izplatīta tropos un subtropos. PSRS teritorijā ziļoņslimība novērota atsevišķos gadījumos Vidusāzijā. Pieaugušās vuherērijas visbiežāk sastopamas limfas dziedzeros un vados. Limfvadu nosprostošanas rezultātā to sienas iekais, kā arī uzkrājas limfa. Invadētās vietas stipri pietūkst (191. att. C).

Mātītes ražo milzīgu daudzumu kāpuru, kuru garums apmēram 0,3 mm. Tie ieguvuši «naktis mikrofilāriju» nosaukumu, jo parādās naktīs perifēriskajos asinsvados, bet dienās pārvietojas dziļāk ķermeņi un uzturas plaušū, sirds un nieru asinsvados. Tāds periodiskums ir saistīts ar parazīta tālāk nodošanu, kas notiek ar starpsaimnieku — dažādiem asinsūcējiem odiem. Kad odi vakarā vai naktī sūc filāriju nēsātāju asinis, kāpuri nonāk oda kuņģī un pēc tam nokļūst tā ķermeņa dobumā. Tur tie nedaudz aug un beigu beigās salasās pie kukaiņa dzelējsnuķa pamata. Sūcot vesela cilvēka asinis, šāds ods iedur ādā sava snuķa sarveidīgos žokļus; šajā laikā kāpuri — filāriji iziet no snuķa, aktīvi ieurbjas ādā un pēc tam nonāk asinīs.

Ļoti interesantas ir dažas kukaiņos parazitējošas nematodes, it īpaši *Sphaerularia bombi*, kas parazitē kameņēs (192. att.). Šīs nematodes apaugļotās mātītes iespējams ziemojošā kameņu mātītē. Pēc tam sferulārijas maksts un dzemde pakāpeniski izspiežas caur tās dzimumatveri,



194. att. Kviešu nematode (*Anguina tritici*; pēc Kirjanovas):

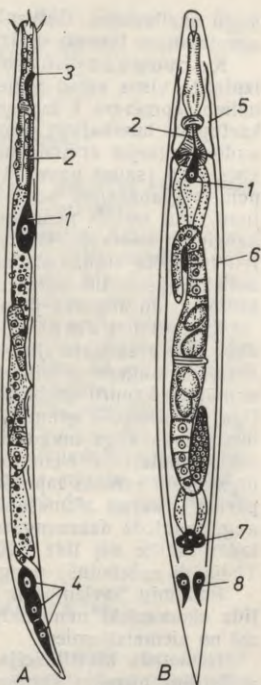
A — mātīte, B — jauns kviešu augs, invadēts ar kviešu nematodi, C — graudu vietā izaugušas pangas miksto ziemas kviešu vārpa, D un E — miksto kviešu vārpa (D — vesela un E — invadēta ar kviešu nematodi); 1 — stīlets, 2 — barības vads, 3 — barības vada dziedzeri, 4 — viduszarna, 5 — olnīca, 6 — olvad, 7 — dzemde ar olām, 8 — dzimumatvere.

pieblīvējas ar gatavām olām un ārkārtīgi stipri izplešas. Izvirzītais dzimumaparāts tik stipri palielinās, ka sarukusi mātīte uz tā izskatās kā tikko samanaļa piedeva. No olām iznāk kāpuri, kuri pamet kmeni un ārvīdē — augsnē — attīstās par dzimumgatavām kopulētspējīgām nematodēm.

Bez dzīvniekiem nematodes plaši parazitē arī augos. Tā dienvidu pangnematode (*Meloidogyne incognita*) ir parasts sakņu parazīts daudziem augiem. Vislielāko ļaunumu tā nodara dārzeņkopībai. Dienvidos (Kaukāzā, Vidusāzijā, Ukrainā) tā sastopama atklātā augsnē, bet ziemējos — tikai siltumnīcās un bojā galvenokārt gurķus un tomātus. Dienvidu pangnematodei ir izteikts dzimumu dimorfisms: tēviņi ir nematodeveidīgi (193. att. B), nekustīgās mātītes saknes audos kļūst bumbierveidīgas (193. att. A, D). Kaitīgas ir galvenokārt mātītes, bet tēviņi, pabeiguši attīstību, pārvietojas augsnē un nebarojas. Bez tam pangnematodēm plaši izplatīta partenogēze. Uz saimniekauga saknēm nematodes veido izspilējumus — pangas, kurās atrodas paši parazīti. Mātītes dēj olas. Ipašu dziedzeru izdalījumi tās salīpina un veido tārpā pakalgalā olu maisu (ootēku). Attīstījušies kāpuri iznāk augsnē un invadē blakusaugu. Labvēlīgos apstākļos paudze nepārtraukti seko paudzei, izraisot smagus sakņu bojājumus. Dienvidu pangnematodes bojājumu dēj ražas zudumi var sasniegt 40—60%. Siltumnīcās cīņai ar tām izmanto ķīmiskos preparātus un augstu temperatūru (augšnes izkarsēšanu). Atklātā augsnē ierīko augseku, ieslēdzot tajā pret nematodēm izturīgus augus.

Cits sakņu parazīts — biešu nematode (*Heterodera schachtii*) apmetas dažādās biešu šķirnēs, it īpaši stipri kaitējot cukurbietēm (193. att. C, E, F). Sai, tāpat kā dienvidu pangnematodei, ir izteikti krass dzimumu dimorfisms, saistīts ar mātītes nekustīgumu.

Heterodera kāpuri dzīvo augsnē un iespējams biešu smalkajās saknītēs. Tur sievišķie kāpuri novelkas, saīsinās un pārsnīnās tā, ka kļūst citronveidīgi. Virišķie kāpuri sasniedz dzimumgatavību un kopulē ar mātītēm. Mātītes garums 0,8—1,3 mm, tēviņš ir nedaudz mazāks. Uz auga saknēm neveidojas pangas, bet mātītes it kā noslēdz saknes apakšējo daļu, aizsprostojot vadaudu kūlīti. Augs lēnāk aug, saulē viegli vīst, zaudē ūdeni, ātri atmirst. Sakņu ražība, kā arī to cukura saturs krasi samazinās (2—3 reizes). Biešu nematode olas nedēj zemē, bet tās paliek mātītes dzimumceļos. Olām uzkrājoties, parazīta kutikula kļūst biežāka un tumšāka. Galu galā mātīte pārvēršas par brunu cistu, kurā atrodas līdz vairākiem simtiem olu. Ražu novācot, olas paliek zemē un no jauna izraisa



195. att. Ādas dziedzeru izvirzījums nematožu apakšklases (pēc Paramonova):

A — *Adenophorea* apakšklase, B — *Secernentea* apakšklase; 1 — masīvā tipa kakla dziedzeri, 2 — ekskretorijs kanāls, 3 — izvadpore, 4 — terminālie astes dziedzeri, 5 — priekšējā kanāli, 6 — kakla dziedzeru pakalētie kanāli, 7 — rektālie dziedzeri, 8 — izmidas — dziedzeri vai rektumis maņu orgāni, kas atveras netālu no pakaljala.

augu saslīmšanu. Galvenie cīņas paņēmieni ar *H. schachtii* ir augsts agrotehnikas līmenis un izturīgu augu izmantošana augsekā.

Kartupeļu bumbuļu nematode (*Ditylenchus destructor*) izplatīta visos mūsu zemes rajonos, kur audzē kartupeļus. Nematodes ir nelieli, apmēram 1 mm garī, kustīgi tārpi, kas apmetas galvenokārt uz kartupeļu bumbuļiem. Parazītu paudze pēc paudzes atīstās bumbuļa audos, neizejot ārīdē, un iznīcina tos, pārvēršot sažuvušā brūnas smelknes pikā (sausā puve). Vislielākos zaudējumus *D. destructor* rada kartupeļu uzglabāšanas periodā stīrpās un sakņu glabātuvēs. Zināmi gadījumi, kad no šīs nematodes aizgājuši bojā līdz 80% glabāšanā nolikto kartupeļu bumbuļu. Galvenais augu invadēšanas avots ar nematodēm ir jau invadēts stādāmais materiāls, mazākā mērā invadēšanas ar tārpiem notiek augsnē. Lai apkarotu bumbuļu nematodi, jāstāda tikai veseli sēklas kartupeļi un augsekā jāaudzē pret to neuzņēmīgi augi.

Kviešu nematode (*Anguina tritici*) izraisa bīstamu kviešu un dažu citu graudzāļu slimību (194. att.). Normālu graudu vietā vārpā invadētajam augam izveidojas pangas, kurās atrodas līdz 15 000—17 000 nematožu kāpuru anabiozes stāvoklī. Tādā veidā *A. tritici* ir ļoti dzīvotspējīga un izkaltušā graudā, neaizējot bojā, var atrasties vairāk nekā 20 gadus. Jauns augs invadējas, kad pangas pavasari nonāk augsnē kopā ar sēklas materiālu. Nematožu kāpuri atstāj izmirkušo pangu, atrod kviešu dīgļstus un salasās lapu žāklēs. Sajā attīstības posmā tās izturas kā ekto-parazīti. Vārpu aizmešanās laikā tārpi iespīēžas ziedā, kur sāk baroties, aug, sasniedz dzimumgatavību un sāk vairoties. Apaugļota kviešu nematodes mātīdē līdz 2500 olu, kuras katra dod invadētspējīgu kāpuru. Tādējādi nobriedušā pangā atrodas 6—8 nematožu mātīšu pēcnācēji.

Padomju Savienībā ir izdevies kviešu nematodes kaitīgumu samazināt līdz ekonomiski nenozīmīgam lielumam, pirmssējas graudus rūpīgi attīrot no piemaisījumiem.

Nematožu klasifikācija. Nematodes iedala 2 apakšklasēs, starp kurām atšķirības pirmām kārtām izpaužas dažādā maņu orgānu un izvadstīemas izveidojumā (195. att.).

I APAKŠKLASE. ADENOFORAS (ADENOPHOREA)

Pie šīs apakšklases pīdē galvenokārt brīvi dzīvojošas nematodes, kas sastopamas jūrā, saldūdenos, retāk augsnē. Tikai dažas kļuvušas par dzīvnieku un augu parazītiem. Taustes orgāni adenoforām ir sariņi, retāk papīllas, kas izvietotas ne tikai priekšgalā, bet arī pa visu tārpa ķermeni.



196. att. *Diotophyme renale* suņa nierē (stīpri samazināta; pēc Pavlovska).

Amfīdas labi attīstītas, tās ir lielas un atrodas galvas sānos. Dzīvniekos parazitējošām nematodēm tās var būt reducētas. Dažām sugām ir fotoreceptori (actīņas). Kakla dziedzeri masīvi, ar īsiem izvadkanāliem. Ķermeņa garumā stīejas sānu hipodermālie dziedzeri. Pakaļgalā atrodas terminālie astes dziedzeri, kuru sekrets, sacietējis ūdenī, palīdz nematodēm piestiprināties pie substrāta. Vairums ir visai prasīgas pret skābekli. Kutikula caurlaidīga, ar vājām aizsargspējām. *Adenophorea* tēvīņiem nekad nav bursālo spārnū.

Pie dzīvnieku parazītiem pieder *Diectophyme renale* (196. att.) — līdz 1 m gara nematode (suņu un citu plēsēju, arī cilvēka nierēs), cilvēka matgalvis (*Trichocephalus trichiurus*), trihinella (*Trichinella spiralis*).

II APAKSKLASE. SECERNENTAS (SECERNENTEA)

Plaši izplatītas augsnē, saldūdeņos, daudzas mīt pūstošās vielās. Pie secernentām pieder dzīvnieku un augu parazītu pamatmasa.

Taustes orgāni — papillas ir tikai uz galvas kapsulas. Amfīdas sikas, porveida, stipri novirzītas uz priekšu, bieži uz lūpām. Fotoreceptoru nav. Ķakla dziedzeri zarota tipa, ar diviem vai vienu kanālu hipodermas sānu valnišos. Ir f a z m i d a s — pārskaita orgāni ar dziedzeru vai maņu funkciju — kaudālā gala katrā pusē. Hipodermālo sānu un terminālo astes dziedzeru nav. Kutikulas caurlaidības spējas pavājinātas, tāpēc tā ir labs aizsargs, it īpaši pūstošās vietās dzīvojošām nematodēm, kā arī dzīvnieku un augu parazītiem. Tēviņiem bieži ir attīstīti bursas spārni.

Pie secernentām pieder cilvēka cērme (*Ascaris lumbricoides*), cilvēka spalītis (*Enterobius vermicularis*), Medinas rišta (*Dracunculus medinensis*), Bankrofta vuherērija (*Wuchereria bancrofti*), divpadsmitpirkstu zarnas ankilostoma (*Ancylostoma duodenale*). Te pieder arī visi augu endoparazīti: kviešu nematode (*Anguina tritici*), dienvīdu pangnematode (*Meloidogyne incognita*) u. c.

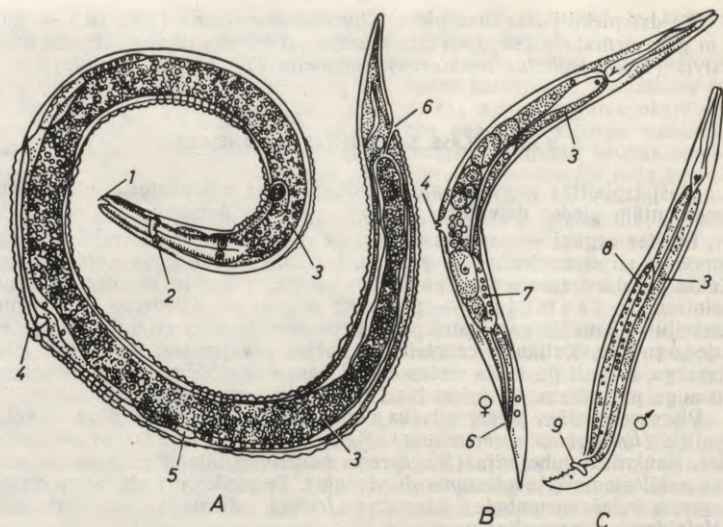
NEMATODES UN JAUTĀJUMS PAR PARAZĪTISMA IZCELSĀNOS

Nematožu izpēte ļauj iepazīties ar vienu no iespējamiem parazitisma izcelšanās ceļiem. Pāreja uz parazitismu, izrādās, var notikt, ja organisms spēj pielāgoties jauniem dzīves apstākļiem citā organismā, kurš to nejausi ir norijis.

Tā mēs zinām daudz tipisku brīvi dzīvojošu nematožu. Tomēr starp tām ir arī tādas, piemēram, *Aloionema*, kuras, nejausi nonākot kailgliemeža (*Arion*) zarnās, iziet tajās nedaudz citādu attīstības ciklu un kļūst par parazītiem. Kailgliemežu apēstie šo brīvi dzīvojošo nematožu kāpuri nesagremojas, bet gluži pretēji — izaug divreiz lielāki nekā brīvībā. Citādā ziņā tie pilnīgi līdzinās tās pašas sugas brīvi dzīvojošām nematodēm, un no to olām iznāk kāpuri, kuri spēj dzīvot brīvībā. Tātad te parazitisms ir tikai fakultatīvs attīstības sānzars, gadījuma ceļš.

Dažām citām nematodēm novērojama regulāra divu paaudžu maiņa, no kurām viena ir brīvi dzīvojoša, bet otra var eksistēt tikai parazitiskā stāvoklī. Tāda, piemēram, ir *Rhabdias bufonis* (197. att.) no vārdes plaušām. Vardē parazitējošā paaudze sastāv no hermafroditiskiem īpatņiem un dod olas, kuras caur saimnieka zarnām nonāk ārvidē. No olām iznākušie kāpuri attīstās augsnē par dzimumgataviem tēviņiem un mātītēm, kuri ir divas reizes mazāki par parastajiem hermafroditiskajiem īpatņiem, un visu dzīvi pavada ārpus saimnieka. Lai notiktu šīs paaudzes pēcnācēju tālāka attīstība, tiem jānonāk vardē, kuras plaušās tie no jauna dod hermafroditiskus parazitiskus *Rhabdias*.

Beidzot, vairums parazitisko *Nematoda* dzīves cikla pamatdaļu aizvada parazitiskā stāvoklī un tikai olas stadija, bet dažkārt arī daļa kāpurveidīgās fāzes notiek ārpus saimnieka organisma. Jaunās stadijas, nenokļuvušas piemērotā saimniekā, vairumam nematožu iet bojā.



197. att. *Rhabdias bujonis*:

A — partenogenētiska hermafroditiska paaudze, B un C — brīvi dzīvojošās paaudzēs mātīte un tēviņš (pēc Klausā); 1 — mute, 2 — nervu gredzens, 3 — viduszarna, 4 — dzimumatvere, 5 — dzimumdziedzis, 6 — ānuss, 7 — olnīca, 8 — sēklinieks, 9 — spikulas.

Redzam, ka šādā veidā cēlies parazitisms sākumā ir fakultatīvs, pēc tam tas kļūst obligāts vienai no divām paaudzēm, kuras mainās, un beidzot raksturo ikvienu no secīgajām veģētārpu paaudzēm.

III KLASE. KINORINHI (KINORHYNCHA)

Tā ir neliela, jūru bentosā mitošu sīku tārpu grupa ar apmēram 100 sugām, kas sastopamas vai nu uz aļģēm, vai dūņās un smiltīs.

Uzbūve un fizioloģija. Sīki, tārpvēidīgi, 0,18—1 mm gari organismi. Ķermenis sastāv no neliela galvas nodalījuma, īsa kakla un gara vidukļa (198. att. A). Skropstiņu nav, ķermeni blīvi klāj hitīna plātnītes, kuras apņem vidukli kā cits citam sekojoši vainagi. Tā rezultātā dzīvnieks sastāv it kā no 13 posmiem (galva, kakls, 11 vidukļa gredzeni jeb zonīti). Ārējais gredzenojums maz atspoguļojas kinorinhu iekšējā uzbūvē un to ne tuvu nedrīkst pielīdzināt posmtārpu īstajai segmentācijai. Uz galvas ir vairāki atpakaļ vērstu dzelkņu vai kāšu vainagi; arī uz pārējā ķermeņa, it īpaši pakalgalā ir diezgan daudz hitīna dzelkņu un sariņu.

Ķermeņa sega sastāv no kutikulas, zem kuras klājas sīncitijveida hipoderma. Kopīga ādas-muskuļu maisa nav, jo muskulatūra sastāv no atsevišķiem specializētiem kūlišiem. Visa muskulatūra ir šķērsvītrotā. Ar to kinorinhi atšķiras no vairuma pārējo zemāko tārpu.

Nervu sistēmu veido rīkles nervu gredzens un ventrāla gredzeniska nervu stiegra; ķermeņa ārējais gredzeniskums ietekmē nervu stiegru tādejādi, ka gangliozās šūnas tajā salasās grupās atbilstoši zonītiem.

Maņu orgānus pārstāv taustes sariņi un viens pāris sīku vienkāršu acu, kuras atrodas virs rīkles nervu gredzena.

Gremošanas sistēma sastāv no taisnas caurules, kas sākas ar muti un beidzas ar ānusu. Zarnu kanāls novietojies plašā primārā ķermeņa dobumā.

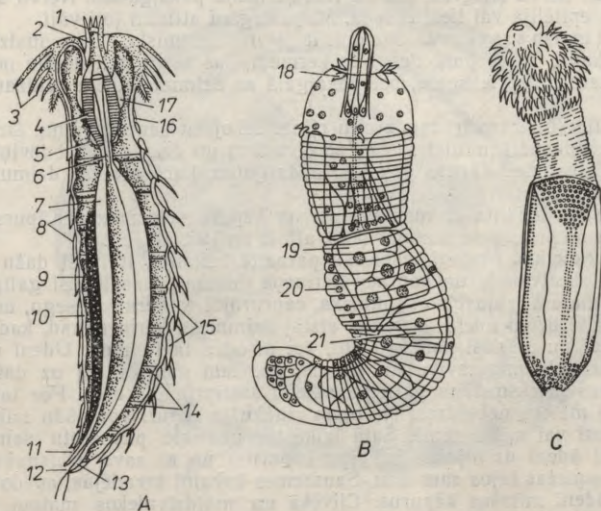
Izvadstīvēma sastāv no viena pāra īsu, nezarotu protonefrīdiju ar vienu mirgojošo liesmu katrā no tiem.

Dzimumstīvēma. Kinorinhi ir šķirtdzimumiski. Dzimumdziedzeri ir pārskaitā, un to izvadkanāls atveras ķermeņa pēdējā zonītā.

Attīstības agrās stadijas nav izpētītas; ir kāpurs ar nepilnu zonītu skaitu. Dzīvnieka augšanu pavada periodiska novilkšanās, kuras laikā vecā kutikula tiek nomesta un nomainīta ar jaunu.

Filogēnēze. *Kinorhyncha* klases izcelšanās nav pilnīgi skaidra; sākumā tos uzskatīja par posmkājiem ar atrofētām ekstremitātēm, bet protonefrīdiju esamība (posmkājiem to nekad nav) noliedza šo pieņēmumu.

Kinorinhu kopējais uzbūves plāns liecina par to piederību pie pirmdobuma tārpiem. Pēc ķermeņa segas kutikulizācijas, augšanas, kas saistīta ar novilkšanos, rīkles uzbūves tie atgādina nematodes, bet ir zināma līdzība ar vēderskropstaiņiem (protonefrīdiji). Tomēr tas ir nepietiekami, lai *Kinorhyncha* klasi tuvinātu kādai konkrētai *Nemathelminthes* grupai. Bez tam daži pētnieki atzīmē kinorinhu zināmu līdzību ar kāšgalvjiem, kā arī ar matoņu kāpuru priapulīdiem.



198. att. Kinorinhi:

A — *Kinorhyncha* uzbūves shēma (pēc Remanes), B — matoņa *Gordius* kāpurs (pēc Mildorfa), C — priapulīda *Halicryptus spinulosus* kāpurs (pēc Hamarstena); 1 — mute, 2 — mutes paugurs, 3 — galvas dzelkņi, 4 — rīkle, 5 — siekalu dziedzeri, 6 — barības vads, 7 — viduszarna, 8 — ventrālās plātītes, 9 — dzimumdziedzeris, 10 — ventrālā nervu stiegra, 11 — dzimumpora, 12 — ānuss, 13 — galazarna, 14 — dorsoventrālā muskulatūra, 15 — dorsālās plātītes, 16 — kakla plātītes, 17 — rīkles nervu gredzens, 18 — kāši, 19 — snuķa dziedzeris, 20 — ventrālās nervu stiegras aizmetnis, 21 — zarna.

Pie šīs klases pieder parazitisku tārpu grupa (apmēram 225 sugas), kas atšķiras no *Nematoda* ar virkni būtisku pazīmju. Matoņi parazitē dažādos posmkājos, galvenokārt kukaiņos.

Uzbūve. Cilindriskais un ļoti tievais matoņa ķermenis (199. att. A) var būt no dažiem centimetriem līdz 1,5 m garš. Matoņu jaunās parazitējošās stadijas ir bālganas, turpretī pieaugušo tārpu krāsa ir tumši brūna. Ķermeņa priekšgalā atrodas mute, pakalgalā — kloākas atvere.

Ķermeni apņem blīva kutikula, kuru izdala zem tās esošais vienslāņa epitēlijs, vēl dziļāk atrodas ādas-muskuļu maīsa muskulatūra, kura, līdzīgi kā nematodēm, sastāv tikai no gareniskām muskuļu šķiedrām.

Telpu starp muskulatūru un pa ķermeņa garenisko asi ejošo zarnu kanālu aizņem no daudzstūrainām šūnām un saistaudu izklājuma sastāvoša parenhīma. Taču šīs šūnas nebūt neaizņem visu ķermeņa iekšpusi. Ap zarnu un vīrs zarnas visā ķermeņa garumā stiepjas brīvi ķermeņa dobuma rajoni (199. att. D). Pēdējais, līdzīgi kā nematodēm, ir primārais ķermeņa dobums.

Zarnu kanāls ir tievas caurules veida un sastāv no priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas. Daudzām *Gordiacea* sugām priekšzarna reducējas, pārvēršas par blīvu šūnu lenti vai pilnīgi izzūd.

Izvadstīmas, elpošanas un asinsrites sistēmu nav.

Nervu sistēma sastāv no nervu gredzena ķermeņa priekšgalā un ventrālās nervu stiegras, kas iet līdz ķermeņa pakalgalam. Nervu sistēma atrodas epitēlijā vai tieši zem tā. Maņu orgāni attīstīti ļoti vāji.

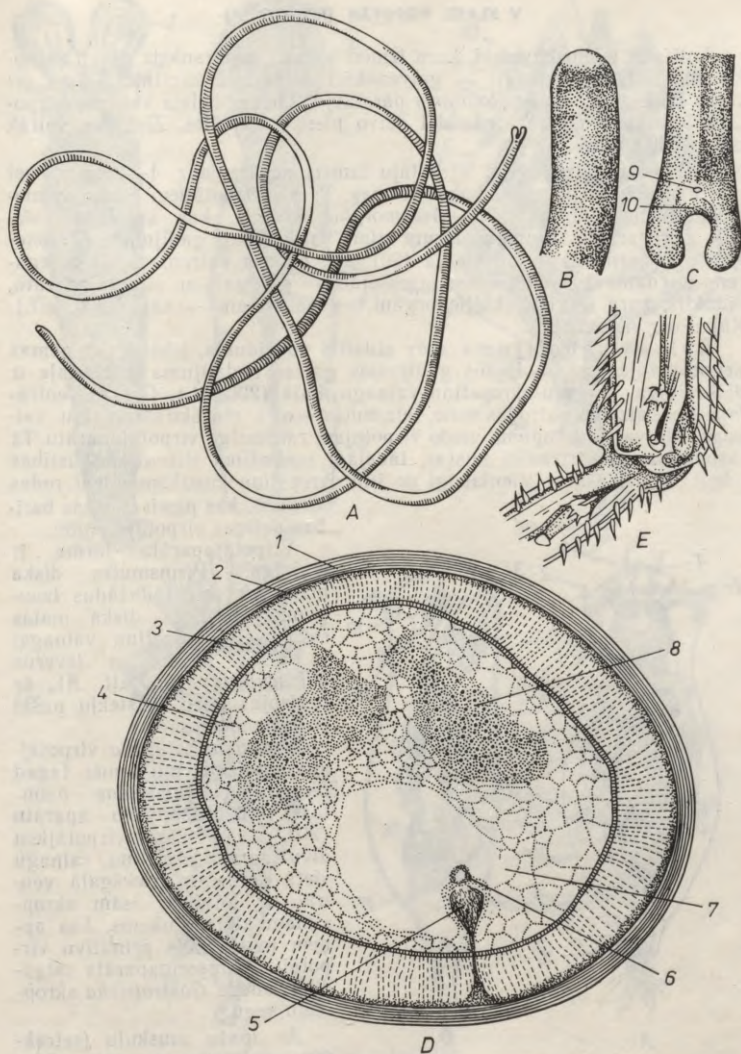
Dzimumsistēma. Matoņi ir šķirtdzimumiski. Dzimumdziedzeri ir pārskaitā. Tie ir gari, desveida ķermeņi, kas sākas akli netālu no dzīvnieka ķermeņa priekšgala, bet pakalgalā ar dzimumvadiem beidzas galazarnā.

Mātītes olnīcām ir daudz citu citam sekojošu sānizaugumu. Dzimumšūnu izvadkanāli mātītei sastāv no olvadiem un dzemdes, bet tēviņiem — no 2 seklvadiem. Zarnas pakalējo nodalījumu, kurā atveras dzimumvadi, sauc par kloāku.

Attīstība saistīta ar metamorfozi un kāpura veidošanos. Kāpurs krasi atšķiras no pieauguša matoņa (198. att. B un 199. att. E).

Dzīves cikls. Matoņi visbiežāk parazitē kukaiņu, it īpaši dažu taisnspārņu, skrejvaboļu un kapraču ķermeņa dobumā. Sasnieguši galīgos izmērus, matoņi izklūst no saimnieka, caurbjot to ķermeņa segu, un kādu laiku brīvi dzīvo ūdenī. Parazīts atstāj saimnieka ķermeni tad, kad saimnieks vai nu nejausi nonāk ūdenī, vai atrodas tā tuvumā. Ūdenī matoņi sasniedz dzimumgatavību un kopulē, pēc tam mātītes dēj uz dažādiem zemūdens priekšmetiem garā pavedienā sastiprinātas olas. Pēc tam pieaugušie matoņi nobeidzas. No olām iznākušie kāpuri var kādu laiku dzīvot ūdenī vai mitrā zemē. Sajā laikā tie uzmeklē piemērotu saimnieku (parasti ūdenī dzīvojošus kukaiņu kāpurus) un ar sava urbsnuķa palīdzību iespiežas tajos caur ādu. Sauszemes kukaiņi invadējas, apēdot invadētus ūdenī mitosus kāpurus. Cilvēkā un mājdzīvniekos matoņi nekad neparazitē. Tautas ticējumam, ka dzerot ar ūdeni noriti matoņi var kļūt par celoni saslimšanai, nav nekāda pamata.

Matoņu filoģenēze maz noskaidrota. Ar daļu pazīmju: vispārējo izskatu, kutikulu, muskulatūras uzbūvi, zināmu dzimumdziedzeru formas līdzību *Nematomorpha* klase atgādina nematodes. Radniecību ar *Nematelminthes* tipu pamato arī matoņu kāpura līdzība ar iepriekšējo klasi — *Kinorhyncha*.



199. att. Matonis *Gordius aquaticus*:

A — tēviņš — dabiskā lielumā, B — matona ķermeņa priekšgals, C — tēviņa pakalgalis, D — tēviņa šķērsriezums, E — *Gordius aquaticus* kāpurs viendienītes kāpura kājā (A—D — pēc Strelkova, E — pēc Meisnera); 1 — kutikula, 2 — hipoderma, 3 — garenisko muskuļšūnu slānis, 4 — parenhīma, 5 — ventrālā nervu stiegre, 6 — zarna, 7 — apzarnas sinuss, 8 — sēklas maisiņš, 9 — ānuss, 10 — kutikulas pusmēness daiva.

Ļoti siki ūdensdzīvnieki, kuru izmēri parasti nepārsniedz prāvu skropstaiņu izmērus. Virpotāji — galvenokārt saldūdeņu iemītņieki, kaut arī jūrās ir diezgan daudz *Rotatoria* pārstāvju. Lielum liels vairums virpotāju brīvi pārvietojas, nedaudzī dzīvo piestiprinājušies. Zināmas vairāk nekā 1500 sugas.

Uzbūve un fizioloģija. Virpotāju izmēri nepārsniedz 1—2 mm, bet starp tiem ir arī krietni sikākas formas. Tā pie virpotājiem pieder vismazākais daudzšūņu pārstāvis *Ascomorpha minima*, kas sasniedz tikko 0,04 mm garumu. Ķermeņa forma stipri variē. Retos gadījumos (*Trochosphaera*) ķermenis ir lodveidīgs (201. att. E), bet vairumam tas ir iegarens un dalās 3 nodalījumos: priekšējais — galvgalis ar virpotājarātu, viduklis, kurā ir visi iekšējie orgāni, un pakājējais — kāja (200. att.). Kājas var arī nebūt.

Galvas nodalījums maz atdalīts no vidukļa, iekšēji pat nemaz nenorobežojas no tā. Dažos gadījumos galvas nodalījuma priekšdaļa ir diskveidīga, ar garu skropstiņu vainagu malā (200. att.). Galvas ventrālajā pusē aiz diska atrodas mute, aiz mutes — otrs mazāku skropstiņu vainags. Abi vainagi kopumā veido virpotājam raksturīgo virpotājarātu. Tā skropstiņas nepārtraukti kustas, tādējādi nodrošinot dzīvnieka kustības ūdenī, tā peldēšanu. Vienlaicīgi ar šīm skropstiņu kustībām ūdenī rodas

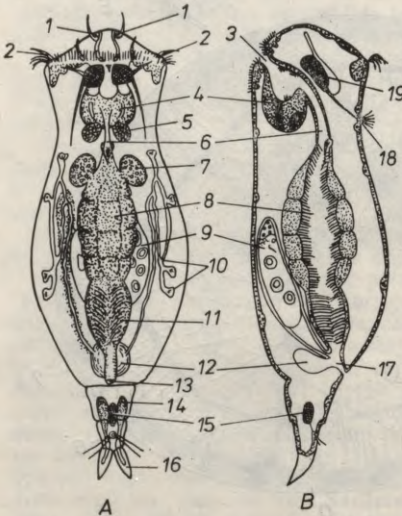
virpulis, kas pievirza sikas bāriņas daļiņas virpotāja mutei.

Virpotājarāta forma ir mainīga. Pirmsmutes diska mala var veidot dažādus izaugumus, bet aiz diska malas seko vēl skropstiņu vainags; te disks veido 4 lēverus (*Floscularia*; 201. att. A), te izstiepas garu taustekļu pušķi (*Stephanoceros*) utt.

Par visu *Rotatoria* virpotājarāta izejformu tomēr tagad pieņem *Notommatidae* dzimtas vāji diferencēto aparātu (202. att.). Šiem virpotājiem divu garu skropstiņu vainagu vietā ķermeņa priekšgalā ventrāli ir blīvi ar isām skropstiņām klāts laukums, kas apņem muti. Šāds primitīvu virpotāju skropstiņaparāts atgādina daudzu *Gastrotricha* skropstiņu segu.

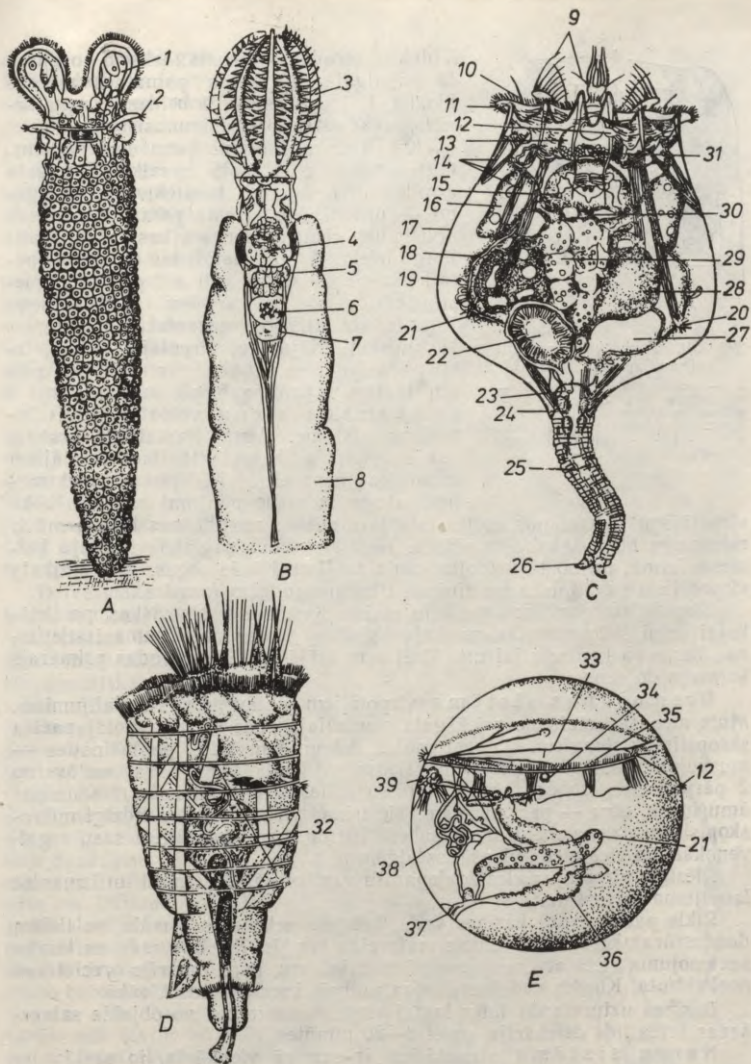
Ar īpašu muskuļu (retraktoru) palīdzību virpotāji galvas nodalījumu var ievilkāt viduklī un pēc tam no jauna to izvīzīt ārā

Vidukli pa lielākajai daļai apņem čaula. Tas var būt cilindrisks, dorsoventrāli saplacināts vai saspīests no sāniem.



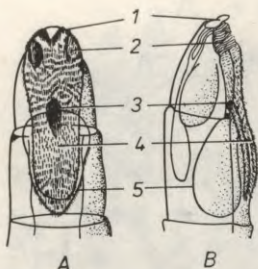
200. att. Virpotāju anatomija, shematizēta:

A — no dorsālās puses, B — no sāniem (pēc Remanes); 1 — galvas taustekļi, 2 — virpotājarāts, 3 — mute, 4 — rīkle ar žokājarātu, 5 — siekalu dziedzeri, 6 — barības vads, 7 — kuņģa dziedzeri, 8 — kuņģis, 9 — olnīca, 10 — prototefridijs, 11 — galazarna, 12 — urīnpūslis, 13 — kloākas atvere, 14 — cementdziedzeri, 15 — kājas ganglijs, 16 — pirksti, 17 — kloāka, 18 — dorsālais tausteklis, 19 — virsriekles ganglijs.



201. att. Virpotāji:

A — sēdošs virpotājs *Floscularia ringens*, kas veido aizsargcauruli no saviem ekskrementiem, B — sēdošs virpotājs *Stephanoceros fimbriatus* (pēc Vēzenberga-Lunda), C — *Brachionus pectinatus*, D — *Brachionus pectinatus* (pēc Vēzenberga-Lunda), E — planktonisks virpotājs *Trochosphaera solstitialis* (pēc Rusela); 1 — virpotājaparāta lēveri, 2 — sānu taustekļi, 3 — galvas taustekļi, 4, 15 — rīkle ar žokļaparātu, 5 — kungis, 6 — galazarna, 7 — urīnpūslis, 8 — galertveida aizsargapvalks, 9 — virpotājaparāta sariņi, 10 — manu sariņi, 11 — virpotājaparāta skropstiņas, 12 — dorsālais tausteklis, 13 — smadzeņu ganglijs, 14 — ķermena priekšējā retraktori, 15 — gremošanas dziedzeri, 17 — čaula, 18 — protonefrīdija kanāls, 19 — protonefrīdija terminālā kūna ar mirgojošo liesmu, 20 — sānu nervs un ventrālais tausteklis, 21 — olnīca, 22 — zarna, 23 — ānuss, 24 — kājas dziedzeri, 25 — to atveres, 26 — kājas pirksti, 27 — urīnpūslis, 28 — ola, 29 — kungis, 30 — barības vads, 31 — actīva, 32 — sēklinieks, 33 — ekvatoriālais nervs, 34 — actīva, 35 — pirmsmutes skropstiņu vainags, 36 — zarnu kanāls, 37 — kloāka, 38 — protonefrīdij, 39 — mute.



202. att. Primitīvs virpotāju virpotājaparāta tips:

A — no ventrālās puses, B — no sāniem (pēc Bošana); 1 — galvas priekšējā mala, 2 — skropstiņu laukuma sānuaugumi, 3 — mute, 4 — ventrālās skropstiņu laukums, 5 — rikle.

virpotājiem zem plānās ārējās citoplazmatiskās membrānas hipodermā ir raksturīgs blīvs šķiedrais slānis. Tieši šis slānis saglabā virpotāju ķermeņa formu, un no tā veidojas čaulaino sugu blīvās sēas. Ista kutikula virpotājiem nav tipiska un zināma tikai nedaudzām formām.

Virpotājiem nav ādas-muskuļu maisa. Ķermenī ir atsevišķas, pa lielākajai daļai šķērssvītrotās muskuļu šķiedras galvas nodalījumā izstiepšanai, ķermeņa kontrakcijai utt. Tieši zem ārējā epitēlija atrodas primārais ķermeņa dobums.

Gremošanas sistēma virpotājiem sastāv no trīs nodalījumiem. Mute atrodas netālu no priekšgala, ventrālajā pusē starp virpotājaparāta skropstiņu vainagiem. Tā ved mutes dobumā un tālāk paplašinoties — muskuļotā rīklē ar virpotājiem raksturīgo žokļaparātu, kas sastāv no 2 pāriem cietu zobu hitīna plātnišu rīkles sienā. Vienu pāri sauc par āmuriņiem, otru — par laktiņām. Tie trinas viens gar otru līdzīgi mikroskopiskiem dzirnakmeņiem un saberž barību, kas virpotājiem sastāv galvenokārt no viciņiem, vienšūnas aļģēm u. c.

Plēsīgie virpotāji rīkles žokļaparātu var izvīzīt caur muti un izmantot laupījuma satveršanai.

Rikle pāriet šaurā barības vadā, bet tam seko entodermāls, no lielām daudzstūrainām šūnām veidots maisveida kuņģis. Barības vada un kuņģa savienojuma vietā atveras viens pāris dziedzeru, kuru funkcija precīzi nav noskaidrota. Kuņģis ved šaurākā galazarnā, kura atveras kloākā.

Barības uzturēšanās laiks kuņģī virpotājiem ir īss: no objekta satveršanas brīža līdz defekācijai paiet 2—20 minūtes.

Nervu sistēma virpotājiem ir samērā vienkārša, jo sastāv no viena virsrīkles jeb smadzeņu ganglija un no tā uz visām pusēm gan uz priekšu, t. i., uz disku, gan atpakaļ, t. i., uz vidukli, atejošiem nerviem. Labāk par citiem ir attīstīti divi nervi, kas iet no smadzenēm gar zarnu kanāla sāniem visā ķermeņa garumā līdz kājai. Kā maņu orgāni virpotājiem funkcionē pirmām kārtām taustekļi. Visbiežāk tie ir trīs: divi ventrāli un viens dorsāls. Taustekļi ir mazi, paugurveidīgi, ar taustes matiņu pušķi virsotnē.

Vairumam virpotāju ir viens pāris acu vai tikai viena acs. Acis atrodas uz virsrīkles ganglija vai tieši virs tā. Tās veidotas ļoti vienkārši:

Vidukli atrodas vairums iekšējo orgānu: tā pakalgalā pie kājas pamatnes atveras kloāka, t. i., maiss, kurā beidzas zarnu kanāls, izvadsistēma un dzimumsistēma.

Kāja ir muskuļains ķermeņa izaugums, kuru apņem gredzenots apvalks. Tās galā atrodas divi kustīgi taustekļveida izaugumi — pirksti. Pie pirkstu pamatnes atveras divi nelieli cementdziedzeri, kas izdala īpašu lipīgu vielu. Ar tās palīdzību daudzi virpotāji var uz laiku, bet citi arī pastāvīgi piestiprināties pie atsevišķiem priekšmetiem. Kājā ir labi attīstīti gredzeniskie un gareniskie muskuļi. Kāja ļauj virpotājam rāpot, izstiepties kustības virzienā un uz laiku piestiprināties ar priekšgalu pie substrāta.

Ķermeņa sienu veido sincipitiāls hipodermas slānis. Agrāk izplatītais uzskats par spēcīgu kutikulas attīstību virpotājiem izrādījies nepareizs. Pēdējie ar elektronmikroskopu izdarītie pētījumi parādījuši, ka

sastāv no mazas gaismaslauzējas lēcas, kas guļ sarkana pigmenta kausā. Acīmredzot tās ir invertēta tipa acis. Ja acs ir viena, tad tā ir divu pāru acu saplūšanas rezultāts. Acis saskaras ar pigmenta kausu izliektajām pusēm, tāpēc tādas acs pigments veido X figūru.

Asinsrites un elpošanas sistēmu virpotājiem nav.

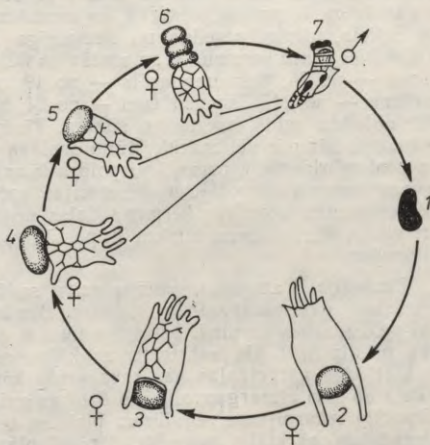
Izvadorgāni protonefrīdiju tipa. Ķermeņa dobumā abās pusēs zarnu kanālam atrodas divi mazzaroti kanāli, kuri beidzas kloākā. Kanālu atzaru gali ir slēgti, un tajos vibrē skropstiņu pušķis jeb mirgojošā liesma. Atzaru skaits variē no 4 līdz 50.

Dzimumsistēma. Virpotāji ir šķirdzimumiski, ar izteiktu dzimumu dimorfismu. Mātītes sastopamas daudz biežāk nekā tēviņi, un viss iepriekš aprakstītais attiecas tieši uz viņām. Tām ir viengabala vai divdaļīga olnīca, kas atrodas vidukļa pakaļgalā, zem zarnu kanāla. Parasti olnīca ir sadalīta divos nodalījumos: olšūnas ražojošā daļā jeb īstajā olnīcā un dzeltenumdziedzeros, kuri producē šūnas olas barošanai. Olnīca ar īsu olvadu beidzas kloākā.

Tēviņi (201. att. D) ir ievērojami mazāki par mātītēm un bieži iegūst pundurtēviņu nosaukumu. Tēviņiem zarnu kanāls ir reducēts, izvad sistēma vāji attīstīta, tūlīt pēc mātītes apaugļošanas tēviņi nobeidzas. Virišķā dzimumsistēma sastāv no viena sēklinieka un no tā atejoša sēklvada, kas beidzas kloākā, pie tam sēklvada gals izvirza muskuļotu, izvērsties spējīgu kopulācijas orgānu (*cirrus*). Daudzu orgānu stiprā redukcija tēviņiem izskaidrojama ar to īso dzīves laiku, kas beidzas tūlīt pēc mātītes apaugļošanas.

Dzīvesveids un attīstība. Virpotāju dzīves ciklu veido secīga divdzimumpaaudzes (tēviņi un mātītes) un partenogēnētiskās paaudzes maiņa, t. i., ciklam ir heterogonijas raksturs. Parasti pavasarī no ilgolām, kas

pārcietušas ziemu, iznāk partenogēnētiskas mātītes, kas atkal ražo partenogēnētiskas mātītes, kurām pēc tam var sekot vēl virkne tādu pašu partenogēnētisku mātīšu paaudžu (203. att.). Tālāk seko divdzimumu periods, kad viena no partenogēnētisko mātīšu paaudzēm sāk dēt tilpuma ziņā 2—3 reizes mazākas olas par līdzšinējām partenogēnētiskajām olām. Tēviņu pundurizmēri un straujā attīstība ir izskaidrojama ar mazo barojošo materiāla daudzumu olās. No olām drīz iznāk sīki tēviņi un pārojas ar mātītēm, kuras attiecībā pret šiem tēviņiem ir mātes paaudze. Mātītes, kuras partenogēnētiski ražoja tēviņus, pēc kopulācijas producē īpašas apaugļotas olas. Tās ir lielas, ietvertas blīvu apvalku sistēmā un tiek sauktas par ilgolām, jo to normāla attīstība notiek pēc gara miera



203. att. *Keratella quadrata* gada cikls (pēc Krečmera):

1 — ilgola, 2—6 — secīgas vasaras perioda partenogēnētisku mātīšu paaudzes ar partenogēnētiskām (vasaras) olām; pēdējās paaudzes mātīte (6) dēļ mazas olas, no kurām attīstās tēviņi, 7 — tēviņš. Tēviņi kopulē ar pēdējās paaudzes mātītēm, kuras pēc tam dēļ apaugļotas ilgolas jeb ziemas olas (1).

perioda, kas var ilgt no divām nedēļām līdz vienam gadam. Apaugļotās olas savukārt dod pirmo partenogēnētisko mātišu paaudzi, ar kurām cikls sākas no jauna.

Dzīves ciklu skaits viena gada laikā daudziem virpotājiem variē: atbilstoši izšķir monocikliskas, dicikliskas un policikliskas sugas. Starp citu, nereti viena un tā pati suga dažādās zemēs, bet dažkārt pat vienas un tās pašas vietas dažādās ūdenstilpēs dod dažādu ciklu skaitu gadā. Tas rāda, ka virpotāju cikliskums ir stipri atkarīgs no ārējiem apstākļiem, kuri mainās dažādos ūdeņos un vietās. No ārējiem faktoriem acimredzot ir atkarīga arī tēviņus producējošo mātišu parādīšanās. Daudzu eksperimentālu darbu rezultātā ir noskaidrots, ka šādu mātišu parādīšanos nosaka un pātrina dažādi faktori: barošanās apstākļi (barības trūkums, badošanās izraisa tēviņu ražošanu), vides ķīmiskais sastāvs.

Virpotāju cikliskumu sarežģī vēl daudzām sugām piemētošās sezonu mainības, kuras nav saistītas ar vairošanās raksturu. Tā, piemēram, gadā laikā citu citai sekojošu paaudžu virknē gardzelkņainā *Anuraea cochlearis* ziemas forma var pakāpeniski pārvērsties par formu ar vāji attīstītiem dzelkņiem un beidzot pilnīgi zaudēt lielo pakaļējo dzelkni, pārvērsties paaudzē, kuru sauc *A. cochlearis* f. *tecta* un kura agrāk skaitījās par patstāvīgu sugu. Tuvojoties ziemai, tā no jauna atgriežas izejas stāvoklī. Tādas periodiskas izmaiņas atsevišķu paaudžu ārējā izskatā apzīmē par ciklomorfosi (203. att.).

Virpotāju olu attīstība norit strauji: partenogēnētiskām olām, kurām nav miera perioda, attīstība ilgst 3—4 dienas. Attīstība ir tieša, bez metamorfozes; visumā drošālošanās ļoti agri kļūst divpusēji simetriska. Otra raksturīga attīstības pazīme ir orgānu izveidošanās no neliela šūnu skaita. Pēc tam visā dzīves laikā šūnu vairošanās orgānos vairs nenotiek. Tā rezultātā, tāpat kā *Nematoda* klases pārstāvjiem, *Rotatoria* šūnu skaits ir pastāvīgs. Ir precīzi pierādīts, ka daudziem virpotājiem ķermenis sastāv no neliela, pilnīgi noteikta un nemainīga šūnu skaita. Tā, piemēram, *Epiphanes senta* ķermeņa sega sastāv no 301 šūnas, rikle — no 165, viduszarna — no 76, dzimumaparāts — no 19, muskulatūra — no 122, nervu sistēma — no 247, izvadsistēma — no 24, bet viss dzīvnieka ķermenis no 959 noteiktā veidā izvietotām šūnām. Tēviņiem sakarā ar zarnu kanāla redukciju šūnu ir vēl mazāk. Šūnu sastāva pastāvīgums ir saistīts ar to, ka postembrionālajā periodā virpotāju šūnas vairs nedalās. Tas savukārt ir par iemeslu virpotāju reģenerācijas spēju zaudēšanai. Zaudētās vai eksperimentāli atdalītās ķermeņa daļas neauga. Tāda īpatnība vērojama arī citiem dzīvniekiem, kuriem ir pastāvīgs šūnu sastāvs, piemēram, nematodēm.

Ekoloģija. Vairums virpotāju dzīvo sadūdeņos, un starp tiem ir gan bentiskas, gan planktoniskas formas. Bentiskie virpotāji lielākoties rāpo vai peld gultnes tuvumā, bet starp tiem ir arī vesela virkne sēdošu sugu, kas piestiprinās pie substrāta ar kājas cementdziedzeru izdalījumiem, turklāt kāja pārveidojas par sava veida kātu. Vairums sēdošu virpotāju izdala ap sevi aizsargapvalku no dzidras galertveidīgas vielas vai no paša virpotāja izkārnījumu regulārām pīcīnām mūrē it kā ar mikroskopiskiem ķieģelišiem pārkļātu caurulīti. Tipiski planktoniskajiem virpotājiem uz ķermeņa izaug dažāda veida piedevas, tā palielinot dzīvnieka ķermeņa virsmu. Dažiem tie ir gari, nekustīgi čaulas dzelkņi (*Notholca*), citiem — ar ķermeni kustīgi savienoti zobaini sariņi (*Polyarthra*) vai arī īpaši muskuļoti, ar sariņiem klāti paša ķermeņa izaugumi (*Pedalion*). Saldūdens virpotāji ir nozīmīgs barības objekts lielākiem ūdens organismiem. Jūru virpotāju ir ievērojami mazāk.

Neliels virpotāju skaits ir pielāgojies dzīvei uz sauszemes, galvenokārt mitrās sūnās, starp ķerpiem u. tml. Daži no tiem (*Callidina*) labprāt apmetas aknu sūnu lapaņa īpašos maisīšos, kur ilgi saglabājas ūdens.

Sauszemes, kā arī dažī ūdenī mītoši virpotāji, neaizejot bojā, spēj pārciest pilnīgu izžūšanu. Pie tam tie nonāk anabiotiskā stāvoklī (šķietama nāve), bet pēc uzmanīgas samitrināšanas atdzīvojas. Virpotāju atdzīvošanos pirmais atklāja Lēvenhuks 1701. gadā, un pēc tam tā ir daudzkārt pēlita. Ievērojot zināmu piesardzību, samērcētus ūdeni, var atdzīvināt pat daudzus gadus izžuvušā stāvoklī bijušus virpotājus. Bez tam vēl izkal-tēti virpotāji spēj 4 stundas izturēt temperatūras pazemināšanu līdz -270° (šķidrā helijā) un 5 minūtes temperatūras paaugstināšanu līdz $+100^{\circ}\text{C}$.

Virpotāju filogēnēze. Par virpotāju izcelsmi pastāvējuši dažādi uzskati. Ilgu laiku, pamatojoties uz *Rotatoria* līdzību ar *Polychaeta* trohoforu (225. att.), tos pieņēma par hipotētisku posmtārpu neotēniskiem kāpuriem. Pēdējos gados izteiktas domas, ka virpotāju līdzība ar trohoforu uzskatāma par konverģences rezultātu jeb sakritību sakarā ar līdzīgu dzīvesveidu, bet *Rotatoria* grupas evolūcijas ceļš sākas no taisnzarnas turbelārijām. Šīs domas aizstāvji par primitīvākajiem uzskata nevis peldošos, bet rāpojošos virpotājus un par izejformu — nevis labi diferencēto skropstiņu vainagu, bet ventrālo, blīvi skropstiņām klāto laukumu ap muti. Šis laukums ir *Rhabdocoela* kopīgā skropstiņepitēlija atlieka. Par tuvību turbelārijām liecina virpotāju primitīvā protonefrīdiju uzbuve un mutes ventrālās novietojums. No pirmdobuma tāriem vistuvāk *Rotatoria* klasei stāv *Gastrotricha* klase. Tās tuvina ādas-muskuļu maisa trūkums, protonefrīdiju esamība, kā arī zināma līdzība skropstiņaparāta izveidojumā.

PĒLĪKUMS NEMATHELMINTHES TIPAM

KLASE. PRIAPULIDI (PRIAPULIDA)

Neliela jūras tārupu grupa (5 ģintis, 7 sugas), kuru piederība pie *Nemathelminthes* tipa nav pilnīgi nopamatota. Bentiski dzīvnieki, mīt dūņās un smiltīs.

Uzbūve. Ķermenis cilindrisks, tārpveidīgs, dažām sugām ar 1 vai 2 kaudālām piedevām (204. att. A). Dzīvnieka priekšējā trešdaļa ar speciālu muskuļu palīdzību var iemaukties vidukli. Iemaucama ķermeņa daļa — snuķi — klāj gareniskās rindās izvietojušies piesūcekņi un dzelkņi.

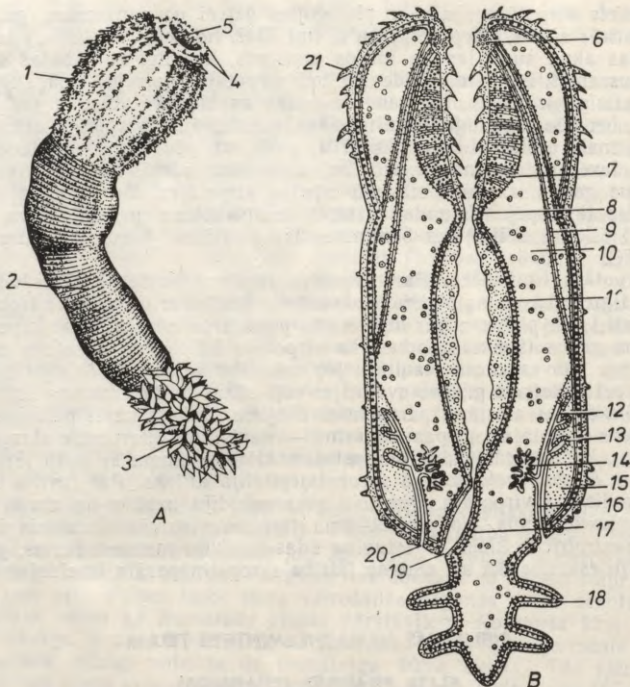
Ķermeņa siena sastāv no kutikulas, vienslāņa epitēlija un spēcīga gredzeniskās un gareniskās muskulatūras slāņa. Zem muskuļiem ir peritoneālais epitēlijs. Tas izklāj plašo ķermeņa dobumu. Speciāla izklāja esamība tuvina priapulīdu ķermeņa dobumu posmtārpu sekundārajam ķermeņa dobumam — celomam (229. lpp.). Peritoneālais epitēlijs turpinās arī kaudālajās piedevās. Cauri visam ķermenim stiepjas taisns zarnu kanāls (204. att. B), kas sākas ar muti priekšējā polā un beidzas ar ānusu pakalējā polā (pie kaudālo piedevu pamatnes, ja tādas ir).

Asinsrites sistēmas nav.

Elpošana notiek vai nu caur visu ķermeņa virsmu, vai caur kaudālajām piedevām, kuras funkcionē kā žaunas un sastāv no doba kāta ar daudziem isiem atzariem.

Nervu sistēma vāji attīstīta un sastāv no rīkles nervu gredzena un ventrālās nervu stiegras.

Izvadstēma un dzimumstēma priapulīdiem ir apvienotas kopīgā urogenitālā sistēmā (204. att. B). Priapulīdi ir šķirtdzimu-



204. att. Astainā priapulida (*Priapulus caudatus*) uzbūve:

A — ārējais izskats (pēc Sipli), B — uzbūves shēma (pēc Landu); 1 — snukis, 2 — viduklis, 3 — kaudālās piederības, 4 — apmutes zobini, 5 — mute, 6 — rikles nervu gredzens, 7 — rikle, 8 — barības vads, 9 — snuķa retraktori, 10 — ķermeņa dobums, 11 — viduszarna, 12 — dzimumvads, 13 — dzimummaisni (ģonādu daļas), 14 — protonefrīdiji, 15 — mezenterījs, 16 — urogenitālais kanāls, 17 — gala-zarna, 18 — kaudālās piederības, 19 — ānuss, 20 — urogenitālā pora, 21 — snuķa dzelkņi.

miski. Dzimumdziedzeri ir divi gareniski kompakti veidojumi, kas ar mezenteriju piestiprināti ķermeņa sienai. Katrs dzimumdziedzeris sastāv no liela skaita vienā galā slēgtu, savstarpēji sapinušos dzimummaisņu, kuru otrs gals atveras kopīgā urogenitālā kanālā. Ārvidē abi kanāli atveras ar urogenitālo poru pāri ķermeņa pakalgalā. Urogenitālajam kanālam pievienojas vairāki protonefrīdiju pušķi, pie tam katram pušķim ir vairāki tūkstoši speciālu vicainu šūnu — solenocītu.

Attīstība. Priapulīdu olas drostalošanās, kā to nesen parādīja L. Zinkins, ir bilaterāla, t. i., atgādina pirmdobuma tārpu olas drostalošanos. No olas attīstās kāpurs, kas, tāpat kā pieaugušie dzīvnieki, dzīvo bentosā. Astainā priapulida (*Priapulus caudatus*) kāpura uzbūve ir ļoti vienkārša: tā ārpusē ir ektoderma un iekšpusē nediferencēta šūnu masa. *Halicryptus spinulosus* kāpurs ir līdzīgs pieaugušam dzīvniekam (198. att. C); atšķirība ir tikai tā, ka kāpura vidukli (ne priekšējo ievēlamo daļu) no dorsālās un ventrālās puses apņem hitīna divvāku čaula, tāpēc tas ir dorso-

ventrālā stipri saplacināts. Pārvēršanās par pieaugušu formu var ilgt divus gadus, un tā saistīta ar kutikulas maiņu.

Ekoloģija. Priapulīdi dzīvo piekrastes zonā, kur veido aliņas mikstā gruntī. Viena suga mīt starp pavedienaļģēm virs gultnes. Priapulīdu izmēri ir nelieli — 0,2—10 cm.

Filoģenēze. Agrāk *Priapulida* klasi tuvināja posmtārpiem (225. lpp. *Echiurida* kl.; 253. lpp. *Sipunculida* kl.) sakarā ar līdzību ārējā izskatā un dzīvesveidā, kā arī tāpēc, ka abām grupām ķermeņa priekšējais gals var ar retraktoru palīdzību ievilkties. Arī ķermeņa dobumam un nervu sistēmai ir līdzīgs izveidojums.

Pēdējā laikā šķiet iespējams tuvināt *Priapulida* klasi caur kinorinhiem neposmoto tārpu *Nemathelminthes* zaram. Priapulīdu kāpurs tiešām ir līdzīgs pieaugušiem kinorinhiem (198. att.) kā pēc dzīvesveida, tā uzbūves: kutikulārā ķermeņa sega, snukis ar vairākiem dzelkņu vainagiem. Turpretī nav nekādu pierādījumu, ka *Priapulida* klases pārstāvjiem veidotos planktonisks, posmtārpiem tik raksturīgais kāpurs — trohofora. Pieauguša dzīvnieka uzbūvē priapulīdus kinorinhiem tuvina protonefrīdiju esamība. Būtiska atšķirība starp šīm grupām ir ķermeņa dobuma raksturs: kinorinhiem tas ir primārs, bet priapulīdiem atgādina celomu. Iespējams, ka *Priapulida* klase ir zemāko neposmoto tārpu augšējs akls zars, kas ieguvis celomu neatkarīgi no *Annelida* (225. lpp.).

NEMATHELMINTHES TIPĀ FILOĢENĒZE

Ilgu laiku *Nemathelminthes* tipa klašu izcelsme palika neskaidra, un autoru domas šajā jautājumā stipri dalījās. Tikai pēdējā laikā pēc šim tipam piederošo grupu dziļākas analīzes kļuvis skaidrs, ka to visu filoģenētiskās saknes saistītas ar skropstīntārpiem.

Tiešām, ar skropstīntārpiem kopīgas organizācijas pazīmes atrodamas dažādās *Nemathelminthes* tipa klasēs. Tā, piemēram, virpotājiem un vēderskropstaiņiem vēl ir saglabājušies ar skropstīnām klāti ķermeņa rajoni. Sajās klasēs izvadorgāni sastāv no tipiskiem protonefrīdijiem. Nematožu (it īpaši primitīvo jūrās brīvi dzīvojošo formu) un vēderskropstaiņu nervu sistēmas uzbūvē nav pretrunā ar skropstīntārpu nervu sistēmas uzbūves pamatshēmu. Pirmdobumtārpu primitīvākajām formām (*Gastrotricha*, *Nematoda*, *Kinorhyncha* klasēs) rīkle ir līdzīga taisnzarnas turbelāriju masīvajai rīklei. Pirmdobumtārpiem raksturīgais mutes novietojums ķermeņa priekšgalā ir sastopams arī *Rhabdocoela* kārtā. Dzimumsistēmas izveidojumā, ja neskaita daudziem *Nemathelminthes* pārstāvjiem sastopamo šķirtdzimumismu, nav principiālu atšķirību no *Turbellaria* klases primitīvajām formām, bet virpotāju sievišķajā dzimumaparātā ir dzeltenumdziedzēri. Tātad ir pamats uzskatīt, ka *Nemathelminthes* tipa senči bijuši kaut kādi skropstīntārpi.

Būtiskas atšķirības no skropstīntārpiem pirmdobumtārpu uzbūvē ir primārais ķermeņa dobums un ānuss. Taču šīs pazīmes ir progresīvas evolūcijas rezultāts un nerada šķērslī iepriekš izklāstītajai teorijai par *Nemathelminthes* tipa izcelsmi. Interesanti, ka dažām taisnzarnas turbelārijām lakūnas parenhīmā ir tik lielas, ka tajās var brīvi peldēt parazitiski skropstaiņi. Lakūnām palielinoties un saplūstot, varēja rasties plašs primārais ķermeņa dobums.

Starp atsevišķām *Nemathelminthes* tipa klasēm un skropstīntārpiem pirmajā brīdī uzbūves ziņā šķiet lielas atšķirības. Pirmdobumtārpiem raksturīga ir stipra kutikulizācija un vairāk vai mazāk pilnīga skropstīnsegas zaudēšana, kā arī pastāvīga šūnu sastāva izveidošanās (virpotājiem,

daļēji nematodēm). Nematodēm nav gredzeniskās muskulatūras, nervu sistēmā veidojas rīkles nervu gredzens, bet protonefrīdijus nomaina ādas dziedzēri. Virpotājiem izveidojies virpotājaparāts; ļoti spēcīgām izmaiņām pakļauta nervu sistēma, rīklē izveidojies žokļaparāts, ādas-muskuļu maiss sadalījies atsevišķos muskuļos utt. Vēderskropstaiņiem un kinorinhiem no ādas-muskuļu maisa arī attīstījušies specializēti muskuļi utt.

Taču visas šīs atšķirības skar galvenokārt atsevišķus orgānus un audus, bet maz — galveno uzbūves plānu.

TIPS. KĀŠGALVJĀRPI (ACANTHOCEPHALES)

Kāšgalvjārpji ir paraziti. Tipā ir apmēram 500 sugas, un tām raksturīgas vairākas pazīmes.

1. Bez izņēmuma parazitiski tārpji, kas dzimumgatavības stadijā parazītē mugurkaulnieku zarnu kanālā.

2. Ķermeņa priekšgals pārveidojies par specializētu piestiprināšanās orgānu — ievēlcamu snuķi, uz kura rindās sakārtojušies kutikulas kāši.

3. Ķermeņa sega sastāv no plānas kutikulas un ar lakūnu sistēmu caurausta hipodermas. Ķermeņa dobums ir primārs.

4. Gremošanas, asinsrites un elpošanas sistēmu nav.

5. Kāšgalvjārpji ir šķirtdzimumiski. Ģenitālās sistēmas izvadkanāli nereti savienojas ar protonefrīdiju tipa izvadsistēmas izvadiem kopīgā urogenitālā kanālā.

6. Attīstība ar metamorfozi. Dzīves ciklā notiek saimnieku maiņa.

Kāšgalvjārpju tipā ietilpst tikai viena klase.

KLASE. KĀŠGALVJI (ACANTHOCEPHALA)

Uzbūve un fizioloģija. Kāšgalvju ķermenis ir aptuveni veltenisks (205. att.) un sadalās paša ķermenī un dobā snuķī, kas var iemaukties kā cimda pirksts (206. att.). Uz snuķa ir vairākas rindas ar galotnēm atpakaļ vērstu kutikulas kāšu, un ar tiem parazīts piestiprinās pie saimnieka zarnu kanāla sienām. Ar retraktormuskuļu palīdzību snuķis iemaucas ķermenī īpašā snuķa makstī — dobā muskuļotā, pakaļgalā noslēgtā maisiņā. Savu-

kārt snuķa maksts piestiprinās pie tārpja ķermeņa sienas ar vienu muskuļu pāri. Ķermeņi apņem plāna kutikula, zem kuras atrodas hipoderma. Hipoderma sastāv no sincīcija, kas ir embrionālo ektodermas šūnu saplūšanas rezultāts. Hipodermu caurauž kanālu jeb lakūnu sistēma. Hipodermas masā guļ nedaudzī lieli kodoli. Te uzkrājas glikogēns, kas kāšgalvjiem, tāpat kā citiem endoparazītiem (155. lpp.), ir galvenais enerģijas avots.

Uz snuķa un paša ķermeņa robežas kāšgalvju hipoderma veido vienu pāri izaugumu — lemniskus, kuri kā lentveida saites guļ snuķa maksts abās pusēs. Lemnisku funkcija līdz pat šim brīdim nav zināma. Pieņem, ka tie piedalās snuķa iemaukšanas un izmaukša-



205. att. Kāšgalvji:

A — cūkas dižkāšgalvis (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*), B — eža kāšgalvis (*Moniliformis moniliformis*) (pēc Brēmera).

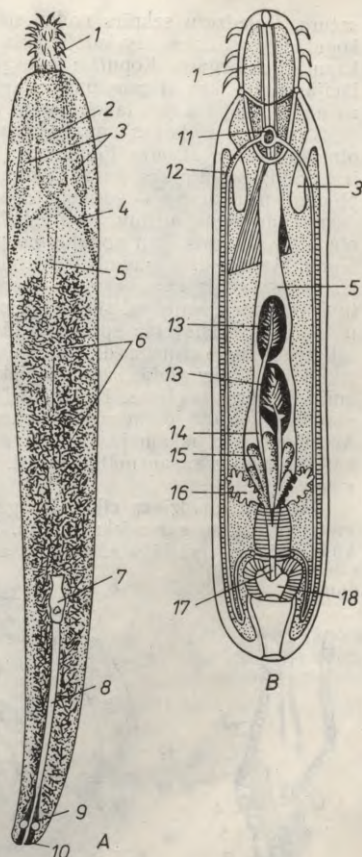
nas procesos. Ādas-muskuļu maisa muskulatūra sastāv no diviem slāņiem: ārējā gredzeniskā un iekšējā gareniskā. Aiz muskulatūras seko plašs ķermeņa dobums (207. att. B).

Gremošanas sistēmas sakārā ar parazitisko dzīvesveidu nav, un barošanās notiek caur ķermeņa virsmu. Acimredzot kāšgalvj, līdzīgi lenteņiem, uzņem saimnieka sagremotās vielas no tā zarnu satura. Iespējams, ka svarīga nozīme šajā procesā ir bezgala daudzajiem smalkajiem kanāliem, kuri caururbj virsējo ķermeņa segu un atveras uz āru ar mikroporām.

Nervu sistēma ļoti vienkārša. Tā sastāv no nepāra smadzeņu ganglija, kas atrodas snūķa makstī, tuvāk tās pakalgalam. No ganglija uz priekšu atiet smalki nervu atzari, kas inervē snūķi, bez tam divas resnas sānu nervu stiegras, iznākušas no snūķa maksts, šķērso ķermeņa dobumu un pēc tam gar vidukļa sienu virzās uz pakalgalu. No maņu orgāniem aprakstītas tikai nelielas maņu papillas pie snūķa pamatnes, tā galotnē, kā arī blakus dzimumatverei.

Izvadorgāni atrasti tikai nedaudzām sugām. Piemēram, cūku dižkāšgalvim (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*) ir mazliet pārveidoti protonefrīdiji. Tie ir divi kokveidā sazaroti kanāli, kas sastāv no ļoti daudziem smalkiem zariņiem. Katra zariņa galā ir kolbveida šūna ar mirgojošo liesmu, kas vērsta pret kanāliņa dobumu (207. att. C). Kanāliņi beidzas galvenajos protonefrīdiju savācējkanālos, kuri atveras dzimumsistēmas izvadros. Tādējādi kāšgalvjiem izvadros un dzimumsistēma ir saistītas.

Dzimumsistēma. Kāšgalvj ir šķirtdzimumiski. Dzimumdziedzeri ir pārskaitā, tie attīstās īpaši saistaudu lentē jeb ligamentā, kas stiepjas no snūķa maksts pakalgala cauri ķermeņa dobumam uz dzīvnieka pakalgalu. Tēviņiem (206. att. B) ir divi ovāli sēklinieki ar sēklvadiem. Abi sēklvadi savienojas sēklas izvirdējkanālā, kurā ieplūst vairāku (visbiežāk 6) viensūnas cementdziedzeru



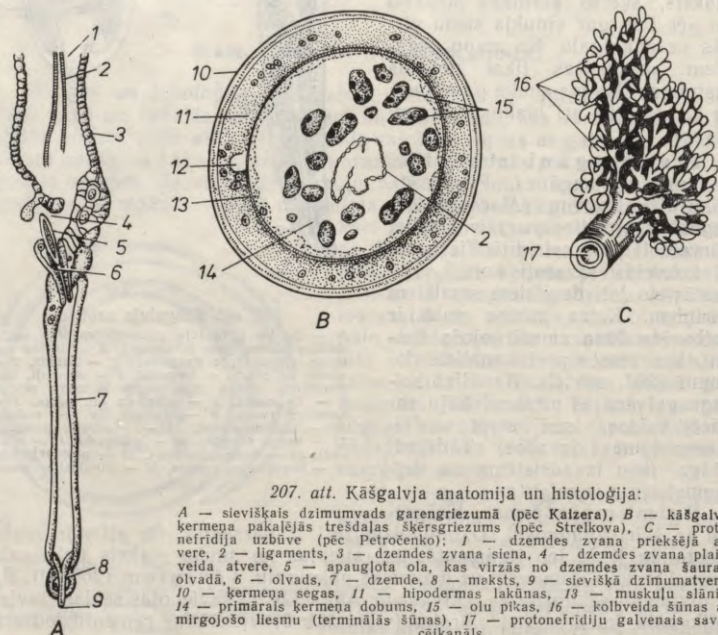
206. att. Kāšgalvja uzbūve:

A — lidaku kāšgalvja (*Acanthocephalus lucii*) inātes shēma (pēc Štelkova), B — tēviņa uzbūves shēma (pēc Kešnera); 1 — snūķis, 2 — snūķa maksts, 3 — lemmiski, 4 — muskuļi, kuri piestiprina snūķa maksti pie ķermeņa sienas, 5 — ligaments, 6 — olas un oļu pikas, 7 — dzimdes zvans, 8 — dzemde, 9 — maksts, 10 — dzimumatvere, 11 — smadzeņu ganglijs, 12 — nervu stiegras, 13 — sēklinieki, 14 — sēklvadi, 15 — cementdziedzeri, 16 — protonefrīdiji, 17 — kopulācijas orgāns, 18 — kopulācijas soma.

saturš. Dziedzeru sekretš noder sieviškš dzimumporas noslēgšanai pēc kopulācijas. Sēklas izviedējkanāla gals ir spēcīgi muskuļots un veido kopulācijas orgānu. Kopulācijas orgāns iesniedzas īpašā maišiņā — kopulācijas somā, kas atveras uz āru ķermeņa pakaļgalā. Soma var izvērsties uz āru kopulācijas laikā apņēm māites ķermeņa pakaļgalu.

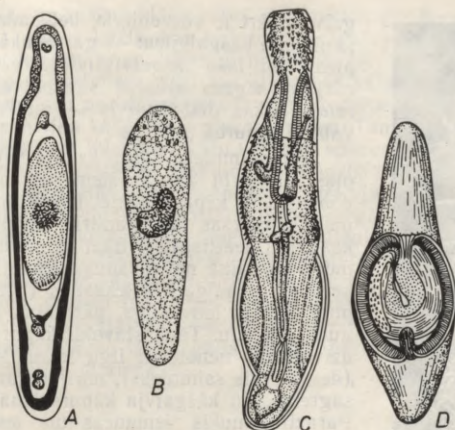
Sieviškšā dzimumsistēma jauniem īpatņiem sastāv no divām olnīcām, kuras atrodas ligamentā. Māitēm kļūstot vēcākām, olnīcas sairst daudzās olu pikās, kuras sākumā nokļūst ligamentā, bet pēc tam caur plisumiem tā sienās — ķermeņa dobumā. Katra olu pika sastāv no dažiem desmitiem jaunu olšūnu. Nobriedušās olšūnas apaugļojas, vēl atrodoties olu pikās, bet pēc tam nodalās no pikas un, līdzīgi tai, peld ķermeņa dobumā. Māites dzimumvads ir īpatnēji veidots (207. att. A). Tas ir kanāls, kas sākas ar dzemdes zvanu — pret ķermeņa dobumu plaši atvērtu piltuvi. Dzemdes zvans pakaļgalā pāriet divos olvados, bet dorsālajā pusē tam ir vēl īpaša plaisveida sprauga. Šāda dzemdes zvana struktūra ļauj šķīrot zvanā no ķermeņa dobuma iekļuvušās olas: šaurajos olvados var iekļūt tikai apaugļotās, apvalkā ietvertās un drostoloties sākušās olas, kuras ir vārpstveidīgas. Krietni lielākās negatavās olas un olu pikas, kas nonākušas zvanā, olvados neieiet un tiek izstumtas ārā ķermeņa dobumā. Abi olvadi ieieit nākamajā dzimumvada nodalījumā — garā nepāra dzemdē, kas beidzas ar sašaurinātu maksti. Maksts atveras uz āru dzīvnieka ķermeņa galā.

Attīstība un dzīves cikls. Kāšgalvju dzīves cikls parasti saistīts ar metamorfozi un saimnieku maiņu. No olas attīstās iegarens kāpurs ar kāšu vainagu priekšgalā. Kāpurs un pieaugušie kāšgalvji sastāv no sa-



207. att. Kāšgalvja anatomija un histoloģija:

A — sieviškšais dzimumvads garengriezumā (pēc Kaizera), B — kāšgalvja ķermeņa pakaļējās trešdaļas šķēsgriezums (pēc Strelkova), C — proto-neiridija uzbūve (pēc Petročenko): 1 — dzemdes zvana priekšējā atvere, 2 — ligaments, 3 — dzemdes zvana siena, 4 — dzemdes zvana plaisveida atvere, 5 — apaugļota ola, kas virzās no dzemdes zvana šaurajā olvadā, 6 — olvads, 7 — dzemde, 8 — maksts, 9 — sieviškšā dzimumatvere, 10 — ķermeņa segas, 11 — hipodermas lakūnas, 13 — muskuļu slānis, 14 — primārais ķermeņa dobums, 15 — olu pika, 16 — kolbveida šūnas ar mirgojošo liesmu (terminālās šūnas), 17 — protoneiridiju galvenais savācējkanāls.

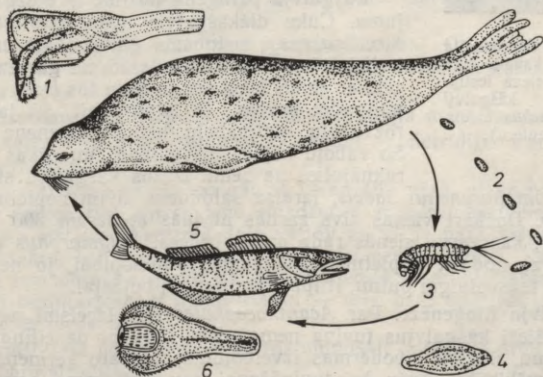


208. att. Kāšgalvja *Polymorphus* ola un kāpuri (no Petročenko):

A — ola, B — no olas iznācis kāpurs, C — izveidojies kāpurs, D — iekapsulējies kāpurs no starpsaimnieka ķermeņa dobumā.

mērā nedaudzām šūnām. Dažiem kāšgalvjiem (*Neorhynchus* u. c.) šūnu skaits ir pastāvīgs. Hipoderma satur tikai 6 kodolus, lemniski — 3, snuķa retraktori — 4 utt.; ar šūnām visbagātākā ir nervu sistēma.

Lai notiktu tālāka attīstība, olas ar tajās esošajiem kāpuriem jānorij starpsaimniekam. Kāšgalvjiem, kuri dzimumgatavības stāvoklī dzīvo ūdens mugurkaulniekos (zivis, abiniekos, ūdensputnos), par starpsaimnieku



209. att. Kāšgalvja *Corynosoma strumosum* dzīves cikls (pēc Dogela):

1 — pieaudzis kāšgalvis no rona zarnām, 2 — no invadēta rona zarnām iznākušas kāšgalvja olas, 3 — vēzis *Pontoporeia* norij kāšgalvja olas, 4 — kāšgalvja kāpurs vēža ķermeņa dobumā, 5 — zivs apēd vēzi, 6 — iekapsulējies kāšgalvja kāpurs zivs ķermeņa dobumā. Ronis invadējas ar kāšgalvi, apēdot zivi ar parazita kāpuriem.



210. att. Alpreparēta zivs zarnu kanāla daļa un zarnas sienā iestiprinājušies kășgalvji *Pomphorhynchus laevis* (pēc Rautera).

mēram, *Pomphorynchus laevis*, izraisa saldūdens zivim nopietnus zarnu bojājumus. Dažkārt vienas zivs zarnās atrodas apmēram 300 kășgalvju (210. att.), kas zarnu sienās rada dziļas brūces. *Polymorphus* ģints piļu parazīti var nodarīt nopietnus zaudējumus punktopībai, jo nereti kļūst par cēloni masveidīgai putnu, it īpaši jaunputnu, bojāejai.

Kășgalvju filogēnēze. Par *Acanthocephales* tipa izcelsmi nav vienota uzskata. Bieži kășgalvjus tuvina nematodēm, norādot uz cilindrisko ķermeņa formu, līdzību hipodermas izveidojumā, primāro ķermeņa dobumu un dzimumšķirtību. Taču šai tuvināšanai nav pietiekama pamata. Kășgalvju ķermenis kļūst cilindrisks tikai pēc fiksācijas. *Polymorphus* ģints piļu nematodēm hipodermu tiem caurauž lakūnas, ir protonefrīdiji, bet dzimumsistēma principiāli citādi veidota.

Ir arī cits viedoklis, pēc kura kășgalvjus uzskata par priapulīdiem tuvradniecīgu grupu. Dažu *Priapulida* (187. lpp.) klases jaunu pārstāvju

galvenokārt ir vēzveidīgie, bet sauszemes mugurkaulnieku kășgalvjiem — galvenokārt kukaiņi. Tā, piemēram, lašu kășgalvis (*Echinorhynchus salmoneis*) no sīgām attīstās sânpeldvēžos (*Pontoporeia*), cūkas dižkășgalvis — maijvaboļu un rožvaboļu kâpuros utt.

Starpsaimnieka zarnu kanālā kâpurs izkļūst no olas, caurbj zarnas sienu un nonāk ķermeņa dobumā. Te kâpurs nomet kâšus, aug un pakâpeniski pārvēršas par gandrīz izveidojušos jaunu kășgalvi; neattīstīta ir tikai dzimumsistēma. Metamorfozes laikā notiek snuķa iemaukšanās makstī, ķermeņa pakaļgala ieliekšanās (208. att.), un kâpurs, kļūvis lodveidīgs, pārklājas ar blīvu saistaudu kapsulu. Tādā stāvoklī kâpurs var saglabāt dzīvotspēju nenoteikti ilgu laiku. Mugurkaulnieks (definitīvais saimnieks), norijis starpsaimnieku, to sagremo, un kășgalvja kâpurs iznāk no kapsulas. Parazīta snuķis izmaucas un iespiežas definitīvā saimnieka zarnu sienā. Pēc kāda laika sâk funkcionēt kășgalvja dzimumsistēma.

Dažâm sugâm dzīves cikls ir vēl sarežģītâks (209. att.): tâ roņu zarnu parazītam *Corynosoma strumosum* pirmais starpsaimnieks ir sânpeldvēži (*Pontoporeia*). Sos vēžus ēd zivs. Zivju zarnās kășgalvja kâpuri atbrivojas no vēža ķermeņa, iziet caur zivs zarnu sienu un no jauna iekapsulējas tās ķermeņa dobumā. Zivs organismā kâpuri tālāk neattīstās. Dzimumgatavību tie sasniedz tikai roņa zarnās pēc tam, kad tas ir apēdis invadēto zivi.

Kășgalvju patogēnâ nozīme ir diezgan ievērojama. Cūku dižkășgalvis (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*) sastopams galvenokârt cūkâs. Tas ir liels târps, kas sasniedz 25 cm garumu un vairâk, ar samērâ īsu snuķi, kuru tas iedur zarnu sienâ, radot brūces. Tâ kâpuri mīt, kâ jau minēts, rožvaboļu, maijvaboļu kâpuru ķermeņa dobumâ. So vaboļu kâpuri dzīvo zemē, un cūkas tos apēd, rakņâjoties pa zemi. Dažas kășgalvju sugas, piekâņjoties pa zemi. Dažas kășgalvju sugas, pie-

ķermenis sadalās ar kāšiem klātā galvā (to uzskata par homologisku kāšgalvju snuķim), gludā kaklā, kas ir līdzīga kāšgalvju snuķa pamatdaļai, un vidukli. Izvadorgāni priapulīdiem ir protonefrīdiji, kas atveras dzimumvados līdzīgi kā kāšgalvjiem. Būtiskas atšķirības kāšgalvju un priapulīdu izveidojumā izskaidro ar kāšgalvju parazitisko dzīvesveidu. Beidzot, visvecākā hipotēze tuvina kāšgalvju plakantārpiem. Tam par labu runā snuķis, kas pēc uzbūves ir līdzīgs ar kašu vainagu apbruņotajiem cestodu skoleksiem, gremošanas sistēmas trūkums, protonefrīdiju tipa izvadorgāni un dažu autoru sazīmētās ortogona pēdas kāšgalvja nervu sistēmā. Taču nedrīkst aizmirst, ka līdzība piestiprināšanās orgānu izveidojumā, gremošanas sistēmas trūkums kāšgalvjiem un lenteņiem saistīts ar parazitisko dzīvesveidu un drīzāk ir konverģenta rakstura. Acīmredzot kāšgalvji jāuzskata par pastāvīgu dzīvnieku tipu, kas pēc savas izcelšanās saistīts ar plakantārpiem, kuriem tas tomēr ir vistuvākais. Visticamāk, ka tas ir plakantārpu akls evolūcijas zars, attīstījies paralēli *Nemathelminthes* tipam, bet ir neatkarīgs no tā un gājis šauras, parazitārā dzīvesveida noleiktas specializācijas virzienā.

TIPS. POSMTĀRPI (ANNELIDA)

Posmtārpu tips aptver ievērojamu skaitu (apmēram 9000) augstāko tārpu sugu ar krietni sarežģītāku ķermeņa uzbūvi nekā iepriekšējiem tiem. *Annelida* tipam ir vairākas galvenās pazīmes.

1. Posmtārpu ķermenis sastāv no galvas daivas (prostomija), segmentēta jeb posmota vidukļa un pakalējās anālās daivas (pigīdija). Galvas daivā parasti izvietojušies maņu orgāni.

2. Labi attīstīts ādas-muskuļu maiss.

3. Dzīvniekiem ir sekundārais ķermeņa dobums jeb celoms; katram segmentam turklāt ir savs celoma maisu pāris. Galvas un anālajai daivai celoma nav.

4. Mute atrodas vidukļa pirmā posma vēderpusē. Gremošanas sistēma vienmēr sastāv no mutes dobuma, rīkles, viduszarņas un galazarņas, kas atveras ar ānusu anālās daivas galā.

5. Vairumam posmtārpu ir labi attīstīta slēgta asinsrites sistēma.

6. Izvadfunkciju pilda segmentāri orgāni — nefrīdiji. Parasti katrā segmentā ir viens nefrīdiju pāris.

7. Nervu sistēma sastāv no galvas smadzeņu pāra, viena pāra konektīvu, kas apņēm rīkli un savieno smadzenes ar nervu sistēmas ventrālā daļu. Nervu sistēmas ventrālā daļa sastāv no viena pāra vairāk vai mazāk satuvinātu, bet dažkārt kopā saplūdušu nervu stiegru, kurām katrā segmentā izveidojušies nervu gangliji (izņemot visprimitīvākās formas). Daudziem posmtārpiem ir maņu orgāni — acis, ožas bedrites un dažādas taustekļveida piedevas.

8. Primitīvākie posmtārpi ir šķirdzīmumiski; daļai annelīdu sekundāri parādās hermafroditisms.

9. Olas drostalošanās ir spirāliska un determinēta.

10. Tipa zemākie pārstāvji attīstās ar metamorfozi, tipisks kāpurs ir trohofora.

Posmtārpu tipā izšķir divus apakštipus: bezjostaiņus (*Aclitellata*) un jostaiņus (*Clitellata*).

I APAKŠTIPS. BEZJOSTAIŅI (ACLITELLATA)

Aclitellata apakštipam raksturīga dzimumšķirtība un ļoti vienkāršs dzimumaparāts. Vidukļa dzimumposmos nav speciāla jostīņas rajona.

Ārkārtīgi raksturīga ir metamorfoze un skropstains kāpurs — trohofora. Apakštipā ietilpst viena klase — daudzstartārpi (*Polychaeta*).

KLASE. DAUDZSARTĀRPI (POLYCHAETA)

Daudzsartārpi — sugām bagātākā posmtārpu klase (apmēram 5300 sugas), kuras pārstāvji, neskaitot dažus izņēmumus, mit jūrās. Daudziem no tiem ir aktīvs dzīvesveids, tie rāpo pa gultni, rokas grūti vai peld ūdens masā; citi ir sēdoši dzīvnieki, dzīvo aizsargcaurulītēs. Nedaudziem pārstāvjiem ir parazitisks dzīvesveids.

Polihetu klasei raksturīgas šādas pazīmes: labi attīstīti maņu orgāni galvas daivās, vienmēr ir viens pāris taustu jeb palpu, kuri sēdošiem polihetiēm pārveidojušies par taustekļveida piedevu vainagu. Bieži tos sauc par «žaunām». Katram vidukļa segmentam ir viens pāris primitīvu kāju — parapodiju — ar sariņiem.

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis garš, viegli saplacināts dorsoventrālā virzienā vai pilnīgi cilindrisks. Viduklis sastāv no dažāda posmu jeb segmentu skaita (5—800) (211. att.). Vadoties pēc to daudzuma, izšķir mazposmainas jeb oligomēras (*Dinophilus*, 212. att.; *Myzostomum* un tiem radniecīgas formas) un daudzposmainas jeb polimēras (vairums *Polychaeta*) formas. Ķermeņa priekšējā jeb priemsmites daļa — prostomijs un pakalējā daļa jeb anālā daiva — pigīdijs atšķiras no vidukļa segmentiem un ir atsevišķas, nemetamēras ķermeņa daļas. Vienkāršākos gadījumos vidukļa segmenti ir gluži vienādi jeb homonomi — vienādi pēc izskata un satur apmēram vienādus orgānus. Šāda homonomija ir primitīvas organizācijas pazīme un vislabāk izteikta brīvi dzīvojošām, klejojošām formām. Dažādu ķermeņa rajonu heteronomija jeb dažādība savukārt krasāk parādās sēdošiem polihetiēm kā nevienādu dzīves apstākļu sekas no caurulītes ārā izvīzītajai ķermeņa priekšdaļai un visu laiku mitekļi paslēptajai pakalējam daļai.

Daudzsartārpu ķermenim vienmēr ir dažādas piedevas, kuras daļēji funkcionē kā kustību, daļēji kā maņu orgāni. Piedevas vislabāk attīstītas galvas nodalījumā, kur tām ir citāds raksturs nekā viduklī. Galvas nodalījums sastāv no priemsmites daļas — prostomija jeb galvas daivas un peristomija, kurā ir mute. Peristomijs uzskatāms par pirmo segmentu, bet biežāk ir vairāku (2 vai 3) priekšējo segmentu saplūšanas rezultāts (213. att.). Cefalizācijas process — viena vai vairāku vidukļa segmentu iekļaušana galvas nodalījumā — novērojamas ne tikai posmlārpjiem, bet arī posmkājiem.

Vispastāvīgākās raksturīgākās prostomija piedevas ir viens pāris taustu jeb palpu. Te novietojušies arī viens vai vairāki dažāda lieluma un formas taustes orgānu — taustekļu (antenu) pāri. Uz prostomija nereti attīstās dažāds skaits cirru. Palpus un antenas inervē galvas smadzenes, bet cirrus — ventrālās nervu ķēdītes priekšgals.

Viduklim ir raksturīgas pāra sānu piedevas — parapodijas (214. att.). Tās ir īsi, muskuļoti un kustīgi ķermeņa izaugumi, būtībā pirmās, vēl ļoti primitīvās ekstremitātes, kas parādās bezmugurkaulniekiem. Parapodijas izvietojušās ķermeņa sānos metamēri pa pārim katrā segmentā. Tās sastāv no bazālās neposmotas daļas un diviem zariem: dorsālā (notopodijas) un ventrālā (neiropodijas). No parapodijas dorsālās

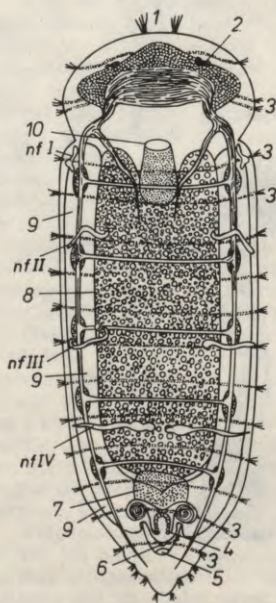


211. att. Dažādi daudzstārpi:

A — *Nereis* (rāpojoša forma), B — *Lepidonotus* (rāpojoša forma), redzami zvīņveida elitri — pārveidoti parapodiju dorsālie cirri un no mutes atveres izvīzīta rīkle, C — *Phyllodoce* (rāpojoša forma), D — *Arenicola* (racējforma), izvīzīta rīkle, E — kermēņa vidūsdajā redzamas krūmveida zaunas, priekšgalā izvīzīta rīkle, F — *Telopus* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), G — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), ar gariem taustekļiem, H — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, I — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, J — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, K — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, L — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, M — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, N — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, O — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, P — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, Q — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, R — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, S — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, T — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, U — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, V — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, W — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, X — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, Y — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem, Z — *Serpula* (sēdoša forma, dzīvo spirāliskā kaļķa caurulītē), priekšgalā taustekļiem.

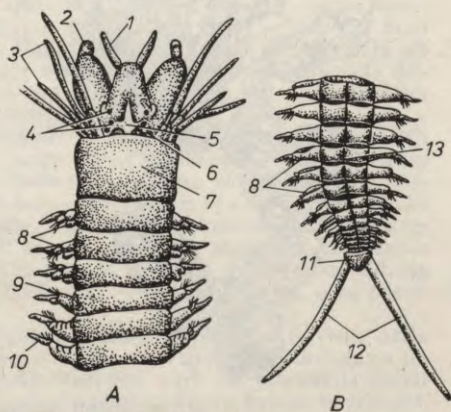
un ventrālās daļas pamata atiet pa tievai taustekļveida piedevai — cirram, kuram ir taustes un ožas funkcija. Katrā parapodijas zarā ir sariņu pušķis, kas izspraucas no to galotnes. Sariņi ir smalki, elastīgi un sastāv no organiskas hitinam tuvas vielas. Sariņu pušķa pamatdaļa atrodas parapodijas sienas maisveidīgā ieliekumā. Katru sariņu veido viena liela epiteliāla šūna, kas atrodas maisiņa dibenā. Nereti katrā pušķī viens sariņš ir spēcīgāk attīstīts; tas ir balstsariņš; pie tā pamata piestiprināti īpaši muskuļi, kas izraisa visa pušķa kustības. Parapodiju kustības ir vienveidīgas, uz priekšu un atpakaļ airējošas. Sariņiem aizķeroties substrātā, parapodijas pavirza dzīvnieku uz priekšu. Parapodiju sariņu forma un izmēri, kā arī sariņu skaits stipri variē. Parapodiju izmaiņas daudziem polihetiēm izpaužas galvenokārt dorsālā zara redukcijā, kuras rezultātā izveidojas vienzara parapodijas (*Hesionidae*, *Eunicidae* dzimtas u. c.; 215. att.). Virknei primitīvu formu, piemēram, *Dinophilus*, kuras dažkārt izdala atsevišķu primāru posmtārpu klasē — *Archiannelida*, parapodiju un sariņu nav. Kā parapodijas, tā sariņi vislabāk attīstīti rāpojošiem un peldošiem polihetiēm. Sēdošām formām sakarā ar to dzīvesveidu vērojama daļēja parapodiju redukcija; nereti parapodijas veidojas tikai ķermeņa priekšējā galā, kas izvirzīts ārpus caurulītes un spēj visenerģiskāk kustēties. Turpretī dzīvnieka pakalējā daļā parapodijas it kā izgludinās un sariņi nāk laukā tieši no ķermeņa.

Polychaeta ķermeņi apņem ektodermāls vienslāņa epitēlijs, kas izdala plānu kutikulu. Vietām tas var būt skropstiņepitēlijs, it īpaši dažām primitīvākajām formām. Tā *Protodrilus* ventrālajā pusē ir ar skropstiņām klāta gareniska josla, un bez tam katru seg-



212. att. Oligomēra *Polychaeta* klases pārstāvja *Dinophilus* uzbūves shēma (pēc Beklemiševa):

1 — tumšā plātnīte, 2 — acs, 3 — skropstiņu vainagi, 4 — kopolācijas orgāns, 5 — ānuss, 6 — dzimumatvere, 7 — galazarna, 8 — viduszarna, 9 — sāklīnīks, 10 — mute, *nf I—nf IV* — nefrīdiji.



213. att. *Nereis pelagica* priekšējais (A) un pakalējais gals (B) (pēc Ivanova):

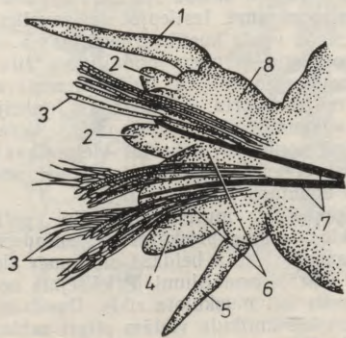
1 — tausteklis (antena), 2 — palps, 3 — peristomālie cirri, 4 — acis, 5 — prostomijs, 6 — ožas bedrīte, 7 — peristomijs, 8 — parapodijas, 9 — sariņi, 10 — dorsālais cirrs, 11 — pigīdiji, 12 — anālīe cirri, 13 — dorsālās asinsvads, kas redzams caur ķermeņa sienu.

mentu apņem divkārsš skropstiņu vainags, pie tam galvas daļā viens no vainagiem atrodas priekšā mutei, kā tas ir posmtārpu trohoforai (237. lpp.). Epitēlija bieži ir dziedzeršūnas. Sēdošiem polihetiēm ādas dziedzeru izdalījumi var sacietēt un veidot ap dzīvnieku caurspīdīgu, it kā ragvielas vai hitīnveida caurulī. Organiskajā caurulē tārsps bieži iecementē svešķermeņus, piemēram, smilšu graudiņus, gliemju čaulu drumslas, un tādējādi palielina čaulas izturību (211. att. F). Ir, beidzot; arī formas, kurām caurules organiskais pamatmateriāls piesātināts ar kalcija karbonātu (*Serpulidae*, 211. att. G).

Zem ektodermālā epitēlija atrodas labi attīstīts divslāņu muskuļu maiss, kas sastāv no ārējiem gredzeniskiem un iekšējiem gareniskiem muskuļiem (216. att.). Primitīvākām formām gareniskā muskulatūra veido blīvu slāni, bet pārējiem parapodiju pamatne to sadala 4 gareniskās lentēs: divas no tām atrodas tuvāk ventrālajai, divas — tuvāk dorsālajai pusei.

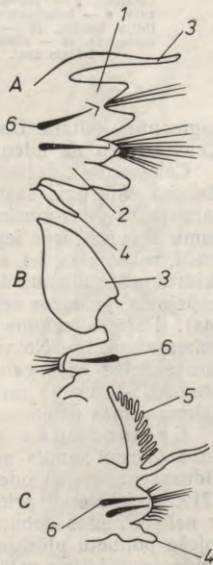
Gareniskās muskulatūras slāņa iekšpusi izklāj mezodermālas izcelsmes vienslāņu peritoneālais epitēlijs, bet aiz tā atrodas plašs sekundārais ķermeņa dobums jeb celoms (216., 217. att. B).

Celoms novietojies starp zarnu kanālu un ķermeņa sienu. Celoms nav vienlaidus, bet veido pa pāriem metamērus maisus; celoma maisu nav prostomijā un pigīdijā. Celoma maisu sienas sakļaujas virs un zem zarnu kanāla, veidojot divslāņainu garenisku starpsienu — mezentēriju, ar kuru zarnu kanāls piestiprinās pie ķermeņa sienām. Bez tam uz segmentu robežas divu blakus stāvošo celoma maisu sienas veido divslāņainu šķērssieni — septu jeb disepimentu, kas ķermeņa dobumu sadala šķērseniski. Septas sadala celomu noteiktos iecirkņos, kuru skaits parasti atbilst ķermeņa



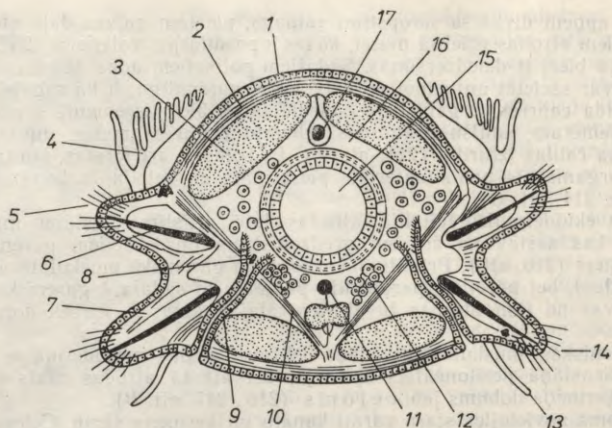
214. att. *Nereis pelagica* parapodija (pēc Ivanova):

1 — dorsālais cirrs, 2 — parapodijas dorsālā zara daivas, 3 — sariņi, 4 — parapodijas ventrālā zara daivas, 5 — ventrālais cirrs, 6 — parapodijas ventrālais zars, 7 — balstsariņi, 8 — parapodijas dorsālais zars.



215. att. Parapodiju tipi:

A — *Nereis*, B — *Phyllodoce*, C — *Eunice* (no Abrikosova un Levinsona):
1 — dorsālais zars, 2 — ventrālais zars, 3 — dorsālais cirrs, 4 — ventrālais cirrs, 5 — dorsālais cirrs, pārveidojies par zaunu, 6 — balstsariņš.



216. att. Daudzsartārpa šķērsriezuma shēma (no Natali);

1 — ektodermālais epitēlijs, 2 — gredzeniskā muskulatūra, 3 — gareniskā muskulatūra, 4 — par žaunu pārveidojies dorsālais cirrs, 5 — parapodijas dorsālais zars, 6 — balstiņš, 7 — parapodijas muskuļi, 8 — nefrīdija piltuve, 9 — nefrīdija kanāls, 10 — slīpals muskuļu kūlītis, 11 — ventrālais (supraneirālais) asinsvads, 12 — olnīca, 13 — parapodijas ventrālais cirrs, 14 — parapodijas ventrālais zars, 15 — zarna, 16 — celoms, 17 — dorsālais asinsvads.

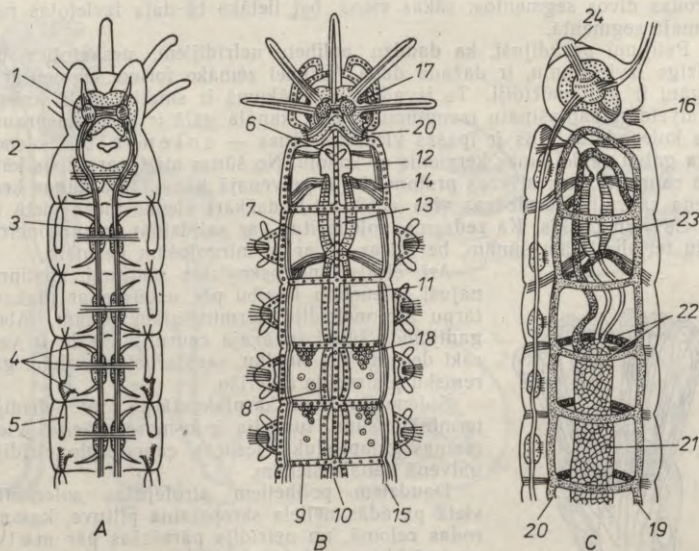
segmentu skaitam. Dažos ķermeņa rajonos septas dažkārt var reducēties. Celomu piepilda ūdeņains šķidrums, kurā peld amēbveida šūnas.

Celomam ir dažādas funkcijas, bet pirmām kārtām — balstfunkcija. Celoma šķidrums sastāva ziņā tuvs ūdenim, praktiski ir nesaspiežams; saraujoties ādas-muskuļu maisam, ķermeņa sienas spiež uz celoma šķidrumu un viss tārps iegūst zināmu spraigumu. Izstiepjot vai savēlot ķermeni, rokot alas, kā arī izdarot citāda veida kustības, ievērojams celoma šķidruma daudzums tiek dzīts no viena ķermeņa nodaļījuma citā (tas iespējams, ja dažos segmentos nav disepimentu vai ir disepimentārās poras). Pārējās celoma funkcijas ir transporta, izvadišanas funkcija un dzimumfunkcija. No viduszarnas celomā nonāk barības vielas, kuras pēc tam sadalās pa organismu. Celomā nonāk un uzkrājas vielmaiņas galaprodukti — cietās un šķidrās ekskretīvas. Visbeidzot, celomā nobriest dzimumšūnas — spermatozoīdi un olšūnas.

Gremošanas sistēma sākas ar muti peristomija ventrālajā pusē. Zarnu kanāls sastāv no ektodermālas priekšzarnas, entodermālas viduszarnas un ektodermālas galazarnas, kura beidzas ar ānusu pigidijā (212. att.). Nereti priekšzarnai ir vairāki nodaļījumi. Priekšējais no tiem ir neliels mutes dobums, kuram seko ļoti muskuļota rīkle. Daudzām klejojošo polihetu plēsīgajām sugām rīklē kutikula vietām stipri sabiezē un veido asus hitīna zobīņus vai žokļplātnītes; rīkli izvēršot uz āru, zobīņi noder barības satveršanai. Sēdošām miermīlīgām formām rīkle vāji attīstīta. Viduszarna lielākoties ir taisna, cauruļveidīga, galazarna īsa. Klejojošie poliheti parasti ir plēsēji un pārtiek no dažādiem sīkiem dzīvniekiem, sēdošie barojas galvenokārt ar ūdeni suspendētām organismiskām daļiņām un sīkiem organismiem, pie tam daudziem barības daļiņu savākšanai un to iedziņšanai mutē noder spēcīgi attīstīti plūksnoti galvas tausti (palpi). Tie izpilda arī žaunu funkciju.

Elpošanas orgāni daudzsartāriem ir diezgan dažādi. Visvienkāršākie poliheti, līdzīgi zemākajiem tārpiem, elpo ar visu ķermeņa virsmu. Vairumam elpošanas funkciju pārņem noteiktas parapodiju daļas. Bieži dorsālais sariņš pārvēršas par žaunām (215. att. C). Tajās iesniedzas asinsvadi, un ūdeni izšķīdušais skābeklis caur žaunu sienu nonāk asinīs. Žaunas ir lapveida, plūksnotas vai krūmveida un attīstās pa lielākajai daļai ne visā ķermeņa garumā, bet tikai zināmās tā rajonos.

Asinsrites sistēma (217. att. C) vienmēr sastāv no diviem galveniem gareniskiem asinsvadiem — dorsālā un ventrālā. Tie stiepjas visā ķermeņa garumā, viens — virs zarnas, otrs — zem tās, un iegulstas zem dorsālā un ventrālā mezenterija šūnu slāņiem. Asinsvadu dobums ir primārā ķermeņa dobuma atliekas. Abus gareniskos asinsvadus savieno ļoti daudz smalku asinsvadu un lakūnas zem zarnas peritoneālā epitēlija, kā arī gredzeniski celumu aptveroši asinsvadi ķermeņa sienā. Gredzeniskie asinsvadi ir metamēri, dažkārt vairāki katrā segmentā. Pie tiem pieder arī uz žaunām ejošie un no žaunām un nefrīdijiem nākošie asinsvadi, kur asinis ir atbrīvojušās no gāzu maiņas galaproduktiem. Galvenie asinsvadi un to pārvaldi pāriet ļoti smalkā kapilārā tīklā. Tas ir tik blīvs, ka, piemēram, arenikolām (*Arenicola*) tīklā saskatāmas 6000 acis 1 mm². Asinsrites sistēma ir slēgta, t. i., kapilāri, pa kuriem plūst asinis no galvenajiem asinsvadiem uz ķermeņa audiem, tieši pāriet kapilāros, kuri aizvada asinis atpakaļ uz galvenajiem asinsvadiem.



217. att. Polihetu uzbūves shēma:

A — nervu sistēma un nefrīdiji no ventrālās puses, B — zarnu kanāls, asinsrites sistēma, no sāniem (pēc Meiera); 1 — galvas smadzenes, 2 — rīkles konektīvi, 3 — ventrālās nervu ķēdītes (kāpņveida) ganglijs, 4 — segmenta nervi, 5 — nefrīdiji, 6 — mute, 7 — celoms, 8 — viduszarna, 9 — disepiments, 10 — mezenterijs, 11 — barības vads, 12 — mutes dobums, 13 — rīkle, 14 — rīkles retraktor-muskuli, 15 — gredzeniskā un gareniskā muskulatūra, 16 — ožas orgāns, 17 — acs, 18 — olīca, 19 un 20 — dorsālais un ventrālais asinsvads, 21 — asinsvadu pinums zarnā, 22 — gredzeniskais asinsvads, 23 — rīkles asinsvads, 24 — palps.

Asins kustību ķermenī nodrošina dorsālā asinsvada, bet dažkārt arī dažu citu asinsvadu sienu kontrakcijas un ritmiskas pulsācijas. Pa dorsālo asinsvadu asinis plūst no ķermeņa pakalģala uz priekšģalu, pa ventrālo — uz pakalģalu. Pa zarnas asinsvadu pinumu asinis tiek dzītas no dorsālā asinsvada uz ventrālo; savukārt pa gredzeniskajiem vadiem ķermeņa priekšģalā asinis no dorsālā vada plūst uz ventrālo, bet pakalģējos segmentos — otrādi.

Asinis nereti ir sarkanas, piemēram, arenikolām (*Arenicola*), jo tajās ir dzelzi saturoša, mugurkaulnieku hemoglobīnam līdzīga viela. Starpība tikai tā, ka šī viela nav lokalizēta īpašās asinsšūnās, bet asins plazmā. Dažiem sēdošiem polihetiēm asinīm zāļu krāsu piedod hlorokruorīns, kas pēc īpašībām tuvs hemoglobīnam.

Dažiem daudzšartāriem, piemēram, *Glyceridae* dzimtai, asinsrites sistēma ir reducēta. Tādos gadījumos asins funkcijas pārņem celoma šķidrums; dažkārt tas ir viegli rozā krāsā, jo satur hemoglobīnam līdzīgu vielu. Asinsrites sistēmas nav arī visām oligomērajām formām (*Dinophilus*, *Myzostomum* u. c.).

Izvadorgānu sistēma polihetiēm sastāv no nefrīdijiem. Parasti katram vidukļa segmentam ir viens izvadkanālu pāris, tāpēc nefrīdijus sauc arī par segmentārajiem orgāniem (216., 217. att. A). Katra nefrīdija priekšdaļa atrodas segmenta celomā, tuvu tā priekšējai sienai. Nefrīdiju kanāls iziet cauri disepimentam, ienāk nākamā segmenta dobumā un pēc tam atveras uz āru ķermeņa sānos. Tādējādi katrs kanāls atrodas divos segmentos: sākas vienā, bet lielākā tā daļa izvietojas nākamajā segmentā.

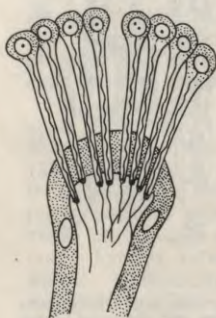
Pētījumi parādījuši, ka daudzu polihetu nefrīdijiem, neskatoties uz līdzīgo izvietojumu, ir dažāda daba. Virknei zemāko formu segmentārie orgāni ir protonefrīdiji. To izvadkanāla sākumā ir smalku, galā kniepatveidīgi paplašinātu izaugumu pušķis; kanāla galā ir it kā saspraustas kniepatatas. Tās ir īpašas vicainas šūnas — solenocīti. Solenocīta galvu veido šūnas ķermenis ar kodolu. No šūnas atiet garš dobs kāts jeb caurulīte, kas atveras protonefrīdija galvenajā kanālā. No šūnas ķermeņa caurulītē iesniedzas vica (218. att.), dažkārt vienas vicas vietā ir vesels vicu pušķis. Kā redzams, solenocītus var salīdzināt ar protonefrīdiju terminālajām šūnām, bet vicas — ar to mirgojošām liesmām.

Arī elektronmikroskopiskie pētījumi apstiprinājuši solenocītu līdzību pēc uzbūves ar plakanārpju protonefrīdiju terminālajām šūnām. Abos gadījumos šūnai tuvākajā caurulītes galā ir vairāki desmiti ļoti smalku, savstarpēji paralēlu, garenisku plaisveida atverīšu.

Solenocītu, tāpat kā plakanārpju protonefrīdiju terminālo šūnu, funkcija ir osmoregulācija. Vielmaiņas galaprodukti iesūcas caur protonefrīdiju galvenā kanāla sienām.

Daudziem polihetiēm atrofējušos solenocītu vietā parādās neliela skropstaina piltuve, kas atrodas celomā, un nefrīdijš pārveršas par metanefrīdiju. Metanefrīdiju un protonefrīdiju homologiju pasvitro arī tas, ka tie abi attīstījušies no ektodermas.

Daudziem *Polychaeta* nefrīdiji savienojas ar dzimumvadiem. Daudzšartārpju dzimumvadu izejforma acimredzot bija dzimumpiltuves vai celomodukti — īsi mezodermālas izcelsmes kanāli,



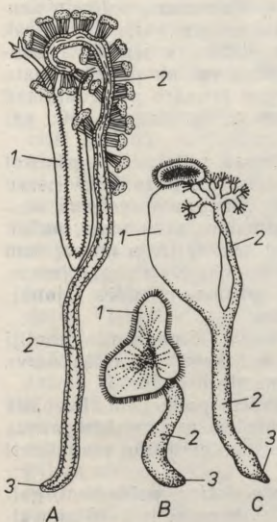
218. att. Viens no *Phyllococe* protonefrīdija zaru galiem (pēc Gudriča).

kuru viens gals atvērās ārvidē, otrs — celomā. Dažiem polihetiēm dzimumpiltuve saauga ar katrā segmentā esošā protonefrīdija galveno kanālu, izveidojot jauktu nefrīdiju jeb nefromiksiju (219. att.), pie tam tā kanāls un solenocīti cēlušies no protonefrīdija, bet piltuve — no dzimumvada (219. att. C).

Gadījumos, kad protonefrīdiji jau pārveidojušies par metanefrīdijiem, stāvoklis var būt divējāds: dažkārt dzimumvadi un metanefrīdiji nesavienojas, taču daļai polihetu dzimumpiltuve saplūst ar metanefrīdija proksimālo galu. Rezultātā rodas nefromiksiji, bet ar nedaudz citādām īpašībām, kuras rodas, dzimumpiltuvei saplūstot ar metanefrīdiju, nevis ar protonefrīdiju (219. att. B; 220. att. D). Nereti, galvenokārt sēdošiem *Polycheta* izvadkanālu skaits samazinās; tie saglabājas tikai dažos segmentos. Sēdošiem polihetiēm nefromiksiji parasti fizioloģiski diferencējas izvadsistēmas kanālos un dzimumproduktu izvadkanālos.

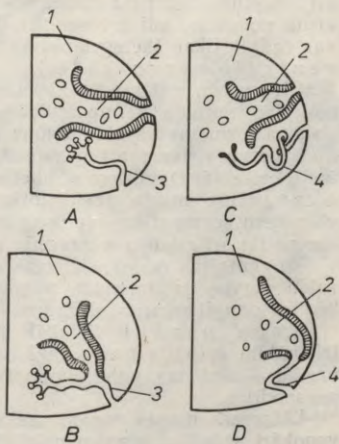
Bez nefrīdijiem ir vēl citi veidojumi, kas pilda izvadfunkciju. Dažās vietās, galvenokārt asinsvadu sienās, peritoneālais epitēlijs sastāv no lielām šūnām, kuras pieblīvētas ar dzelteniem graudiņiem. Tie ir šūnas uzkrājušies nešķīstoši vielmaiņas galaprodukti (guanīns vai urīnskābes sāļi). Piepildījušās ar ekskretiem, šīs t. s. hloragogenās šūnas atmirst, un to saturs nonāk celomā, bet no tā caur nefrīdijiem izdalās ārā.

Nervu sistēmā novērojamas vairākas sarežģītības pakāpes. Tipiskā veidā centrālā nervu sistēma (217. att. A) sastāv no viena smadzeņu



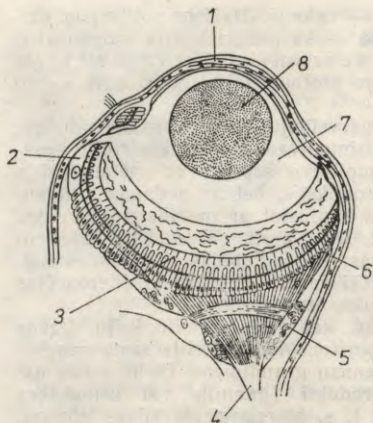
219. att. Polihetu nefromiksiji:

A — *Vanadis formosa* protonefrīdiji un blakus, bet neatkarīgi no tā guļoša dzimumpiltuve — celomodukts, B — *Podarke latifrons* — dzimumpiltuve, saaugusi ar metanefrīdija kanālu, C — *Alcyon contrastium* — protonefrīdiji ar tam pieaugušu dzimumpiltuvi (pēc Gudrica); 1 — dzimumpiltuve, 2 — nefrīdija kanāls, 3 — ārējā atvere



220. att. Attiecības starp polihetu nefrīdijiem un celomoduktiem:

A — hipotētiskā pakāpe ar patstāvīgu dzimumpiltuvi un protonefrīdiju, B — *Phylloclade* nefromiksiji, C — *Capitellidae* dzimumpiltuve un metanefrīdiji, D — vairuma polihetu nefromiksiji (pēc Brauna); 1 — celoms, 2 — dzimumpiltuve, 3 — protonefrīdiji, 4 — metanefrīdiji.



221. att. Poliheta *Alciope acs* (no Līvanova):

1 — radzene, 2 — šūna, kas izdala stiklveida ķermeni, 3 — gaismasjutīgas nūjiņas, 4 — redzes nervs, 5 — redzes ganglijs, 6 — tiklens, 7 — stiklveida ķermenis, 8 — lēca.

gangliju pāra, diviem no tā atējošiem un rīkli aptverošiem konektīviem un ķermeņa garenvirzienā ejoša ventrālā kompleksa. Par konektīviem sauc nervu stiegras, kuras savieno 2 dažādus ganglijus (virsrīkles vai divu kaimiņu segmentu ganglijus). Šķērseņiskās nervu stiegras, kas savieno vienādus ganglijus, sauc par komisūrām.

Primitīvām formām abas ventrālās stiegras atrodas patālu viena no otras, un tajās ir vienmēri izkaisītas nervu šūnas. Daļai *Polychaeta* labie un kreisie pāra elementi sāk tuvināties ķermeņa viduslīnijai; katrā segmentā tajos parādās pa gangliozu šūnu kompleksam, un abus ganglijus savieno šķērseņiska nervu stiegra (komisūra). Izveidojas ventrālā nervu sistēma, kas nosaukta par kāpņveida nervu sistēmu (212. att.). Vairumam polihetu ventrālā nervu sistēma pāris vēl vairāk satuvinās: abi katra segmenta gangliji saplūst, bet pašas stiegras starp ganglijiem vai nu paliek atstatu viena no otras, vai arī saplūst. Ventrālā stiegru primāro pārigumu tad var redzēt tikai šķērsgrīzumā. Šādas uzbūves nervu sistēmu sauc par ventrālā nervu ķēdīti.

Otra nervu sistēmas pakāpeniska komplicēšanās notiek, tai iegrimstot no ārējā epitēlija ķermeņa dobumā. Embrionālās attīstības laikā nervu sistēma aizmetas kā ektodermas pabiezējums. Dažiem *Polychaeta* ventrālā nervu sistēma arī pieaugušā stāvoklī, nemainot savu vietu, paliek ārējā epitēlijā. Daudziem polihetiēm tā iegrimst zem epitēlija un pat zem ādas-muskuļu maisa, izvietojoties ķermeņa dobumā. Dažos gadījumos, vairākiem segmentiem saplūstot citam ar citu (piemēram, rīkles rajonā), var notikt arī atbilstoša gangliju koncentrēšanās.

No centrālās nervu sistēmas atiet daudz nervu. Smadzeņu gangliji raida nervus uz antenām, palpiem un acīm, bet katrs ventrālās nervu ķēdītes ganglijs inervē dažādus atbilstošā segmenta orgānus.

Maņu orgāni vislabāk attīstīti klejojošiem polihetiēm. Bez ādā izkaisītām epitēlija maņu šūnām ir speciāli taustes un ķīmiskās maņas orgāni — antenas, palpi, skropstainas bedrites prostomijā un maņu cirri parapodijās.

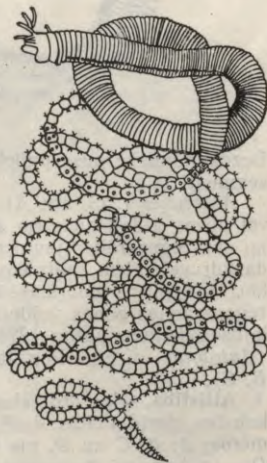
Līdzsvara maņas orgāni sastopami reti, taču dažiem polihetiēm, galvenokārt sēdošām formām priekšējos ķermeņa segmentos ir 1—5 un vairāk statocistu.

Redzes orgāni ir gandrīz visiem daudzsartārpiem. 2 vai 4 acis visbiežāk atrodas prostomijā dorsālajā pusē, un tās inervē smadzeņu gangliju vidusdaļu. Visvienkāršākajos gadījumos šīs virssmadzeņu acis ir ektodermas kausveida ieliekumi ar sašaurinātām atverēm. Epitēlijs, kas izklāj šādu acs bedrīti, funkcionē kā tiklens un ieliekuma maļas pāriet parastā ādas epitēlijā. Tiklens sastāv no divējādām šūnām. Vienas no tām ir gaismasjutīgas. Tās tad arī ir īstās retinas šūnas. Katras šīs šūnas ga-

lotnē, kas vērsta pret dobumu un tādat arī pret gaismas avotu, ir gaismasjutīgas nūjiņas. Sūnu pretējais gals pāriet redzes nervā. Nereti, it īpaši planktoniskām formām, piemēram, *Alciope* (221. att.) acs uzbūve stipri sarežģās: noriešas no ārējā epitēlija, pārvēršas par slēgtu acs pūslīti, bet tā iekšienē bez divpusīgi izliektas lēcas diferenciējas vēl dzidrs stiklveida ķermenis. Visas aprakstītās acis ir neapvērsta jeb neinvertēta tipa. Taču bez virssmadzeņu acīm vai to vietā (reducēšanās gadījumā) polihētiem nereti attīstās citādas uzbūves acis citās ķermeņa vietās. Tā daudzām sēdošām, caurulītēs dzīvojošām formām attīstās ļoti daudz acu uz palpiem, kas pārvērtušies par žaunām. Dažām sikām formām (*Amphicora* u. c.), kuras rāpo ar pakaļgalu pa priekšu, acis attīstās ap ānusu. Sis «sekundārās» acis ir dažādi veidotas.

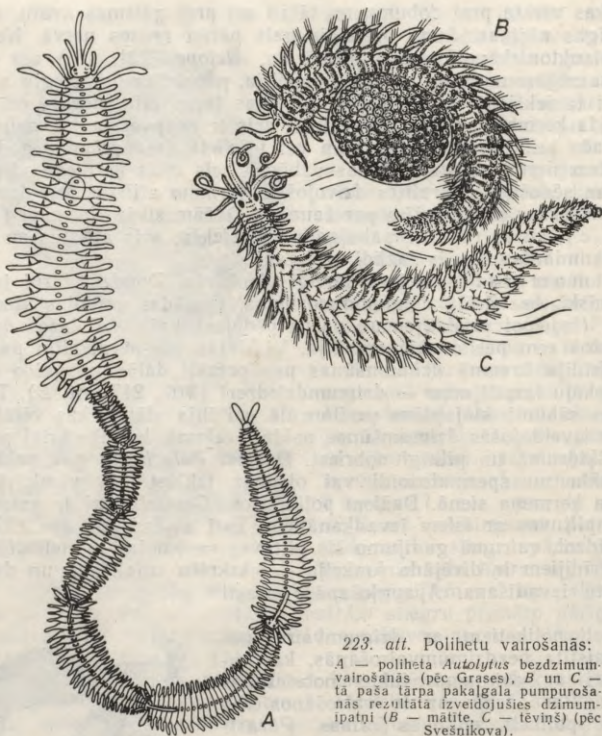
Dzimumsistēma ir ārkārtīgi vienkārša. Daudzsartārpi ir šķirt-dzimumiski, bez ārējā dzimumdimorfisma. Gonādas veidojas visos segmentos (izņemot priekšējos un pašus pēdējos) vai tikai dažos dzimumsegmentos zem peritoneālā epitēlija. Visbiežāk pie parapodiju pamatnes vai nefrīdiju tuvumā dzimumsūnas pastiprināti daļas un veido celoma sienā lokālu izspīļējumu — dzimumdziedzeri (216., 217. att. B). Topošās gonādas sākumā klāj plāns peritoneālā epitēlija slānis, kas vēlāk nolo-bās, un izveidojušās dzimumsūnas nokļūst celomā, kur tās brīvi peld do-buma šķidrumā un pilnīgi nobriest. Dažiem *Polychaeta* nav nekādu iz-vadkanālu un spermatozoidi vai olšūnas izkļūst ārā vienkārši caur plīsumu ķermeņa sienā. Dažiem polihētiem (*Capitellidae*) ir patstāvīgas dzimumpiltuves ar īsiem izvadkanāliem, kuri atveras uz āru (220. att. C). Beidzot, vairumā gadījumu šīs piltuves savienojas ar nefrīdijiem un tad nefrīdijiem ir divējāda funkcija — ekskretu izdalīšana un dzimum-produktu izvadišana. Apaugļošanās parasti ārēja.

Nereti polihētiem ar dzimumvairošanos cieši saistīta bezdzimumvairošanās, kas saskaņojas ar dzimumproduktu nobriešanas periodu. Par pāreju uz šo vairošanos var uzskatīt polihētu epitokās formas. Parasti dzimumgatavības iestāšanās nepārvērš tārpā ārējo izskatu. Dažkārt tomēr dzimumseg-mentā notiek lielas izmaiņas un epitokā daļa krasi atšķiras no dzīvnieka pārējās atokās daļas. Visbiežāk epitoka kļūst ķermeņa pakaļējā daļa. Epitokās daļas izmaiņas izpaužas spēcīgākā parapodiju un sariņu attīstībā, zarnu kanāla stiprā rudimentācijā, krāsas izmaiņā utt. Dažu *Nereidae*, *Eunicidae* un citu dzimtu pārstāvju epitokās dzimumgata-vības stadijas pacēlas no dibena un ar spēcīgajām ariem līdzīgajām parapodijām brīvi peld un uzsāk dzimumvairošanos. Tāds ir parazitiskais Klusā okeāna palolo, kas pe-riodiski neskaitāmā daudzumā pacēlas no grunts un pulcējas ūdens augšējos slāņos, šajā laikā sagādājot kārotu gardumu iezem-šiešiem (*Eunice viridis*; 222. att.). Citām su-gām ķermeņa pakaļgals atraujas no priekš-gala, pārrāvumu vietā reģenerējas jauna galva, spēcīgāk attīstās parapodijas, kas palīdz tārpam pacelties ūdens virsējos slāņos.



222. att. Klusā okeāna palolo (zaļā eimice — *Eunice viridis*) (no Fauseka).

Priekšējais, resnākais ķermeņa nodalījums — atokais, pakaļējais tievākais — epitokais.



223. att. Polihetu vairošanās:

A — poliheta *Autolytus* bezdzimumvairošanās (pēc Grases), B un C — tā paša tāpa pakalgala pumpurošanās rezultātā izveidojušies dzimumipatņi (B — māte, C — tēviņš) (pēc Svešņikova).

Bezdzimumiskā puse paliek iepriekšējā vietā, un tai reģenerējas pakalējie segmenti.

Autolytus (223. att. A), *Myrianida* un dažām citām epitokā daļa spēj vēl pirms atdalīšanās no atokās veidot galvu, bet bezdzimumiskajai daļai sāk reģenerēties jauni pakalējie segmenti: dzīvnieks sastāv no diviem dažādi veidotiem ipatņiem, kas savienoti ar reģenerācijas zonu. Dažkārt vēl pirms nobriedušā dzimumipatņa atdalīšanās tā priekšā no reģenerācijas zonas veidojas otrs, trešais utt., līdz 30 vienā rindā izkārtotus dzimumipatņus (223. att. A), izveidojot organismu īslaicīgu ķēditi (*Autolytus* u. c.). Pēc tam dzimumipatņi atdalās un uzpeld (223. att. B, C).

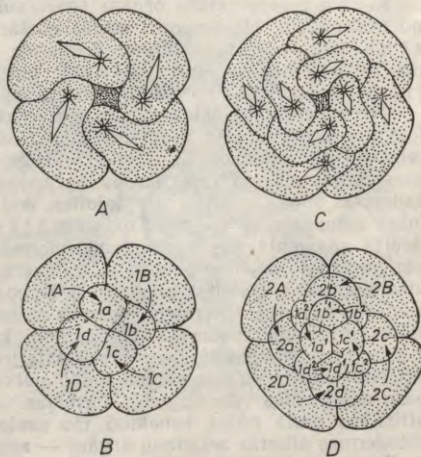
Attīstība. Olas drostalošanās ir pilnīga. Sākumā divas viena otrai sekojošas meridonālās dalīšanās olu sadala 4 apmēram vienādos blastomēros: A, B, C un D, pie tam B atbilst nākamajai dīgļa vēderpusei, bet D — nākamajai mugurpusei. Pēc tam šīs 4 šūnas dalās slīpi, dodot 4 sīkas augšējās (animālās) un 4 apakšējās (veģetatīvās) šūnas. Kā saka, ir izveidojies mikromēru kvartets un makromēru kvartets (224. att.). Mikromērus pēc to izcelšanās no attiecīga blastomēra apzīmē ar 1a, 1b, 1c, 1d (224. att.), makromērus — attiecīgi ar 1A, 1B, 1C, 1D. Tālāk drostalošanās gaitā no makromēriem animālā pola virzienā tūlīt aiz 1. mikro-

mēru kvarteta nodalās vēl 2., 3. un 4. mikromēru kvartets, pie tam, nodaloties katram jaunam kvartetam, dalās arī agrāk izveidojušos kvartetu šūnas.

Svarīga mikromēru nodalīšanās īpatnība ir dališanās vārpstas virziena maiņa: skatoties no olas animālā pola, vārpstas animālais gals noliecas te pulksteņa rādītāju kustības virzienā, te — pretēji tam. Ja, izveidojoties 1. kvartetam, kodolu vārpstas blastomēros noliekta uz vienu pusi, tad, atdaloties 2. kvartetam, visas tās izrādās noliekta uz otru pusi utt. Tā rezultātā no jauna nodalījušies blastomēri katrā dališanās reizē guļ ne tieši uz apakšējiem, bet ir nedaudz novirzīti, it kā šaha lauciņu veidā. Piemēram, 1a mikromērs neguļ pilnīgi uz 1A makromēra, bet daļēji arī uz tam blakus esošā 1B makromēra. Tādu drostalošanos sauc par spirālisku, jo, ja makromēra dališanās laikā domās pagarinām kodola dališanās vārpstas asi līdz olas sfēriskajai virsmai, iegūstam spirālisku līniju.

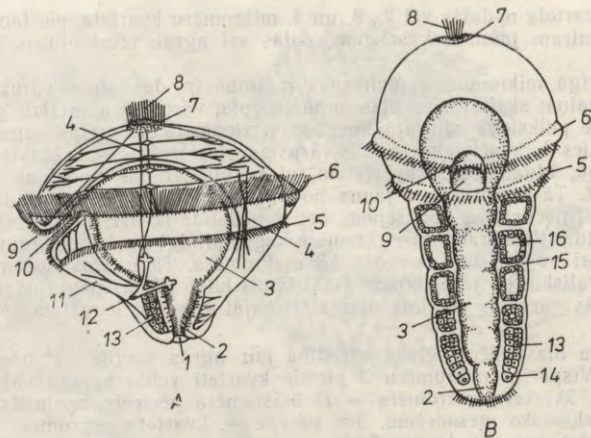
Katra blastomēra tālākā attīstība jau agrās stadijās ir precīzi noteikta. Vispārīgi mikromēru 3 pirmie kvarteti veido kāpura ektodermu, viens 4. kvarteta mikromērs — D blastomēra pēctecis, apzīmēts ar 4d, veido celomisko mezodermu, bet pārējie 4. kvarteta mikromēri un visi makromēri dod entodermu. Šādas agri noteiktas blastomēru tālākas attīstības dēļ posmtārpu drostalošanos sauc par determinētu. Drostalošanās rezultātā izveidojas lodveida blastula, no kuras, ieliecoties tās dobumā (blastocelā) lielu entodermālu šūnu grupai, izveidojas gastrula. Gastrulas blastopora novietojas tās veģetatīvajā polā. Pēc tam blastopora izstiepjas pa vienu gastrulas pusi (nākamam ventrāl) ekvatora virzienā un pakalgalā noslēdzas. Tās priekšdaļa pārvēršas par mutes atveri. Dīgļa apakšējā polā izveidojas ānuss. Pakāpeniski dīgļis pārvēršas par polihietiem raksturīgo kāpuru — trohoforu.

Trohofora (225. att. A) — tipisks planktonisks kāpurs, kas peld ar skropstiņu palīdzību. Tā ķermenis ir apmēram lodveidīgs vai eliptisks. Kāpura priekšējā (animālajā) polā attīstās garu jutīgu vicu pušķis, kas saistīts ar ektodermālu šūnu grupu — tumšo plātnīti. Pa kāpura ekvatoru, priekšpusē mutei izveidojas raksturīgs virsmes skropstiņu vainags — prototrohs. Dažkārt zem mutes ir vēl viens, vājāk attīstīts aizmutes skropstiņu vainags. Zarnu kanāls sākas ar muti kāpura ventrālās puses vidusdaļā un beidzas ar ānusu pakalējā polā. Tas sastāv no 3 daļām, pie tam priekšzarna un galazarna izveidojas, ieliecoties ektodermā, bet viduszarnai ir entodermāla izcelsme. Starp zarnu kanālu un ķermeņa



224. att. Spirāliskās drostalošanās shēma. Skats no dīgļa augšējā pola (no Zivinga):

A — pāreja no četru uz astoņu blastomēru stadiju, B — astoņu blastomēru stadija, C — pāreja uz 16 blastomēru stadiju, D — dīgļa 16 blastomēru stadija.



225. att. *Polygordius attistiba*:

A — trohofora sānskatā (pēc Hatčeka), B — trohoforas metamorfoze (pēc Vurmbaha): 1 — ānuss, 2 — galzarna, 3 — viduszarna, 4 — muskuļi, 5 — aizmutes un 6 — pirmsmutes skropstiņu vainags (prototrohs), 7 — tumšā plātnīte, 8 — skropstiņu pušķis, 9 — mute, 10 — priekšzarna, 11 — trohoforas apakšējā puslode, 12 — protonefrīdijs, 13 — mezodermālā sloksnīte, 14 — mezoblasts, 15 — disepiments, 16 — celoms.

sienu atrodas primārais ķermeņa dobums, ko šķērso smalkas muskuļu šķiedras. Zarnu kanāla sānos atrodas pāris mazu protonefrīdiju.

Kāpura mezodermālie orgāni (galvenokārt muskuļu šķiedras) attīstās no nedaudzām, blastosporas malās esošām šūnām, kuras sauc par *mezēnhīmu*. Otrs mezodermas aizmetnis ir divas lielas mezodermas šūnas — primārie mezoblasti (dažkārt tās sauc par teloblastiem), kas cēlušās no 4d blastomēra un atrodas zarnas sānos.

Pēc noteikta planktoniskas dzīves perioda trohofora uzsāk metamorfozi. Kāpura apakšējā (veģetatīvā) puslode ievērojami pagarinās un uzreiz sadalās vairākos (3, 7, 9—13) segmentos. Pie segmentiem attīstās parapodijas un sariņi vai skropstiņu joslas. Sajā laikā abas primārās mezodermas šūnas, pastiprināti daloties, dod divas zarnu kanāla sānos guļošas šūnu grupas — mezodermālās sloksnītes (225. att. B). Ārējās segmentācijas ietekmē mezodermālās sloksnītes drīz sadalās pa pāriem izvietotās šūnu grupās tā, ka katrā segmentā ir savs mezodermālo aizmetņu pāris. Sākumā aizmetņi ir kompakti, pēc tam tajos parādās dobums — sekundārā ķermeņa dobuma sākums, bet to norobežojošais šūnu slānis ir celoma maisa siena. Tādējādi katrā segmentā attīstās celoma maisu pāris. Metamorfozes procesā daļa trohoforas tumšās plātnītes šūnu iegrimst zem ārējās segas un veido galvas smadzenes. Ventrālajā pusē para ektodermas valnišu veidā formējas ventrālās nervu stiegras. Tālāk attīstības gaitā rīkles konektīvi tās savieno ar galvas smadzenēm. No ektodermas attīstās arī maņu orgāni — acis, palpi.

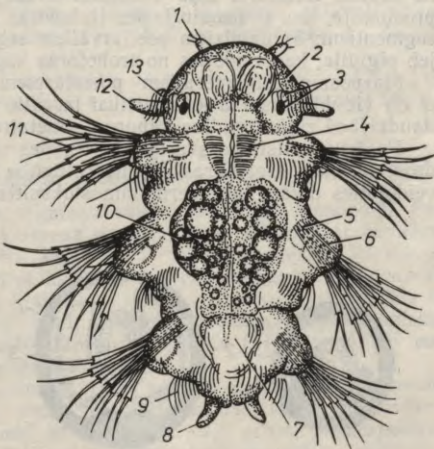
Tā no nesegmentētas pirmdobuma trohoforas formējas nākamā kāpura stadija — *metatrohofora* (226. att.), kurai raksturīga segmentācija un metamērs celoms. Noformējusies *metatrohofora* sastāv no galvas daivas (prostomija), dažiem segmentiem un mazas anālās daivas (pigīdija) ar ānusu galā. Galvas daiva ir gandrīz neizmainīta trohoforas

augšējā puslode jeb epifēra, bet anālā daiva — viszemākais trohoforas iecirknis, kas atrodas zem primāro mezodermas šūnu līmeņa. Tādējādi abas šīs metatrohoforas daļas pēc savas dabas krasi atšķiras no larvālajiem jeb pirmatnējiem vidukļa segmentiem. Būtiska metatrohoforas segmentu īpatnība ir tā, ka visi tie aizmetas vienlaicīgi.

Metatrohofora kādu laiku peld vai dzīvo bēniski, būtiski neizmantojoties, bet pēc tam sākas tās tālākā metamorfoze. Anālās daivas priekšējā malā veidojas augšanas zona, kuras šūnas nepārtraukti vairojas. Tās priekšā esošais rajons sastāv no strauji augošiem vēl nediferencētiem audiem. Šajā zonā formējas jauni segmenti, kas secīgi norobežojas cits aiz cita virzienā uz priekšgalu (227. att.). Process turpinās līdz tam laikam, kamēr nav izveidojies pieaugušam tārpm raksturīgais segmentu skaits. Dažkārt pirmatnējās mezodermas šūnas saglabājas augšanas zonā un no tām attīstās arvien jaunas mezodermālās sloksnītes. Taču biežāk šīs šūnas tiek pilnīgi izmantotas, veidojot metatrohoforas larvālo segmentu celomisko mezodermu, un vēlāk postlarvālās mezodermālās sloksnītes attīstās, vairojoties augšanas zonas ektodermālajām šūnām. No mezodermālajām sloksnītēm secīgi pa pāriem nodalās celomisko maisu aizmetņi (227. att.). Katrs no jauna izveidojies segments saņem vienu šādu aizmetņu pāri, no kura izveidojas šī segmenta celoma pāri, kas aug zarnas sānos uz augšu un leju un pakāpeniski izspiež primāro ķermeņa dobumu. Beidzot, katra segmenta labais un kreisais maiss sastopas virs un zem zarnas pa ķermeņa viduslīniju, bet cits citam sekojošie maisu pāri savukārt saskaras ar savām priekšējām un pakāpējām sienām (228. att.). Maisa ārējā siena pieguļ ektodermai, bet iekšējā — zarnai. Aprakstītā procesa rezultātā kāpura primāro ķermeņa dobumu aizvieto sekundārais. Savstarpēji saskaroties pārigajiem celoma maisiem virs un zem zarnas, veidojas dorsālais un ventrālais mezenterijs, bet cita citai sekojošo segmentu maisu sienas sakļaujoties veido šķērsenisikas septas — disepimentus starp atsevišķiem segmentu dobumiem. Gareniskie asinsvadi — dorsālais un ventrālais — veidojas mezenterijos (starp diviem peritoneālā epitēlija slāņiem) no primārā ķermeņa dobuma atliekām.

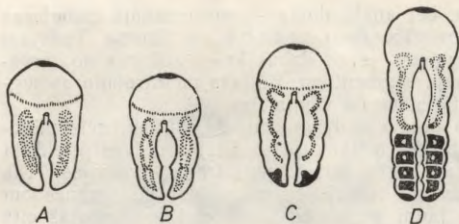
Mezodermālie veidojumi ir ādas-muskuļu maisa muskulatūra (no celoma maisu sienām, kas pieguļ ķermeņa sienai) un zarnas muskulatūra (no celoma maisu sienām, kas pieguļ zarnai). Bez tam no maisu sienas veidojas peritoneālais epitēlijs un dzimumpiltuves (celomodukti).

Pie katra segmenta attīstās parapodijas, bet segmenta iekšienē veidojas atbilstošas ventrālās nervu stiegras daļas, ventrālie gangliji, izvadorgāni utt.



226. att. *Nereis pelagica* metatrohofora (pēc Runštroma):

1 — taustekļi, 2 — pigmentšūna, 3 — acis, 4 — rīkle, 5 — parapodiju sariņu maisiņš, 6 — parapodija, 7 — galazarna, 8 — anālais cirrs, 9 — skropstiņu jostīna, 10 — viduszarna, 11 — sariņi, 12 — palpi, 13 — prototrohs.



227. att. Mezodermālo larvālo un postlarvālo segmentu attiecību shēma *Polychaeta* attīstībā (pēc P. Ivanova):

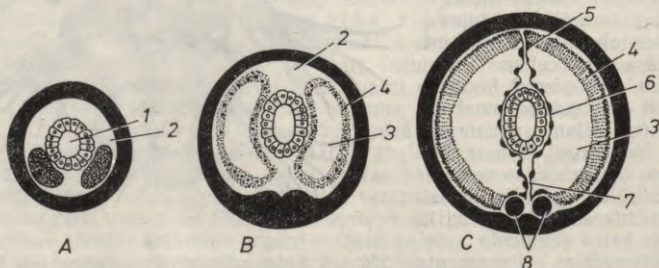
A — trohoforas pārvēršanās par metatrohoforu, mezodermālās sloksnītes nesegmentētas, B — metatrohofora ar trīs larvālajiem segmentiem, mezodermālie dobumi ir segmentēti, C — ektodermālās augšanas zonas parādīšanās ķermeņa pakalgalā, D — postlarvālo segmentu veidošanās no augšanas zonas (augšanas zona un postlarvālo segmentu celomiskie maisi melni).

P. Ivanovs nosauca par larvālajiem (t. i., kāpura) atšķirībā no tiem, kuri veidojas vēlāk, t. i., postlarvālajiem. Larvālajiem segmentiem raksturīga virkne būtisku īpatnību: tie aizmetas vienlaicīgi, metamērīja sākas ektodermālajos veidojumos un dažkārt neskar celomu, nav dzimumdziedzeru un dzimumpiltuves. Turpreti, no augšanas zonas veidojoties postlarvālajiem segmentiem, vispirms segmentējas mezoderma, veidojas asinsrites sistēma, dzimumdziedzeri un dzimumpiltuve.

Tādējādi pieauguša daudzposmota (polimēra) tārpa ķermenis sastāv no šādiem izcelsmes ziņā dažādiem nodalījumiem: 1) galvas daivas jeb prostomija, kas ir izmainījusies trohoforas epifēra; 2) dažiem larvālajiem segmentiem; 3) daudziem postlarvālajiem segmentiem un 4) anālās daivas jeb pigīdija, kas veidojies no trohoforas kāpura paša pēdējā iecirkņa.

Mazposmu oligomērajiem posmtārpiem (*Dinophilus*, *Myzostomum* u. c.) vidukļa sastāvā ietilpst tikai larvālie segmenti. Tāpēc šie posmtārpi daudzējādā ziņā atgādina kāpuru — metatrohoforu.

Polihetu attīstības svarīgākās iezīmes tādā ir spirāliska determinēta drostalošanās, trohoforas kāpuru attīstība un mezodermas aizmešanās, veidojoties divām mezodermālām sloksnītēm no diviem mezoblastiem —



228. att. Posmtārpu celoma attīstība:

A—C — trīs segmentu šķērsgriezumi secīgās attīstības stadijās (no Matvejeva); 1 — zarņa, 2 — primārais ķermeņa dobums, 3 — celoms, 4 — celoma maisa ārējā siena, 5 — dorsālais mezentērijs, 6 — celoma maisa iekšējā siena, 7 — ventrālais mezentērijs, 8 — ventrālais nervu stiegras.

pirmatnējām mezodermas šūnām. Šīs šūnas sauc par teloblastiem, un atbilstoši šādu mezodermas veidošanos sauc par teloblastisku.

Ekoloģija. *Polychaeta* klasē ietilpst apmēram 5300 galvenokārt jūras dzīvojošu sugu. Tikai nedaudzdi pārstāvji sastopami saldūdeņos, piemēram, Baikālā (*Manayunkia*).

Vairumam daudzsartāru ir bentisks dzīvesveids. Lielākoties tie uz turas piekrastes joslā, taču daudzi ir apmetušies arī dziļāk par 1000 m, bet daži ir atrasti pat 8000 m dziļumā. Samērā maz sugu dzīvo brīvi planktonā (*Alciopidae* dzimta u. c.), un tām, tāpat kā daudziem citiem planktoniskiem dzīvniekiem, ir stiklveidīgi caurspīdīgs ķermenis. Vairums bentisko polihetu rāpo pa jūras dibenu starp aļģēm, taču ir arī daudz račejformu, kas veido smillis vai dūņās garas alas: tādas, piemēram, ir prāvās jūras arenikolas (*Arenicola*) (211. att. D) u. c. Ipašu ekoloģisku grupu veido sēdošie poliheti, kas izdala ap sevi aizsargcauruli, no kuras rēģojas laukā tikai ķermeņa priekšgals.

Polychaeta klases pārstāvju izmēri svārstās robežās no dažiem milimetriem līdz 3 m (*Eunice gigantea*).

Paleontoloģija. Polihetu fosilo atlieku nav daudz. Visbiežāk saglabājas sēdošo formu caurules, kas pazīstamas vēl no pirmskembrija. No klejojošiem polihetiem paliek sariņu un žokļu nospiedumi, kā, piemēram, litoģrāfa slānī Bavārijā *Eunicites* nospiedumi.

Praktiskā nozīme. Dažas tropu formas, līdzīgi iepriekš minētajai zāļajai eincei jeb palolo (*Eunice viridis*; 222. att.), cilvēki lieto pārtikā. Atsevišķas sugas izmanto par ēsmu zivju zvejā, piemēram, jūras arenikolu (*Arenicola marina*; 211. att. D). Daudzsartāru bentiskās formas lielā daudzumā ēd rūpnieciski izmantojamās zivis, Kamčatkas krabis un citi dzīvnieki. Storu barības bāzes pamatu Kaspijas jūrā tagad veido *Nereis diversicolor* — bentisks daudzsartārs, kas agrāk Kaspijas jūrā nedzīvoja, bet tika tur ievests no Azovas jūras 1939. un 1940. gados. Pētījumus, kas saistīti ar šī vērtīgā objekta sekmīgu aklimatizāciju, veica zinātnieki ievērojamā padomju hidrobiologa akadēmiķa Ļ. Zenkēviča vadībā.

Klasifikācija. *Polychaeta* klase dalās divās apakšklasēs: klejojošie daudzsartārpi (*Errantia*) un sēdošie daudzsartārpi (*Sedentaria*).

I APAKSKLASE. KLEJOJOŠIE DAUDZSARTĀRPI (ERRANTIA)

Galvas daiva labi attīstīta, segmenti vairāk vai mazāk homonomi. Parapodijas labi attīstītas visā ķermeņa garumā, bieži saistītas ar žaunām. Nefrīdiji izvietojušies metamēri. Pārsvārā — klejojoši plēsēji. Pārstāvji: *Aphrodite* jeb «jūraspele», blīvi klāta ar gariem sariņiem; *Lepidonotus* (211. att. B), kuram ķermenī klāj divas rindas plātnišu — elitru, kas ir pārveidoti parapodiju dorsālie cirri; *Alciop vanadis* — planktonisks, caurspīdīgs polihets ar labi attīstītām acīm; *Nereis* (211. att. A) — parasta forma ar epitoku dzimumgatavības stadiju.

Ar *Errantia* apakšklasi acimredzot ir saistīta nelielā *Myzostomida* grupa, kuru var uzskatīt par vienu no klejojošo daudzsartāru kārtām. Tie ir īsi, saplacināti dzīvnieki ar 5 pāriem vāji attīstītu parapodiju. *Myzostomida* pazīstami kā adatādaīņu, galvenokārt jūrasliliju, ektoparazīti un endoparazīti.

Pie *Errantia* apakšklases pieder arī račējpoliheti *Polygordius*, *Protodrilus* un citas tiem tuvas ģintis, kā arī oligomērais *Dinophilus* (212. att.). Ārkārtīgi primitīvās uzbūves dēļ dažkārt tos izdala patstāvīgā primitīvo posmtāru (*Archannelida*) klasē.

Galvas daiva vāji attīstīta vai reducēta. Ķermenis bieži sadalīts vairākos heteronomos sektoros. Parapodijas attīstītas vāji, žaunas ir tikai noteiktos ķermeņa rajonos, visbiežāk pie galvas. Nefridiji attīstīti tikai dažos segmentos. Parasti dzīvo caurulē, uzturoties tajā īslaicīgi vai pastāvīgi. Pārstāvji: *Chaetopterus* — ķermenis heteronomi dalīts, spēj tumsā spīlgti mirdzēt; *Arenicola* (211. att. D) — sasniedz > 30 cm garumu, rok smiltis alas; *Serpula* un *Spirorbis* (211. att. E, G) ar stipri sazartotiem palpiem; dzīvo kaļķa caurulēs, kuru ieeju dzīvnieks var noslēgt ar īpašu vāciņu, kas uzskatāms par pārveidotu taustekli.

II APAKŠTIPS. JOSTAIŅI (CLITELLATA)

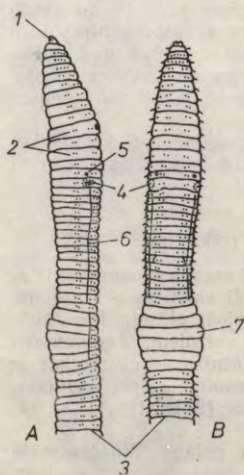
Clitellata apakštīpa pārstāvjiem ir raksturīgs hermafroditisms. Gonādām nav metamērā izvietojuma. Ir jostīņa (*clitellum*). Attīstība tieša. Pie apakštīpa pieder divas klases: mazsartārpi (*Oligochaeta*) un dēles (*Hirudinea*).

I KLAŠE. MAZSARTĀRPI (OLIGOCHAETA)

Polimēri posmtārpi ar *Annelida* tipa pamatpazīmēm, bet ar reducētiem palpiem, parapodijām, žaunām. Parapodiju sariņi saglabājas, kaut arī nelielā skaitā. Hermafrodiāti. Dzimumsistēma izvietojusies nedaudzos segmentos ķermeņa priekšgalā. Ir no metanefridijiem neatkarīgas dzimumpiltuves. Dzīvo saldūdeņos un augsnē. Apmēram 3400 sugu.

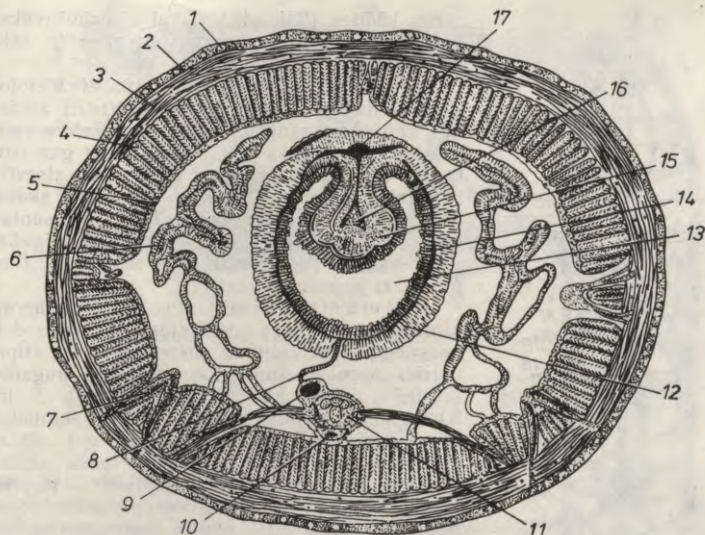
Uzbūve un fizioloģija. Oligohetu ķermenis ir izstiepts, gandrīz cilindrisks. Mazsartārpu sīkākās formas tikko sasniedz 0,5 mm, bet lielākā suga — Austrālijas milzslieka (*Megasolides australis*) līdz 3 m garumu. Priekšgalā atrodas neliela kustīga galvas daiva (prostomijs) bez acīm, antenām un palpiem (229. att.). Vidukļa segmenti ārēji ir vienādi, un to skaits parasti liels (no 30—40 līdz 600), tikai retos gadījumos segmentu maz (7—9). Katram segmentam, izņemot priekšējo, kurā atrodas mute, ir īsi sariņi, kas nāk laukā tieši no ķermeņa sienas. Tie ir izzudušo parapodiju pēdējās atliekas, parasti izvietoti 4 pušķos — viens pāris sānu un pāris ventrālo pušķu. Sariņu skaits pušķī variē. Ķermeņa pakaļgalā atrodas neliela anālā daiva (pigidijs) ar ānusu.

Ādas epitēlijs, kas veido uz ārpusi plānu elastīgu kutikulu, ir bagāts ar dziedzeršūnām. Īpaši daudz vienšūnas gļotu un olbaltumdziedzeru ir jostīņas rajonā, kurš ļabi saskatāms tārpā vairošanās laikā. Zem epitēlija guļ ļabi attīstīti ādas-muskuļu maisa slāņi — ārējais gredzenisko muskuļu un spēcīgi attīstīts iekšējais garenisko muskuļu slānis. Plašo celomu sadala ļabi attīstītie disepimenti un ventrālais mezenterijs; dorsālā mezenterija nav (230. att.).



229. att. Dižsliekas (*Lumbricus*) ķermeņa priekšējais gals (no Matvejeva):

A — no labās puses, B — no ventrālās puses; 1 — prostomijs, 2 — sānu sariņi, 3 — ventrālie sariņi, 4 — vīrišķā dzimumatvere, 5 — sievišķā dzimumatvere, 6 — sēklas rievā, 7 — jostīņa.



230. att. Šķērsriezums caur *Lumbricus terrestris* ķermeņa vidusdaļu (pēc Petruševska):

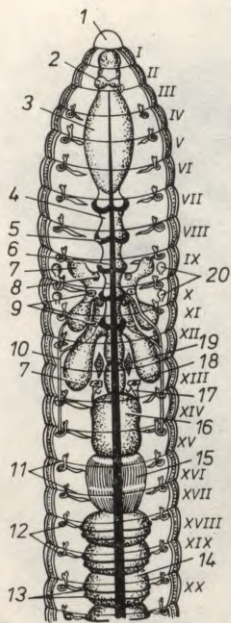
1 — kutikula, 2 — epiderma, 3 — gredzeniskās muskulatūras slānis, 4 — gareniskās muskulatūras slānis, 5 — celoma epitēlijs, 6 — metanefrīdijs, 7 — sariņš, 8 — mezenterījs, 9 — ventrālā jeb supraneirālā asinsvada, 10 — subneirālā asinsvada, 11 — ventrālā nervu ķēdīte, 12 — hlorogēnās šūnas, 13 — viduszarnas dobums, 14 — asinsvadu pinums, 15 — tiflozola, 16 — tiflozola asinsvada, 17 — dorsālā asinsvada.

Greimošanas sistēma sastāv no labi diferencētiem nodalījumiem — rīkles, barības vada (dažkārt arī gužas), muskuļkuņģa, viduszarnas un galazarnas (231. att.). Sliekām barības vadā atveras 3 pāri īpašu kaļķdziedzeru. Tos blīvi caurauz asinsvadi. Dziedzeru sekrēts palīdz izdalīt asinīs uzkrājušos karbonātus. Kaļķa pārpalikums no dziedzeriem nonāk barības vadā un noder tārpā apēstajās trūdošajās lapās esošo humīnskābju neutralizēšanai. Viduszarnas dorsālā siena veido garenisku, zarnas dobumā iegrīmušu ieplaku jeb tiflozolu, kas palielina viduszarnas aktīvo uzsūcošo virsmu (230. att.).

Asinsrites sistēma (231. att.) veidota pēc tā paša principa kā daudzšartāriem. Bez pulsējošā dorsālā asinsvada asins ritēšanu sekmē vēl dažu ķermeņa priekšgalā esošu gredzenisko asinsvadu, t. i., sīržu pulsācijas. Tā kā žaunu nav un elpošana notiek caur visu ķermeņa virsmu, ādā parasti attīstās blīvs kapilāru tīkls.

Izvadorgānu funkciju pilda daudzi segmentāri izvietoti metanefrīdiji (231. att.). Hlorogēnās šūnas, kuras arī piedalās vielmaiņas galaproduktu izvadīšanā, sedz viduszarnas un daudzu asinsvadu virsmu (230. att.). Hlorogēno šūnu sabrukšanas produkti nereti salīp lielākos vai mazākos t. s. brūnajos ķermeņos, kas uzkrājas ķermeņa dobumā, bet pēc tam tiek izvadīti caur nepāra dorsālajam porām, kuras ir daudziem oligohetiem.

Nervu sistēma mazzartāriem, tāpat kā visiem posmtāriem, sastāv no viena virsrīkles gangliju pāra, rīkles konektīviem un ventrālās



231. att. Augsnes dižsliekas (*Lumbricus terrestris*) anatomija (pēc Vurmaha):

- 1 — prostomijs, 2 — cerebrāle gangliji, 3 — rīkle, 4 — barības vads, 5 — «sirdis», 6 — dorsālais asinsvads, 7 — sēklas maisiņi, 8 — sēklinieki, 9 — sēklvada piltuves, 10 — disepiments, 11 — disepiments, 12 — metanefrīdiji, 13 — dorsoventrālie asinsvadi, 14 — viduszarņa, 15 — muskuļkūģis, 16 — gūza, 17 — olvads, 18 — olvada piltuve, 19 — olnica, 20 — sēklas uztvērēji, I—XX ķermeņa segmenti.

ventrālajā pusē. Sēklas uztvērējiem nav nekāda savienojuma ar ķermeņa dobumu, pārošanās laikā tajos uzkrājas no otra īpatņa saņemta sperma.

Netiešs sakars ar dzimumsistēmu ir vēl daudziem vienšūnas dziedzeriem, kas ārējā epitēlijā rajonā starp XXXII un XXXVII segmentu veido gredzenveida uzbiezīnājumu — jostiņu. Tie izdala gļotas, no kurām veidojas kokoni ap olu, un olbaltumvielu šķidrums, kas baro digli.

Sliekām apaugošanās ir krusteniska. Divi dzīvnieki, galvas paversuši viens pret otru, sakļaujas ar vēderpusēm (233. att.). No abu tārpu jostiņām izdalās gļotas, apņemot tās divu uzroču veidā. Viena tārpa jostiņa novietojas pretī otra sēklas uztvērēju atverēm. No abu tārpu viriškajām atverēm izdalās sperma, kura, saraujoties ventrālajai muskulatūrai, plūst

nervu ķēdītes (231. att.). Tikai visprimitīvākajām sugām ventrālās nervu stiegras ir tālu viena no otras.

Maņu orgāni, kas tik labi attīstīti klejojošiem polihētiem, mazsartārpiem attīstīti ārkārtīgi vāji. Acu gandrīz nekad nav. Interesanti, ka sliekas ir jutīgas pret gaismu, kaut gan istu redzes orgānu tām nav; to lomu pilda atsevišķas gaismas jutīgas šūnas, kuras lielā skaitā izvietojušās ārējā epitēlijā. Tās interesantas gan ar to, ka ir sekundārs veidojums oligohētiem, gan ar lielo skaitu, kas raksturīgs filoģenētiski jauniem orgāniem.

Dzimumsistēma oligohētiem ir hermefrodītiska, gonādas lokalizējas nedaudzos dzimumsegmentos. Gonādu novietojums var stipri variēt. Aprobežosimies, tās aprakstot augsnes dižsliekai (232. att.). Tārpa ķermeņa X un XI segmentā atrodas katrā pa pārim sēklinieku, tātad pavisam 2 pāri. Sēklinieki guļ sēklas kapsulās, un tos pārklāj 3 pāri īpašu sēklas maisiņu, kas veidojas kā disepimentu izspilējumi (232. att.). Pēc atdalīšanās no sēkliniekiem sēklas šūnas nokļūst sēklas kapsulās un no tām sēklas maisiņos. Sēklas maisiņos sēklas šūnas nobriest, un gatavie spermatozoīdi nokļūst atpakaļ sēklas kapsulās. Spermatozoīdi tiek izvadīti pa speciāliem vadiem. Abās sēklas kapsulās ir pa vienam pārim skropstainu piltuvju. No katras tās virzienā uz pakalgalu atiet izvadkanāls. Katras puses abi kanāli saplūst vienā gareniskā sēklvadā, kas atveras ventrāli XV segmentā. Dzimumpiltuves kopā ar izvadkanāliem ir īsti celomodukti, t. i., veidojušies no mezodermas.

Sievīškā dzimumsistēma sastāv no viena pāra ļoti sīku olnicu XIII segmentā un viena pāra īsu piltuvjuveida olvadu, kas atveras XIV segmentā. Sieviškā segmenta pakalgalais disepiments veido olu maisiņu, kas līdzīgs sēklas maisiņiem (232. att.). Bez tam pie sievišķās sistēmas pieder vēl 2 pāri dziļu ādas ieliekumu jeb sēklas uztvērēju ķermeņa IX un X segmenta



232. att. Sagitāls griezumš caur *Lumbricus terrestris* dzimumsegmentiem (IX—XV) (pēc Heses):

1 — epiderma, 2 — gredzeniskās muskulatūras slānis, 3 — gareniskās muskulatūras slānis, 4 — disepiments, 5 — sēklas maisiņš, 6 — sēklas uztvērējs, 7 — sēklinieks, 8 — sēklas kapsula, 9 — sēklvada piltuve, 10 — sēklvads, 11 — olnīca, 12 — olvada piltuve, 13 — sievišķā dzimummatvere, 14 — vīrišķā dzimummatvere, 15 — olu maisiņš.

pa sēklas rievīnām jostiņas virzienā un nokļūst gļotainajā uzrocī. Partnera sēklas uztvērēji pie tam izdara it kā rīšanas kustības un uzņem uzrocī nokļuvušo sēklu. Tādējādi abu slieku sēklas uztvērēji piepildās ar svešu spermū. Tā notiek kopulācija, un dzīvnieki pēc tam izšķiras. Olšūnu izdališana, kā arī to apaugļošana notiek daudz vēlāk. Tārps ar ķermeni jostiņas rajonā izdala gļotainu uzrocī, kurā ievada olšūnas. Pēc tam uzrocis maucas pāri tārpā priekšgalam. Kad uzrocis iet pāri IX un X segmentam, sēklas uztvērēji uzrocī izdala līdz tam glabāto svešo spermū, kas apaugļo olšūnu. Nomauktais uzrocis galos noslēdzas, sabiezē un pārveidojas par olu kokonu, kurā arī notiek olas attīstība.

Bez dzimumvairošanās oligohetiēm novērojama arī bezdzimumvairošanās, kas notiek arhitomijas veidā (*Lumbriculus variegatus*, *Enchytraeus*). Oligoheta ķermenis sadalās 2 daļās: priekšējai reģenerācijas pakalgal, pakalējai — priekšgalam. Arhitomijā dalīšanās notiek pirms reģenerācijas procesa.

Otrs bezdzimumvairošanās veids — paratomija — ir raksturīgs *Stylaria lacustris* (234. att.).

Attīstība. Oligohetu attīstība notiek bez trohoforas kāpura stadijas. Ola attīstās olu kokonā, no kura iznāk jau pilnīgi noformējis tārpš. Zemākajiem mazzartāriem (*Naidomorpha* kārta) viena kokonā, kas satur ūdeņainu šķidrumu, attīstās vairāki tārpi. Olas bagātas ar dzeltenumu, drostalošanās spirāliska, pie tam dorsālais blastomērs *D* ir ievērojami lielāks, un tam ir svarīga loma digļa veidošanās procesā. No tā attīstās ne tikai mezodermālie teloblasti, bet arī 4 pāri ektodermālo teloblastu, no kuriem savukārt veidojas vairums dzīvnieka ķermeņa segu un nervu sistēma.

Augstākajiem oligohetiēm (*Lumbricomorpha* kārta) kokons satur barojošu olbaltumvielu šķidrumu, bet olās ir maz dzeltenuma. Attīstoties tās veido digli, kas aktīvi rij olbaltumu, un tāpēc ieguvus «apslēptā kāpura» nosaukumu (235. att.). Pirms izšķilšanās ar digli notiek kaut kas līdzīgs metamorfozei, un tas pārvēršas par jaunu tārpū.

Bioloģija. Mzarsartāri dzīvo saldūdeņos, kā arī uz cietzemes un tikai ārkārtīgi reti sastopami jūrās. Saldūdens formas vai nu rāpo pa ūdens tilpes dibenu, vai sēž dūņās izraktās alās, izvīzot no tām ūdenī tikai



233. att. Bālās siksliekas (*Enchytraeus albidus*) pārošanās (pēc Mihaelsena).

ķermeņa pakalējo daļu, ar kuru izdara straujas svārstības, lai pastiprinātu gāzu maiņu (*Tubifex* u. c.). Cietzemes formas vienmēr ir racējas, tās izlien no savām alām nakts vai ļoti slapjā laikā, jo to maigā, glotdziedzeriem bagātā āda nepanes izžūšanu.

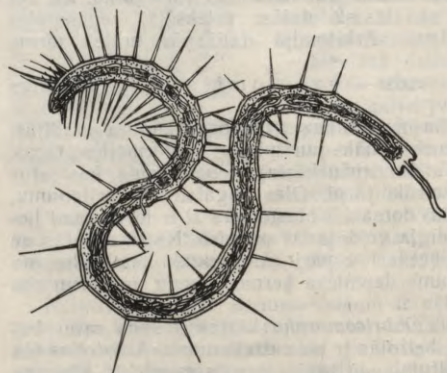
Kā *Polychaeta*, tā arī *Oligochaeta* klasei ir lielas reģenerācijas spējas.

Praktiskā nozīme. Sliekām ir liela nozīme lauksaimniecībā. Jau C. Darvins atzīmēja to pozitīvo lomu augsnes auglības celšanā. Vispirms tās paver ceļu augu saknēm un atvieglina to iespiešanos augsnē. Bez tam pa tārpu ejām augsnē iekļūst ūdens un gaiss, līdz ar to notiek augsnes vienmērīga samitrināšanās un ventilācija, kas nepieciešama augu augšanai. Tārpi pakāpeniski norij lielu daudzumu augsnes un irdina to. Noskaidrots, ka 1 ha platībā dzīvojoši tārpi gada laikā izmet virspusē ekskrementu veidā 10—30 t pārstrādātas augsnes. Tārpu darbības rezultātā notiek augsnes sajaukšana, pie tam augsnes virskārta pakāpeniski atbrivojas no nelieliem akmeņiem, kuri ieslid dziļāk augsnē. Tārpi uzlabo augsni, ievelkot savās alās lapas un citas augu atliekas, tādējādi sekmējami atlieku ātrāku sadalīšanos un humusa veidošanos.

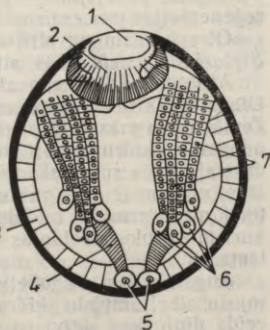
Saldūdens oligoheti ir vieni no bentosēdāju zivju barības pamatobjektiem, tādēļ tiem liela nozīme ūdenstilpju ekonomikā, jo dažās vietās 50—60% bentosa biomasas sastāda oligoheti.

Pēdējā laikā masveidīgi tiek audzētas siksliekas (*Enchytraeus*), kuras izmanto zivju barībai.

Klasifikācija. Klasi iedala 2 kārtās: *Naidomorpha* un *Lumbricomorpha*, kuras bez citām pazīmēm savā starpā atšķiras arī ar attīstības īpatnībām.



234. att. Bedrgalvas stilārija *Stylaria lacustris* (pēc Maļeviča)



235. att. *Lumbricus* diglis no ventrālās puses (no Davidova);

1 — mute, 2 — rīkle, 3 — entoderma, 4 — mezodermālās joslinas, 5 — mezodermālie teloblasti, 6 — ektodermālie teloblasti, 7 — ektodermālās joslinas.

1. kārta. *Naidomorpha* apvieno galvenokārt ūdenī dzīvojošus oligohetus: *Tubifex* — nelieli tārpi, kas milzīgās masās dzīvo uz saldūdeņu gultnes; *Stylaria* (234. att.), *Aelosoma* — fakultatīvi planktoniskas formas. No augsnē dzīvojošām sugām var minēt siksliekas (*Enchytraeus*).

2. kārta. *Lumbricomorpha*. Pie tās pieder kā ūdens formas, tā arī cietzemes formas: dižsliekas (*Lumbricus*, *Eisenia*), Austrālijas milzslieka (*Megascolides australis*), upesvēžu parazīti — *Branchiobdella*.

II KLASE. DĒLES (HIRUDINEA)

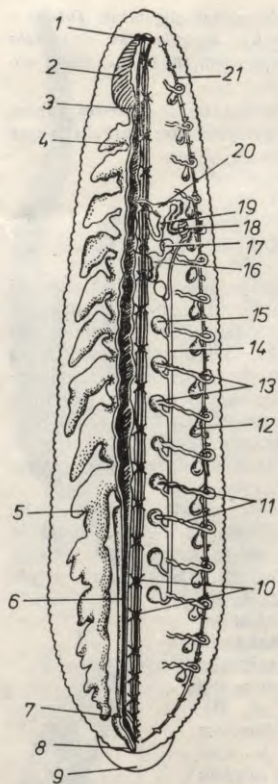
Dēles ir stipri izmainījušies oligohetu pēcnācēji. Tie ir brīvi dzīvojoši plēsēji vai daudz biežāk — ektoparazīti, kas uzbrūk nereti pat lieliem dzīvniekiem un barojas ar to asinīm. Saldūdeņos, jūrās, retos gadījumos arī uz sauszemes zināmas apmēram 400 dēļu sugas. Dēles var raksturot kā polimērus *Clitellata* ar stabiliu segmentu skaitu, bez sariņiem. Dēļu segmenti sadalīti sekundāros gredzenos. Ķermeņa priekšējā un pakaļējā galā ir pa piesūcekni. Skaidri izteiktas galvas un anālās daivas nav. Raksturīga ir celoma stipra redukcija un tā pārvēršanās par asinīm pildītu lakūnu sistēmu. Telpu starp iekšējiem orgāniem aizpilda parenhīma. Hermafrodīti; attīstība tieša.

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis izstiepts, dorsoventrāli saplacināts, līdz ar to dēles atgādina plakantārpus. Ārējo līdzību ar tiem, it īpaši ar sūcējtārpiem, vēl palielina divi piesūcekņi (236. att.). Pirmais piesūceknis novietojies galvasgala apakšējā pusē un atņem muti. Spēcīgāk attīstītais pakaļējais piesūceknis atrodas ķermeņa pakaļgalā, un tieši virs tā ir anuss. Parapodiju, sariņu, taustekļu un žaunu nav. Vienīgi primitīvajām dēlēm *Acanthobdella* no sendēļu (*Archihirudinea*) apakšklases sariņdēļu (*Acanthobdellida*) kārtas pirmajos piecos segmentos vēl ir oligohetu sariņiem līdzīgi sariņi (243. att. A, B). Ķermenis blīvi rievots, sastāv no šauriem gredzeniem (236. att.), kuri neatbilst īstiem segmentiem, jo skar tikai ārējo segu un daļēji muskulatūru. Iekšējo orgānu izvietojums rāda, ka dēles ir segmentētas, bet īsto segmentu to ķermeni ir ievērojami mazāk nekā ārējo gredzenu. Viens īstais segments parasti sastāv no 3—5 ārējiem gredzeniem. Segmentu skaits dēļu ķermeni ir pastāvīgs un mazāks nekā vairumam *Oligochaeta*. Dēļu ķermenis sastāv no 33 (*Acanthobdellida* kārtā 30) segmentiem. No tiem 4 pirmie saplūstot veido priekšējo piesūcekni, pakaļējais piesūceknis veidots no 7 saplūdušiem segmentiem. No ārpuses ķermeni atņem diezgan bieža kutikula; zem tās guļošais epitēlijs ļoti bagāts ar gļotu dziedzeru šūnām, bet pie epitēlija šūnu pamata izkaisītas daudzas pigmentšūnas ar dažādas krāsas graudiņiem. Sis šūnas nosaka dēļu krāsu. Zem epitēlija atrodas gredzeniskā un ļoti spēcīgi attīstītā gareniskā muskulatūra, bet vēl dziļāk telpas starp iekšējiem orgāniem, līdzīgi kā plakantārpiem, aizpilda parenhīma (241. att.). Tikai sariņdēlēm (*Acanthobdellida* kārtā) pieaugušā stāvoklī saglabājies celoms (240. att. A), visām pārējām dēlēm sekundārais ķermeņa dobums reducējies līdz šauriem kanāliem (lakunārie vadi) un to



236. att. Medicīnas dēle (*Hirudo medicinalis*) (no Matvejeva):

1 — priekšējais piesūceknis, 2 — pakaļējais piesūceknis.



237. att. Medicīnas dēles (*Hirudo medicinalis*) anatomija (pēc Vurmbaha):

1 — cerebrālie gangliji, 2 — rīkle, 3 — barības vads, 4 — guza, 5 — guzas pakāļējā kabata, 6 — viduszarnā, 7 — galazarnā, 8 — ānuss, 9 — pakāļējais piesūcekņš, 10 — ventrālās nervu ķēdītes gangliji, 11 — metanefrīdiji, 12 — urīnpūslis, 13 — sēklas pūslīši, 14 — sēklvads, 15 — metanefrīdija skropstinu piltuve, 16 — maksts, 17 — oli maisiņš ar olīncām, 18 — sēklinieka piedēklis, 19 — kopulācijas orgāns (penis), 20 — prostāta dziedzeris, 21 — sānu lakūnas.

izspiedusi parenhīma (240. att. B, C; 241. att.). Parenhīmu daudzās vietās šķērso dorsoventrālās muskulatūras kūlīši.

Greimošanas sistēma (237. att.) dēlēm labi attīstīta un sastāv no priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas. Priekšējā piesūcekņa dibenā guļošā mute ved vispirms mutes dobumā, bet pēc tam rīklē. Dēļu priekšzarnas izveidojumam ir liela taksonomiska nozīme, un tas noder divu galveno kārtu diagnozei. Snuķdēlēm (*Rhynchobdellida* kārtā) rīkle veido muskuļotu cauruli jeb snuķi, kas, uzbrūkot laupījumam, islaicīgi spēj izvīrīties no mutes. Zokļdēlēm (*Gnathobdellida* kārtā) rīkle neizbīdās, bet mutes dobumā ir 3 muskuļoti valniši — 1 dorsāls, 2 sānu (238. att.). Katra valniša brīvo malu klāj hitina zobīņi, kuri kopumā katru valnīti pārvērš par zāg zobainu žokli. Uzņemot barību, dēles žokļi pārgriež saimnieka ādu: rodas trīsstūrainā brūce, no kuras dēle sūc asinis. Rīklē atveras vienšūnas siekalu dziedzeri. Medicīnas dēlei šie dziedzeri izdala īpašu olbaltumvielu — hirudīnu, kas aizkavē asins sarecēšanu. Ar to izskaidrojama ilgā asiņošana no dēles radītas brūces. Pateicoties tam, arī iesūktās asinis vairākus mēnešus paliek dēles zarnu kanālā neizmānītas un nesarecējušas, it kā iekonservētā stāvoklī. Sakarā ar to starplaiks starp divām barības uzņemšanas reizēm var būt ļoti liels (vairākas nedēļas). Rīkle ved šaurā un īsā barības vadā, kas atveras viduszarnā, kurai ir vairāki pāri sānu izspilējumu jeb kabatu. Viduszarnas kabatu skaits ir svārstīgs (medicīnas dēlei 10 vai 11 pāri). Pēdējais kabatu pāris ir īpaši liels un aiziet līdz ķermeņa pakalgalam. Dažkārt šo kabatīno zarnu kanāla daļu sauc par guzu. Starp guzas pēdējo kabatu pāra pamatnēm atrodas īsa uzsūcošā zarnas daļa, aiz kuras sākas taisna un tieva galazarnā, kas atveras ar ānusu virs pakāļējā piesūcekņa. Dažas brīvi dzīvojošas dēles barojas ar dažādiem sīkiem dzīvniekiem (tārpiem, gliemjiem), parazitiskās sugas sūc saimnieka asinis.

Nervu sistēma izveidota pēc posmtārpiem kopīgā tipa. Divi rīkli aptveroši konektīvi saista virsrīkles gangliju pāri jeb smadzenes ar zemrīkles ganglijiem, ar kuriem sākas ventrālā nervu ķēdīte (237. att.). Ventrālā nervu ķēdīte sastāv no 20 vai vairāk ganglijiem, kuri katrs atbilst vienam segmentam; zemrīkles ganglijs ir izveidojies, saplūstot 4, bet pakāļējais —, saplūstot 7 vienkrāšiem ganglijiem, kas norāda, ka arī ķermenī notikusi vairāku segmentu

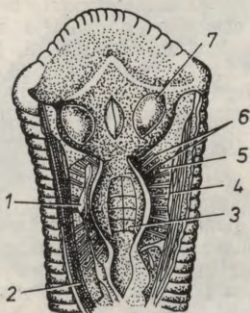
saplūšana, kuras rezultātā izveidojies priekšējais un pakaļējais piesūceknis.

Visizplatītākie maņu orgāni dēlēm ir daudzi pareizas, metamērās šķērsrindās — pa vienai šķērsrindai katrā segmentā izvietoti kausveida orgāni. Tie sastāv no nelielas epitēliālu maņu šūnu grupas. Šūnas ir ļoti augstas, no tām uz ventrālo nervu ķēditi atiet nervu šķiedras. Maņu šūnu grupu apņem vairākas lielas šūnas, kuru iekšienē ir gaiša caurspīdīga vakuola. Kausveida orgānu funkcija precīzi nav noskaidrota, bet, šķiet, ka tie ir ķīmiskās maņas orgāni. Vairumam dēļu daļa ķermeņa priekšējos segmentos esošo kausveida orgānu var pārveidoties par acim, kuru skaits variē no 1 līdz 5 pāriem. Zem epitēlija parenhimā atrodas acs kauss, kas no ārpusē apņemts ar melnu pigmentu (239. att.). Kauss sastāv no lielām šūnām ar ieapaļu, gaišu vakuolu citoplazmā. Kausa pamatne saskaras ar nervu šķiedru kūlīti, kuru pirms ieešanas kausā parasti apņem nervu šūnu kaudzīte — redzes ganglijs. Iegājis kausā, nervu kūlītis veido kausa ass stiegru, no kura uz sāniem atiet šķiedras, kas saistītas ar gaismasjutīgajām šūnām. Šādu acu redzespējas ir ļoti ierobežotas, un, domājams, ka tās atšķir tikai gaismu no tumsas.

Elpošanas orgāni. Dažām jūrā dzīvojošām *Branchellion* sugām daļai vidukļa segmentu sānos ir zarotas ārējās žaunas, kas atgādina *Polychaeta* žaunas. Citas dēles elpo ar visu ķermeņa virsmu.

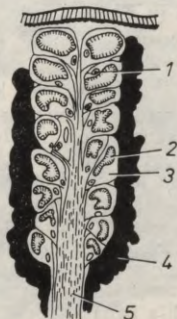
Ista asinsrites sistēma ir tikai divām dēļu kārtām — *Acanthobdellida* un *Rhynchobdellida*, kurām tā galvenajos vilcienos veidota līdzīgi kā oligohetiemi. Tā ir slēgta sistēma, kas sastāv no diviem garensiskiem vadiem (dorsālā un ventrālā), kuras savieno asinsvadu tīkls zarnas uzsūcošajā daļā un gredzeniskie asinsvadi ķermeņa priekšdaļā un pakaļējā piesūcekņī.

Taču jau snukdēlēm daļu asinsrites sistēmas funkciju veic celoma atliekas, bet žokļdēlēm istā asinsrites sistēma pilnīgi izzudusi un tās funkciju pārņēmis stipri reducētais celoms (240. att.). Primitīvākajām dēlēm (*Acanthobdellida*) diģļa stadijā aizmetušies celoma maiši augot



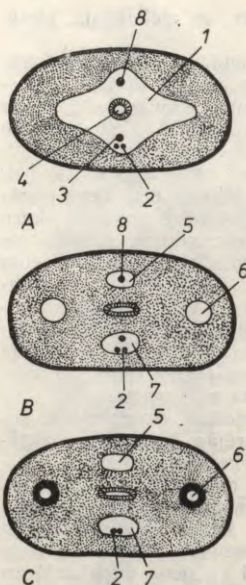
238. att. Medicīnas dēles (*Hirudo medicinalis*) priekšgals, atpreparēts no vēderpuses (pēc Hertera):

1 — ventrālās nervu ķēdītes ganglijs, 2 — garensiskā muskulatūra, 3 — rīkle, 4 — lakūna, 5 — rīkles gredzeniskā muskulatūra, 6 — rīkles radiaālā muskulatūra, 7 — žoklis.



239. att. Medicīnas dēles acs (pēc Hesses):

1 — redzes šūnas kodols, 2 — redzes šūnas gaismasjutīgās nūjiņas, 3 — redzes šūna, 4 — pigments, 5 — redzes nervs.



240. att. Dēju celoma attīstības shēma:

A-C — šķēsgriezumi: *Acanthobdella* (A), *Piscicola* (*Rhynchobdellida*; B), *Hirudo* (*Gnathobdellida*; C); 1 — celoms, 2 — ventrālā nervu ķēdīte, 3 — ventrālais asinsvads, 4 — zarņa, 5 — dorsālā lakūna, 6 — sānu lakūna, 7 — ventrālā lakūna, 8 — dorsālais asinsvads.

paplašinās līdzīgi kā oligohetiēm, un pieaugušā dzīvniekā visu centrālo daļu aizņem celoms, kurā atrodas zarņa, ventrālā nervu ķēdīte, dorsālais un ventrālais asinsvads. *Rhynchobdellida* kārtai no celoma saglabājas tikai 4 gareniski kanāli jeb lakūnas — muguras, vēdera un 2 sānu, kuras savā starpā savieno neregulāri sazarojies šķērskanālu tīkls. Dorsālajā lakūnā novietojies muguras asinsvads, ventrālajā — vēdera asinsvads, bet zem tā nervu ķēdīte. Celoma sānu lakūnas snuķdēlēm iegūst biezas, muskuļotas sienas un ķermeņa sānos izveidojas pat par divās rindās izkārtotiem kontraktīliem pūšļiem ar komplicētu vārstuļu sistēmu ieejās. Sānu lakūnu sienu kontrakcijas nodrošina celoma šķidruma cirkulāciju pa ķermeņi. Lakūnas nesavienojas ar asinsvadiem, un pat to šķidrumam ir citāds raksturs.

Gnathobdellida kārtas pārstāvjiem izzuduši asinsvadi, kuri atradās dorsālajā un ventrālajā lakūnā, un lakunārā sistēma (t. i., celoma atliekas) aizvieto asinsrites sistēmu (241. att.). Lakūnu sistēmas šķidrums kļūst līdzīgs asinim — daudzos gadījumos kļūst sarkans, jo satur izšķīdušu hemoglobīnu, kā arī amēbveida šūnas. Tā dēļu asinsrites sistēmas un celoma attiecībā redzam labu substitūcijas piemēru, t. i., viena orgāna nomaigu ar citu tā pašas fizioloģiskās nozīmes, bet citādas izcelsmes orgānu.

Izvadorgānu sistēma dēlēm metanefrīdiālā, bet stipri pārveidota. Izvadkanāli (237. att.) izvietojušies metamēri, bet parasti to nav daļai priekšējo un pakājējo segmentu. Tā medicīnas dēlei ir 33 segmenti, bet nefrīdiju tikai 17 pāri. Nefrīdiju veido izlocīts kanāls, kura lielākā daļa sastāv no vienas šūnu

rindas, cauri kurai sniedzas iekššūnu dobums. Kanāls atveras ar izvadporu ķermeņa sānos. Dēju nefrīdiju galvenā īpatnība ir tā, ka kanālu priekšgals ir slēgts. Taču cieši blakus kanāla slēgtajam galam atrodas īpaša skropstaina piltuve, kuras platais gals vērst vienā no celoma atliekam, visbiežāk — šaurā šķērslakūnā. Piltuves sašaurinātais gals nobeidzas aklā maisiņā — nefrīdiālā kanālā aklajam galam pieguļošā rezervuārā. Pēc visa spriežot, dēlēm notikusi piltuves nodalīšanās no pārējā metanefrīdija. Piltuve uztver ar vielmaiņas galaproduktiem piepildītus amebocītus un ievada rezervuārā, bet caur tā sienu ekskrēti acimredzot osmotiski pārsūcas nefrīdija kanālā.

Daļai celomisko kanālu (lakūnu) sienas pārklātas ar graudainām šūnām, kuru kopumu sauc par botrioīdiem audiem (241. att.). Tie ir līdzīgi oligohetu hloragogēnajām šūnām.

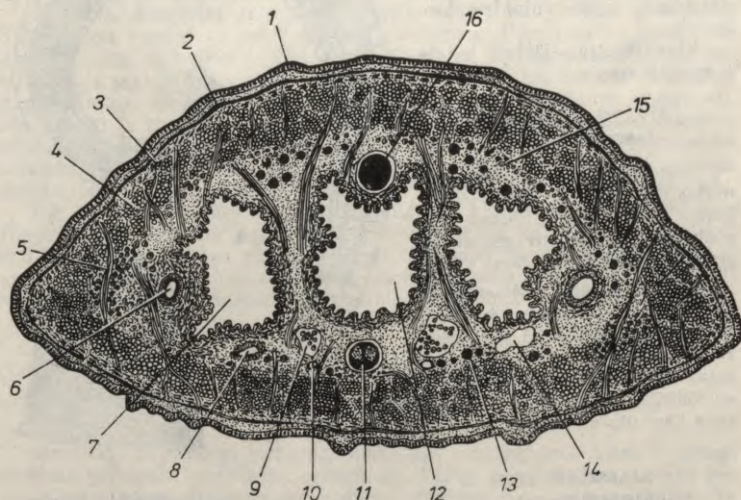
Dzimumsistēma. Dēles ir hermafrodīti. Dzimumorgānu uzbūve visām dēlēm ir apmēram vienāda. Medicīnas dēlei (*Hirudo medicinalis*) vīrišķā dzimumsistēma sastāv no 9 pāriem ieapaļu sēklas maisiņu, kas guļ metamēri ķermeņa vidusdaļā. Kaut arī sēklas maisiņu ir daudz, tomēr tie ir cēlušies no viena pāra pirmatnējo maisiņu, tiem sekun-

dāri sadaloties. No sēklas maisiņiem atiet smalki sēklas kanāliņi, kuri katrā ķermeņa pusē apvienojas kopīgā sēklvadā. Sēklvadi iet uz priekšgalu un ķermeņa pirmajā trešdaļā katrs satinas kamolā — sēklinieka piedēklī. Iznākuši no piedēkļa, sēklvadi saplūst vienā sēklas izviedējkanālā. Sēklas izviedējkanāls atrodas muskuļotā kopulācijas orgānā, un tā galā beidzas ar vīrišķo dzimumdziedzeri. Kopulācijas orgānu var cauruļveidīgi izvērst uz āru. Sēklas izviedējkanāla sākumā ieplūst vēl īpaši prostāta dziedzeri.

Sievīšķā dzimumsistēma dēlēm sastāv tikai no viena olu maisiņu pāra, kurā atrodas olnīcas; no tiem iznākušie olvadī saplūst un veido salocītu, bet īsu dzemdi, kas pāriet platākā muskuļotā makstī. Makstī ar ārvidi savieno sievišķā dzimumatvere, kas novietota aiz vīrišķās atveres.

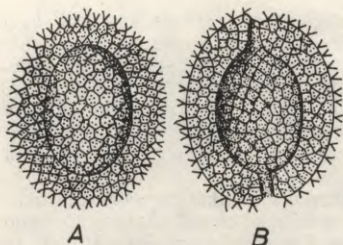
Dēļu dzimumsistēmas uzbūve visumā stipri atgādina oligohetu dzimumsistēmu. Abām grupām gonādas novietojušās celoma maisos. Līdzība samana arī olu dēšanā īpašos kokonos, kuros notiek visa digļa attīstība. Starpība ir tā, ka oligohetu olu apaugļošana ir ārēja un noliek kokonā, bet dēlēm apaugļošanās ir iekšēja. Apaugļošana var būt spermatoforiska (*Haementaria*, *Glossiphonia*); šajā gadījumā spermatozoidi salīp īpašās vārpstveida paketēs — spermatoforos, kurus viens ipatnis iesprauž tieši otra ādā. Kādu laiku tie rēgojas laukā uz ķermeņa virsmas, pie tam spermatozoidi no spermatoforiem caur ādu iespiežas otra ipatņa parenhīmā un aktīvi aizceļo līdz sievišķajai dzimumsistēmai.

Hirudinidae dzimtas (*Hirudo medicinalis*, *Haemopsis sanguisuga*) un arī citām dēlēm ir kopulācijas orgāns, ko kopulācijas laikā ievada sievišķajos dzimumvados. Tāpat kā mazzartāriem, kokonu izdala ādas



241. att. Medicīnas dēles (*Hirudo medicinalis*) šķērgriezums (pēc Petruševska):

1 — ektodermālais epitēlijs, 2 — gredzeniskā muskulatūra, 3 — diagonālā muskulatūra, 4 — gareniskā muskulatūra, 5 — dorsoventralais muskuļu kūlītis, 6 — sānu lakūna, 7 — gužas kabatas, 8 — nefrīdijs, 9 — sēklas pūslītis, 10 — sēklvadis, 11 — ventrālā lakūna ar ventrālo nervu ķēdīti, 12 — guza, 13 — lakūna, 14 — urīnpūslis, 15 — botrioidie audi, 16 — dorsālā lakūna.



242. att. Medicīnas dēles kokoni:
A — vesels, B — garengriezumā (pēc Hertera).

oligohetu olu drostalošanās un ir determinēta. Digllapu un aužu diferencēšanās ir vēl teloblastiskāka nekā *Polychaeta* klasei. Milzīga nozīme ir *D* makromēram, no kura formējas gandrīz visi pieauguši dzīvnieka orgāni, izņemot galvgala ektodermu. Ši makromēra derivāti dod 5 lielu šūnu pārus — teloblastus, kuri no sevis uz priekšu atdala šūnu virkni, teloblastiski izveidojot 10 šūnu sloksnītes. Sloksnītes izvietojas tuvu digļa vēderpusei. Divas no tām atbilst *Polychaeta* mezodermālajām sloksnītēm, no divām attīstās nervu ķēdīte, bet pārējās 6 veido vidukļa ektodermu.

Klasifikācija. Dēles iedala 2 apakšklasēs.

I APAKŠKLAŠE. SENDEĒLES (ARCHIHIRUDINEA)

Primitīvas dēles, kurām pirmajos 5 somītos ir sariņi — pēdējās parapodiju atliekas. Saglabājas celoms un asinsrites sistēma. Apakšklasē viena kārtā.

Kārta. Sariņdēles (*Acanthobdella*). Zināmas 2 sugas: *Acanthobdella peledina* (243. att. A, B) — sīgu zivju parazīts, sastopams Oņegas un dažos citos ziemeļu novadu ezeros, arī Sibīrijā, un *A. livanovi* — atasta Kamčatkā uz šmerliņa.

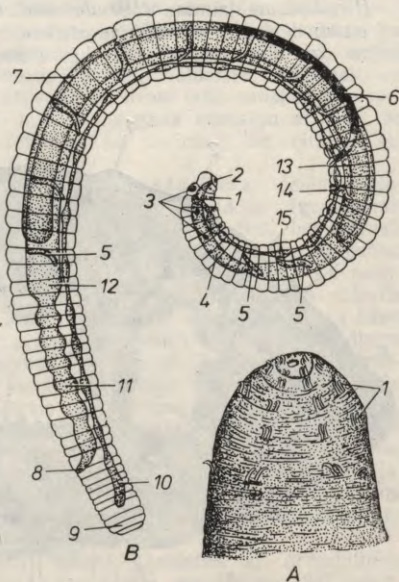
II APAKŠKLAŠE. DĒLES (EUHIRUDINEA)

Sariņu nav. Celoms reducēts, asinsrites sistēma stipri vai pat pilnīgi reducēta. Apakšklasē divas kārtas.

dziedzeri, kas atrodas noteiktos ķermeņa segmentos (medicīnas dēlei, piemēram, 9.—11.). Šie segmenti atbilst mazzartārpju jostīnai.

Kokonus, kuriem ir blīva, it kā no pergamenta veidota siena (242. att.), dēles izvieta uz ūdenstilpes dibena, uz ūdensaugiem vai pat piekrastē mitrā zemē.

Dēļu attīstība notiek līdzīgi oligohešu attīstībai. Snuķdēles pēc embrionālās attīstības maz atšķiras no *Naidomorpha* kārtas sugām, bet žokļdēlēm izveidojas «slēpts kāpurs» līdzīgi kā *Lumbricomorpha* kārtas pārstāvjiem. Drostalošanās ļoti atgādina



243. att. Sariņdēle *Acanthobdella peledina*:
A — priekšgals ar sariņiem (pēc Epsteina), B — anatomija (pēc Livanova); 1 — sariņi, 2 — mute, 3 — acis, 4 — barības vads, 5 — nefrīdijs, 6 — olnīca, 7 — skēlas maisiņš, 8 — ānuss, 9 — pakāļējais piesūceknis, 10 — anālais ganglijs, 11 — galazarna, 12 — viduszarņa, 13 — sievišķā dzimumatvere, 14 — vīrišķā dzimumatvere, 15 — ventrālā nervu ķēdīte.

1. kārtā. Snuķdēles (*Rhynchobdellida*). Pie šīs kārtas pieder kā brīvi dzīvojošas, tā parazitiskas formas, galvenokārt uz zivīm. Kārtas pārstāvjiem raksturīga pazīme ir īpašs muskuļots snuķis, kas, uzbrūkot laupījumam, izvirzās laukā caur muti. *Branchellion* sugām, kas dzīvo uz rajū ādas, ir istas ārējās žaunas.

Dažas snuķdēles var nodarīt nopietnus zaudējumus zivsaimniecībai; tā, piemēram, ekto-parazitiskās *Piscicola* sugas bieži vien stipri novājina karpveidīgo zivju mazuļus, sūcot to asinis. Dažkārt dēles parazitē arī uz homeotermiskajiem dzīvniekiem, apmetoties dažādos ķermeņa dobumos, kuri saistīti ar ārvidi; tāda, piemēram, ir *Proteocleipsis* — putnu mutes un nāsu dobumu parazīts.

Kā interesanta bioloģiska īpatnība snuķdēlēm atzīmējama dažkārt novērotā gādība par pēcnācējiem. Brīvi dzīvojošas plēsīgās *Glossiphonia* un uz bruņurupučiem parazitējošās *Haementaria* sugas (244. att. A, B) iznēsā ķermeņa ventrālajā pusē no olām izšķīlušos mazuļus.

2. kārtā. Žokļdēles (*Gnathobdellida*). Snuķa nav, mutes dobumā ir 3 muskuļoti valņiņi — žokļi ar hitina zobīņiem. Pārstāvis — medicīnas dēle (*Hirudo medicinalis*; 236. att.). Šīs dēles, kas spēj sūkt asinis, pie tam asinis atplūst no iekšējiem orgāniem, kopš seniem laikiem ir nozīmīga medicīna. Medicīnas dēli izmanto asinsvadu saslimšanas gadījumos, kas saistīti ar trombu veidošanos, aterosklerozes sākuma periodā, hipertoniā, pirmsinsulta un citos gadījumos. Slimnieka vispārējais stāvoklis uzlabojas, asinsspiediens parasti pazeminās. Bez tam no dēles siekalu dziedzeriem iegūst hirudīnu — vērtīgu ārstniecisku un profilaktisku vielu.

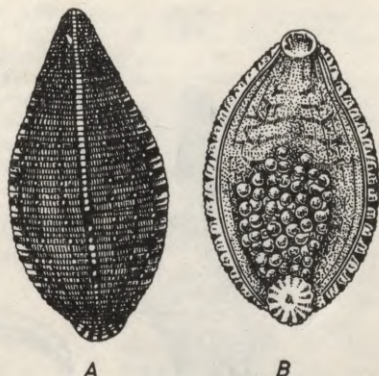
Pie šīs kārtas pieder arī mūsu saldūdeņos bieži sastopamās plēsīgās *Herpobdella* sugas un par tām lielāka, melna un ļoti plēsīga *Haemopsis sanguisuga*. Šīs kārtas pārstāve ir arī *Haemadipsa ceylonica* — sauszemes dēle, kas sastopama Ceilonas un Zunda salu mežos. Tā uzbrūk cilvēkiem un zīdītājdzīvniekiem, sūc asinis un nomoka ar saviem kodieniem.

PIELIKUMS ANNELIDA TIPAM

KLASE. EHIŪRI (ECHIURIDA)

Bentiski, tārpvēdīgi jūras dzīvnieki, kas rokas gruntī. Tiem ir nesegmentēts ķermenis, nesadalīts celoms un, līdzīgi posmtārpiem, tipisks kāpurs — trohofora. Metamērijas trūkums ehiūriem ir primāra parādība. Tā ir neliela grupa ar apmēram 150 sugām.

Uzbūve un fizioloģija. Ehiūru garums (ar izstieptu snuķi) variē no 3 līdz 185 cm. Desveidīgā, nesegmentētā ķermeņa priekšgalā atrodas garš neievilkams snuķis (245. att.). Tā pamatnē ir mute, bet ķermeņa pakālgalā — anuss.



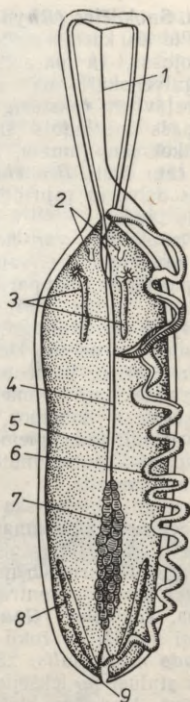
244. att. Bruņurupuču plakandēle (*Haementaria costata*):

A — no dorsālās puses, B — no ventrālās puses (redzami pie vēdera piestiprinātie digļi) (pēc Lūkina).



245. att. *Echiurus echiurus* no ventrālās puses (pēc Grafa):

1 — snukis, 2 — snuka priedeva, 3 — ventrālie sariņi, 4 — dzimumatveres, 5 — anālie sariņi, 6 — anuss.



246. att. *Echiurus* anatomija (pēc Delaža un Eruāra):

1 — dorsālais asinsvads, 2 — ventrālo sariņu maisiņi, 3 — nefridiji, 4 — ventrālais asinsvads, 5 — ventrālā nervu stiegrā, 6 — zarna, 7 — dzimumdziedzeris, 8 — anālais maiss, 9 — anuss.

Snuķis dažkārt ir galā sadalīts divās daļās. Snuķa ventrālā puse ir nedaudz ieliekta un klāta ar skropstiņām, kuras dzen ūdeni un sikaš bariņas daļiņas uz muti. Ventrālajā pusē aiz mutes ir 2 prāvi sariņi, bez tam ķermeņa pakalgalu dažkārt apjož 1 vai 2 vainagi smalku sariņu, kuri atgādina *Polychaeta* sariņus.

Ķermeni sedz vienslāņa epitēlijs, kas uz ārpusi izdala kutikulu. Zem kutikulas atrodas ādas-muskuļu maiss. Peritoneālais epitēlijs norobežo plašu vienlaidu sekundāro ķermeņa dobumu (celomu).

Greimošanas sistēma veido garu, izlocītu kanālu, kas sastāv no priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas, un pakalgalā atveras ar ānusu (246. att.). Tā kā zarnu kanāls ir izlocīts, tā garums dažkārt var 10 reizes pārsniegt ķermeņa garumu. Anusa tuvumā galazarnai ir 2 izspi-

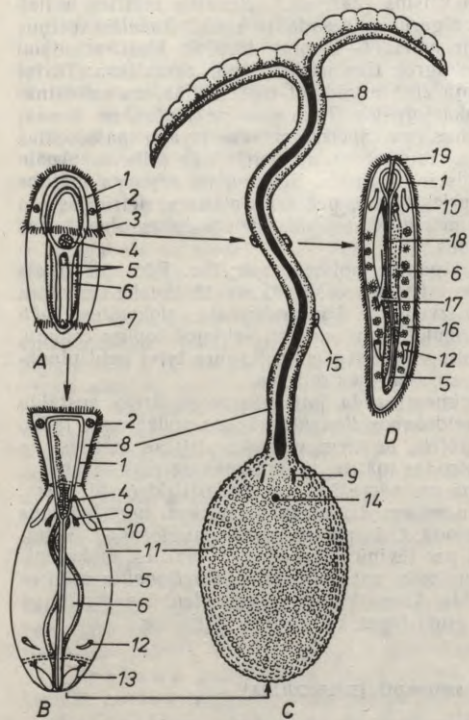
lējumi — anālie maisi. Tiem ir 12—300 sikas skropstainas piltuves, kas ar plato galu atveras celomā, bet ar šauro — anālo maisu dobumā. Anālie maisi funkcionē kā elpošanas orgāni un izvadorgāni.

Asinsrites sistēma sastāv no gareniska, dorsāla, virs zarnas priekšgala guļoša asinsvada, kas turpinās arī snuķī. Priekšgalā asinsvads sadalās 2 daļās un veido 2 snuķa sānu asinsvadus. Izejot no snuķa, tie atkal savienojas kopīgā gareniskā ventrālā vadā, kas stiepjas zem zarnas līdz ķermeņa pakaļgalam. 2 šķērsvadi, kas apņem zarnu kanālu, savieno pakaļgalu ar ventrālo asinsvadu. Asinis ir bezkrāsainas un satur bezkrāsainus leikocītus.

Nervu sistēma attīstīta diezgan vāji. Centrālā nervu sistēma sastāv no ventrālās stiegras (246. att.), kura vidukļa priekšgalā sadalās,

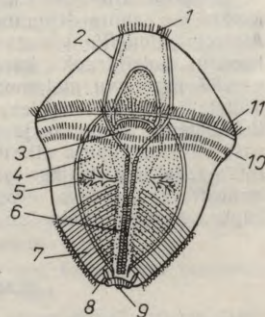
apņem zarnu un veido rīkles nervu gredzenu. Tādējādi nervu sistēmas izveidojuma kopējais plāns atgādina polihetus, taču *Echiurida* nervu stiegrā viscaur izkaisītas nervu šūnas un pat rīkles nervu gredzenam nav gangliozu sabiezinājumu. Maņu orgānu, atskaitot atsevišķas maņu šūnas un papillas ādā, nav.

Izvadstīvēma. Nefrīdijus pārstāv trejāda veida orgāni. Trohoforas kāpura stadijā ehiūriem ir viens pāris protonefrīdiju, kuri metamorfozes laikā



247. att. *Bonellia viridis* dzimuma fenotipiskā noteikšana:

A — peldošs kāpurs, B — vecāks sievišķais kāpurs, C — pieaugusi mātīte, D — lēvīns, izņemts no mātiņas maksts (pēc Balcera): 1 — rīkles nervu gredzens, 2 — acu laukumi, 3 — prototrohs, 4 — priekšzarna, 5 — ventrālās nervu stiegras, 6 — viduszarna, 7 — anālais skropstiņu vainags, 8 — snuķis, 9 — saripi, 10 — protonefrīdiji, 11 — ķermenis, 12 — metanefrīdiji, 13 — anālais maisis ar piltuvi, 14 — sievišķā dzimummatere, 15 — kāpuri uz mātiņas snuķa, 16 — celoms ar sēklas šūnām, kas tajā attīstās, 17 — sēklvada piltuve, 18 — sēklvads, 19 — vīrišķā dzimummatere.



248. att. *Echiurus* trohofora no ventrālās puses (pēc Hatčeka):

1 — tumša plātīte, 2 — rīkles konektīvs, 3 — mute, 4 — zarna, 5 — protonefrīdiji, 6 — ventrālā nervu stiegrā, 7 — ķermeņa sešas ārējais krokojums, 8 — anālais maisa aizmetnis, 9 — anus, 10 — aizmetnes skropstiņu vainags, 11 — prototrohs.

reducējas (tāpat kā *Polychaeta* klasē). Pieaugušam dzīvniekam izvadfunkciju veic galvenokārt anālie maisi ar skropstainajām piltuvēm, kuras daži zoologi uzskata par metanefrīdijiem. Bez anālajiem maišiem pieaugušiem ehiūriem ir vairāk vai mazāk tipiski nefromiksiji, kas atveras celomā ar skropstainām piltuvēm, tomēr galvenais to uzdevums ir dzimumšūnu izvadišana. Nefromiksiji atrodas ķermeņa priekšgalā un atveras ventrālajā pusē. To skaits variē no 1 līdz 4 pāriem, bet dažām formām to ir ievērojami vairāk. Tā, piemēram, lielajai *Ikeda tenioides* ventrālās nervu stieģras katrā pusē ir 100—200 nefromiksiju. Vairumam ģinšu notiek pakāpeniska izvadorgānu oligomerizācija no *Thalassema* 4 pāriem līdz 1 pārim *Bonellia* mātītēm.

Dzimumsistēma. Ehiūri ir šķirtdzimumiski. Nepāra gonāda gul ventrāli ķermeņa pakalējā trešdaļā. *Bonellia* un *Hamingia* ģintim novērojams izteikts dzimumu dimorfisms (247. att.). *Bonellia* mātītes ir lieli (līdz 10—15 cm), zaļi tārpji ar garu, galā sadalītu snuķi. *Bonellia* tēviņus atklāja A. Kovaļevskis. Tie ir mazi (1—3 mm) tārpīņi, bieži atrodami mātītes nefrīdiju dobumos un agrāk tika uzskatīti par parazitējiem. Tēviņi blīvi klāti ar skropstiņām, šajā ziņā atgādinot turbelārijas, un salīdzinājumā ar mātītēm stipri vienkāršojušies. Tiem nav ne mutes, ne ānusa; zarna slēgta; asinsrites sistēmas nav. Spermatozoīdus izvada īpašs sēklas maisiņš, kas cēlies no kāpura viduszarņas un nefrīdiālās piltuves. Anālo maisu nav. Tēviņu dzīvesveids ir oriģināls. Sākumā tie rāpo pa mātītes snuķa virsmu, vēlāk nonāk priekšzarnā, pēc tam mātītes nefrīdijos un dzīvo ilgi, gaidot, kad caur nefrīdiju sāk plūst nobriedušas olas, kuras apaugļo, izlaižot spermatozoīdus.

Ehiūru attīstība sākumā atgādina polihetu attīstību. Pēc spirāliskās un determinētās drostalošanās attīstās vairāk vai mazāk tipiska trohofora (248. att.). Trohoforai augot, izveidojas 2 mezodermlās sloksnītes. Taču tās nesegmentējas, bet stipri izplešas un saplūst, veidojot kopīgu celomu. Kāpura ķermenis aiz prototroha vienmērīgi aug. Kāpurs brīvi peld planktonā un tikai pēc metamorfozes nosēžas uz gultnes.

***Bonellia* attīstība.** Eksperimenti rāda ļoti raksturīgu ārejo apstākļu ietekmi uz kāpura dzimuma veidošanos *Bonellia* kāpuru audzēšanas laikā. Audzējot *Bonellia* kāpurus izolēti, no tiem vienmēr attīstās mātītes. Ja kāpurus audzē traukā, kurā atrodas mātīte, tie nosēstas uz mātītes snuķa, pārcieš regresīvu metamorfozi un pārvēršas par parazitiskiem tēviņiem. Tādējādi *Bonellia* ir viens no retiem dzīvnieku piemēriem, kur dzimums tiek noteikts metagāmajā periodā, t. i., pēc olšūnas apaugļošanās. Noteicošā ietekme kāpura attīstībā par tēviņu acimredzot ir mātītes snuķa epitēlija izdalījumiem, kuri satur īpašu zaļu pigmentu. No *Bonellia* mātītes audiem var izgatavot ekstraktu, kura šķīdumi jūras ūdenī iedarbojas uz kāpura dzimuma veidošanos gluži tāpat kā mātītes klātbūtnē.

KLASE. SIPUNKULI (SIPUNCULIDA)

Sipunkuli ir neliela (250 sugas) tārpveidīgu dzīvnieku grupa, kas dzīvo jūrās, rokas gruntī vai slēpjas tukšās citu dzīvnieku veidotās caurulītēs vai čaulās. Agrāk sipunkulus uzskatīja par posmtārpu pēctečiem, kuri sakarā ar racējdzīvesveidu zaudējuši segmentāciju. Taču patiesībā ne pieaugušu sipunkulu uzbūvē, ne to attīstībā nav nekādu metamērījas pēdu. Līdzīgi ehiūriem, tie no laika gala ir nesegmentēti celomiski dzīvnieki (*Coelomata*).

Sipunkulu uzbūve galvenajos vilcienos ir šāda: nesegmentētais ķermenis sastāv no tieva ievilktes un izbīdīties spējīga snuķa un par to plātaka

vidukļa. Snuķa galotnē atrodas mute, ko parasti apņem īsu taustekļu vainags, bet ānuss — ķermeņa dorsālajā pusē nedaudz zemāk par snuķa pamatni. Ādas-muskuļu maiss labi attīstīts. Sekundārais ķermeņa dobums sastāv no vienlaidu, nesegmentēta vidukļa celoma un ar to nesaistītā priekšējā celoma gredzena, no kura atiet celomiski taustekļu kanāli.

Asinsrites sistēmas nav. Izvadorgāni ir nefromiksiji. Sipunkuli ir šķirtdzimumiski. Drostalošanās notiek spirāliski. No olas iznāk tipisks kāpurs — trohofora.

Sipunkuli dzīvo visās jūrās un ir tipiski bentiskās faunas pārstāvji. To vidējie izmēri ir dažī centimetri, vislielākā forma *Siphonomecus multicoloratus* sasniedz 51 cm garumu.

Uzbūve. Ķermeņa priekšgalā, apņemta ar īsu taustekļu gredzenu, atrodas mute. Darbojoties 4 speciāliem ievilcējmuskuļiem, ķermeņa priekšgals (snuķis) kopā ar muti ievēlās ķermenī. Snuķa izbīdīšana notiek ar celoma šķidrumsa spiediena palīdzību, kā arī saraujoties ķermeņa sienas gredzeniskajai muskulatūrai. Ānuss atrodas vidukļa dorsālajā pusē nedaudz zem ievēlāmā snuķa pamatnes (249. att.).

Ķermeņa siena. Zem samērā blīvas kutikulas guļ ektodermāls vienslāņa epitēlijs ar lieliem daudzšūnu dziedzeriem. Ādas-muskuļu maiss ir viengabala un sastāv no ārējā — gredzeniskās muskulatūras, vidējā — slīpās un iekšējā — gareniskās muskulatūras slāņa. Plašo sekundāro ķermeņa dobumu izklāj peritoneālais epitēlijs.

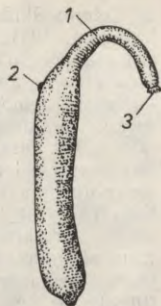
Greimošanas sistēma sastāv no ektodermālas rīkles, garas entodermālas viduszarnas un ektodermālas galazarnas. Zarnu kanāla kopgarums 2 reizes pārsniedz ķermeņa garumu. Zarnu kanāls sākumā vērsts atpakaļ, veido daudzus viļņveida izliekumus, sasniedz vidukļa pakalgalu, tad pagriežas atpakaļ un, tāpat locoties, iet uz priekšgalu. Galazarna beidzas ar ānusu netālu no dzīvnieka priekšējā pola, nedaudz pirms snuķa ievilcējmuskuļu pamatnes (250. att.). Zarnas likumi savā ceļā tinas ap īpašu balstasi, kura ar vienu galu piestiprinās pie ķermeņa sienas ānusa rajonā, ar otru — pie dzīvnieka pakalģala. Sipunkuli rij jūras smiltis vai dūņas, no kurām izmanto organisko materiālu. Tie aprij daudz grunts materiāla, kura masa var sastādīt vairāk par pusi no ķermeņa kopējās masas.

Nervu sistēma sastāv no virsrīkles gangliju pāra jeb galvas smadzenēm, diviem rīkles konektīviem un no nepāra ventrālās nervu stieģras, kura nav gangliju. Nervu stieģra guļ ķermeņa sienas iekšpusē un iesniedzas celomā. Vienīgie maņu orgāni ir mutes taustekļi.

Elpošana daļēji notiek caur ķermeņa virsmu, kā arī caur taustekļu sienām, kuras ir maigākas nekā pārējā ķermeņa sega.

Asinsrites sistēmas funkciju pilda zarnu kanāla sienas lakūnas un sīnusi. Lakūnu šķidrums ir bezkrāsains, kas satur tikai amēbveida šūnas un nepilda elpošanas funkciju. To sipunkuliem veic sekundārā ķermeņa dobuma — celoma — šķidrums.

Šķērssienna dala celomu 2 daļās. Priekšējais nodalījums ir ļoti mazs. Tas šaura gredzena veidā apņem zarnas priekšdaļu, nodala atzarus uz taustekļiem un divus samērā garus aklus atpakaļ vērstus izaugumus. Šie izaugumi pieguļ zarnu kanālam no dorsālās un ventrālās puses un agrāk kļūdaini tika pieskaitīti pie asinsvadiem.

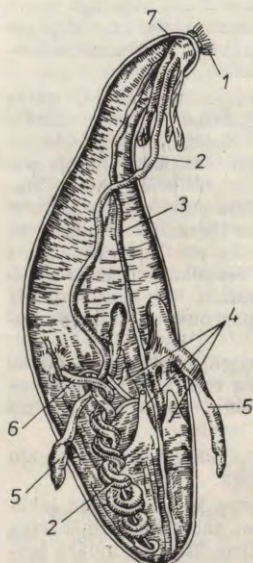


249. att. *Phascolosoma margaritacea* (pēc Tiles):

1 — snuķis, 2 — ānālā atvere, 3 — skropstiņu vainags.

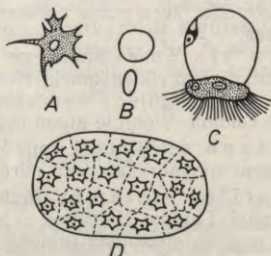
Celoma šķidrums ir rozā krāsā, to padara duļķainu ļoti daudzie šūnu ieslēgumi (251. att.). Peldošo šūnu daudzveidība tajā ir ārkārtīgi liela. Celoma dobuma šķidrums satur vispirms amebocītus ar pseidopodijām. Tajā atrodas arī ieaļaņas, saplacinātas rozā krāsas šūnas, kuru krāsa atkarīga no hemoglobīnam tuvas dzelzi saturošas vielas — hēmeritrīna. Tādējādi šīs šūnas var pielīdzināt mugurkaulnieku sarkanajiem asinsķermeņiem, bet pašam celoma šķidrumam, bez šaubām, ir asins funkcija. Īpaši interesanti celoma ieslēgumi ir t. s. urniņas. Vienkāršākā gadījumā tie ir divšūnu ķermeņi, no kuriem viena šūna ir dzidra kupola veidā, bet otra — kā kupola pamatnē ieliekts plācenis, klāts ar daudzām skropstiņām. Ar skropstiņu palīdzību urniņa strauji peld celoma šķidrumā. Dažiem sipunkuliem ir lielākas daudzšūnu urniņas. Urniņas veidojas no celoma sienas, no tā peritoneālā epitēlija. Sākumā ar kājiņu tās ir piestiprinātas pie celoma sienas, bet pēc tam tās atraujas no brīvi peld celomā. Urniņas piedalās ekskretu izvadišanā. To skropstainā šūna izdala lipīgu vielu, ar kuru salipina celomā uzkrājušos dzeltengraudainus vielmaiņas galaproduktus, kā arī ar šiem atkritumiem pieblīvotos sikos amebocītus. Šīs palieku kaudzītes kopā ar pašām urniņām konglomerējas lielāka kalibra grupās — dzeltenajos ķermeņos, kuri pēc tam acimredzot tiek izvadīti caur nefridijiem. Bez urniņām celomā vēl peld diski — dzidras ovālas plātnītes, kas sastāv no 2—64 daudzstūrainām šūnām. Spriežot pēc dažiem novērojumiem, diski ir it kā dzīvi plāksīti, kas pielip pie zarnas vietās, kur to ievainojuši asi zarnas lūmenā ierītie svešķermeņi (smilšu graudi u. c.). Ievainojuma vietā salasās desmitiem disku, kuri pie zarnas sienas pielip ar celoma amēbveidīgo šūnu starpniecību (paši diski ir nekustīgi). Diski uzskatāmi par derīgu pielāgojumu, kuru veidošanās izraisījis specifiskā barība, kas bieži ievaino zarnu. Parastī ķermeņa dobuma šķidrumā atrodas arī nobriedušas dzimumšūnas.

Izvad sistēma sastāv no nefromiksiem, kuru skaits var būt no 1 līdz 3. Tie atrodas ķermeņa priekšējā trešdaļā un atveras ventrālajā pusē nedaudz priekšā ānusei. Nefridijiem ir lielu tumši brūnu maisu forma.



250. att. *Phascolosoma anatumija* (no Holodkovska):

1 — taustekļi, aiz tiem pārgriezti muskuļi-retraktori, 2 — zarna, 3 — ventrālā nervu stiegra, 4 — pārgriezti ķermeņa priekšgala retraktori, 5 — nefridiji, 6 — galazarna, 7 — virsrīkles ganglijs.



251. att. *Sipunculus* celoma šķidruma šūnas (pēc Dogela):

A — leikocīts, B — sarkanais asinsķermeņītis no plakanās puses un profilā, C — divšūnu urniņa, D — diski.

Ar skropstainu piltuvi tie atveras celomā. Nefrīdiji pilda organisma izvadfunkciju un bez tam izvada arī dzimumproduktus.

Dzimumsistēma sipunkuliem ir šķīrtdzimumiska. Dzimumdziedzeri attīstās kroatu valnišu veidā no peritoneālā epitēlija pie vēdera ievilcējmuskļu pamata. Dzimumšūnas jau agrās attīstības stadijās atraujas no gonādām un peld celomā, kur arī nobriest. Olas apaugļojas jūras ūdenī.

Attīstība. Embrionālajā attīstībā atzīmējama spirāliska, determinēta drostalošanās, trohoforas kāpura veidošanās un divu simetrisku mezodermas sloksnīšu veidošanās no primārajiem mezoblastiem. Sloksnītes nesegmentējas, to šūnas atvirzās, un starp tām izveidojas plašs vienkāršs celoms. Sipunkulu attīstībā tādējādi nav nekādu segmentācijas vai metamērijas pazīmju. Pakāpeniski sipunkulu trohofora pārvēršas pieaugušā dzīvniekā, ķermenim augot galvenokārt pakalējā daļā — rajonā aiz ānusa, kas jau kāpuram novirzīts uz dorsālo pusi un priekšgala.

Ekoloģija. Pieaugušiem *Sipunculida* ir mazkustīgs, slēpts dzīvesveids. To olas un kāpuri attīstās planktonā, un tas sekmē šo dzīvnieku izplatīšanos ar jūru straumēm. Sipunkuli sastopami gandrīz visās jūrās un okeānos, izņemot dažas iekšējās jūras un vairāk vai mazāk atsājinātu ūdeni (Baltijas un Melnā jūrā to nav).

Pārstāvji: *Phascolosoma margaritacea* — līdz 19 cm garš dzīvnieks, ar daudziem mutes taustekļiem, dzīvo dūņās; *Sipunculus nudus* — līdz 25 cm garš; *Phascolion strombi* — līdz 2 cm garš, dzīvo lāpstkājgliemju (*Dentalium*) tukšās čaulās; *Siphonomecus multicinctus* — vislielākais sipunkuls (līdz 50 cm), sastopams Klusajā okeānā Kalifornijas piekrastē.

Filogenēze. Sipunkulu radniecība ar posmtārpiem šaubas nerada. Par to liecina olas spirāliskā drostalošanās, trohofora un teloblastiska celoma attīstība. Taču agrākie apgalvojumi, ka dažiem sipunkuliem mezodermlās sloksnītes uz laiku segmentējas, nav apstiprinājušies. Visticamāk, ka *Sipunculida* klase ir reliktu grupa, tuva izmirušiem primitīviem *Prostomia*, kuriem bija raksturīgs nesegmentēts celoms un no kuriem izcēlās posmtārpi, kā arī ar tiem saistītās grupas (gliemji un posmkāji).

ANNELIDA TIPĀ FILOĢENĒZE

Izplatītāks ir uzskats, ka posmtārpi cēlušies no zemākajiem nesegmentētajiem tārpiem. Metamērijas veidošanās pazīmes, dažiem orgāniem regulāri atkārtojoties pa ķermeņa garenisko asi, ko var novērot virknei turbelāriju un nemertīnu, kā arī trohoforas līdzība daudzrazuzarnas turbelāriju Millera kāpuram (140. lpp.) un nemertīnu pilīdijam (185. lpp.) apstiprina posmtārpu tipa veidošanos tieši šādā veidā. Posmtārpu tipa augstās organizācijas raksturīgas pazīmes ir celoms un asinsrites sistēma. Par celoma veidošanos ir izstrādātas vairākas teorijas, apskatīsim 4 no tām.

1. **Sizoceliskā¹ teorija** apgalvo, ka posmtārpu celoms ir homoloģisks *Nemathelminthes* tipa pārstāvju pirmatnējam ķermeņa dobumam un ir tikai tā vienkāršs uzlabojums. Šī teorija nespej izskaidrot, kāpēc embrionālajā attīstībā daudziem dzīvniekiem celoms veidojas no zarnas sienas.

¹ Par šizocelu dažkārt sauc pirmatnējo ķermeņa dobumu, kas radies, iekšējo audu šūnām atvirzoties vai sairstot. Nematozu un citu *Nemathelminthes* tipa pārstāvju primārais ķermeņa dobums ir tipisks šizocels.

2. Mioceliskā teorija ir iepriekšējās variānts. Pēc šīs teorijas, celoms izveidojies kā dobums dzīvnieka muskulatūras aizmetni, kas piepildījies ar šķidrums. Sākumā celoms bija tikai apkārtējās muskulatūras balsts. Šīs teorijas stiprā puse ir tā, ka tā atzīst celoma balstfunkcijas svarīgo nozīmi. Taču mioceliskā teorija neizskaidro citas celoma funkcijas.

3. Saskaņā ar gonocelisko teoriju celoms cēlies no zemāko tārpu dzimumdziedzeriem. Katra celoma maisa dobums atbilst turbelāriju vai nemertīnu gonādu dobumam, peritoneālais epitēlijs cēlies no dzimumdziedzeru sienas, bet celomodukti — no dzimumvadiem. Istenībā visiem celomiskajiem dzīvniekiem celoms vienmēr pilda dzimumfunkciju. Taču celoma sienu atvasināšana no gonādu sienām ir nepārliecinoša, jo tad jāpieļauj, ka daļa dzimumšūnu kļuvas par vienkāršām somatiskām šūnām.

4. Pēc enteroceliskās teorijas, celoma sākums meklējams zarnodobumaiņu un ktenoforu gastrovaskulārajā sistēmā, un tāpēc arī šos dzīvniekus uzskata par celomisko dzīvnieku attāliem senčiem. Tā kā augstākajiem zarnodobumaiņiem un ktenoforiem zem gastrovaskulārās sistēmas kanālu entodermas attīstās gonādas, enteroceliskā teorija labi izskaidro celoma dzimumfunkciju. Būtībā tā ietver sevī arī gonocelisko teoriju. Ktenoforu zarnu poras (127. lpp.) un celomisko dzīvnieku celomodukti pēc enteroceliskās teorijas uzskatāmi par ļoti tuviem veidojumiem.

Enterocelisko teoriju apstiprina otrmutnieku (*Deuterostomia*) celoma veidošanās attīstības gaitā. Celoma maiši tiem rodas kā entodermālās zarnas šānu izaugumi, t. i., enteroceliski (505. lpp.). Tādējādi vismaz attiecībā uz otrmutniekiem enteroceliskā teorija šaubas nerada.

Kā redzējām, pirmmutniekiem (*Protostomia*) mezoderma un celoms veidojas citādi. Embrionālās attīstības laikā celoms tiem veidojas, mezodermālo sloksniņu šūnām atkāpjoties, bet pašas sloksnītes formējas no divām primārajām mezodermas šūnām (4d blastomēra derivātiem).

Pirmajā brīdī starpība starp celoma teloblastisko un enterocelisko aizmešanos un veidošanos ir tik liela, ka var pat pieļaut *Protostomia* un *Deuterostomia* neatkarīgu izcelšanos. Taču jāatceras, ka 4d blastomērs pieder ceturrtajam kvartetam, kura visas pārējās šūnas veido entodermālo viduszarnu. Tāpēc var pieļaut, ka 4d blastomērs arī sākotnēji piederēja entodermāi un mezodermālās sloksnītes sākumā bija entodermas izaugumi. Pēc tam jau sekundāri kā embrionālās attīstības vienkāršojums tās sāka attīstīties tikai no divām šūnām, kas bija agrī nodalījušās no entodermas. Pēc šī uzskata nav principiālu atšķirību starp celoma teloblastisko attīstību (pirmmutniekiem) un enterocelisko attīstību (otrmutniekiem, pleckājiem un saržokļaiņiem; 469., 525. lpp.).

Kas attiecas uz asinsrites sistēmu, tad asinsvadu dobums evolūcijas procesā radās kā plaisveida vai kanālveida telpa parenhīmas audos. Asinsvadu sienas veidojās, sablīvējoties ap kanālu esošajam pamatmateriālam, bet asinis ir saistaudi ar atšķīdinātu pamatvielu.

Tātad posmtārpi ir liels filogēnētisks zars, kas paceļas no zemākajiem tārpiem. Zara centrālo grupu veido polihetu klase. No tiem vienā pusē sakarā ar pāreju uz dzīvi saldūdeņos un augsnē atzarojas mazzartāri, bet no mazzartāriem — dēles. Kā tas bieži novērojams, pārejot uz dzīvi saldūdeņos, attīstībā izzūd metamorfoze un tā kļūst tieša. Šī zara galotnē — dēlēm sakarā ar pusparazitisku un dažos gadījumos arī parazitisku dzīvesveidu — parenhīma sekundāri izspiež celomu, un pēc vairākām pazīmēm dēles uzrāda konverģentu līdzību ar plakantārpiem.

Primitīviem polimēriem polihetiēm ir nenosakāmi daudz segmentu, kuri ir ārkārtīgi līdzīgi cits citam (homonoma segmentācija). Atbilstoši tam parapodijas un daudzi iekšējie orgāni arī ir lielā skaitā un vienveidīgi. Tā ir īpašība, kas saistīta ar postlarvālo segmentu veidošanas trofoboras kāpura metamorfozes laikā. No augšanas zonas cits pēc cita veidojas daudz segmentu, t. i., notiek ķermeņa vienādo sektoru daudzkārtēja aizmešanās.

Izsekotot *Annelida* tipa atsevišķu filoģenētisko zaru evolūcijai, redzam segmentu, parapodiju un iekšējo metamēro orgānu raksturīgu diferencēšanās procesu, segmentu un orgānu skaita vispārēju sarūkšanu, bet dažkārt arī to skaita stabilizāciju. Izteikta oligomerizācija vērojama celoma šķērssienām, metanefrīdijiem un celomoduktiem, un tās rezultātā, izzūdot daļai nefrīdiju un celomoduktu, daudziem *Sedentaria* pastiprinās segmentu heteronomija.

Ne mazāk parasta ir daļēja gonādu redukcija daudziem polihetiēm, kam parasti ir tikai 1 vai 2 pāri vīrišķo un šim skaitam tuvs sievišķo gonādu skaits. Ne mazāk stipri izteikta oligomerizācija ir *Hirudinea* klasei, kurai raksturīga segmentu skaita stabilizācija.

TIPS. POSMKĀJI (ARTHROPODA)

Posmkāju (*Arthropoda*) tips ir nesalīdzināmi bagātāks par visiem pārējiem dzīvnieku tipiem un satur vairāk nekā 1 500 000 sugu. Tie ir ūdeņu un sauszemes iemitnieki ar posmotām ekstremitātēm un segmentētu ķermeni.

Visiem *Arthropoda* tipa pārstāvjiem ir raksturīgas šādas galvenās pazīmes.

1. Posmkājiem ir heteronoma segmentācija. Vairumam posmtārpu raksturīgo homonomo, vienveidīgo segmentu vietā posmkājiem dažādās ķermeņa daļās ir dažādas uzbūves segmenti. Līdzīgu segmentu grupas apvienojas ķermeņa nodalījumos jeb tagmās. Visbiežāk izšķir trīs tagmas: galvu, krūtis un vēderu. Tagmu segmenti, tāpat kā pašas tagmas, var saplūst cita ar citu.

Posmkāju ķermeņa segmentu skaits dažādās sistemātiskās grupās stipri variē. Pie tam parādās segmentu skaita samazināšanās un stabilizācijas tendence. Vispazīstamākais segmentu sastāvs ir galvas nodalījumā (kas ne vienmēr izdalās kā patstāvīga tagma). Galvas nodalījums sastāv no galvas daivas jeb akrona un tam sekojošiem četriem segmentiem¹. Akronis ir homoloģisks polihetu prostomijam, bet tā piederības — antenas jeb taustekļi atbilst polihetu palpiem. Krūtis un it īpaši vēders šajā ziņā ir atšķirīgāki. Ķermenis beidzas ar anālo daivu — telsonu, kas ir homoloģisks posmtārpu pigīdijam.

2. Posmkāju ekstremitātes filoģenētiski attīstījušās no polihetu parapodijām. Tās sastāv no vairākiem posmiem un ar locītavu palīdzību kustīgi savienotas ar ķermeni. Ekstremitātes ir daudzposmu sviras tipa. Atšķirībā no posmtārpu parapodijām, kuras veic vienveidīgas vēzienvēda kustības vienā plaknē, posmkāju ekstremitāšu kustības ir daudz sarežģītākas.

¹ Pēc dažu speciālistu uzskatiem, posmkāju galva (bez akrona) sastāv nevis no 4, bet no 5 vai pat 6 segmentiem. Tomēr tikai 4 pakaļējo galvas segmentu esamība ir pārliecinoša. Tie sastopami visiem posmkājiem, un tiem var izsekot visas grupās. Tālākajā izklāstā runāsim tikai par šiem 4 segmentiem.

Dažādu tagmu ekstremitātes nereti specializējušās dažādu atšķirīgu funkciju veikšanai — barības satveršanai un sasmalcināšanai, kustībām, elpošanai utt. Vēdera ekstremitātes daudziem posmkājiem ir izzudušas.

3. Posmkāju ķermeņi sedz hitinizēta kutikula, kas veido ārējo skeletu. Tajā atšķir cietas plātnītes — sklerītus un mīkstas savienotājmembrānas. Katru ķermeņa segmentu vienmēr sedz 4 sklerīti: dorsāli atrodas muguras plātnītes — tergīti, ventrāli — vēdera plātnīte jeb sternīti un starp tām no sāniem — sānu plātnītes.

Kutikulas ķīmiskais sastāvs ir komplicēts. Tajā ir lipīdi, proteīni un hitīns — ķīmiski noturīga, elastīga, organisko slāpekli saturoša viela. Kutikula sacietē, hitīnam piesātinoties ar kalcija karbonātu (vēžveidīgajiem un daudzkājiem) vai arī inkrustējoties ar olbaltumvielām (zirnekļveidīgajiem un kukaiņiem).

Tā kā dzīvnieka ķermeņi klāj nepadevīgs ārējais skelets, posmkāju augšana notiek ādas mešanas jeb novilkšanās laikā. Vecā kutikula periodiski atdalās no ķermeņa, bet ādas epitēlijs izdala jaunu, ļoti maīgu kutikulu. Sajā laikā vecā kutikula pārplīst, un dzīvnieks no tās izlien laukā, atstājot tukšu «ādu». Isajā laika periodā, kamēr jaunā kutikula vēl mīksta, arī notiek ķermeņa izmēru palielināšanās — augšana. Kutikulas sacietēšana var ilgt no dažām stundām līdz vairākām dienām. Pēc tam dzīvnieks saglabā iegūtos izmērus līdz nākamajai novilkšanās reizei.

Arthropoda ķermeņi nekur nav skropstiņepitēlija. So īpatnību daļēji nosaka posmkāju stiprā kutikularizācija, jo kutikula veido ne tikai ķermeņa segu, bet izklāj arī daļu zarnu trakta, dzimumizvadceļus un dažus citus orgānus, izslēdzot skropstiņepitēlija attīstības iespējas.

4. *Arthropoda* muskulatūra sastāv no atsevišķiem muskuļu kūlīšiem, tā neveido nepārtrauktu ādas-muskuļu maisu. Muskulatūrai ir šķērsvītrotā struktūra.

Visiem *Arthropoda* ir jauktas izcelsmes ķermeņa dobums. Embrionālās attīstības laikā tiem vairumā gadījumu aizmetas segmentēts celoms. Vēlāk celomisko maisu sienas sairst un celomiskie dobumi saplūst ne tikai cits ar citu, bet arī ar primārā ķermeņa dobuma paliekām. Tādējādi veidojas jauktais ķermeņa dobums jeb miksoceļs, kurā izvietoti iekšējie orgāni.

5. Posmkāju gremošanas sistēma sastāv no trim nodaļījumiem: priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas. Priekšzarna un galazarna ir ektodermālas, un tās izklāj kutikula. Ar zarnu trakta dažādiem nodaļījumiem ir saistīti dziedzeri, kuri izstrādā gremošanas fermentus.

6. Posmkāju asinsrites sistēmā parādās centrālais pulsējošais orgāns — sirds, kas veido vēl nav posmtārpiem. Tajā pašā laikā asinsrites sistēma izveidojusies vaļēja: ir tikai galvenie asinsvadi — aorta un artērijas, no kuriem hemolimfa nokļūst ķermeņa dobumā un apskalo iekšējos orgānus. Pēc tam tā atkal ieplūst asinsvados un sirdī.

Hemolimfa ir divējādas dabas šķidrums. Tā daļēji atbilst istām asinīm, kas aizpilda asinsrites sistēmu vairumam posmtārpu, daļēji — celomiskajam šķidrumam. Hemolimfas funkcijas pamatos atbilst asins funkcijām.

7. Elpošanas orgāni posmkājiem ir dažādi. Tie ir ūdens formu elpošanas orgāni — žaunas — veselu ekstremitāšu vai to daļu pārveidnes. Arī sauszemes formu elpošanas orgāni — plaušas ir pārveidojušās ekstremitātes. Un, beidzot, augstākajiem posmkājiem elpošanai kalpo īpaša traheju sistēma.

8. Nervu sistēma pēc uzbūves ir līdzīga posmtārpu nervu sistēmai un sastāv no pāra galvas smadzenēm, rīkles konektīviem un ventrālās

neru ķēdītes. Galvas smadzenes vairumā gadījumu sastāv no trim nodaļumiem (*protocerebrum*, *deutocerebrum* un *tritocerebrum*). Bieži novērojama ventrālās nervu ķēdītes gangliju koncentrācija un uz to saplūšanas pamata lielu nervu mezglu izveidošanās.

9. Posmkāju izvadstēmu pārstāv pārveidojušies celomodukti — ko k sālie dziedzeri vai arī īpaši orgāni, kas attīstījušies posmkāju tipam, t. i., malpigijs.

10. Posmkāji vairojas tikai dzimumiski, pie tam tie ir šķirtdzimumu dzīvnieki. Nereti raksturīgs spilgti izteikts ārējais dzimumdimorfisms.

Par pamatu ņemsim posmkāju iedalījumu 4 apakštīpos: žaunaiņos (*Branchiata*), traheātos (*Tracheata*), helicerātos (*Chelicerata*) un trilobītveidīgajos (*Trilobitomorpha*).

APAKŠTIPS. ŽAUNAIŅI (BRANCHIATA)

Pie žaunaiņiem pieder primārie ūdens posmkāji vai arī formas, kas filogēnētiski saistītas ar ūdeni dzīvojušiem senčiem. To bioloģija, uzbūve un segmentārais sastāvs ir dažādi. Pie šī apakštipa pieder tikai viena klase — vēzveidīgie (*Crustacea*).

KLASE. VĒZVEIDĪGIE (CRUSTACEA)

Vēzveidīgie sastāda ievērojamu ūdens faunas daļu. Kopējais zināmo sugu skaits nav mazāks par 20 000. Vēzveidīgie apdzīvo galvenokārt jūras un dažāda tipa saldūdens baseinus, to skaitā arī apakšzemes ūdeņus. Satopamas kā planktoniskas, tā arī bentiskas formas. Dažiem vēžiem ir sēdošs dzīvesveids. Ir zināmi arī parazīti. Beidzot, dažādās vēžu grupās notikusi pāreja uz sauszemes dzīvi.

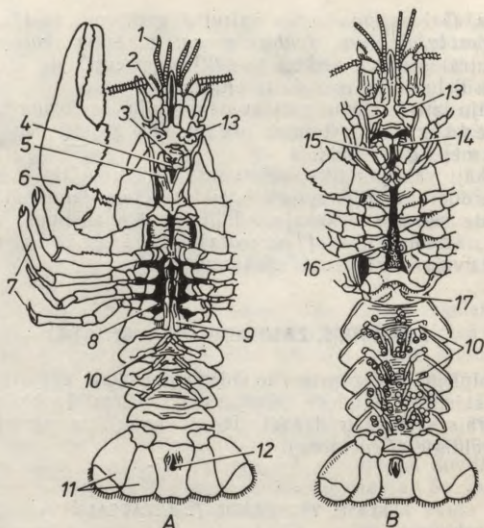
No citiem posmkājiem vēzveidīgie atšķiras ar dažām raksturīgām īpatnībām. Pirmkārt, tiem ir divi taustekļi pāri: akrona piederus — antenu-las un ķermeņa I. segmenta pārveidotas ekstremitātes — antenas¹. Vēzveidīgo taustekļus bieži apzīmē par I antenām un II antenām. Otrkārt, tikai vēzveidīgajiem daudzos gadījumos saglabājas kāju primitīvā divzarainā uzbūve. Šis ekstremitāšu izejas tips evolūcijas procesā tomēr stipri izmainījies: ekstremitātes sekundāri kļuvušas vienzarainas.

Vēzveidīgie elpo ar žaunām, kas ir īpaši kāju izaugumi — epipodiji.

Uzbūve un fizioloģija. Salīdzinājumā ar pārējiem posmkājiem vēzveidīgo segmentācijai raksturīga vislielākā daudzveidība. Tiem izšķir trīs ķermeņa nodaļumus — galvu, krūti, vēderu. Tomēr dažām visprimitīvākajām formām segmentācija ir tik izteikti homonoma, ka krūtis un vēders nav atšķirami (280., 281. att.). Sādu izņēmumu, tiesa, nav daudz, un vairumam vēžu šie abi nodaļumi labi diferencēti. Vēzveidīgo ķermeņa segmentu skaits ievērojami variē: no 5—8 (256. att.) līdz 50 (278. att.). Vēzveidīgo, tāpat kā citu posmkāju grupu, evolūcijas procesā notikusi segmentu skaita samazināšanās. Par to liecina primitīvo formu bagātākā segmentācija salīdzinājumā ar specializētākām formām.

Galvas nodaļumam raksturīgs pastāvīgs segmentu sastāvs. Visiem vēžiem tajā ietilpst akrons ar labi attīstītām antenulām un 4 segmenti.

¹ *Chelicerata* apakštipa pārstāvjiem pilnīgi izudušas akrona piederus — antenu-las (I antenas); *Tracheata* apakštipam raksturīga pazīme ir I. segmenta ekstremitāšu — antenu (II antenu) trūkums.



252. att. Uperesvėzis (*Potamobius astacus*), no vēderpuses
(no Rezelera un Lamprehta):

A — tėviņš, B — mātiite; 1 — antenuļa, 2 — antena, 3 — augš-
lūpa, 4 — mandibula, 5 — III žokļkāja, 6 — spiles, 7 — ejkājas
pie krūšu nodalījuma, 8 — vīrišķā dzimumatvere, 9 — kopulāci-
jas ekskrementātes, 10 — vēdera kājas, 11 — astes peldkāja, 12 —
anālā atvere, 13 — antenālā dziedzera atvere, 14 — I maksilla,
15 — II žokļkāja, 16 — sievišķā dzimumatvere, 17 — rudimentāra
kāja.

Pie pirmā — antenālā segmenta atrodas otrs taustekļu pāris — antenas. Pie trim nākamajiem segmentiem ir pārveidotas ekstremitātes, kuras kalpo barības satveršanai un sasmalcināšanai.

Krūšu un vēdera nodalījumiem dažādām formām ir dažāds segmentu skaits. Augstākajiem vēžiem (*Malacostraca* apakšklase) segmentu skaits kļūst pastāvīgs: tiem krūtis sastāv vienmēr no 8, bet vēders (ar vienu izņēmumu) — no 6 segmentiem. Tātad kopīgais segmentu skaits, pieskaitot arī galvas segmentus, ir 18 (252. att.). Vēžveidīgo vēders beidzas ar anālo daivu jeb telsonu, kurā atrodas anālā atvere. Daudzām primitīvām formām pie telsona bieži vien ir pāra piedevas, kas veido dakšīņu jeb furku (277. att.).

Primitīvākajām formām visu ķermeņa daļu segmenti palikuši brīvi un krasi norobežoti cits no cita; daļai formu turpreti tie saplūduši kopā. Viena nodalījuma segmentu daļa pie tam var pievienoties blaksnodalījumam. Sajā ziņā liela daudzveidība vērojama vēžu galvas uzbūvē. Diezgan bieži saglabājies šāds visai sens galvas nodalījuma sastāvs: tā pats priekšējais rajons, kas sastāv no akrona un pirmā — antenālā segmenta, krasi nodalīts no pārējiem segmentiem, un to sauc par primāro galvu (*protocephalon*). Protocefalonam ir acis un abi antenu pāri (253. att. A, B).

Pretēju ainu var vērot dažām specializētām formām (253. att. C), kurām galvas segmenti ne tikai saplūduši cits ar citu, bet tiem vēl arī pie-

vienojušies 1 vai 2 krūšu segmenti, visi kopā veidojot vienu kompaktu vienību.

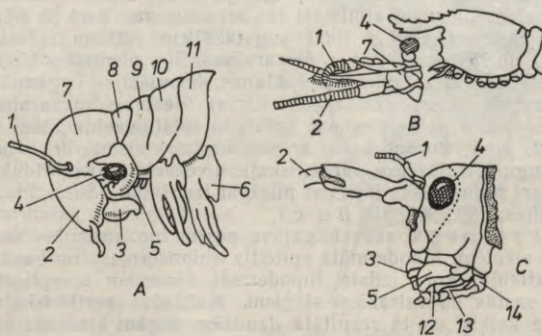
Pie vēzveidīgo galvas ir virkne dažādas izcelsmes piedevu, kurām reizēm pievienojas arī īpaši galvas sienīņu nepāra izaugumi.

Mutes atveri no priekšpuses sedz īpaša nepāra kutikulāra kroka — a u g š l ū p a (253. att. A, C). Ļoti bieži galvas pakalējā segmenta muguras un sānu malas izplešas plakanos izaugumos, veidojot galvas vairākus jeb k a r a p a k s u. Daudzos gadījumos karapakss stipri izplešas atpakalvirzienā un var vairāk vai mazāk pilnīgi pārsegt no muguras un sāniem vidukļa segmentus, bet reizēm veido pat divvāku čaulu, kurā no vietas viss ķermenis (256., 279. att.). Augstākajiem vēziem (*Malacotraca* apakškl.) karapakss saaug ar krūšu segmentiem.

Galvas pāra piedevas ir antenas un četri pāri pārveidotu ekstremitāšu. Antenas jeb 1 antenas pieder pie galvas daivas — akrona un ir homoloģiskas *Polychaeta* palpiem. Tās inervē smadzeņu vidusdaļa — deitocerebrums. Antenas atrodas mutes priekšā galvas priekšpusē un parasti ir vienzarainas. Tikai dažiem augstākajiem vēziem tās sekundāri sašķēlušās divos (piemēram, upesvēzim) vai pat trijos zaros. Visbiežāk antenas funkcionē kā taustes un ožas orgāns, kaut gan reizēm tās nodar arī peldēšanai (282. att.).

Pie akronam sekojošiem segmentiem atrodas īstās ekstremitātes, kas ir homoloģiskas posmtārpu parapodijām. Salīdzinājumā ar citiem posmkājjiem vēzveidīgie saglabājuši visprimitīvāko kāju uzbūves tipu, daudzos gadījumos divzarainu (254. att.), ar to atgādinot polihetu parapodijas. Tādai ekstremitātei ir posmota pamatdaļa — protopodīts, no kura atiet 2 zari: iekšējais, ķermeņa mediālajai līnijai tuvākais — endopodīts un ārējais — eksopodīts. Bez tam protopodītam ir īpaši izaugumi — epipodīti, kuri veic elpošanas orgānu — žaunu funkcijas (254. att.).

Sis sākotnējais ekstremitātes tips tomēr pakļauts ievērojamām izmaiņām, kas pirmām kārtām saistās ar funkciju diferenciaciju: barošanas,



253. att. Vēzveidīgo galvas segmentācija (pēc Snodgrasa):

A — žaunkājis (*Eubranchipus vernalis*, Branchiopoda apakškl.), protocefalons norobežots, B — garnele (*Spirontocaris polaris*, Decapoda kārtā), protocefalons atpreparēts, C — sānpeldvēzis (*Orechestoidea californica*, Amphipoda kārtā), salikta galva; 1 — antenuļa, 2 — antena, 3 — augsšlūpa, 4 — saliktā acs, 5 — mandibula, 6 — krūšu kājas, 7 — protocefalons, 8 — galvas 2. segments, 9 — galvas 3. un 4. segments, 10 — 1. krūšu segments, 11 — 2. krūšu segments, 12 — 1. maksilas, 13 — II maksilas, 14 — galvas sastāvā ietilpstošā pirmā krūšu segmenta žokļkāja.



254. att. Primitīvas vēzveidīgo ekstremitātes uzbūves shēma (pēc Snodgrasa):

1 — protopodīts, 2 — endopodīts, 3 — eksopodīts, 4 — epipodīti — elpošanas pliešanas.

pārvietošanos utt. Šī iemesla dēļ dažādu ķermeņa nodalījumu ekstremitātes reizēm diezgan stipri atšķiras.

Antenas ir pirmā galvas segmenta ekstremitātes. Tās inervē smadzeņu tritocerebrālā daļa, bet ļoti primitīviem vēžiem — pat rīkles konektīvi. Antenu loma ir dažāda. Kladocerām (255. att.), kas pieder pie lapkājvēžiem (*Phyllopora* kārtā), tās noder peldēšanai. Vairumam augstāko vēžu tās ir maņu orgāns. Tā upesvēžiem antenu endopodīts veido garu, posmotu maņu «vicu», bet eksopodīts kalpo kā īsa aizsargplātnīte (252. att.).

Aiz antenām seko pārējo trīs galvas segmentu ekstremitāšu pāri. Otrajam galvas ekstremitāšu pārim — augšžokļiem (*mandibulae*) ir galvenā nozīme barības sasmalcināšanā. Daudziem vēzveidīgajiem raksturīgajam kāpuram — nauplijam (278. lpp.) mandibulas ir tipiskas divzarainas ekstremitātes ar īpašu gremošanas izaugumu pamatdaļā. Pieaugušā stāvoklī tāda mandibulu forma saglabājas reti.

Parasti abi zari reducējas (vai arī endopodīts saglabājas īsa tausta veidā), bet protopodīts kopā ar gremošanas izaugumu veido masīvu, robotu augšžokli, pie kura piestiprināti spēcīgi muskuļi. Aiz mandibulām seko trešā un ceturtnā galvas segmentu ekstremitātes — divi apakšžokļi (*maxillae*) pāri (pirmās un otrās maksilas). Tās visbiežāk ir maigas, lapveida ekstremitātes ar nedaudz reducētiem zariem un gremošanas izaugumiem uz protopodīta posmiem.

Vēzveidīgo krūšu ekstremitātes ir ļoti daudzveidīgas un bieži veic dažādas funkcijas. Tomēr daudzos gadījumos tās ir kustību orgāni (peldēšanai vai kustībai pa cietu substrātu). Bieži ekstremitātes ir divzarainas, bet nereti eksopodīts reducējas (piemēram, upesvēžiem; 252. att.). Daudzām formām trīs priekšējo krūšu segmentu kājas piedalās barības saturēšanā un sasmalcināšanā. Sajā gadījumā tās kļūst vairāk vai mazāk līdzīgas apakšžokļiem un atbilstoši tās arī sauc par žokļkājām.

Vēdera ekstremitātes ir tikai augstākajiem vēžiem (*Malacostraca* apakšklase) un lielākoties tās ir divzarainas. Šim piedevām bieži ir nevis kustību, bet kāda cita funkcija: elpošanas, kopolācijas orgānu utt. Daudziem desmitkājvēžiem (*Decapoda* kārtā) pēdējais divzaraino vēdera ekstremitāšu pāris pārvērties par spēcīgām plātnišveida astes ekstremitātēm (252. att.), kurām kopā ar saplacināto telsonu ir liela nozīme, peldot atmuguriski. Dažiem parazitiskajiem vēzveidīgajiem vidukļa ekstremitātes stipri reducējušas līdz pat pilnīgai izžušanai (*Sacculina*, *Dendrogaster* mātītes; 289., 290. att. B u. c.).

Ķermeņa sega vēzveidīgajiem sastāv no kutikulas un tai pieguļošajiem slāņiem: hipodermālā epitēlija (hipodermas) un bazālās membrānas. Kutikula, kuru izdala hipodermas šūnas, ir komplicēts veidojums, kas sastāv no vairākiem slāņiem. Kutikulas perifēriskajos slāņos nogulsņējas kalķis, un tā rezultātā daudzām sugām ķermeņa sega kļūst cietāka un izturīgāka. Iekšējais slānis sastāv galvenokārt no mīkstā un elastīgā hitīna. Atšķirībā no zirnekļveidīgajiem un kukaiņiem vēzveidīgo kutikulā nav paša ārējā slāņa, kas kavē ūdens iztvaikošanu no organisma (316. lpp.). Tas saistīts ar vēzveidīgo primāro dzīvesveidu ūdenī. Šī īpatnība saglabājas arī tām formām, kuras pārgājušas dzīvot uz sauszemes (mitrenes; 295. att. A; dažī sauszemes krabji utt.) Tās dzīvo tikai tajās vietās, kur gaisa mitrums tuvs pilnam piesātinājumam.

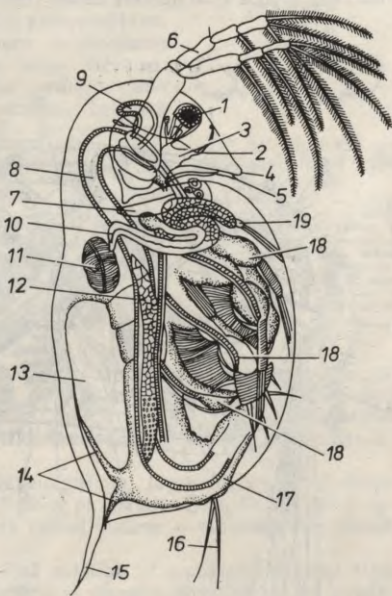
Kutikula veic ārējā skeleta funkcijas. Sikajām zemākajām formām šis skelets pa lielākajai daļai paliek diezgan miksts un caurspidīgs, augstākajām formām kutikula nereti kļūst biežāka un pārvēršas par cietām bruņām. Skeletam ir divējāda nozīme: tas, pirmkārt, aizsargā dzīvnieku no ārējās iedarbības un, otrkārt, noder par balstu dažādu muskuļu piestiprināšanai. Vietām uz skeleta iekšējās virsmas veidojas speciāli izaugumi, pie kuriem piestiprinās muskuļu kūliši.

Muskulatūra vēzveidīgajiem, kā visiem posmkājiem, sastāv no šķērsvitrotām šķiedrām. Tā neveido nepārtrauktu ādas-muskuļu maisu, bet sadalās atsevišķos vairāk vai mazāk spēcīgos muskuļu kūlišos, kuri savieno savstarpēji skeleta iekšējās virsmas dažādus punktus. Visbiežāk muskulatūra izvietojas tā, ka muskuļa viens gals piestiprinās pie viena ķermeņa segmenta vai ekstremitātes posma sienas, bet otrs — pie cita segmenta sienas. Vēžiem ar divvāku skeletu (gliemeņvēžu — *Ostracoda* apakšklase; 256. att.) ir īpaša slēdzējmuskulatūra, kas iet šķērsām ķermenim no viena vāka uz otru. Ķermeņa dobums ir miksoceļš.

Gremošanas sistēma labi attīstīta (257. att.). Zarnu trakts

ir taisns vai viegli izliekts kanāls un sastāv no priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas. Anālā atvere atrodas anālās daivas (telsona) vēderpusē. Priekšzarnu un galazarnu izklāj ķermeņa ārējās kutikulas turpinājums. Novilkšanās laikā šis zarnu trakta daļas kutikula arī tiek nomainīta. Tā divu kutikulāru caurulišu veidā iznāk laukā pa muti un anālo atveri. Kutikula, kas izklāj priekšzarnu, var veidot vietējus uzbiezinājumus, kuri piedalās barības sasmalcināšanā. Dažām formām tie ir matiņi vai dzelkņi, bet sevišķi spēcīgi tie attīstīti *Decapoda* kārtas augstākajiem vēžiem. Tā upsevēžiem priekšzarnas beigu daļā ir izveidojies liels paplašinājums — kuņģis ar diviem nodalījumiem — kardiālo jeb gremošanas un pilorisko (258. att.). Kuņģa kardiālās daļas muguras un sānu sienās izveidojušās trīs spēcīgas, ar kalķi piesātinātas, brīvajā maļā stipri robotas kutikulāras gremošanas plātnītes. Kuņģa piloriskajā daļā sīki kutikulāri izaugumi veido filtru, kuram cauri tiek tikai stipri sasmalcināta barība.

Viduszarna reizēm (*Copepoda* kārtā) ir vienkārša, cauruļveidīga, taču biežāk veido ar dziederiem bagātus sānu

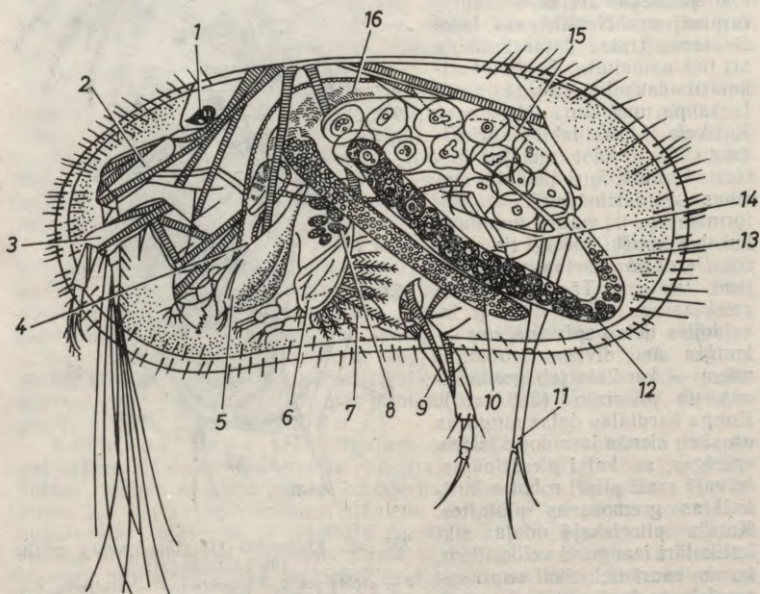


255. att. Kladoceras (*Daphnia pulex*) māļite (no Lilienborga):

1 — saliktā acs, 2 — nauplijacs, 3 — smadzenes, 4 — galva no vēderpusēs, 5 — antena, 6 — antena, 7 — augšzoklis (mandibula), 8 — zarna, 9 — aknu izaugums, 10 — maksilārais izvaddziedzeris, 11 — sirds, 12 — olnīca, 13 — pārējāmā kamera, 14 — vēdera dorsālās puses izaugumi, kas noslēdz pārējāmā kameras izeju, 15 — ārējā skeleta pakāļējais izaugums, 16 — sariņi, 17 — vēders, 18 — krūšu kājas, 19 — 1. krūšu kāju pāris.

izspilējumus. Šajos izspilējumos ne tikai izdalās gremošanas fermenti, bet te arī tiek sagremota šķidrā barība.

Lielākoties ir viens pāris šādu izspilējumu, pie tam katrs no tiem var vairāk vai mazāk sazaroties. Tās ir t. s. aknu piedevas, kas, spēcīgi attīstoties, veido masīvas aknas. Aizmetņu stāvoklī tās ir dažām kladoceru sugām (*Cladocera*; 255. att.). Sānpeldvēžiem un vienādkājvežiem (*Amphipoda* un *Isopoda* kārtas) aknu piedevas izveidojušas kā divi cauruļveida maisu pāri (259. att.). Upesvēžiem lielās divdaivu aknas sastāv no daudzām sīkām caurulītēm. Tās no abām pusēm saplūst kopā vienā vadā un atveras viduszarnā. Upesvēžu aknu sekrēts no viduszarnas nonāk kuņģa gremošanas daļā. Vēžu aknu sekrēta fizioloģiskā izpēte liecina, ka nosaukums nav visai pareizs: funkcionāli tas atbilst mugurkaulnieku aknu un aizkuņģa dziedzera sekrētu summai. Vēžu aknu sekrēts ne tikai līdzīgi žultij sašķēļ taukus, pārvēršot tos emulgētā stāvoklī, bet arī — olbaltumvielas un ogļhidrātus. Bez sekretorās funkcijas vēžu aknām piemīt arī fagocitozes spēja. Aknu šūnas satver sīkas barības daļiņas un intracelulāri tās sagremo. Bieži vien vērojama zināma korelācija starp aknu piedevu izmēriem un viduszarnas garumu. Jo vājāk attīstītas aknu piedevas (piemēram, kladocerām), jo garāka viduszarna, un otrādi, piemēram, upesvēžiem viduszarna atbilst 1/20 no visa zarnu trakta garuma.



255. att. Gliemeņvežis (*Heterocypris reptans*) (pēc Voltereka):

1 — acs, 2 — antenula, 3 — antena, 4 — barības vads, 5 — mandibula, 6 — maksila, 7 — 1. krūšu ekstremitāte, 8 — slēdzējmuskuļs, 9 — 2. krūšu ekstremitāte, 10 — zarnas aknu izaugums, 11 — dakšiņa, 12 — olnīca, 13 — olnīcas aizmetņa zona, 14 — 3. krūšu ekstremitāte, 15 — olvadns ar olām, 16 — viduszarna.

Galazarna veido taisnu cauruli bez jebkādam piedevām.

Dažiem parazitiskiem vēziem (*Sacculina* u. c.) zarņa pilnīgi atrofējusies.

Vēžu barība visbiežāk ir dažādi sīki dzīvnieki vai arī sadalījušās dzīvnieku un augu atliekas.

Elpošanas sistēma vēziem, tāpat kā *Polychaeta* klasei, parasti cieši saistīta ar ekstremitātēm. Daudziem sīkiem vēzveidīgajiem speciālu elpošanas orgānu nav (*Ostracoda*, *Maxillopoda* apakškl. u. c.), tie elpo ar visu ķermeņa virsmu. Citi vēži elpo ar ādas žaunām. Tie ir epipoditi — plātnišveida vai sazaroti plānsienaini kāju protopoditu izaugumi. Visbiežāk tie attīstīti pie krūšu ekstremitātem. *Decapoda* kārtas pārstāvjiem žaunas atrodas zem galvas vairoga sānmalām īpašā žaunu dobumā. Sākumā attīstījušās pie krūšu kāju protopodītiem, tās vēlāk daļēji pāriet arī uz ķermeņa sānu virsmu (260. att.). *Decapoda* žaunas izvietojas gareniskās rindās. Viena žaunu rinda saglabā sākotnējo stāvokli pie kāju protopodītiem, otra atrodas protopoditu un ķermeņa savienojuma vietā, bet trešā — uz ķermeņa sānu virsmas. Odens žaunu dobumos nokļūst pa spraugu vienā galā starp galvas vairogu un ķermeni, bet ārā izlīst otrā galā, pie tam strūklas virziens (no priekšpuses atpakaļ vai otrādi) var mainīties. Odens plūsmu pa žaunu dobumiem veicina īpaša otrā maksilu pāra izauguma kustība, veicot līdz 200 vēzieniem minūtē. Žaunās ir ķermeņa dobuma turpinājums, kurā nokļūst hemolimfa. Žaunu kutikula ir ļoti plāna, un gāzu maiņa caur to notiek viegli.

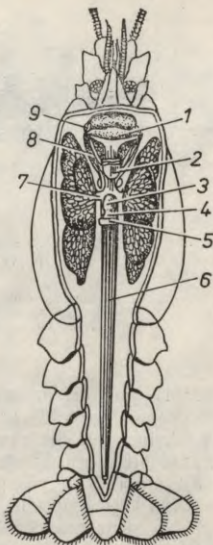
Interesantas elpošanas aparāta izmaiņas notiekušas dažiem uz sauszemi pārgājušiem vēziem.

Dažai sauszemes *Isopoda*, piemēram, mitrenēm (295. att. A), plātnišveida vēdera kājās ir dziļi sazarājušies ķermeņa segas ieliekumi. Ekstremitātes dobums pildīts ar hemolimfu, kas apskalo ieliekumus. Ieliekumos nokļūst gaiss un difundē hemolimfā. Sie orgāni stipri atgādina trahejas, t. i., tipisku sauszemes posmkāju elpošanas orgānus.

Asinsrites sistēma vēzveidīgajiem, tāpat kā pārējiem posmkājiem, ir vaļēja: hemolimfā daļēji plūst pa asinsvadiem, kurus izklāj epitēlijs, daļēji — pa ķermeņa dobuma nodalījumiem — sinusiem bez speciālam sienīņām.

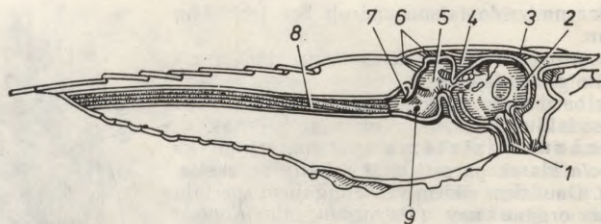
Asinsrites sistēma atrodas zināmā saistībā ar elpošanas orgānu attīstības pakāpi. Parastī asinsrites sistēma ir diezgan komplicēta, bet sugām, kuras elpo ar visu ķermeņa virsmu, saglabājas tikai sirds (255. att.) vai arī asinsrites sistēma izzūd pilnīgi.

Primitīvāko formu sirdij ir metamēra uzbūve: tā (dažiem žaunkājvēžiem) ir cauruļveidīga, stiepjas mugurpusē visa ķermeņa garumā, un katrā segmentā tai ir viens pāris ostiju. Taču kladocerām (*Phyllopoda* kārtā) ir saīsināta, maisiņveida sirds ar vienu vienīgu ostiju pāri, un tā kalpo tikai hemolimfas sajaukšanai. Arī starp augstākajiem vēžiem ir sugas gan ar garu, cauruļveida sirdi (*Amphipoda* un it īpaši *Stomatopoda*



257. att. Upesvēža gremošanas trakts (pēc Hekslīja):

1 — kuņģis, 2 — kuņģa piloriskā daļa, 3 — viduszarņa aklais dorsālais izaugums, 4 — viduszarņa, 5 — valnītis, kas atdala viduszarņu no galazarnas, 6 — galazarna, 7 — aknu izvadkanāli, 8 un 9 — kuņģa sienas nelīdzenumi.



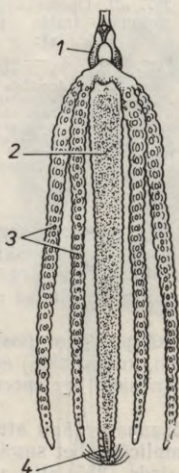
258. att. Upesvēža garengriezums ar galvenajām gremošanas sistēmas daļām (pēc Hekslija):

1 — barības vads, 2 — kuņģa kardiālā daļa, 3 — kuņģa priekšējie muskuļi, 4 — kuņģa vidus «zobs», 5 — kuņģa piloriskā daļa, 6 — kuņģa pakalējie muskuļi, 7 — viduszarnas aklais dorsālais izaugums, 8 — galazarna, 9 — aknu izvadkanāla atvere.

kārta), gan arī ar saīsinātu sirdi. *Decapoda* kārtas pārstāvjiem tā ir liela maiņņa veidā ar trim ostiju pāriem.

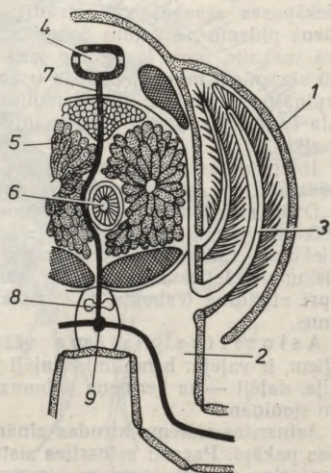
Asinsrites sistēmas atkarība no elpošanas sistēmas vispildtāk pamatnāma sirds un žaunu piedevu izvietojumā. Ja par žaunām kalpo krūšu kāju epipodīti, sirds pilnībā atrodas krūtīs, bet, ja elpošanai pielāgojušies vēdera kāju epipodīti, sirds atrodas vēderā.

No sirds priekšgala, bet nereti arī no pakalģala atiet pa lielam asinsvadam — priekšējā un pakalģējā aorta. Asinsrites detaļas stipri variē. Labi



259. att. Ūdenszēliša (*Asellus aquaticus*) izolēta gremošanas sistēma (no Sarsa):

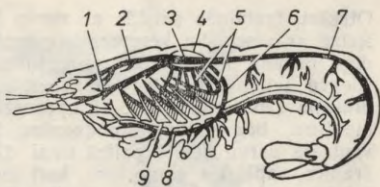
1 — gremošanas kuņģis, 2 — viduszarna, 3 — aknu izaugumi, 4 — galazarna.



260. att. Upesvēža žoklkrūšu šķērgriezums sirds rajonā (shēma) (no Matvejeva):

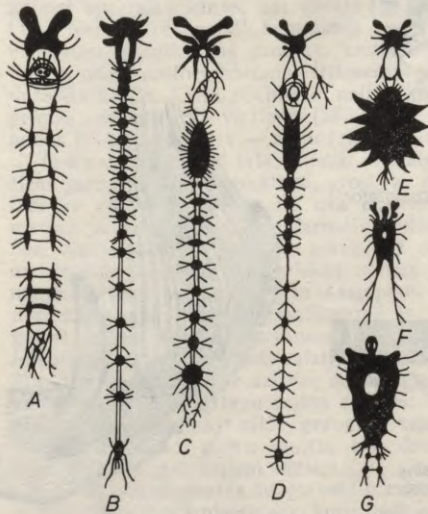
1 — žaunu vāks — karapaksa sānu mala, 2 — kājas pamatne, 3 — žauna, 4 — sirds, 5 — aknas, 6 — zarna, 7 — lejupejošā artērija, 8 — nervu ķēdīte, 9 — gareniskā zemnerva artērija.

attīstīta asinsrites sistēma ir upesvēm (261. att.), kuram no sirds, kas atrodas perikardā, atiet vairāki lieli asinsvadi: priekšējā aorta, antenālās artērijas, augšējā ventrālā un lejupejošā artērija utt. No sirds atejošie asinsvadi sākumā zarojas, pēc tam tie izbeidzas, un hemolimfa izlīst tieši ķermeņa dobumā, kur pamazām atdod skābekli. No ķermeņa dobuma hemolimfa pa labi attīstītu venozo sinusu sistēmu plūst uz žaunām, kur tā oksidējas. No žaunām pa īpašiem žaunu-sirds kanāliem tā virzās uz perikardu. Perikards visiem *Arthropoda* veidojies kā ķermeņa dobuma norobežots rajons, kas apņem sirdi. Upesvēžiem perikards ir slēgts, un tajā ieplūst tikai žaunu-sirds asinsvadi, bet citiem vēzveidīgo pārstāvjiem to plaša pāreja savieno ar pārējo ķermeņa dobumu. No perikarda hemolimfa pa ostijām nonāk sirdī. Daudziem vēzveidīgajiem hemolimfa ir bezkrāsaina, bet daudziem tās krāsa ir sarkana no hemoglobīna, kas izšķīdis plazmā. Dažiem desmitkājvežiem (daļa krabju) hemolimfā ir zilgana vai arī kļūst zila sakārmē ar gaisu: tas saistīts ar elpošanas fermentu — hemociānīnu, kas satur varu un veic skābekļa transportēšanu.



261. att. Upesvēža asinsrites sistēmas shēma (pēc Gegenbauera):

1 — antenālā artērija, 2 — priekšējā aorta (acs artērija), 3 — sirds, 4 — perikards, 5 — žaunu-sirds asinsvadi, 6 — lejupejošā artērija, 7 — pakāpjējā (augšējā vēdera) artērija, 8 — zemnerva artērija, 9 — vēdera venozais sinuss.



262. att. Vēzveidīgo centrālā nervu aparāta uzbūves tipi (pēc Hizbrehta):

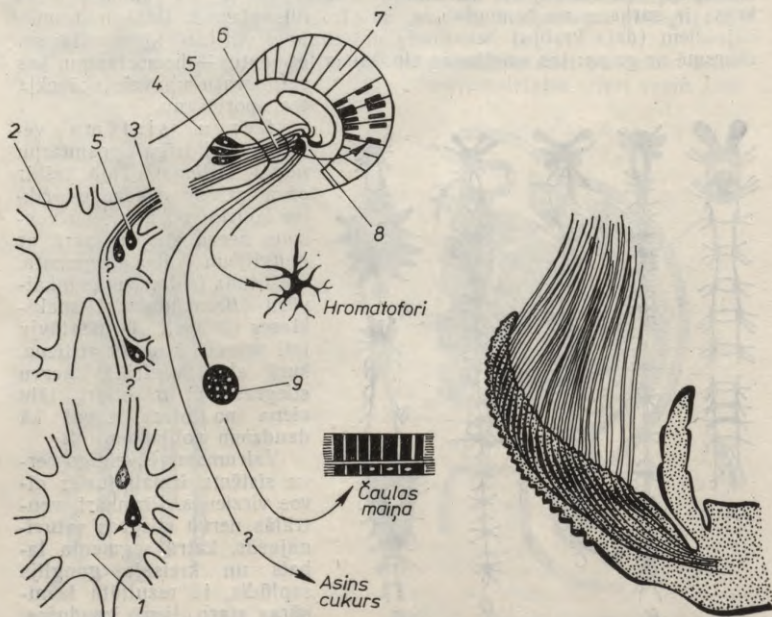
A — Anostraca kārta, B — Euphausiacea kārta, C — Stomatopoda kārta, D — Decapoda kārta (garastes — *Macrura*), E — Decapoda kārta (krabji), F — Copepoda kārta, G — Ostracoda apakšklase.

Nervu sistēma vēžiem ir līdzīga posmtārpu nervu sistēmai. Tajā izšķir pāra galvas smadzenes, rīkles konektīvus un vienu ventrālo nervu stiegru pāri ar ganglijiem katrā segmentā. Tieši tāda ir daudzu žaunkājvežu (*Branchiopoda*) apakšklases (262. att. A) pārstāvju ļoti primitīvā nervu sistēma, kurā abas ventrālās nervu stiegras vēl ir stipri tālu viena no otras, tāpat kā daudziem polihētiem.

Vairumam vēzveidīgo nervu sistēma izmainījusies divos virzienos. Pirmkārt, ventrālās nervu stiegras satuvinājušās, katra segmenta labais un kreisais ganglijs saplūdis, tā rezultātā komisūras starp tiem izzudušas, un tikai pāru savienojumi starp blakussegmentu ganglijiem liecina par ventrālo nervu stiegru pāra izcelšanos. Izveidojusies ventrālā nervu ķēdīte (262. att. B).

Otrkārt, izmaiņas saistās ar nervu ķēdītes koncentrāciju garenvirzienā. Reizē ar atsevišķu ķermeņa segmentu ciešu saplūšanu dažādās vēzveidīgo grupās notikusi arī gangliju tuvināšanās garenvirzienā, garenisko stiegru saīsināšanās un dažādiem segmentiem piederošu gangliju saplūšana (262. att. B, C). Tā upesvēzīm, kura ķermenis sastāv no 18 segmentiem, bez galvas smadzenēm, kas inervē antenas un antenas, ventrālā nervu ķēdītē paliek tikai 12 nervu mezgli: zemriekles mezgls (radies, saplūstot ganglijiem, kuri inervē trīs mutes ekstremitāšu un trīs žokļkāju pārus), 5 krūšu mezgli (atbilstoši tādām pašām skaitam ejkāju segmentu) un 6 vēdera gangliji, no kuriem pēdējais inervē ne tikai savu segmentu, bet arī telsonu (262. att. D). Ļoti tālu nervu sistēmas koncentrācija gājusī krabjiem (262. att. E); tiem ir tikai divas nervu masas — galvas smadzenes un kopīga masa krūtīs, kura veidojusies, saplūstot visiem ventrālās nervu ķēdītes mezgliem. Ievērojama nervu sistēmas koncentrācijas pakāpe raksturīga arī airkājvēžiem (*Copepoda* kārtā) un gliemeņvēžiem (*Ostracoda* apakškl.); tiem izveidojusies kompakta gangliozā masa, kurai cauri stiepjas gremošanas trakts (262. att. F, G).

Galvas smadzeņu uzbūve vēžiem diezgan sarežģīta: tā sastāv no pāra nodalījumiem — *protocerebrum* un *deutocerebrum*. Parasti ar galvas smadzenēm saplūst un pavirzās uz priekšu antenu segmenta gangliji. Sajā



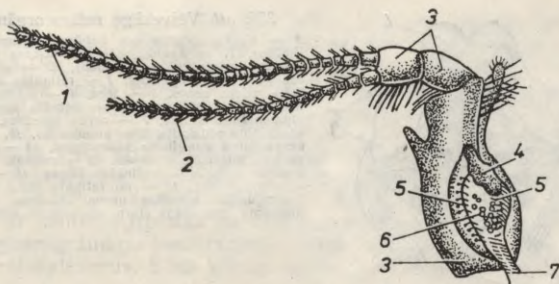
263. att. Krabja sinusedziedera neurosekretoriskās sistēmas shēma (no Velša):

1 — vēdera gangliozā masa, 2 — galvas smadzenes, 3 — redzes nervs, 4 — acs kātiņš, 5 — neurosekretoriskās šūnas, 6 — neurosekretorisko šūnu izaugumi, 7 — saliktā acs, 8 — sinusedziedzeris, 9 — endokrīnais dziedzeris.



264. att. Dziļūdens krabja (*Geryon affinis*) antenas garenriezums (no Dofleina).

Katrs matiņš pie pamatnes saņem nervu šķiedru no nervu šūnas.



265. att. Upesvēža antennula (no Simkēviča):

1 un 2 — divi taustekļa ari, 3 — pamatposmi, 4 — statocistas bedrites atvere, 5 — maņu matiņi statocistas sienās, 6 — smilšu graudiņi statocistā, 7 — nervs. Abu saru virsma ar taustes un ožas matiņiem.

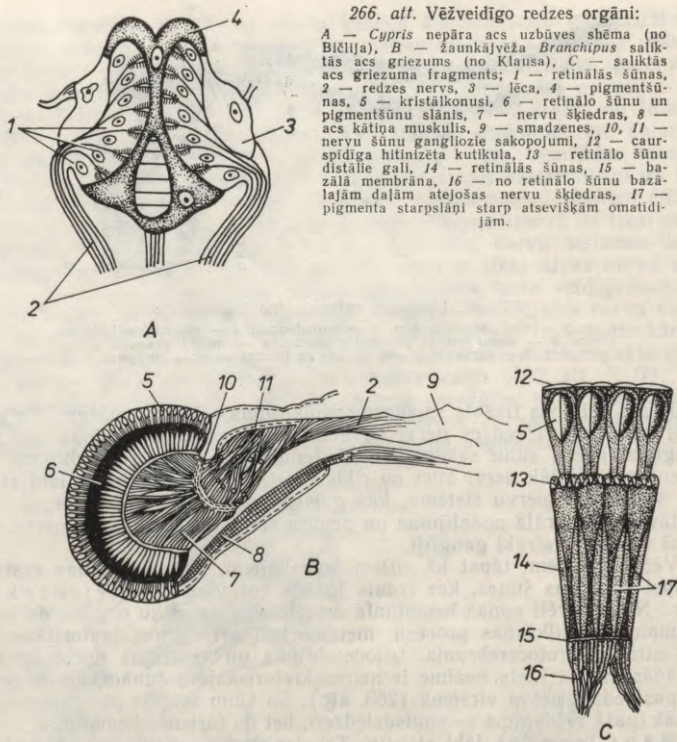
gadījumā veidojas trešais smadzeņu nodalījums — *tritocerebrum*. No protocerebruma atiet redzes nervi uz acīm. Redzes nervu virzienā izvietoti gangliozī nervu šūnu sakopojumi. Antenulas inervē deutocerebrums. Uz antenām visbiežāk nervi atiet no rīkles konektīviem. Vēžiem ir labi attīstīta simpātiskā nervu sistēma, kas galvenokārt inervē zarnu kanālu. Tā sastāv no cerebrālā nodalījuma un nepāra simpātiskā nerva. Šī nerva virzienā izvietoti vairāki gangliji.

Vēžveidīgajiem, tāpat kā citiem posmkājiem, nervu sistēmas sastāvā ietilpst speciālas šūnas, kas izdala īpašus hormonus — *neurosekrētus*. Neurosekrēti nonāk hemolimfā un ietekmē atsevišķu orgānu darbību, vielmaiņu, novilkšanās procesu, metamorfozi utt. Neurosekretoriskās šūnas atrodas protocerebruma, tritocerebruma un ventrālās nervu ķēdītes dažādās vietās. Liela nozīme ir neurosekretoriskajām šūnām, kuras veido grupas redzes nerva virzienā (263. att.). Šo šūnu sekrets pa izaugumiem nonāk īpašā veidojumā — sinusdziedzerī, bet no turienes hemolimfā.

Maņu orgāni labi attīstīti. Taustes maņa saistīta tikai ar noteiktiem ķermeņa segas punktiem, proti, ar matiņu un sariņu atrašanās vietām uz antenu, antenu un citu ekstremitāšu virsmas. Pie šādu maņu matiņu pamatnēm zem hipodermālā epitēlija atrodas bipolāras nervu šūnas. Nedaudz pārveidojušies matiņi uz daudzu vēžu antenulām ar īpaši caurlaidīgu kutikulu ir ķīmiskās maņas orgāni (264. att.). Līdzsvara maņas orgāni vēžveidīgajiem sastopami samērā reti. Tomēr vairumam desmitkājvēžu antenu pamatposmā ir statocista — dziļš ķermeņa segas ieliekums, kuru no iekšpuses sedz spalvveida maņu matiņi (265. att.). Ieliekums visbiežāk ir tieši saistīts ar ārvidi, tajā viegli iekļūst sīki smilšu graudiņi, kuriem tad ir dzirdes akmentiņu jeb statolītu loma. Novilkšanās laikā šo vajējo ieliekumu hitīna sega un statolīti tiek nomainīti un dzīvnieks uzņem jaunus smilšu graudiņu rezerves vai nu ar spilēm, vai arī daudzārt iebāzot galvu smiltīs. Bez desmitkājīem statocistas ir arī dažiem citiem augstākajiem vēžiem.

Sevišķi interesantas ir vēžveidīgo divu veidu acis. Pirmkārt, nereti sastopama nepāra pieres acs, kuru bieži sauc par *nauplijāci*, jo tā ir raksturīga kāpurim nauplijiem, kaut gan var būt arī pieaugušie vēži. Nauplijacs atrodas starp antenu pamatnēm un veidojas, saplūstot 2 vai pat 4 kausveida acīm. Tās savukārt sastāv no vienas retinālo šūnu kārtas (266. att. A). Katru kausu apņem tumša pigmenta kārtiņa. Kausa ieliekto daļu, kas vērsta pret ķermeņa virsmu, aizņem gaismu laužoša

266. att. Vēžveidīgo redzes orgāni:



A — *Cypris* nepāra acs uzbūves shēma (no Bičlija), B — žaunkājveža *Branchipus* saliktās acs griezumā (no Klauša), C — saliktās acs griezuma fragments; 1 — retinālās šūnas, 2 — redzes nervs, 3 — lēca, 4 — pigmentšūnas, 5 — kristālkonusi, 6 — retinālo šūnu pigmentšūnu slānis, 7 — nervu šķiedras, 8 — acs kātiņa muskulis, 9 — smadzenes, 10, 11 — nervu šūnu gangliozie sakopojumi, 12 — caurspīdīga hitinizēta kutikula, 13 — retinālo šūnu distālie gali, 14 — retinālās šūnas, 15 — bazālā membrāna, 16 — no retinālo šūnu bazālajām daļām atejošas nervu šķiedras, 17 — pigmenta starpslāņi starp atsevišķām omatīdijām.

lēca. Acij ir invertēta uzbūve, jo nervu šķiedras atiet no retinālo šūnu galiem, kas vērsti acs kausa dobumā.

Otrkārt, vairumam vēžu ir pāris salikto acu jeb fasetacu (266. att. B), kas raksturīgas vairumam posmkāju. Katra tāda acs satur ļoti daudz sīku actiņu jeb omatīdiju (upesvēžiem to vairāk nekā 3000). Tās cieši pieguļ cita citai un ir atdalītas tikai ar plānu pigmenta starpslāni. Omatīdija (266. att. C) savukārt sastāv no komplicētas uzbūves gaismas laužēja aparāta, no gaismas jutīgu retinālo šūnu grupas ar nervu galiem, kas ir redzes nerva sākums, un no ekranizējošām pigmentšūnām¹.

Saliktās acis bieži atrodas uz īpašiem kustīgiem galvas izaugumiem — acu kātiņiem. Dažādiem vēžu pārstāvjiem pieaugušā stāvoklī var būt šādas acu kombinācijas: 1) tikai nauplijacs (*Copepoda* kārtai, vairumam *Ostracoda* apakšklases pārstāvju), 2) tikai saliktās acis (daudziem augstākajiem vēžiem), 3) kā vienas, tā otras (daudziem lapkājvēžiem u. c.).

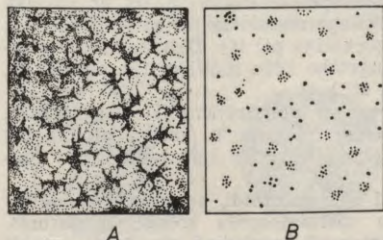
Interesanti, ka dažiem vēžveidīgajiem noteikti gaismas kairinājumi nepieciešami neurosekretorisko šūnu darbības veicināšanai, lai tās izda-

¹ Sīkāk jautājums par saliktās acs uzbūvi un tās funkcionālajām īpatnībām apskatīts nodaļā par kukaiņiem.

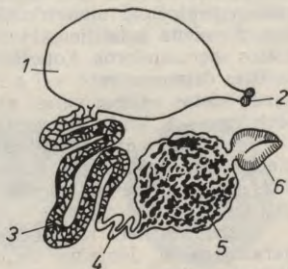
litu hormonu, kas ietekmē ķermeņa krāsu. Jau sen zināma dažu garneļu un krabju spēja uz laiku izmainīt ķermeņa krāsu atkarībā no apkārtējās vides fona. Šo spēju nosaka krāsainā pigmenta graudiņu pārvietošanās zem ķermeņa segas esošu īpašu lielu šūnu — hromatoforu citoplazmā. Kad graudiņi izkaisīti vienmērīgi pa visu šūnu, tā iegūst to vai citu krāsu atkarībā no paša pigmenta; ja graudiņi koncentrējas šūnas centrā, tā kļūst gaišāka (267. att.). Pigments šūnu darbību regulē sinusdziedzeru producētais neirosekrēts (263. att.). Tādējādi redzes kairinājumi ar nervu sistēmas palīdzību iedarbojas uz sinusdziedzeru darbību, bet to izdalītie hormoni ar asinsriti izplatās pa visu ķermeni un (uz gaišas grunts) izraisa pigmentgraudiņu koncentrāciju hromatoforos un līdz ar to vispārēju ķermeņa «izbalēšanu». Šāda krāsas maiņa ir pielāgojums ar aizsardzības raksturu.

Izvasistēma vēžiem gandrīz zaudējusi metamēro raksturu. Tā sastāv no 2 pāriem dziedzerveida izvadorgānu, kas ir pārveidojušies celomodukti. Abu pāru uzbūve ir apmēram vienāda. Katrs orgāns sākas ar maisiņu, no kura atiet kanāls ar dziedzerainām sienām. Kanāls vairākkārt veido cilpas un izliekumus, un pēc tam atveras uz āru. Reizēm pirms tam tas veido manāmu paplašinājumu — urīnpūsli (268. att.). Viens pāris izvadorgānu atveras uz āru pie antenu pamata (antenālie dziedzeri), otrs — pie otrā apakšzokļu pāra pamatnes (maksilārie dziedzeri). Konstatēts, ka akli slēgtais sākuma maisiņš ir no embrionālās attīstības laika saglabājusies celoma daļa, bet atvere, kas savieno urīnpūsli un kanālu, ir skropstiņas zaudējusi celomodukta piltuve. Tikai ļoti retos gadījumos (*Leptostraca* kārtā) abi izvaddziedzeri sastopami vienlaikus. Parasti viens no tiem funkcionē kāpuru stadijām, pēc tam reducējas un to nomaina otrs. Visiem vēžiem, izņemot *Malacostraca* apakšklasi, pieaugušās stāvoklī ir maksilārie dziedzeri, bet *Malacostraca* — antenālie dziedzeri.

Dzimumsistēma. Vairums vēžu ir šķirtdzimumiski. Nereti vērojams krasi izteikts dzimumdimorfisms. Tā tēviņiem vai nu antenulas vai antenas var pārvērsties par tvērējorgāniem mātītes saturēšanai (277. att. B). Ekstremitātes dzimumatveru tuvumā pārvērtušās par kopulācijas orgāniem: tāds ir I un II vēdera kāju pāris upesvēžiem (mātītei I pāris rudimentārs) (252. att.). Zemākajām formām tēviņi nereti ir daudz sīkāk par mātītēm. Reizēm starpība ir tik liela, ka tos var uzskatīt par pundurtēviņiem, piemēram, dažām parazitiskajām formām, kā arī virknei



267. att. Sinusdziedzera hormona iedarbība uz garneles (*Leander*) hromatoforiem (no Hanštrema):
A — pigmentšūnas, B — hormonu ietekmē izbalējušās pigmentšūnas.



268. att. Upesvēža antenālais dziedzeris (no Balsa):

1 — urīnpūsli, 2 — izvadpora, 3, 4, 5 — dažādas kanālā daļas, 6 — celomiskais maisiņš.



269. att. Upešvėža vīriškais dzimumaparāts (no Hekslija):

1 — sēklinieka pāra daļa, 2 — sēklinieka nepāra daļa, 3 — sēklvads, 4 — sēklas izsviedējkānāls, 5 — dzimumatvere, 6 — pakalējās krūšu kājas pamatine.



270. att. Desmitkājvėža *Galathea* spermatozoid. Spermatozoida galviņa vērsta uz leju (pēc Kolcova):

1 — astes kapsula, kas atbilst parastā spermatozoida astei, 2 — kakliņš ar trim izaugumiem.

sprogkājvėžu (*Cirripedia*) kārtas pārstāvju ar sēdošu dzīvesveidu. Sprogkājvėžiem bez tam bieži attīstās īsts hermafroditisms.

Visprimitīvākajām formām ir divi dzimumdziedzēri — divi maisveidīgi orgāni, kuras ar ārēdi savienoto dzimumkanāli. Daudz biežāk abas gonādas pilnīgi vai daļēji saplūst, bet izvadkanāli vienmēr paliek pāra veidojumā (269. att.). Isienu cauruļveida olvadiem ir dziedzerainas sienas, kas izdala ap olām blīvu čaulu. Nereti mātītēm ir arī vēl īpaši sēklas uztvērēji, kas atrodas sievišķo dzimumatveru tuvumā, bet nav ar tām saistīti. Pa speciālām kopulatīvām atverēm sēklas uztvērējos dzimumakta laikā tiek ievadīta tēviņa sēkla, kas glabājas tur līdz olu iznākšanas brīdim pa sievišķajām dzimumatverēm, kad arī notiek apaugļošana. Sēklvadi reizēm paplašinās un veido sēklas pūslīšus. Tiem arī ir dziedzerainas sienas. So sienu izdalītie sekrēti salīpina spermatozoidus lielos, ar apvalku klātos spermatoforos. Kopulācijas laikā spermatoforus tēviņš vai nu ievada mātītes dzimumatverē, vai arī tikai piekarina pie tās. Dzimumatveru atrašanās vietas vēžiem variē: visām augstāko vēžu mātītēm tās atrodas 6., tēviņiem — 8. krūšu segmentā (252. att.).

Vairumam vēžu raksturīgās rūpes par pēcnācējiem. Tie iznēsā olas, pielīpinātas vai nu pie dzimumatverēm (*Copepoda* kārtas olu maiši; 282. att.), vai pie vēdera ekstremitātēm (*Decapoda* kārtā) utt. Vėžu auglība ir dažāda.

Vėžiem, kuriem raksturīgi tipiski spermatozoidi, apaugļošanās notiek parastā veidā. Jāatzīmē dažu vēžu spermatozoidu kolosālais garums. *Ostracoda* kārtas pārstāvjiem spermatozoidi sasniedz 6 mm (paši garākie spermatozoidi visā dzīvnieku pasaulē), 10 reizes pārsniedzot paša dzīvnieka garumu.

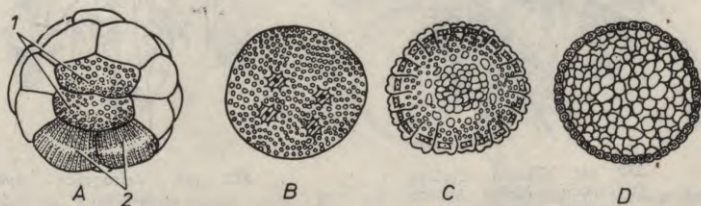
Daudzu *Malacostraca* spermatozoidiem ir divaina forma, un tie ir pilnīgi nekustīgi (270. att.). Tā *Galathea* (no *Decapoda* kārtas) spermato-

zoīds sastāv no diviem ovāliem maisiņiem (viens no tiem galā smails), kas savienoti ar šauru jostīņu. No maisiņiem uz vienu pusi atiet 3 gari izaugumi. Parasti spermatozoīdu galviņai atbilst apaļākais maisiņš ar smailo galu, bet astes daļai — otrs ovālais maisiņš jeb astes kapsula. Nokļūstot mātītes dzimumceļos, spermatozoīdi pieķeras ar saviem izaugumiem pie garām ejošām olām un novietojas uz olas virsmas kā trijkājis, ar galviņu virzoties uz olas pusi. Sajā laikā astes kapsulas pakalējā galā rodas īpaša atvere, pa kuru apkārtējais šķidrums iekļūst kapsulā. Tās iekšpusē atrodas receklaina viela, kas intensīvi uzsūc mitrumu, uzbrīst un, nespējot vairs ietilpt kapsulā, ar spēku izšaujas no pakalējās atveres. Notikušā kapsulas «sprādziena» rezultātā spermatozoīds saņem grūdienu pretējā virzienā un ar smailo galviņu ieburbjas olā. Pēc tam astes kapsula un izaugumi nokrīt, bet galviņa pilnīgi iespiežas olā.

Attīstība. Vēžveidīgo olas parasti bagātas ar dzeltenumu (271. att.). Ja dzeltenuma maz (daži *Copepoda* u. c.), drostalošanās ir pilnīga, nevienmērīga un determinēta, tāpat kā posmtārpu olas drostalošanās. Tādā gadījumā jau ļoti agrā stadijā viena no šūnām daloties diferencējas par šūnu, kas ir sākums entodermai, un par mezodermālo teloblastu.

Tomēr vairumam vēžu dzeltenuma pārpilnība izmaina drostalošanās raksturu: tā ir daļēja un virspusēja (271. att.). Olas kodols secīgi dalās 2, 4, 8 un vairāk kodolos, bet šūnas dalīšanās nenotiek. Šie kodoli pēc tam atiet uz olas perifēriju, izvietojas tur vienā kārtā, un apkārt katram kodolam norobežojas daļa citoplazmas nelielas šūnas veidā. Dzeltenuma centrālā masa paliek nedalīta, un tikai tā virspusi apņem viena šūnu kārtā. Tādēļ arī šī tipa drostalošanos sauc par virspusēju. Daļa blastulas šūnu dīgļa nākamajā vēderpusē pakļūst zem ārējās kārtas un dod sākumu entodermai un mezodermai. Rezultātā vēderpusē izveidojas daudzkārtaina šūnu plātnīte — dīgļplātnīte. Tās virsējo kārtu veido ektoderma, dziļāk atrodas mezoderma, bet pati dziļākā kārtā, kura pieguļ dzeltenu-
mam, ir entoderma.

Dīgļis formējas galvenokārt no segmentētās sākušās dīgļplātnītes. No plātnītes pašas priekšējās lielākās daļas attīstās pāra galvas daivas, no tām savukārt — saliktās acis. Aiz šīm daivām vispirms aizmetas akrons un divu pirmo segmentu — antenālā un mandibulārā segmenta — aizmetņi. Dīgļa mezoderma dažos gadījumos izvietojas divās celomisko maisu rindās (kā posmtārpiem), kuri vēlāk tomēr noārdās. To šūnas tiek izmantotas mezodermālo orgānu (muskulu, sirds utt.) uzbūvei, bet dobumi saplūst ar pirmatnējā ķermeņa dobuma paliekām, veidojot jauktas izcelsmes dobumu — miksocelu. Reizēm mezodermas segmentācija vēžiem zaudē savu noteiktību, bet īsts celoms vispār neveidojas.

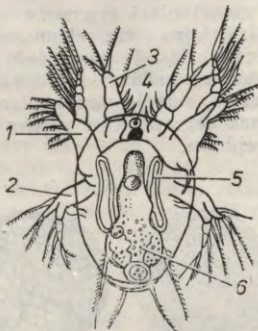


271. att. Vēžveidīgo olu drostalošanās (no Davidova):

A — *Euphausia* determinēta drostalošanās, B—D — krabja *Dronia* virspusējās drostalošanās trīs stadijas (D — blastulai atbilstoša stadija, bet pildīta ar dzeltenumu); 1 — entoderma, 2 — primārās mezodermas šūnas.

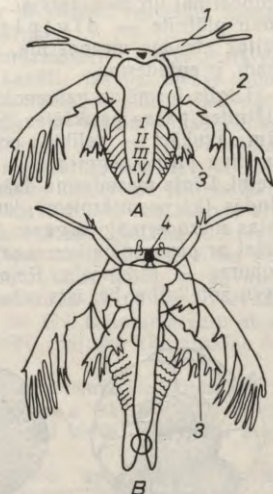
Tālāko attīstību vairumam vēžveidīgo pavada dažādas komplikētības metamorfozes. Daudzām zemākajām formām, piemēram, lapkājvēžiem (*Phyllopoda*) tas notiek šādā veidā. Dīgļis attīsta daļu ekstremitāšu un iziet no olas kāpura stadijā. Tipiska metamorfozes izejas stadija — planktoniskais kāpurs nauplijs ir (272. att.) tikpat raksturīgs vēžiem, cik trohofora — polihetiēm. Par nauplija ovālā ķermeņa metamēriju liecina trīs piederu pāri — antenuļas, antenas un augšžokļi. Pie akrona esošās antenuļas jau no paša sākuma ir vienkāršas, bet abi pārējie pāri, kuri pārstāv ekstremitātes, ir divzaraini. Nauplija antenas vēl atrodas ķermeņa vēderpusē, abās pusēs mutei un ar savām pamatdaļām piedalās barības savākšanā; uz galvas priekšpusi tās pārvietojas vēlāk, tā pierādot savu izcelšanos no parastajām ejkājām, kuras pakāpeniski pārvietojušās uz priekšu un izmainījušās arī funkciju. Augšžokļi atrodas aiz antenām un sākumā noder gandrīz vienīgi peldēšanai. Kāpura ķermenis tādā sastāv no galvas daivas (akrona) ar acīm un antenuļām un diviem segmentiem: antenālā un mandibulārā. Bez tam ir vēl anālā daiva ar anālo atveri.

Kāpūram ir zarnu kanāls, galvas smadzenes un divi vēdera gangliji, nauplijacs un pāris izvadorgānu (visbiežāk antenālie dziedzeri). Starp mandibulāro segmentu un anālo daivu atrodas arī neseģmentēta augšanas zona. No šīs zonas veidojas vajadzīgie ķermeņa segmenti. Nauplijs aug garumā. Augšanas zonā virzienā no priekšas atpakaļ izemējas robežas starp jaunajiem segmentiem (273. att.), bet pēc tam pauguriņu veidā aizmetas arī to ekstremitātes. Tā vispirms norobežojas abu apakšžokļu pāru segmenti un pirmie krūšu segmenti (metanauplija stadija), pēc tam pārējie krūšu segmenti un visbeidzot — vēdera segmenti. Ik pēc noteikta laika perioda kāpurs novelkas, pēc tam ar katru novilkšanos tas tuvojas pieauguša dzīvnieka stāvoklim. Pamazām diferenciējas pāra acis, pilnīgi attīstās ekstremitātes, organismam izveidojas visi segmenti, un metamorfoze beidzas.



272. att. Ciklopa *Cyclops* (*Copepoda* kārta) kāpurs nauplijs (pēc Klausā):

1 — antena, 2 — mandibula, 3 — antenuļa, 4 — nauplijacs, 5 — antenālais izvaddziedzeris, 6 — zarnā.



273. att. Vairogvēža *Apus* kāpurs:

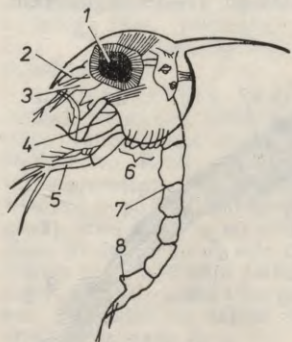
A — nauplijs ar piecu segmentu aizmetoļiem (I—V), B — kāpurs ar septiņiem vēl bezkāju segmentiem (pēc Klausā); 1 — antenuļa, 2 — antena, 3 — mandibula, 4 — nauplijacs.

Augstākajiem vēziem visprimitīvākās un vispilnīgākās attīstības gadījumā, piemēram, dažām garneļēm (*Decapoda* kārtā) process sākas tāpat. No olas iznāk kāpurs un pakāpeniski pārvēršas par metanaupliju. Tālāk seko stadija, kas ļoti raksturīga augstāko vēžu attīstībai. Tā ir zoeja (*zoea*). Par zoeju sauc kāpuru (274. att.) ar attīstītām mutes ekstremitātēm un žokļkājām, ar krūšu kāju aizmētņiem, ar noformējušos vēderu, pie kura pagaidām ir tikai pēdējais ekstremitāšu pāris. Bez tam zoejas stadijai raksturīga arī fasetacu aizmešanās. Nākamajai metamorfozes stadijai — mizīdveida stadijai — raksturīga pilnīga divzarainu krūšu kāju attīstība un vēdera ekstremitāšu aizmešanās (275. att.). Pēc novilkšanās mizīdveida kāpurs pārvēršas par jaunu, izveidojušos vēzi.

Tomēr vairumam *Decapoda* kārtas pārstāvju metamorfoze stipri saīsinās — metamorfozes daļa norit olā. Tā daudzām formām (piemēram, krabjiem) no olas iznāk tieši zoeja, bet upesvēzīm un daudziem citiem saldūdens augstākajiem vēziem metamorfoze ir nomākta un visa dīgļa attīstība notiek olā. No olas iznāk miniatūra mātes organisma kopija. Sajā gadījumā attīstība ir tieša un saistīta tikai ar organisma pakāpenisku augšanu novilkšanās laikā.

Novilkšanās vēziem, tāpat kā pārējiem posmkājiem, ir sarežģīts process, kas ietver ne tikai organisma morfoloģiskās, bet arī fizioloģiskās izmaiņas. Visdetalizētāk tā izpēlta augstākajiem vēziem. Pirms čaulas mešanas perioda dzīvnieka audos un hemolimfā uzkrājas daudz organisku (lipīdi, olbaltumvielas, vitamīni, ogļhidrāti utt.) un neorganisku savienojumu. Upesvēzīm, piemēram, hipodermā nogulsņējas glikogēns, minerāl-sāļi — aknu šūnās un īpašos cietos, ieapaļos veidojumos kuņģa sienās, kurus sauc par «dziņnakmeņiem». Daļēji visas šīs vielas te nokļūst no vecās kutikulas, kura pamazām kļūst plāna, jo tās iekšējās kārtas izšķīst. Pieaug vielmaiņas intensitāte organismā, par ko liecina pastiprināts skābekļa patēriņš.

Vienlaicīgi hipodermas šūnas sāk izdalīt vielu jaunajai kutikulai. Tā pamazām kļūst biezāka, bet saglabā lokanību un elastību. Kutikulas uzbevei nepieciešamie materiāli — daži ogļhidrāti, lipīdi un citas vielas — tiek iegūti no hemolimfas un audiem, kur to saturs tieši pirms novilkšanās ievērojami pieaug, bet pēc tam pamazām samazinās. Novilkšanās momentā vecā kutikulārā sega plīst un dzīvnieks pa izveidojušos spraugu izlien ārā, atstādams tukšu kutikulas pārvalku — ekzuviju.



274. att. Krabja *Maja* kāpurs zoeja (pēc Klausā):

1 — saliktā acs, 2 — antenuļa, 3 — antena, 4, 5 — žokļkājas, 6 — krūšu kāju aizmētņi, 7 — vēders, 8 — pēdējais ekstremitāšu pāris.



275. att. Garneles *Pandalus* mizīdveida kāpurs (pēc Sarsa):

1 — antenuļa, 2 — antena, 3 — krūšu kājas, 4 — vēdera kājas, 5 — astes peldkāja, 6 — telsons.

Caulu nometuša vēža izmēru strauja palielināšanās saistīta ar izmaiņām ūdens maiņā, kas izraisa ūdens uzkrāšanos audos un to uzbriešanu. Audu un orgānu tilpuma palielināšanās, šūnām daloties, notiek tikai čaulas mešanas starplaikos. Kad ekzuvijs nomests, pēc kāda laika jaunajā ķermeņa apvalkā nogulsņējas minerālsāļi, un kutikula ātri sacietē.

Visu novilkšanās procesu stingri kontrolē hormonālā sistēma (263. att.). Liela nozīme ir ar sīnusziedzeri saistītajām neirosekretoriskajām šūnām un neļielam endokrīnajam dziedzerim galvas nodalījumā. Šis dziedzeris producē hormonus, kas regulē novilkšanās procesu. Acs kātiņu neirosekretoriskajās šūnās veidojas hormoni, kuri nomāc šī dziedzera darbību un līdz ar to aizkavē novilkšanās sākumu. Sevišķi daudz šo hormonu tiek izstrādāts pēc novilkšanās un starpperiodā. Pēc tam hormonu daudzums atkal samazinās, galvas endokrīnā dziedzera darbība aktivizējas, un sākas gatavošanās kārtējai ekzuvijs mešanai.

Ar novilkšanos saistīto procesu regulēšanā un koordinēšanā piedalās arī citi hormoni.

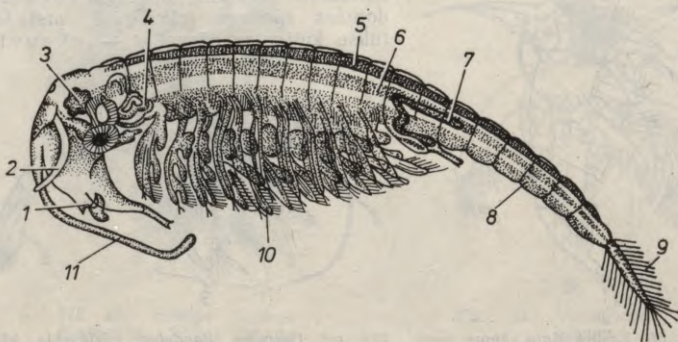
Klasifikācija un bioloģija. Vēžveidīgo klase (*Crustacea*) dalās 5 apakšklasēs: žaunkājvēži (*Branchiopoda*), cefalokarīdi (*Cephalocarida*), maksilopodi (*Maxillopoda*), gliemenvēži (*Ostracoda*) un augstākie vēži (*Malacostraca*).

I APAKŠKLAŠE. ŽAUNKĀJVĒŽI (BRANCHIOPODA)

Apakšklasē ietilpst visprimitīvākie vēžveidīgie ar nēnoteiktu segmentu skaitu. Galva nav saaugusi ar krūšu segmentiem. Lapveidīgās krūšu kājas noder kustībai, elpošanai un barības pārvietošanai uz muti. Vairumam heteronomā segmentācija samērā vāji izteikta. Vēdera galā ir labi attīstīta dakšiņa.

Apakšklase dalās divās kārtās: bezčaulvēžos (*Anostraca*) un lapkājvēžos (*Phyllopoda*).

1. kārtā. Bezčaulvēži (*Anostraca*) ir primitīvi vēžveidīgie ar garu, gandrīz homonomi segmentētu ķermeni bez galvas vairoga — karapaksa (276. att.). Ir primārā galva — protocefalons un brīvi žokļi segmenti. Uz galvas ir nauplijacs un fasetacis. Krūtis sastāv no 11—19 segmentiem,



276. att. Bezčaulvēža *Branchipus stagnalis* tēviņš (no Hešteķera un Ortiņa):
1 — antena, 2 — antenula, 3 — zarnas aknu izaugums, 4 — maksilārais dziedzeris, 5 — sirds, 6 — zarna, 7 — sēklinieks, 8 — vēders, 9 — dakšiņas zars, 10 — krūšu kājas, 11 — galvas piedeva.

kuriem visiem ir vienādas divzarainas lapveida kājas. Vēderam, kas sastāv no 8 posmiem, ekstremitāšu nav, tas beidzas ar labi attīstītu dakšiņu. Nervu sistēma kāpņveida — ventrālās nervu stiegras attālinātas. Sirds izstiepta, ar daudzām ostrijām.

Bezčaulvēži — apmēram 180 sugas — dzīvo gandrīz vienīgi saldūdeņos. To izmēri nepārsniedz 2 cm. Raksturīgi pārstāvji — *Branchipus* (276. att.), *Pristocephalus* sugas utt. Bieži sastopami īslaicīgās pelkēs, kas palikušas uz laukiem pēc sniega kušanas. Vienīgi *Artemia salina* (277. att.) dzīvo stepju un pus-
tuksnešu zonas iesāļos ūdeņos: limānos, sāļezeros.

Olas vairumam bezčaulvēžu nonāk īpašā olu maisā, bet pēc tam ūdenī. Tās ir ļoti izturīgas pret nelabvēlīgiem vides apstākļiem. Dzīvotspējīgas olas vējš var iznēsāt lielā attālumā.

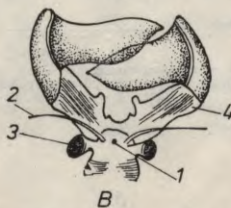
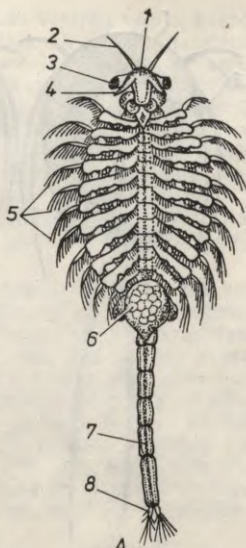
2. kārtā. Lapkājvēži (*Phyllopoda*) pēc vispārējā organizācijas līmeņa tuvi iepriekšējai kārtai, bet atšķiras pēc galvas uzbūves. Galva ir vesela, nedalīta, ar spēcīgu karapaksu, kuram divslīpņu jumta vai divvāku čaulas forma un kurš sedz visu vai gandrīz visu ķermeni.

Krūtis primitīvajiem pārstāvjiem sastāv no daudzām segmentiem ar vienādām divzarainām kājām, bet specializētām formām notikusi ievērojama segmentu skaita samazināšanās. Lapveidīgās ekstremitātes noder vienlaicīgi peldēšanai, elpošanai un barības virzīšanai uz muti. Vēderam novērojama redukcijas tendence. Ir nauplijacs un fasetacs.

Phyllopoda kārtā apvieno 3 apakškārtas: vairogvēžus (*Notostraca*), konhostrakus (*Conchostraca*) un kladoceras (*Cladocera*).

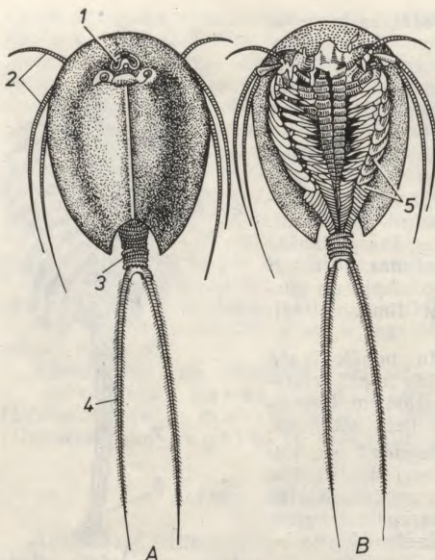
1. apakškārta. Vairogvēži (*Notostraca*). Karapakss attīstījies kā plakans jumbveida vairog, kas ievērojamu vēdera daļu atstāj brīvu. Krūtis sastāv no daudziem (līdz 40) segmentiem. No tiem pirmajiem 10 segmentiem ir pa kāju pārim, pie tam pirmais un arī otrais pāris (mazākā mērā) krasi atšķiras no pārējiem, jo uz tiem atrodas garas, diegveidīgas piederības, kuras veic maņu funkcijas. Nākamajiem krūšu posmiem katram ir pa 4—6 kāju pāriem. Šī parādība citiem posmkājājiem nav sastopama. Kopīgais krūšu kāju pāru skaits sasniedz 70. Vēderam ekstremitāšu nav, tas sastāv no dažiem segmentiem un beidzas ar dakšiņu, kurai ir divas garas maņu vīcas.

Vairogvēži pārtiek no sīkiem dzīvniekiem un detrita piciņām, kuras tie uzduļķo no ūdenstilpes dibena. Barību tie satver ar kāju gremošanas izaugumiem un pēc tam virza to pa vēdera rievu, kas atrodas starp kājām, uz priekšu — uz muti. Sis senais barošanās veids bija raksturīgs arī triloītiem (362. lpp.).



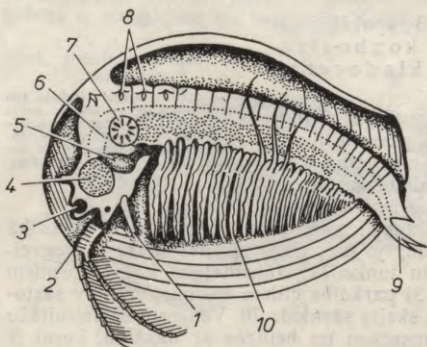
277. att. Bezčaulvēzis *Artemia salina*:

A — mātītes ārējais izskats (no Bronšteina), B — ievēlīga galva (no Dedeja): 1 — nauplijacs, 2 — antena, 3 — fasetacs, 4 — antena, 5 — krūšu kājas, 6 — olu mais, 7 — vēders, 8 — dakšiņa.



278. att. Vairogvēzis *Triops cancriformis* (no Biršteina):

A — no mugurpuses, B — no vēderpuses; 1 — acs, 2 — pirmā krūšu kāju pāra pavadītveida piederās, 3 — vēders, 4 — dakšiņa, 5 — krūšu kājas.



279. att. Lapkājvēzis *Limnadia lacustris*. Caudas kreisais vāks un kreisā antena atpreparēti (pēc Novikova):

1 — antenuļa, 2 — antena, 3 — salikāte, 4 — zarnas dziedzerpiederās, 5 — mandibula, 6 — zarna, 7 — slēdzēj-muskulis, 8 — sirds ostiņas, 9 — dakšiņa, 10 — krūšu kājas.

Vairogvēži vairojas partenogēnētiski. Tie dzīvo sīkos, labi sasilstošos saldūdeņos un bieži parādās pēkšņi lielā daudzumā pēc lietusgāzēm.

Vairogvēžu, tāpat kā bezčaulvēžu, olas viegli pānes izžūšanu, sasalšanu, tās izplatās ar vēju.

Ir zināmas 9 *Notostraca* ģintis. Padomju Savienībā parastas sugas ir *Triops cancriformis* (278. att.) un *Lepidurus apus*.

2. apakškārta. Konhostraki (*Conchostraca*). Sīki vēžveidīgie. Ar kaļķi piesātināts divvāku čaulas veida karapakss apsedz visu ķermeni. Abi vāki ar dzīvnieka ķermeni savienojas II maksilu segmenta rajonā. Sajā pašā vietā atrodas arī slēdzēj-muskulis. Antenuļas mazas, antenām 2 gari zari. Krūtis sastāv no 10—32 segmentiem, kuriem ir divzaruainas ekstremitātes. Vēders rudimentārs.

Zināmas apmēram 150 *Conchostraca* sugas. Vairumā gadījumu tie ir sīki, bieži izsīkstošu saldūdenstilpju apdzīvotāji. Konhostraki ir vāji peldētāji un lielākoties ieroķas grunti.

Parasti dabā sastop kā mātītes, tā tēviņus, tomēr *Limnadiidae* dzimtas sugām, piemēram, parastajai *Limnadia lacustris*, zināmas tikai partenogēnētiskās mātītes (279. att.). Olas mātīte iznēsā starp ķermeņa muguras sienu un čaulu; tās segtas ar biezu apvalku un ir izturīgas pret sasalšanu un izžūšanu.

3. apakškārta. Kladoceras (*Cladocera*) ir planktona organismi. Vairumam kladoceru ķermeni ieslēdz no sāniem saplacināta divvāku čaula. Galva izvirzīta uz priekšu, un nereti,

piemēram, dafnijām (*Daphnia*; 255. att.), tā veido ventrāli vērstu knābjveida izaugumu. Uz galvas atrodas sīka nauplijaacs, kā arī liela fasetacs, kas veidojusies, saplūstot saliktu acu pārim. Antenulas nelielas, bet antenas spēcīgi attīstītas, divzarainas un noder peldēšanai. Krūtis stipri saīsinātas un sastāv no 4—6 segmentiem. Krūšu kājas lapveidīgas. Vairumam kladoceru kājas noder sīku barības daļiņu atfiltrēšanai no ūdens, tām ir daudz plūksnainu sariņu. Uz kājām atrodas žaunu lēveri, kas veic elpošanas funkciju. Vēders nav posmots, tā beigu daļa — postabdomens ir saliekts uz priekšu un beidzas ar diviem nagiem.

Pie kladocerām pieder apmēram 400 jūru un saldūdens sugu. Visizplatītākās: diķa dafnija (*Daphnia pulex*; 255. att.), bosmina (*Bosmina longirostris*) u. c.

Pavasari no dafniju ilgolām iznāk partenogēnētiskas mātītes, kas bez apaugļošanās savukārt rada tikai mātītes, kuras vairojas partenogēnētiski. Pēdējā partenogēnētisko mātīšu paaudze producē tēviņus un ilgolas, kurām nepieciešama apaugļošanās. Apaugļotās olas pēc zināma miera perioda rada jauna cikla pirmo paaudzi, t. i., atkal partenogēnētiskas mātītes. Neapaugļotajām olām, no kurām iznāk mātītes, ir maigs apvalks, mātīte tās iznēsā īpašā perējamā kamerā starp ķermeņa dorsālo virsmu un čaulu. Ilgolas sākumā tiek iznēsātas turpat, pēc tam tās pa vienai vai divām apņem ļoti bieza apvalka kārtā — efiipijs. Pēc tam mātīte efiipiju nomet, un, ja tas notiek rudenī, efiipiji pārziemo. Tādējādi dafniju dzīves cikls ļoti atgādina virpotāju dzīves ciklu un, tāpat kā virpotājiem, norit pēc heterogonijas tipa.

Dažādos gadalaikos dzīvojošu kladoceru paaudzēm novērojama sezonālā mainība (ciklomorfoze), kas izpaužas galvas formas izmaiņās, knābjveidīgā izaugumā, dzelkņu garumā utt.

Kladocerām ir liela praktiska nozīme. Tās ir svarīgs barības avots ne tikai lielākiem bezmugurkaulniekiem, bet arī zivju mazuliem un dažām vērtīgām planktonēdājām zivīm, piemēram, sigām. Šī iemesla dēļ pēdējā laikā mūsu zemes zivaudzētāvās praktizē dafniju un citu kladoceru masveida savairošanu zivju mazuju barībai.

II APAKŠKLAŠE. CEFALOKARĪDI (CEPHALOCARIDA)

Īpaša, ļoti primitīva vēžveidīgo grupa. Tie ir ļoti sīki, līdz 2,8 mm gari vēžveidīgie, kas atklāti tikai 1957. gadā jūras dūņās.

Cefalokarīdu slaidajā ķermenī izšķir monolītu galvu, krūtis ar 10 segmentiem un kāju pāriem un 9 posmu vēderu, kuram ekstremitāšu nav (280. att.). Ķermeņa kaudālajā galā ir dakšiņa ar diviem gariem sariem. Cefalokarīdi dzīvo, ierakušies dūņās, tādēļ acu tiem nav. Pie galvas ir antenulas un antenas, pie tam tās atrodas aiz mutes kā vienkāršas ekstremitātes un kā nauplija antenas. Augšzokļi ļoti mazi. Raksturīgi, ka nākamās galvas ekstremitātes — I un II maksilas — ne pēc uzbūves, ne funkcionāli vēl neatšķiras no krūšu kājām un ir tipiski divzarainas. Ar kājām cefalokarīdi pārvietojas, elpo un virza uz muti barības daļiņas.

Mātīte dēj olas olu maisā. No olām iznāk naupliji, kas tikai pēc 18. novilkšanās kļūst pieauguši.

Pašlaik zināmas 4 cefalokarīdu sugas no 3 ģintīm. Pirmā ģints — *Hutchinsoniella* atrasta Atlantijas okeānā pie ASV krastiem, citas sugas konstatētas pie Ziemeļamerikas austrumu un rietumu krastiem un pie Japānas salām.



280. att. Cefalokarīds *Hutschinsoniella*, no vēderpuses (no Biršteina).

Cefalokarīdi saglabājuši virkni primitīvisma pazīmju, kas raksturīgas visiem vēzveidīgo senčiem. Tas, ka antenas atrodas aiz mutes un divu pakāļējo galvas segmentu ekstremitātes nav pārvērtušas par mutes orgāniem, ir īpašas un senas organizācijas iezīmes. No cefalokarīdu ekstremitātēm viegli atvasināmi visi vēzveidīgo ekstremitāšu tipi.

III APAKŠKLAŠE. MAKSILOPODI (MAXILLOPODA)

Apakšklasē apvienoti brīvi dzīvojoši, sēdoši un parazitiski vēzveidīgie, kuru krūtīs sastāv no 6 un tikai reizēm no 5 vai 4 segmentiem. Mutes ekstremitātes labi attīstītas un bieži tiek izmantotas barības daļiņu atfiltrēšanai. Krūšu kājas veic pārvietošanās funkciju, ar šo kāju palīdzību tiek radīta arī ūdens plūsma virzienā uz muti un pievadīti barības objekti. Tās nekad neveic elpošanas funkciju un tām nav gremošanas izaugumu. Vēdera kāju nav. Pie maksilopodiem pieder 5 kārtas: mistakokarīdi (*Mystacocarida*), airkājvēži (*Copepoda*), karputis (*Branchiura*), sprogakājvēži (*Cirripedia*) un askotoracīdi (*Ascothoracida*).

1. kārtā. Mistakokarīdi (*Mystacocarida*) ir sīki, daudzējādā ziņā ļoti savdabīgi un primitīvi vēzveidīgie, kas atklāti tikai 1943. gadā. Apdzīvo šauras, ar jūras ūdeni pildītas spraugas starp smilšu graudiņiem. Pavisam zināmas tikai 3 *Derocheilocaris* sugas.

Mistakokarīdu ķermenis stipri izstiepts (garums 0,5 mm), cilindrisks. Tas sastāv no protocefalona, nesegmentētas daļas, kuras sastāvā ietilpst žokļu un divi krūšu segmenti, četriem brīviem krūšu segmentiem un segmenta vēdera (281. att.). Pie protocefalona atrodas abi taustekļu pāri, pie nesegmentētā rajona — mutes ekstremitātes un 2 žokļkāju pāri. Krūšu segmentiem ir nesegmentētas, rudimentāras kājiņas, sešiem vēdera segmentiem kāju nav.

Pati ievērojamākā mistakokarīdu īpatnība ir neparasti spēcīga galvas ekstremitāšu attīstība un primitīva uzbūve. Antenas, augšžokļi un apakšžokļi ir spēcīgas, divzarainas ekstremitātes, kas kopā ar žokļkājam veic pārvietošanās funkciju. Rāpojot vēzis izmanto visas ekstremitātes, atgrūžoties ar tām no substrāta.

Mistakokarīdi pārtiek no sīkām organiskām daļiņām, kuras virza uz muti ar žokļu un žokļkāju iekšējo malu sariņiem.

No olas iznāk nauplijs, kuram jau ir apakšžokļu un žokļkāju segmenti, bet vēl nav ekstremitāšu. Kāpurs novelkas 9 reizes, pakāpeniski pārvēršoties par pieaugušu dzīvnieku.

2. kārtā. **Airkājvēži (Copepoda)**. Zināmas apmēram 1800 sugas. Tie ir sīki, lielākoties planktoniski vēži. Ķermenis sastāv no saliktas galvas, kuras sastāvā ietilpst arī priekšējais krūšu segments (nereti šo nodalījumu ne visai precīzi apzīmē par galvkrūtīm), piecposmainām krūtīm un četrposmaina vēdera.

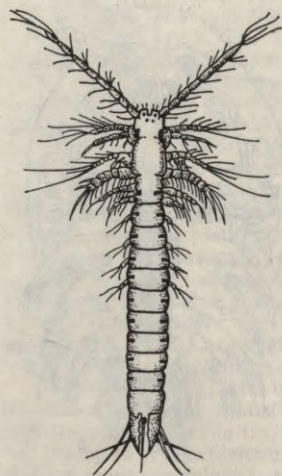
Pie galvas ir visas galvas ekstremitātes, žokļkāju pāris, nauplijacs un mute. Antenas ir bieži garas, reizēm garākas par ķermeni un parasti aktīvi piedalās peldēšanā. Tas jāuzskata par sekundāru pielāgošanos planktoniskajam dzīvesveidam. Krūšu kājas saglabājušas primitīvu divzarainu formu, un tām ir peldsariņi. Vēderam kāju nav, tā galā ir anālā daiva ar dakšīņu.

Mātīte olas iedēj vienā, biežāk divos olu maisos, kas piestiprināti pie vēdera pamatdaļas. No olas izšķiļas nauplijs, kas daudzkārtīgi (līdz 12 reizēm) un pat vairāk) novelkas, pamazām iegūstot pieauguša vēža īpašības.

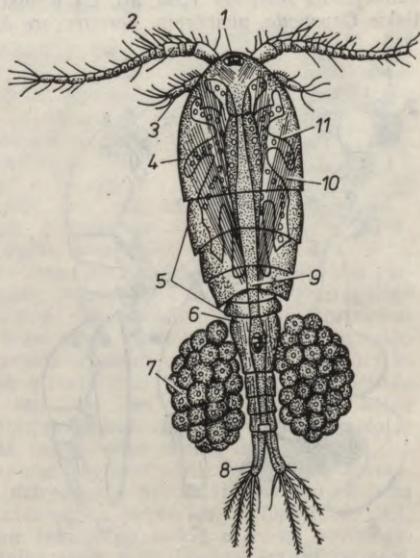
Daudzi *Copepoda* kārtas pārstāvji ir parazīti (parazītē uz dažādiem dzīvniekiem, visbiežāk uz zivīm); tādos gadījumos to uzbūve var būt stipri izmainījusies.

Airkājvēži dzīvo kā saldūdeņos, tā arī jūrās, nereti sastādot būtisku planktona daļu. Tie ir daudzu dzīvnieku, piemēram, planktonēdāju zivju barība.

Saldūdeņos sevišķi bieži sastopami ciklopi — *Cyclops* sugas (282. att.). Ciklopi ir cilvēka parazīti, proti, platā lenteņa un rištas starpsaimnieki (172., 203. lpp.).

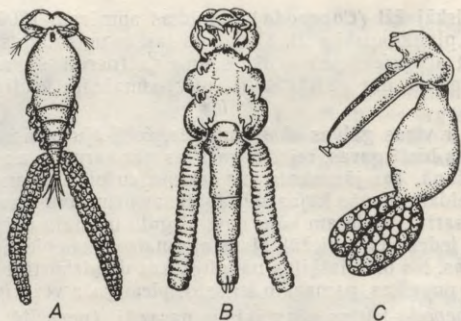


281. att. Mistakokarīds *Derocheilocaris remanei* (pēc Delamara un Sapiusa).



282. att. Ciklopa *Cyclops strenuus* mātīte (no Kļausa):

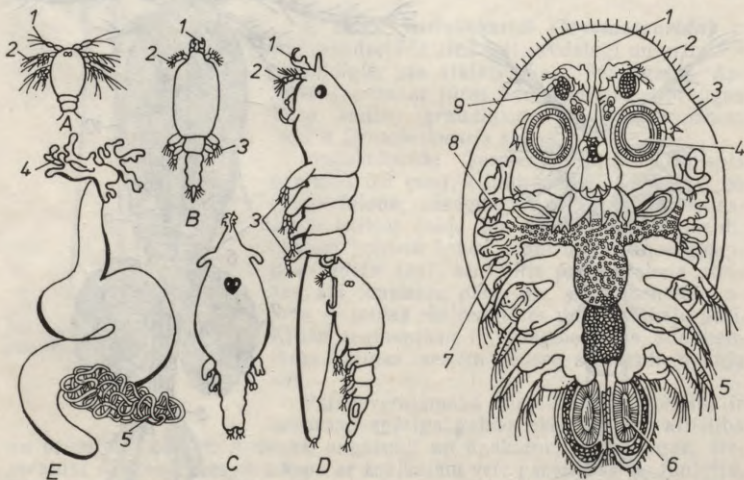
1 — acs, 2 — antena, 3 — antena, 4 — saliktā galva, 5 — četri brīvie krūšu segmenti, 6 — vēdera dzimumsegments, 7 — olu maisi, 8 — dakšīņa, 9 — zaru kanāls, 10 — gareniskie krūšu muskuļi, 11 — olnīca.



283. att. Parazitisko airkājvēžu *Copepoda* mātītes no saldūdens zivīm (pēc Markēviča):

A — *Ergasilus peregrinus*, B — *Lamproglena compacta* ar daļēju ķermeņa segmentāciju un rudimentārām ekstremitātēm, C — *Achteres* ar nesegmentētu ķermeni.

Parazītiskie *Copepoda*, piemēram, ciklopam līdzīgais *Ergasilus* (283. att. A), kas parazitē uz saldūdens zivju žaunām, daļēji segmentāciju saglabājusi *Lamproglena* (283. att. B) un lielākais, bet segmentāciju zaudējušais *Achteres* (283. att. C) ir bīstami zivju parazīti. Daži parazītiskie *Copepoda*, piemēram, *Lernaocera branchialis* (284. att.), pieaugušā



284. att. Parazītiskā airkājvēža *Lernaocera attistiba* (no Averinceva):

A — metanauplijs, B — vēlins brīvi peldošs kāpurs, C — sēdoša kāpurstadija uz plekšņveidīgo zivju žaunām, D — pārošanās brīvi peldošā stāvoklī, E — pieaugusi mātīte; 1 — antena, 2 — antena, 3 — krūšu kājas, 4 — piestiprināšanās orgāns, 5 — olu pavediens kamoliņa formā.

285. att. Karpūts *Argulus foliaceus* tēviņš (pēc Kļausa):

1 — stils, 2 — antena, 3 — I maksila, 4 — piesūcekņi, 5 — krūšu kāja, 6 — sēklinieks, 7 — aknas, 8 — II maksila, 9 — antena, tai blakus acs.

stāvoklī tik stipri pārvērtušies, ka pilnīgi zaudējuši vēzveidīgo izskatu. Tikai attīstības vēsture ar naupliju un citām parastajiem, brīvi dzīvojošiem *Copepoda* raksturīgajām stadijām, kā arī divi olu maisi liecina, ka *Lernaeocera* ir aīrkājvēžu pārstāvis.

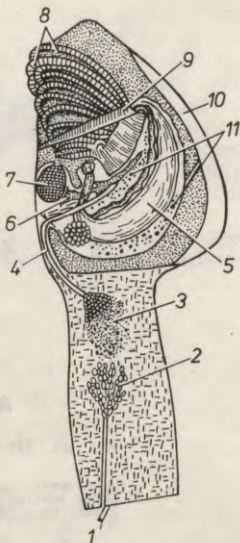
3. kārtā. **Karputis (*Branhiura*)** ir ļoti maza ektoparazītisku vēžu kārtā. Tie dzīvo uz zivju ādas. Ķermenis dorsoventrālā virzienā stipri saplacināts, visa vēderpuse nedaudz ieliekta. Ķermenī izšķīr monolītu galvu, četrus krūšu segmentus un ļoti īsu, neseģmentētu vēderu. Antenuļas un antenas ir kā nelielas aķveida piedevas. Mandibulas ir tieva dūrējsnuķa sastāvdaļa, bet pirmais apakšzokļu pāris pārvērties par diviem spēcīgiem piesūcekņiem, ar kuriem parazīti piestiprinās pie saimnieka ķermeņa. Visvairāk tipisko uzbūvi saglabājis otrs apakšzokļu pāris. Bez trim nauplijacīm ir vēl pāris salikto acu.

Karputis spēj arī brīvi peldēt un tādēļ var uz laiku atstāt saimnieku.

Karputis (*Argulus foliaceus*; 285. att.) parazītē uz karpām un citām saldūdens zivīm; reizēm ir par iemeslu zivju bojāejai karpu diķsaimniecībā.

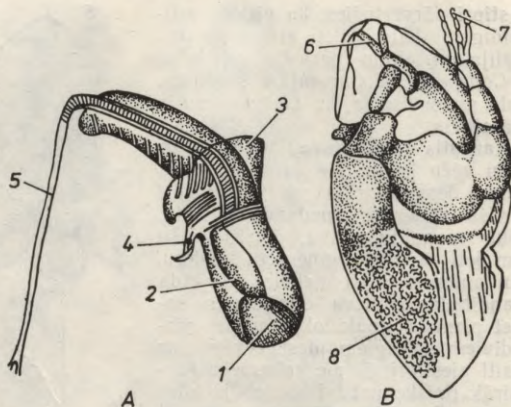
4. kārtā. **Sprogakājvēži (*Cirripedia*)**. Oriģināla jūras vēžu kārtā; vēži dzīvo piestiprinājušies. Attīstību tie sāk ar tipisku, brīvi dzīvojošu naupliju (289. att.). Tas tālāk pārvēršas par ciprisveida kāpuru, kas savu nosaukumu iegūvis no līdzības ar *Ostracoda* apakšklases gliemeņvēžiem (*Cypris* ģints; 291. lpp.). To apņēm divvāku čaula. Kāpurs sākumā peld, pēc tam nogrimst lejā un piestiprinās pie ūdenstilpes dibena ar īpašu, uz antenuļām esošu cementdziedzeru palīdzību. Antenuļas un viss galvas priekšējais nodalījums pārvērties par piestiprināšanās orgānu, proti, daļai sugu par garu gaļīgu kātu, daļai — par platu, plakānu pēdu. Tādējādi dzīvnieks piestiprinās ar priekšgalu, bet pakālgals paliek brīvi ūdenī (286. att.). Antenas un saliktās acis sakarā ar sēdošu dzīvesveidu ir atrofējušās. Krūšu kājas izstiepušās un pārvērtušās par gariem divzarainiem taustekļiem, kuri piedeva mutei barību. Vēders nepilnīgi attīstīts. Visu ķermeni (izņemot kātu) apņēm divas sānu ādas jeb mantijas krokas, uz kuru virsmas veidojas kalcija karbonāta plātnītes. Tādā veidā rodas salikta čaula.

Vairums sprogakājvēžu ir sekundāri hermafroditī. Acīmredzot hermafroditisma cēlonis ir nekustīgais dzīvesveids. Sekundāro hermafroditismu sprogakājvēžiem pierāda tas, ka dažas sugas, piemēram, *Alcippe* (287. att.), vēl joprojām ir šķirtdzimumu, pie tam tēviņi ir ļoti mazi un novietojas mātītes mantijas dobumā, t. i., telpā starp mantijas krokām un ķermeni. Vēl interesantāki ir virkne citu *Cirripedia* (*Ibla*, dažas *Scalpellum* sugas), kuriem vienlaicīgi ar lieliem hermafroditiskiem īpatņiem ir vēl «papildu» pundurtēviņi. Tie ir stipri pakļauti regresam (līdzīgi *Rotatoria* tēviņiem), zaudējuši skeletu, ekstremitātes un atrodas hermafroditisko īpatņu mantijas dobumā. No šiem faktiem izriet šāda *Cirripedia* hermafroditisma



286. att. Jūraspilītes (*Leepas*) uzbūve. Skats no kreisās puses; kreisās skeletplātnītes un mantija noņemta (no Kikentāla):

1 — antenuļa, 2 — cementdziedzeris, 3 — olnīca, 4 — olvads, 5 — zarna, 6 — virsrīkles ganglijs, 7 — sīdējūsmuskulis, 8 — krūšu kājas, 9 — kopulācijas orgāns, 10 — mantija ar skeletplātnīti, 11 — šēkliniķis.



287. att. Šķirtdzimuma sprogkājvēzis *Alcippe lampas* (pēc Darvina):

A — tēviņš, stipri palielināts, B — mātīte; 1 — sēklinieks, 2 — seklas pūslītis, 3 — gredzeniskā ādas kroka, 4 — antenuļas, 5 — kopulācijas orgāns, 6 — žokļkājas, 7 — krūšu kājes, 8 — olnīca.

izveidošanās aina. Sākumā *Cirripedia* bija šķirtdzimumu, pie tam tēviņi bija ievērojami sīkāki nekā mātītes. Pēc tam mātītes pārvērtās par hermafroditiem, bet tēviņi vēl saglabājās kā papildtēviņi. Beidzot, vairumam *Cirripedia* tēviņi izzuda pavisam un palika tikai hermafroditiskie ipatņi.

Sprogkājvēži sastopami tikai jūrās. Kā brīvi dzīvojošu sprogkājvēžu piemērus var minēt jūraspīlītes (*Lepas*) un jūraszīles (*Balanus*). Jūraspīlītēm (286. att.) ir garš, gaļīgs kāts un no sāniem saspiesta čaula, tā satur 5 vai 6 regulāri izvietotas plātnītes. Jūraszīles (288. att.) piestiprinās pie jūras dibena ar platu pēdu. Tās ir kā zems tornis, kuru apņem daudz kaļķa plātnīšu.

Dažas *Cirripedia* sugas apmetas uz haizivju un vaļu ādas (*Coronula*), pārvērtoties par to ķermeņa nekaitīgiem apdzīvotājiem, t. s. kvartirantiem. Tas ir it kā pirmais solis uz parazitismu, kas raksturīgs īpašai sakņgalvjvēžu grupai. Sakņgalvjvēžiem ir stipri vienkāršota uzbūve, kas izveidojusies parazitisma rezultātā, proti, segmentācijas, ekstremitāšu, maņu orgānu un zarnu trakta izzušana. Raksturīgi sakņgalvjvēžu pārstāvji ir sakulīnas (*Sacculina*) un peltogasteri (*Peltogaster*) — desmitkājvēžu parazīti.

Pieaugusi sakulīna (289. att.) dzīvo krabja vēdera apakšpusē kā liels, pie saimnieka ķermeņa piekārtis ovāls maiss. Tai nav saglabājušās pat segmentācijas paliekas, nav ekstremitāšu un zarnu trakta. Pie krabja parazīts piestiprinās ar kātiņu, kas iziet cauri vēdera apvalkiem un pēc tam krabja ķermeņi bagātīgi sazarojas, ar saviem gala izaugumiem iespīdējoties līdz pat saimnieka kāju galiem. Tas ir

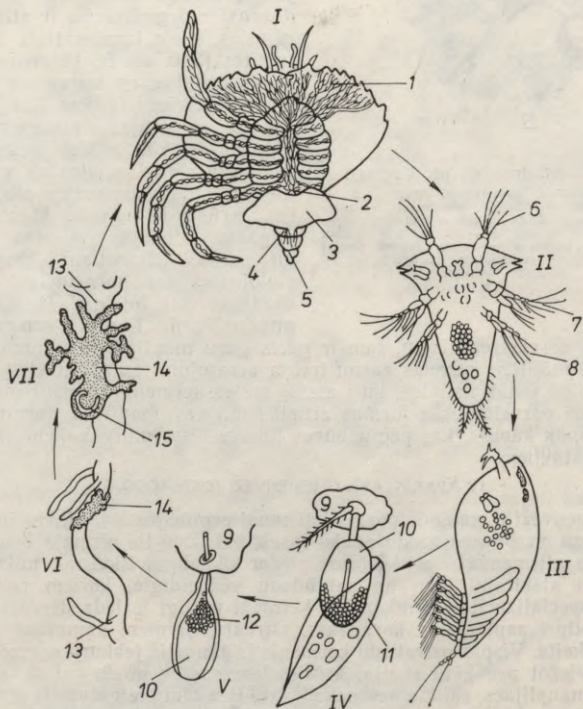


288. att. Jūraszīle (*Balanus hammeri*) (pēc Darvina):

1 — jūmta kaļķa plātnītes, 2 — mājlopa plātnītes.

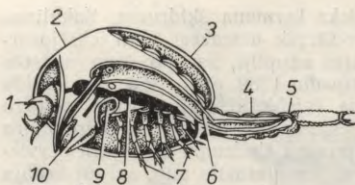
orgāns, ar kuru parazīts izsūc saimnieka ķermeņa šķidrumu. Sakulīns ķermenī ir neliels ganglijs un hermafroditiskie dziedzeri. Citu iekšējo orgānu tai nav. No sakulīna olām izšķīļas naupliji, bet no tiem attīstās ciprisveida kāpuri, tāpat kā visiem *Cirripedia* (289. att.). Sāds ciprisveida kāpurs piestiprinās pie krabja ķermeņa (visbiežāk kāju posmu locītavu vietās), aizmet krūtis un vēderu un iespiežas saimniekā kā neregulāra šūnu masa, kas barojas ar saimnieka ķermeņa šķidrumu un lēnām pārvietojas gar krabja zarnu traktu tā vēderā. Tur parazīts aug, sarauj krabja vēdera plānos apvalkus un izspīlējas uz āru kā maisveidīga dzimumgatava sakulīna.

5. kārtā. Askotoracīdi (*Ascothoracida*) ir neliela parazitisku vēzveidīgo kārtā. To organizāciju vairāk vai mazāk izmainījis parazitiskais dzīvesveids. Parazīti koraļļpolipos un adatādaņos.



289. att. *Sacculina attistibae* stadijas (no Arona un Grases, ar izmaiņām):

I — pieaugusi sakulīna uz krabja vēdera, II — nauplijs, III — ciprisveida kāpurs, IV — tas pats, piestiprinājies pie krabja apvalku matīņa pamatnes (kentroģona stadija), V — šūnu masas iekļūšana saimnieka ķermeņa dobumā, VI — iekšējās sakulīnas stadija uz krabja zarnu trakta virsmas, VII — tā pati, mantijas un mantijas dobuma veidošanās; 1 — sakulīnas sakņveidīgie izaugumi, 2 — kātiņš — izaugumu sakņu sistēmas pamats, 3 — sakulīnas ķermenis, 4 — mantijas dobuma atvere, 5 — krabja atliektais vēders, 6 — antena, 7 — antena, 8 — mandibula, 9 — krabja hitinizētās kutikulas gabals, 10 — kentrogons, 11 — ciprisveida kāpura aizmetamas brūnas, 12 — krabi migrējošā šūnu masa, 13 — krabja zarnu trakts, 14 — iekšējās migrējošās sakulīnas stadija, 15 — mantijas dobuma aizmetnis.



290. att. Askotoracidi (pēc Vagina):

A — *Ascothorax ophiocentis*, tēviņš, B — *Dendrogaster dichotomus*, mātīte; 1 — antēnula, 2 — mantijas krokas pamatne, 3 — mantija, 4 — vēders, 5 — ānuss, 6 — zarna, 7 — krūšu kājas, 8 — nervu sistēma (melni iekrāsota), 9 — maksilārais dziedzeris, 10 — mutes konuss.

mentētš, ar ekstremitātēm, tam ir pāris garu mantijas izaugumu, kuros, tāpat kā mātītēm, atrodas zarnu trakta atzarojumi un sēklinieki.

No olām iznāk naupliji, kuri atstāj mātes ķermeni. Parazītisma rezultātā stipri pārveidojušās formas attīstās mātītes mantijas dobumos, un ūdenī nonāk kāpurs, kas pēc uzbūves līdzīgs visprimitīvākajiem askotoracīdu pārstāvjiem.

IV APAKŠKLAŠE. GLIEMENŅEZI (OSTRACODA)

Gliemenņēzi ir galējais posms ļoti senai evolūcijas līnijai, kas ir pilnīgi neatkarīga no *Branchiopoda* apakšklases, bet kuru tie pirmajā brīdī atgādina. Pie gliemenņēžu apakšklases pieder sīki, bieži tikai ar mikroskopa palīdzību atšķirami jūru un saldūdeņu vēzveidīgi, kuriem raksturīga augsta specializācija. Pirmkārt, to ķermeni pilnīgi ieslēdz divvāku čaula, kas ir stipri saplacināts karapakss. Otrkārt, ķermeni samazinājies segmentu skaits. Vispār ostrakodu ķermenis ir zaudējis jebkuru segmentāciju, taču, spriežot pēc kāju skaita, krūtīs tiem sastāv no 2 vai 3 segmentiem. Ir nauplija, salikto acu nekād nav. Bez tam pie galvas ir antēnulas, antenas, mandibulas un 2 maksilu pāri. Pēc tam seko 2 pāri krūšu kāju un dažos gadījumos vēl pāris t. s. tīrītāju, kas, domājams, ir pārveidojušās ekstremitātes. Pārvietojas parasti ar antenām, bet dažas saldūdens sugas peldēšanai izmanto vienlaicīgi abus antenu pārus. Krūšu kājas tiek izmantotas rāpojot. Sirds un žaunu piedevu vairumam ostrakodu nav.

No olas iznāk nauplijs, kuram jau ir čaula. Tas ir labs piemērs tam, kā uz agru attīstības stadiju pāvirzījusies tāda orgāna parazītisma, kurš spēcīgi attīstīts pieaugušā stāvoklī.

Parazītisma ietekmē vismazāk izmainījušās *Sinagoga* sugas, kas dzīvo korālā *Antipates* kolonijās un uz jūraslīliju ķermeņa; tie vēl spēj rāpot un pat peldēt un ir saglabājuši visas brīvi dzīvojošo vēzveidīgo raksturīgākās pazīmes. To tēviņiem un mātītēm ir līdzīga uzbūve.

Arī oīiuru dzimumorgānos dzīvojošo *Ascothorax* (290. att. A) segmentācija un ekstremitātes vēl ļoti attīstītas, tomēr to mātītes ir ievērojami lielākas nekā tēviņi. Turpretī jūraszvaigžņu endoparazītam *Dendrogaster* organizācija ir stipri mainījusies. Liela izmēra (līdz 10 cm) mātītes (290. att. B) ķermenis sastāv no vidusdaļas, no kuras uz sāniem atiet divi briežu ragiem līdzīgi stipri sazaroti mantijas izaugumi. Pie vidusdaļas, kas atbilst nesegmentētam vēža viduklim, atrodas antēnulas un pārveidojušās mutes ekstremitātes. Krūšu kāju nav. Mantijas izaugumu dobumos atrodas olnīcas un zarnas atzarojumi. Turpat novietojusies arī parastajiem vēzveidīgajiem ļoti līdzīgie *Dendrogaster* pundurtēviņi. Tēviņu ķermenis segmentēts, ar ekstremitātēm, tam ir pāris garu mantijas izaugumu, kuros, tāpat kā mātītēm, atrodas zarnu trakta atzarojumi un sēklinieki.

Ir zināmas apmēram 2000 gliemeņvēžu sugas. Vairums apdzīvo jūras, daudz ir arī saldūdens sugu, bet Dienvidāfrikas *Mesocypris terrestris* dzīvo pat mitrā tropu meža zemsedzē.

Gliemeņvēži izmanto ļoti daudzveidīgu augu un dzīvnieku valsts barību; daļa gliemeņvēžu ir pat rijīgi plēsēji. Pēc dzīvesveida tie ir gan peldētāji (planktoniski), gan rāpotāji, gan arī racēji.

Pašas parastākās saldūdens formas Padomju Savienībā ir *Cypris pubera* un *Heterocypris reptans* (256. att.), kas masveidīgi sastopami sīkās ūdenstilpēs un peļķēs. Ostrakodu izmēri svārstās no 0,2 līdz 23 mm jūras formām un no 0,3 līdz 7,3 mm saldūdens formām.

Fosilie gliemeņvēži konstatēti, sākot ar kembriju. Daudzveidības un masveidības dēļ tie kopā ar foraminiferām ir nozīmīgi naftas atradņu noteikšanā.

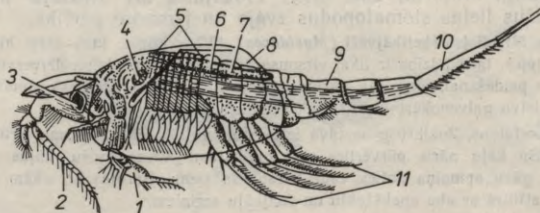
V APAKSKLASE. AUGSTĀKIE VĒŽI (MALACOSTRACA)

Preteji pārējiem vēžveidīgajiem milzīgam *Malacostraca* apakšklases sugu vairumam ir pastāvīgs segmentu skaits: 4 galvas, 8 krūšu un 6 vēdera segmenti (izņēmums ir vienīgi plānčaulvēžu kārtā — *Leptostraca*). Galva vai nu veido vienotu galvas kapsulu, kuras sastāvā bez akrona un 4 galvas segmentiem ietilpst arī pirmais krūšu segments, tātad ir salikta galva (*Amphipoda*, *Isopoda* kārtas), vai arī ir protocefalons (akrons + +antenu segments). Pēdējā gadījumā galvas žokļu segmenti saplūst ar dažiem vai visiem krūšu segmentiem īpašā žokļkrūšu nodalījumā. Vēderam ir 6 pāri ekstremitāšu. Pieaugušo vēžu izvadorgāni vienmēr ir antenālie dziedzeri. Dzimumatveres mātītēm ir 6., tēviņiem 8. krūšu segmentā. Attīstībā raksturīga zoejas stadija.

Klases nosaukums «augstākie vēži» nav sevišķi izdevies, jo dažas uzbūves īpatnības, piemēram, divzarainu ekstremitāšu attīstība pie visiem vēdera segmentiem ir primitīvāka nekā citiem vēžveidīgajiem. Domājams, ka augstākie vēžveidīgie evolūcijas gaitā attīstījās kā patstāvīgs zars neatkarīgi no citām apakšklasēm. Ācimredzot katrā *Crustacea* apakšklasē saglabājušās savas specifiskas primitīvas uzbūves un attīstības īpatnības.

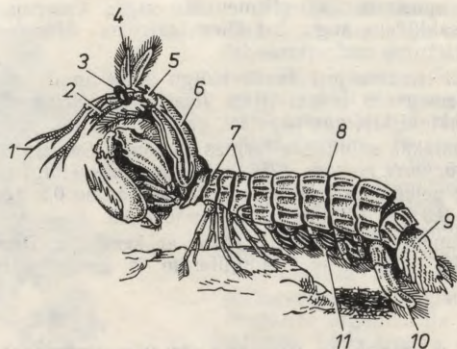
Malacostraca apakšklase apvieno vairāk nekā 14 000 sugu, kas pieder pie 14 kārtām, no kurām šeit apskatītas tikai galvenās.

1. kārtā. Plānčaulvēži jeb plānčauliņi (*Leptostraca*). Neliela kārtā ar 8 sugām. Te pieder sīki jūras vēži ar vairākām zemas organizācijas



291. att. Nebālija (*Nebalia geoffroyi*), tēviņš (pēc Klausā):

- 1 — antena, 2 — antenula, 3 — acs, 4 — šķērsmuskulis, 5 — krūtis,
6 — sēklinieks, 7 — sirds, 8 — jumtveida bruņas, 9 — vēders, 10 — telsons, 11 — vēdera kājas.



292. att. Dievlūdziejvzis (*Squilla oratoria*) (no Biršteina):

1 — antenulas, 2 — antenas, 3 — acis, 4 — anteni ārējās zviņas, 5 — primārā galva, 6 — karapaks, 7 — krūšu segmenti, 8 — vēders, 9 — telsons, 10 — pēdējais vēdera kāju pāris, 11 — vēdera kājas.

pazīmēm, *Leptostraca* pārstāvjiem ir 7 (nevis 6) vēdera segmenti; galvu, krūtis un daļu vēdera sedz divpusēji slīpa čaula, kuras abas puses savieno šķērmuskulis (kā *Ostracoda*). Pieaugušiem īpatņiem ir ne tikai antenālie, bet arī nedaudz reducēti maksilārie dziedzeri. Pārstāvis — *Nebalia* (291. att.).

2. kārtā. **Stomatopodi (*Stomatopoda*)**. Neliela savdabīga jūras vēžu kārtā. Ķermenis slaidis (līdz 34 cm garš), ar ļoti garu un spēcīgu vēderu. Ir protocefalons. Četri pirmie krūšu segmenti ietilpst žokļkrūšu sastāvā. Pirmie 5 pāri krūšu kāju (it īpaši 2. pāris) pārveidojušies par tvērējekstremitātēm. 2. kāju pāra pēdējais posms no sāniem saplacināts kā zāģveida asmens un var kā saliekamam nazim iegult īpašā priekšpēdējā posma rievā. Zaunas attīstās pie krūšu un it īpaši pie vēdera ekstremitātēm.

Pieaugušie stomatopodi lielākoties dzīvo, ierakušies jūras dibenā, kāpuri sastopami planktonā. Galvenokārt siltu jūru iemītnieki. Līdz šim zināmas apmēram 170 sugas. Pārstāvis — līdz 20 cm garais dievlūdziejvzis (*Squilla oratoria*; 292. att.). Vidusjūrā, arī Klusajā un Indijas okeānā dažus lielus stomatopodus zvejo un izmanto pārtikā.

3. kārtā. Mizidi jeb šķeltkājēži (*Mysidacea*). Vēžveidīgie, kuri ārēji atgādina garneles (296. lpp.), taču līdzība ir tikai virspusēja, kas radusies līdzīga dzīvesveida dēļ, t. i., pielāgojoties peldēšanai. Ķermeņa garums vidēji 10–20 mm. Zināmas apmēram 500 sugas, kuras dzīvo galvenokārt jūrās, retāk saldūdeņos.

Ir protocefalons. Žokļkrūšu sastāvā ietilpst ne vairāk kā trīs pirmie krūšu segmenti. Pirmais krūšu kāju pāris pārvērties par žokļkājām. Visas krūšu kājas divzarainas. Zaunu nav, gāzu apmaiņa notiek caur karapaksa sienu. Barojas ar sīkām detrita daļiņām, kuras atfiltrē ar abu apakšžokļu un žokļkāju sariņiem.

Māтите iznēsā olas uz krūtīm pārējamā somā. No somas iznāk mazuļi, kas maz atšķiras no pieaugušiem dzīvniekiem.

Parasts mizīdu pārstāvis ir *Mysis relicta* (293. att.). Tas dzīvo PSRS Eiropas daļas ziemeļu apgabalu aukstajos un tirajos ezeros, Ziemeļeiropā un Ziemeļamerikā. Mizīdu



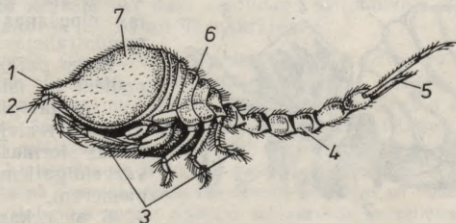
293. att. Šķeltkājvēzis (*Mysis relicta*) (pēc Sarsa).

praktiskā nozīme ir liela — tie sastāda ievērojamu barības raciona daļu dažām rūpnieciskām, kā arī mākslīgi pavairojamām zivīm.

4. kārtā. Kumacejvēži (*Cumacea*) ir nelieli (10—35 mm) vēzveidīgie, visumā līdzīgi mizīdiem, bet ar racējdzīvesveidu. Karapaksa priekšējie sānu stūri izvirzīti uz priekšu, satuvināti, tiem ir nelielas sānu atveres, kas savieno zemčaulas telpu ar ārvidi. Cītur karapaksa malas blīvi pieguļ ķermenim. Ierokoties gruntī, vēzis ārā atstāj tikai ķermeņa priekšgalu ar karapaksa atverēm, caur kurām ūdens nokļūst zem čaulas un apskalo elpošanas dobumu.

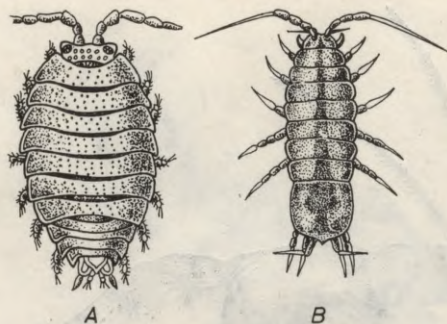
Zokļkrūšu sastāvā ietilpst 3 priekšējie krūšu segmenti, kuru ekstremitātes pārvērtušās par žokļkājām. Krūšu kājas lielākoties divzarainas, vēdera kājas daļēji neattīstītas. Saliktās acis rudimentāras vai arī to nav. Olas mātīte iznēsā uz krūtīm perējamā somā. Attīstība bez metamorfozes.

Kumacejvēži — pārsvarā jūru apdzīvotāji, tikai daži dzīvo saldūdeņos. Tira saldūdens forma — *Lamprops corroensis* dzīvo Tālo Austrumu ezeros un upēs. Parasti jūru iemītnieki ir *Cumopsis* un *Diastylis* (294. att.). Kumacejvēži ir dažu zivju iemīļota barība.



294. att. Kumaceja (*Diastylis goodsiri*), mātīte (pēc Sarsa):

1 — karapaksa priekšējais stūris, 2 — antenuļa, 3 — krūšu kājas, 4 — vēders, 5 — telsons, 6 — krūtis, 7 — karapakss.



295. att. Vienādkājvēži (*Isopoda*) (pēc Dogela):
A — mitrene (*Porcellio*), B — ādensēzelītis (*Asellus aquaticus*).

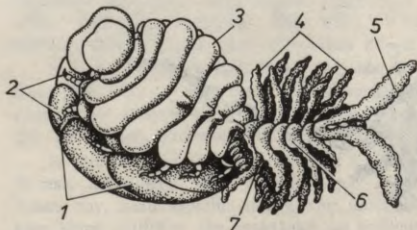
5. kārtā. Vienādkājvēži (*Isopoda*). Liela (4500 sugu), ziedulaikus sasniegusi vēžveidīgo grupa ar ļoti plastisku organizāciju. To vidū daudz jūru, saldūdens, kā arī sauszemes un parazitisku formu.

Kermenis parasti dorsoventrāli saplacināts (295. att.). Tā izmēri svārstās no 1 mm līdz 5 cm, tikai dziļūdens jūras forma *Bathynomus* sasniedz 27 cm. Vienādkājvēžiem ir salikta kompakta galva, kuras sastāvā bez akrona un galvas segmentiem ietilpst vēl 1 vai 2 krūšu segmenti. Krūšu segmentu ekstremitātes pārvērtušās par žokļkājām. Uz galvas ir lielas fasetācis. Karapaksa nav. Pie krūšu segmentiem atrodas vienzarainas ejkājas. Vēders isāks nekā krūtis, vairumam sugu visi vēdera segmenti vai daļa no tiem saaug ar anālo daivu. Pieci pirmie vēdera kāju pāri noder elpošanai; tie sastāv no isa pamatposma un diviem platiem lapveida žaunu atzarojumiem, kuri vērsti atpakaļ un pieguļ viens pie otra kā grāmatas lapas. Viena vēdera kāju pāra eksopoditi veido izturīgu jumtu, kas pārsedz visas žaunu lapiņas. Tāda elpošanas aparāta uzbūve ļāvusi dažiem *Isopoda* pārstāvjiem pielāgoties dzīvei uz sauszemes. Kā piemēru var minēt mitrenes, kuras elpo skābekli, kas izšķīdināts žaunu lapiņas sedzošajā plānajā valgmēs kārtiņā. Daļa mitreņu, starp citu, elpo atmosfēras gaisu. Tādām formām uz priekšējo vēdera kāju eksopoditiem

ir dziļas apvalku iedobes, no kurām atiet galos akli slēgtas elpošanas caurulītes — pseidotrahejas.

Starp parazitiskajiem izopodiem ir īslaicīgi (*Aega*) un pastāvīgi (*Cymothoa*, *Livoneca*) zivju ektoparazīti. Dažas formas parazitē uz vēžveidīgajiem. Tāds ir, piemēram, *Cancericepon* (296. att.), kas dzīvo garneļu un krabju žaunu dobumos.

Izopodu olas attīstās perējama kamerā uz mātītes krūtīm līdz kāpuru stadijai,



296. att. Parazitiska vienādkājvēža *Cancericepon elegans* māīte (no Birsteina):

1 — perējama soma, 2 — krūšu kājas, 3 — krūtis, 4 — vēdera kājas, 5 — uropodi, 6 — vēders, 7 — uz mātītes ķermeņa sēdošs pundurteviņš.

kura no pieaugušiem dzīvniekiem atšķiras galvenokārt ar nepilnīgi attīstītām vēdera un krūšu kājām, bet parazitiskām formām ir virkne speciālu pielāgojumu kustīgai, aktīvai dzīvei sakarā ar jauna saimnieka meklēšanu.

No plaši izplatītām sugām jāmin saldūdenī dzīvojošais ūdenszēlītis (*Asellus aquaticus*; 295. att. B), mitrenes (*Porcellio*; 295. att. A) un *Oniscus*.

6. kārtā. Sānpeldes jeb sānpeldvēži (*Amphipoda*). Pēc sugu skaita (4500) šī kārtā neatpaliek no iepriekšējās. Vairums sānpeldvēžu sugu mīt jūrās, tās ir gan bentiskas, starp tām pat tādas, kas dzīvo ierakušās gruntī vai aizsargcaurulītēs, gan arī planktoniskas. Daudzas dzīvo saldūdeņos, nedaudzas ir parazīti.

Sānpeldvēžu ķermenis lielākoties ir no sāniem saspīests (297. att.). Galva, tāpat kā izopodiem, ir nedalīta, tai pievienoti 1 vai 2 krūšu segmenti. Ir fasetacis. Karapaksa nav. Visu krūšu segmentu kāju pāriem dažāda uzbūve, dažām ir tvērējāķīši un gandrīz visām ir lapveida žaunu plātnītes. Vēdera ekstremitātes labi attīstītas, to trīs pirmie pāri ir divzaraini, ar peldsariņiem, un tie izmantoti peldēšanai. Pakāļējie kāju pāri vērsti atpakaļ un kopā ar telsonu noder lekšanai. Vairošanās periodā mātītēm uz krūtīm veidojas perējamā kamera, kurā attīstās olas. No kameras iznāk mazuļi, kuri pēc uzbūves neatšķiras no pieaugušajiem. Vairums sānpeldvēžu ir visēdāji, starp planktoniskajām formām ir daudz plēsēju. Parazitiski ir vaļu ciamiņi (*Cyamidae*), kuri grauž saimnieka ādu.

Starp *Amphipoda* pārstāvjiem ievēribu pelna *Gammarus* un *Anisogammarus* ģintis, kuras masveidīgi sastopamas daudzū jūru paisuma-bēguma zonā. Sevišķi bagāta ar sānpeldvēžiem ir ziemeļu jūru kontinentālā nogāze. Tā Čukču jūrā uz 1 m² laukuma dzīvo ap 40 000 īpatņiem. Pie parastajiem saldūdens amfipodiem pieder ezeru sānpeldvēžis (*Gammarus lacustris*), kas plaši izplatīts ziemeļu puslodē (297. att.). Baikālā ir ļoti daudz endēmisku formu (240 sugas), kas nekur citur nav sastopamas.

Amfipodu praktiskā nozīme ir diezgan liela, jo tie ir dažādu zivju iecienīta barība. Šī iemesla dēļ daži saldūdens sānpeldvēži tika pārvesti un aklimatizēti daudzos ezeros un ūdenskrātuvēs.

7. kārtā. Spīdvēži (*Euphausiacea*) ir neliela augstāko vēzveidīgo kārtā ar apmēram 80 sugām. Tie ir planktoniski jūru iemītnieki, kas āreji atgādina nelielas garneles (296. lpp.). Ir protocefalons un žokļkrūtis, kuru sastāvā ietilpst visi krūšu segmenti, ir attīstīts karapakss. Spīdvēžiem, tāpat kā garneļiem, ir virkne līdzīgu pielāgojumu peldēšanai ūdenī. Taču spīdvēžus no garneļiem viegli atšķirt pēc atklātām, ar karapaksu nepārsēgtām žaunām, kas atrodas pie krūšu kāju pamata (298. att.). Pašas krūšu kājas ir divzarainas, atšķirībā no desmitkājvēžiem tās neveido žokļkājas un noder tikai peldēšanai.

Spīdvēžiem raksturīgas ir labi attīstītas saliktas acis uz kātiņiem un gaismas orgāni — fotofori, it sevišķi dziļūdens formām. Parasti ir 10 pāri fotoforu, tie izvietoti uz krūšu un vēdera segmentu acu kātiņiem. Spīdvēži ir labi peldētāji un pārvietojas galvenokārt ar spēcīgajām vēdera kājām. Ķermeņa izmēri svārstās no 7 līdz 96 mm.

Mātīte dēj olas tīdeni vai arī piestiprina pie krūšu kājām. No olas iznāk nauplijs.



297. att. Ezeru sānpeldvēžis (*Gammarus lacustris*) (pēc Sarsa).



298. att. Spīdvēzis *Euphausia pellicida* (pēc Sarsa).

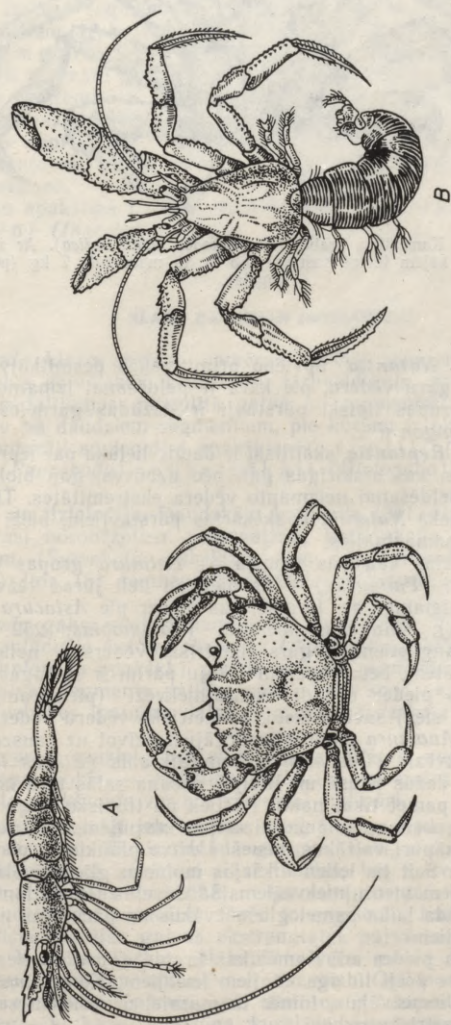
Atsevišķos jūru rajonos spīdvēži savairojas masveidīgi un tad noder par barību dažādiem jūru zīdītājiem un zivīm. Tā bārdaino vaļu koncentrēšanās Antarktīkas ūdeņos saistīta ar spīdvēža *Euphausia superba* masveida attīstības zonām. Barenca jūras masveidīgā suga *Thysanoesia raschii* ir siļķu, jūrasasarņu, mencu un citu rūpniecisko zivju barība.

8. kārtā. Desmitkājvēži (*Decapoda*). Šī kārtā apvieno lielus un daudzējādā ziņā visaugstāk organizētus vēžveidīgos. Ir primārā galva — protocefalons ar kātiņaciņiem un diviem antenu pāriem. Visi krūšu segmenti saplūduši ar galvas žokļu segmentiem un segti ar karapaksu. Trīs priekšējie krūšu kāju pāri pārvērtušies par žokļkājām. Pirmais ejkāju pāris lielākoties spīļveidīgs. Primitīvākām formām krūšu ekstremitātes divzarainas, airveida, taču vairumam tās vienzarainas, eskopodīts izzudis. Zauņas atrodas uz krūšu ekstremitātēm un daļēji uz ķermeņa sāniem. Ļoti dažāda ir desmitkājvēžu vēdera forma un uzbūve. Vienai daļai vēžu vēders liels, garš, ar labi attīstītām kājām, kuras noder peldēšanai. Virknei citu formu tās tomēr stipri samazinājušās un aktīvi peldēšanā nepiedalās. Citos gadījumos vēders zaudējis daļu ekstremitāšu, kļuvis mīksts un asimetrisks (vientuļniekvēžiem). Beidzot, krabjiem ir maza, simetriska, uz priekšu paliects vēders ar rudimentārām ekstremitātēm.

Pie desmitkājvēžiem pieder vairāk nekā 8500 sugu. Tās plaši izplatītas, sastopamas visos jūru un okeānu dziļumos. It īpaši daudzveidīga desmitkājvēžu fauna ir tropisko jūru seklumā. Pie saldūdens formām pieder upesvēži, daži krabji un garneles. Dažas krabju sugas un vientuļniekvēži pārgājuši dzīvot uz sauszemi.

Desmitkājvēžu mātītes olas piestiprina pie vēdera kājām un tur nēsā tik ilgi, kamēr izšķīlas mazuļi. No olas parasti iznāk kāpurs, kas krasi atšķirīgs no pieaugušā dzīvnieka, piemēram, krabjiem un vientuļniekvēžiem — zoeja, omāriem — mizidveida stadija. Tikai dažām primitīvākām garnelēm pirmā kāpurstadija ir nauplijs. Saldūdens un dziļūdens jūru formām raksturīga tieša attīstība, kad no olas iznāk miniatūrs, gandrīz pilnīgi noformējis dzīvnieks.

Desmitkājvēžu praktiskā nozīme ir liela, jo daudzi no tiem ir vērtīgi pārtikas produkti. Svarīga rūpnieciska nozīme ir upesvēžiem (*Potamobius*), kurus PSRS izmanto pārtikā un kuri ir arī vērtīgs eksporta priekšmets, omāriem (*Homarus*), langustiem (*Palinurus*), garnelēm (*Crangon*, *Pandalus*), kā arī daudziem krabjiem (*Cancer*, *Callinectes*). Padomju Savienībā augsti attīstīta krabju konservu rūpniecība, kas izmanto Kamčatkas krabi (*Paralithodes camtschatica*).



299. att. Desmitikajevu parsstavji (no Biršteinā):
 A — garnele *Pandalus borealis*, B — vientuļniekvēzis *Pagurus bernhardus*, C — krabis *Carcinus maenas*.



300. att. Kamčatkas krabis (*Paralithodes camtschatica*). Ar izstieptām kājām tēviņš sasniedz 1,5 m, tā masa līdz 7 kg (pēc Dogela).

1. apakškārta. *Natantia* apvieno primitīvākās desmitkājvēžu formas ar labi attīstītu, garu vēderu, pie kura ir peldēšanai izmantojamas ekstremitātes. Šīs grupas tipiski pārstāvji ir dažādas garneles: *Pandalus* (229. att. A), *Crangon* u. c.

2. apakškārta. *Reptantia* skaitliski ir daudz lielāka par iepriekšējo. Pie tās pieder formas, kas atšķirīgas gan pēc uzbūves, gan bioloģijas. Kopīga pazīme — peldēšanai neizmanto vēdera ekstremitātes. Tās ir daudz vājāk attīstītas nekā *Natantia* apakškārtas pārstāvjiem, bieži rudimentāras, un to skaits samazinājies.

Reptantia iedalās vairākās grupās — *Palinura* grupas tipiski pārstāvji — langusti (*Palinurus*) — ir diezgan lieli jūras vēzveidīgie bez spilēm. Plaši pazīstamas arī formas, kas pieder pie *Astacura* grupas, — omāri (*Homarus*), saldūdens upesvēži (*Potamobius*; 252. att.) u. c. Tiem, tāpat kā langustiem, ir garš simetrisks vēders ar nelielām divzarinām ekstremitātēm, bet pirmajam ejkāju pārim ir spēcīgas spiles. Pie *Anomura* grupas pieder dažādi vienuļņiekvēži (piemēram, *Pagurus*; 299. att. B), kuri slēpj savu miksto, asimetrisko vēderu vēderkāju tukšajās čaulās. Daži *Anomura* pārstāvji pārgājuši dzīvot uz sauszemes: sauszemes vienuļņiekvēzis (*Coenobita*), laupitājkrabis (*Birgus latro*). Laupitājkrabis dzīvo dažās Klusā un Indijas okeāna salās tālu no jūras, rok nelielu alu, kuru pamet tikai naktī. Pārtiek no tropisko augu eļļainajiem augļiem. Periodā, kad no olām jāizšķīļas mazuļiem, mātīte dodas uz jūru. Izšķīlušies kāpuri vairākus mēnešus dzīvo planktonā, pēc tam nolaižas jūras dibenā. Šeit tie ielien tukšajos molusku gliemežvākus un kļūst ļoti līdzīgi tipiskiem vienuļņiekvēžiem. Šādā veidā tie arī iznāk uz sauszemes, kur pēc kāda laika pamet gliemežvākus un pārvēršas par pieaugušiem laupitājkrabjiem.

Pie šīs grupas pieder arī Kamčatkas krabis (*Paralithodes camtschatica*; 300 att.), kas ārēji līdzīgs istajiem krabjiem. Kamčatkas krabis nekad neizmanto gliemežvākus, tomēr tā mazais, uz priekšu saliektais vēders saglabā asimetrisku uzbūvi.

Isvēdervēžu jeb krabju grupas (*Brachyura*) pārstāvjiem raksturīgs mazs, zem krūtīm paliekts simetrisks vēders, īsas antenas un platas brūnas. Pie šīs grupas pieder jūru rūpnieciskie krabji *Carcinus* (299. att. C), *Cancer* un daudzi citi, kā arī dažas saldūdens un pat sauszemes formas.

APAKŠTIPS. TRAHEĀTI (TRACHEATA)

Traheātu apakštīpā ietilpst sauszemes posmkāji, kuri elpo ar trahejām. Vairumam traheātu ir labi norobežota monolīta galva, kas sastāv no akrona un četriem segmentiem, Pirmā segmenta ekstremitāšu, kas atbilst vēžu II antenām, traheātiem nav. Pašu segmentu sauc par interkalāro segmentu jeb starpsegmentu, un tas var būt daļēji reducēts. Pie traheātu galvas ir viens pāris antenuļu jeb taustekļu un trīs pāri mutes ekstremitāšu — pāris augšzokļu (mandibulas) un divi pāri apakšzokļu (maksilas). Vidukļa segmentālais sastāvs un iedalījums grupas robežās stipri variē. Sakarā ar dzīvi uz sauszemes un gaisā *Tracheata* iemantojuši virkni morfofizioloģisku adaptāciju dzīvei mitruma deficīta apstākļos.

Traheātu apakštīpā ietilpst divas klases: daudzkāji (*Myriapoda*) un kukaiņi (*Insecta*).

I KLAŠE. DAUDZKĀJI (MYRIAPODA)

Myriapoda klase apvieno apmēram 10 000 sauszemes sugu, reizēm diezgan lielus dzīvniekus. Daudzkāju tārpveidīgais, gaisā ķermenis daļās divos nodalījumos: monolītā galvā un segmentētā viduklī. Viduklis bieži sastāv no daudziem segmentiem, pie kuriem ir ekstremitātes.

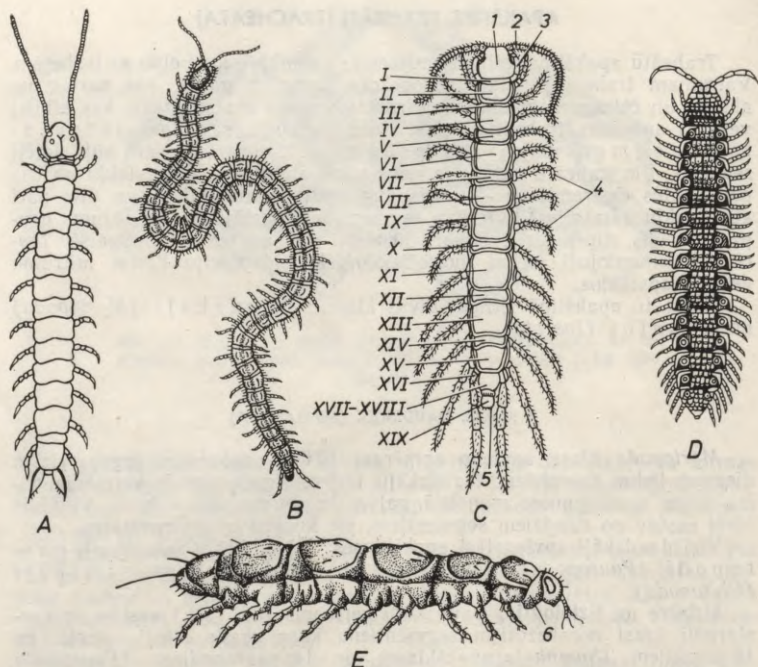
Visi daudzkāji apvienoti 4 apakšklasēs: simfili (*Symphyla*), pauropodi (*Pauropoda*), tūkstoškāji (*Diplopoda*) un simtkāji (*Chilopoda*).

Uzbūve un fizioloģija. Daudzkāju ķermenis (301. att.) sastāv no savstarpēji krasi norobežotiem segmentiem, kuru skaits stipri variē: no 18 simfiliem (*Symphyla* apakšklase) un 14 pauropodiem (*Pauropoda* apakšklase) līdz 181 segmentam dažiem simtkājiem (*Chilopoda* apakšklase).

Myriapoda galva skaidri norobežota no vidukļa. Tajā ietilpst akrons un ar to saplūdušie 4 (*Symphyla* un *Chilopoda* apakškl.) vai 3 (*Pauropoda* un *Diplopoda* apakškl.) pirmie vidukļa segmenti. Otrajā gadījumā pēdējais galvas segments palicis brīvs un to sauc par kakla segmentu. Šī galvas uzbūves īpatnība daļai daudzkāju jāuzskata par primitīvisma pazīmi.

Pie galvas ir taustekļi un mutes ekstremitātes: augšzokļi — mandibulas un apakšzokļi — maksilas. Atkarībā no galvā ietilpstošo segmentu skaita apakšzokļu var būt viens vai divi pāri.

Daudzkāju taustekļi jeb antenas atbilst vēžu antenuļām (I antenām) un pieder akronam. Tie ir dažāda garuma, tievi, posmoti un lielākoties nezartoti. Acīmredzot tie ir ne tikai taustes, bet arī ožas orgāni. Vēžu II antenām atbilstošās un pirmajam ķermeņa posmam piederošās ekstremitātes daudzkājiem reducētas. Taču to segments, kuru sauc par interkalāro, palicis. Pārējās galvas ekstremitātes pārvērtušās par mutes orgāniem un ir homoloģiskas atbilstošām vēžu mutes daļām. To uzbūve dažādās daudzkāju apakšklasēs ir dažāda. *Chilopoda* un *Symphyla* (302. att.) apakšklašu pārstāvjiem muti no priekšpuses sedz hitinizēta ķermeņa segas kroka — augšlūpa, kurai pēc izcelšanās nav nekā kopīga ar ekstremitātēm. Otra segmenta ekstremitāte — mandibula — sastāv no divām isām gremošanas plātnītēm ar zāg zobainām iekšējām malām. Apakšzokļu pirmās un otrās pāris (atbilstoši III un IV segmentam) vairumam pārstāvju sastāv no pamatdaļas, ar kuru saistītas neposmotas



301. att. Dažādi daudzkāji (no Bekļemiševa):

A — *Scolopendrella immaculata* (*Symphyla* apakškl.), B — *Pachimerium ferrugineum* (*Chilopoda* apakškl.), C — *Lithobius forficatus* (*Chilopoda* apakškl.), D — *Polydesmus complanatus* (*Diplopoda* apakškl.), E — *Pauropus silvaticus* (*Pauropoda* apakškl.); 1 — galva, 2 — antena, 3 — žokļkāja, 4 — viduklis, 5 — anālā atvere, 1–XIX — vidukļa segmenti, 6 — kakla segments, II maksilu segmenta homologs.

greimošanas daivas un posmots apakšžokļu tausteklis. Kā tausteklis, tā arī greimošanas daivas var būt daļēji reducējušās.

Pauropoda un *Diplopoda* apakšklašu pārstāvjiem (303. att.) aiz augšlūpas un spēcīgu, zāgzbainu mandibulu pāra atrodas tikai viena nepāra, diezgan komplicētas uzbūves plātnīte — gnathohilārijs (*gnathochilarium*). Attīstības vēsture rāda, ka tā sākumā parādās kā pāra aizmetnis un atbilst hilopodu pirmajam apakšžokļu pārim. Kakla segmenta ekstremitātes reducējušās¹.

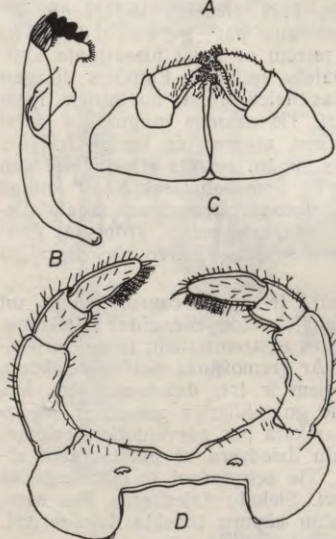
Aiz galvas atrodas lielākoties vienvēidīgas uzbūves viduklis. Tomēr stingri homonoma segmentācija izteikta tikai visprimitīvākajām formām (301. att. B). Evolūcijas gaitā segmentācijas raksturs ievērojami mainījies. Dažiem daudzkājiem (virnei simtkāju) daļa vidukļa segmentu kļuvuši ievērojami mazāki (301. att. C). Pie tam normālie un mazākie segmenti diezgan regulāri nomaina cits citu. Citāda aina vērojama *Diplopoda* apakšklases pārstāvjiem, kuriem daudzi segmenti saplūduši pa pāriem

¹ Pastāv arī otrs viedoklis, pēc kura *Diplopoda* gnathohilārijs veidojas no II maksilām. Sajā gadījumā kakla segmentu uzskata par pirmo vidukļa segmentu.

(izņemot pirmos četrus, to skaitā arī kakla segmentu). Katram tādām dubultsegmentam atbilstoši ir divi, nevis viens pāris ekstremitāšu (304. att.).

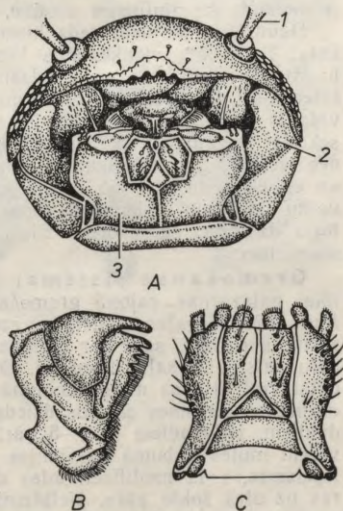
Tomēr šāda atkāpe no sākotnējās primitīvās homonomās uzbūves noved pie vidukļa iedalījuma tagmās. Tikai diplopodu pirmie vidukļa segmenti, kuriem atšķirībā no pārējiem ir viens ekstremitāšu pāris (304. att.), kopā ar bezkājaino kakla segmentu reizēm tiek saukti par «krūšu», bet nākamie dubultsegmenti — par «vēdera» segmentiem.

Daudzkāju vidukļa segmentu vienveidīgā uzbūve nosaka arī līdzību to ekstremitāšu uzbūvē. Tās ir vienkāršas ejkājas, kas sastāv no posmu rindas un nobeidzas ar nagu. Funkcionālas un morfoloģiskas diferenciācijas piemēru nav daudz. Tā hilopodiem pirmā vidukļa segmenta kājas pārvērtušas par žokļkājām (302. att. A), kuras piedalās laupījuma satveršanā un nonāvēšanā. Šis kāju pāris ir stipri lielāks, tam ievērojami palielināts pamatposms, bet galaposms stipri smaļs un āķveidīgi saliekts.



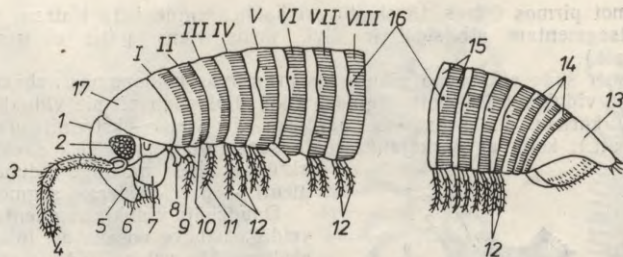
302. att. *Lithobius forficatus* (Chilopoda) mutes aparāts (no dažādiem autoriem):

A — galvas ārējais izskats, B — augšžoklis (mandibula), C — I maksila, D — II maksila; 1 — taustekļa pamats, 2 — mandibula, 3 — I maksila, 4 — vidukļa kājas pamats, 5 — žokļkāja, 6 — II maksila.



303. att. *Diplopoda mutens* aparāts (no dažādiem autoriem):

A — galvas ārējais izskats, B — mandibula, C — gnathopāris; 1 — taustekļa pamats, 2 — mandibula, 3 — gnathopāris.



304. att. Divpārkāja *Schizophylum sabulosum* tēviņa ķermeņa priekšējais un pakāļējais gals no kreisās puses (pēc Ivanova):

1 — galva, 2 — acs laukums, 3 — antena, 4 — ožas orgāni, 5 — augšlūpa, 6 — augšžoklis, 7 — vaigs, 8 — uz priekšu pārvietojusies 1. vidukļa segmenta pārveidojusies kāja, 9 — uz priekšu pārvietojusies 2. vidukļa segmenta kāja, 10 — dzimumatveres vieta, 11 — 3. segmenta kāja, 12 — dubultsegmentu kājas, 13 — tēlsons, 14 — augšanas zonas jaunie segmenti, 15 — dubultsegmenta saplūdušie posmi, 16 — indes dziedzeru atveres, 17 — II maksilū segmentam atbilstošais «kakla» segments, I—III — «krūšu» segmenti; IV, V, VI utt. — «vēdera» segmenti.

Pamatposmā atrodas indes dziedzeris, kura izvadkanāls atveras āķa galā. Izdalītā inde spēcīgi iedarbojas uz posmkājiem un mugurkaulniekiem. Skolopendras (*Scolopendra*) kodiens pirkstā rada visas rokas īslaicīgu pietūkumu. Dažiem kāju pāriem, kuri piedalās kopulācijā, arī ir nedaudz izmainījusies uzbūve, un tos sauc par gonopodijiem.

Daudzkāju ķermenī sedz hitinizēta, reizēm ar kaļķi piesātināta kutikula. To izdala vienkārtais hipodermālais epitēlijs. Epitēlijs diezgan bagāts ar viensūnas un daudzšūnu ādas dziedzeriem, no kuriem īpaši interesanti ir diplopodu aizsargdziedzeri. Tie atrodas mugurpusē daļai vidukļa segmentu, un ar ārvidi tos savieno atveres, no kurām izšļācas sekrets. Dažādām *Diplopoda* apakšklases sugām sekrets stipri variē gan pēc izskata, gan ķīmiskajām īpašībām. Tā *Spirobolus* sekrets ir kodīgs un cilvēka ādu nokrāso tumšā krāsā. *Polyzonium rosalbum* izdala pienainu šķidrums ar kampara smaržu un dedzinošu garšu. Tropiskās *Fontaria* dziedzeri satur brīvu zilskābi un to sekrets smaržo pēc rūgtajam mandeļem.

Gremošanas sistēmai (305. att.) ir taisnas caurules veids, un tikai galazarnas rajonā gremošanas kanāls veido cilpveida izliekumu. Mute atrodas galvas vēderpusē starp mutes ekstremitātēm; tā ved priekšzarnā, kuru bieži sauc par barības vadu. Ar gremošanas sistēmas sākuma daļu saistīti siekalu dziedzeri. Diplopodiem ir trīs dziedzeru pāri, kas patstāvīgi atveras mutes dobumā un pie gnatohilārija pamatnes. Mezodermālās izcelsmes dēļ šos dziedzerus uzskata par pārveidotiem celomoduktiem. Hilopodiem ir 3—5 pāri siekalu dziedzeru ar patstāvīgām atverēm mutes dobumā vai mutes sānos. Tie acimredzot ir ektodermālas izcelsmes, t. i., modificēti ādas dziedzeri. Siekalu dziedzerus, kas atveras uz otrā žokļu pāra, pielīdzina kukaiņu kāpuru tīmekļa dziedzeriem, kuru atveres atrodas uz šī paša mutes ekstremitāšu pāra.

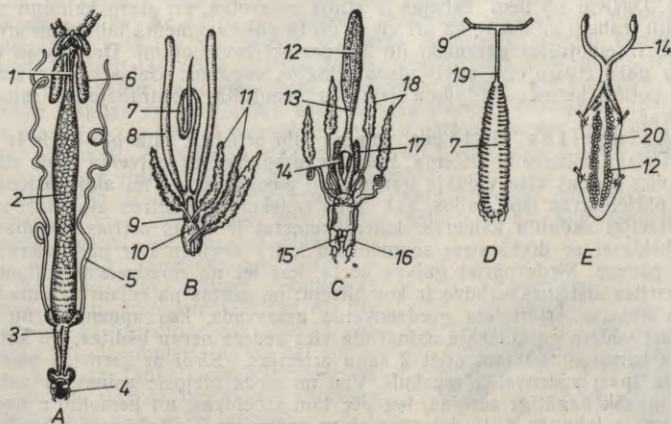
Viduszarnā notiek barības gremošana un uzsūkšana. Galazarna ir īsa.

Diplopoda apakšklases pārstāvji ir augēdāji un pārtiek galvenokārt no pūstošām lapām, augu paliekām, trūdošas koksnes utt. Hilopodi ir plēsīgi, pārtiek no kukaiņiem.

Izvadstīma. Uz viduszarnas un galazarnas robežas zarnu traktā atveras 1 pāris (hilopodiem — 2 pāri) garu, brīvajā galā akli slēgtu caurulīšu — malpigijvadi (305. att. A). So vadu epitēlija un dobumā uzkrājas urīnskābes konkrēcijas: urīnskābe daudzkājiem, tāpat kā kukaiņiem (319. lpp.), ir galvenais izvadāmais produkts. Bez malpigijvadiem izvadfunkciju veic arī citi veidojumi, vispirms jau limfātiskie dziedzeri, kas kā neregulāri šūnu sakopojumi piekļaujas vai nu malpigijvadiem, vai ventrālajam asinsvadam, vai arī vēdera nervu ķēdītei. Tie satver un uzkrāj cielos izvadāmos produktus un fagocītē ķermeņa dobumā ievadītas cietas daļiņas (piemēram, tušas vai karmīna pulveri). Ķermeņa dobums — miksoceļš — daudzkājiem daudzās vietās pildīts ar neregulāriem šūnu sakopojumiem, kurus apņem plāns apvalks. Šie sakopojumi kopumā veido taukķermeni. Tā šūnās ir daudz tauku pilieni, kā arī urīnskābes konkrēcijas. Taukķermenis tāpat kalpo gan rezerves barības vielu uzkrāšanai, gan arī izvadfunkcijai (urīnskābe).

Nervu sistēma sastāv no galvas smadzenēm, rīkles konektīviem un ventrālās nervu ķēdītes. Galvas smadzenēm ir visai sarežģīta histoloģiska uzbūve, kas liecina, ka daudzkāju galva veidojusies no lielāka segmentu skaita nekā galvas ekstremitāšu pāru skaits. Bez gangliju pāra, kas savus nervus raida uz antenām, smadzenēs ir vēl nervu šūnu pāra sakopojumi atbilstoši interkalārajam segmentam.

Ventrālā nervu ķēdīte sastāv no galvā esošā zemrīkles ganglija, kas inervē visas mutes ekstremitātes, un no garas vidukļa gangliju virknes, kuri cits no cita ir labi norobežoti un atrodas uz kopīgas pāra garenvirziena nervu stiegras. Parasti katram segmentam pieder viens pāra ganglijs. Diplopodiem tāda uzbūve vērojama tikai četros priekšējos



305. att. Daudzkāju iekšējie orgāni:

A — *Lithobius forficatus* (*Chilopoda*) gremošanas sistēma (pēc Plates), B — *Chilopoda* viršiskā dzimumstīma (no Sauflera), C — *Chilopoda* sievišķā dzimumstīma (pēc Sauflera), D — *Diplopoda* viršiskā dzimumstīma (pēc Fabra), E — *Diplopoda* sievišķā dzimumstīma (pēc Fabra); 1 — barības vads, 2 — viduszarna, 3 — galazarna, 4 — ānuss, 5 — malpigijvadi, 6 — siekalu dziedzeris, 7 — sēklinieks, 8 — sēklas pūslītis, 9 — sēklvada pāra nodalījums, 10 — sēklas izvadējkānāls, 11 — papilddziedzeri, 12 — olnīca, 13 — olvada nepāra nodalījums, 14 — olvada pāra nodalījums, 15 — dzimumatvere, 16 — dzimumekstremitāte, 17 — sēklas uztverējs, 18 — papilddziedzeri, 19 — sēklvads, 20 — atvērta dzimumsoma.

segmentos, bet pārējie satur pa diviem viens otram sekojošiem ganglijiem, kas pierāda, ka šie segmenti ir salikti.

Taustes un ožas orgāni ir antenas, uz kurām atrodas maņu matiņi, kolbiņas utt. Bez tam galvas sānos starp antenu pamatiem un acīm atrodas divi Temešvāra maņu orgāni (domājams, hemoreceptori). Tās ir vai nu pakavveida bedrītes, kuru dibenā atrodas maņu šūnu valniši, vai arī maņu šūnu sakopojumi dziļos, šauros kanālos zem galvas nodalījuma ķermeņa segas. Temešvāra orgānus inervē galvas smadzenes. Vairumam daudzkāju ir acis (2, 4 vai daudz). Tās ir atsevišķas, norobežotas, vienkāršas uzbūves acis, kas atrodas galvas sānos. Tikai skutigerām (*Scutigera*) uz galvas ir divi lieli acu sakopojumi, kur acis satuvinātas tik cieši, ka saskaras cita ar citu un atgādina kukaiņu saliktās fasetacis. Redzespēja daudzkājiem nav liela. Daudzkāji dod priekšroku ēnainām vietām.

Elpošanas orgāni ir trahejas — ektodermālas izcelsmes tievas, ar gaisu pildītas caurulītes, kas veidojušās kā dziļi ķermeņa apvalka ieliekumi. Traheju sienas klāj ārējās kutikulas turpinājums. Kutikula visā trahejas garumā veido spirālisku pabiezīnājumu, kas neļauj trahejas sienām sakļauties. Trahejas sākas ar pāra elpatverēm jeb stigmām vidukļa segmentu vēderpusē. Par traheju sistēmas izejformu uzskata sistēmu, kur katram vidukļa segmentam ir stigma pāris, bet katra stigma ved norobežotā sīku traheju caurulišu kūlīti. Šai shēmai vistuvāk ir *Diplopoda* apakšklase, kuras pārstāvjiem gandrīz visos vidukļa segmentos ir cits no cita neatkarīgi nezarotu traheju kūlīšu pāri. Sakarā ar vidukļa segmentu divkārtoto raksturu tajos ir nevis viens, bet divi elpatveru pāri. Vairumam *Chilopoda* apakšklases sugu stigmās uz vidukļa atrodas ik pēc viena segmenta. Dažām ģintīm (piemēram, *Scutigera*) ir tikai 7 stigmju pāri, bet pats traheju tīkls hilopodiem ir daudz sarežģītāks. Dažiem no tiem trahejas ir stipri sazarotas, un starp kaimiņu segmentu traheju kūlīšiem, kā arī viena un tā paša segmenta labējo un kreiso kūlīti izveidojušies gareniski un šķērseniski savienojumi. Daudzkāju traheju gala atzarojumi apvij visus iekšējos orgānus. Gaisa maiņa trahejās notiek ķermeņa tilpuma izmaiņu rezultātā, kontrahejoties muskulatūrai.

Asinsrites sistēma samērā labi attīstīta, tajā bez sirds ir vēl perifērisku asinsvadu sistēma. Plāna, caurspīdīga čauruļveida sirds stiepjas virs zarnas visa vidukļa garumā un pakalgalā vai nu akli noslēdzas, vai pāriet divos īsos vados, kas izzūd muskulatūrā. Sirds atbilstoši segmentācijai sadalīta kamerās: katrai kamerai ir divas ostijas. *Diplopoda* apakšklasei ar divkārtīgiem segmentiem katrā segmentā ir pa diviem ostiju pāriem. Sirds pāriet galvas aortā, kas iet uz smadzenēm. Hilopodu asinsrites sistēmas uzbūve ir komplicēta: no aortas pa ceļam uz smadzenēm atdalās arteriālais gredzenveida asinsvads, kas apņem zarnu un ieplūst vēdera gareniskajā asinsvadā virs vēdera nervu ķēdītes. No katras sirds kameras bez tam atiet 2 sānu artērijas. Sirdi ar ķermeņa sienām saista īpaši spārnveida muskuļi. Visi no sirds atējošie asinsvadi vairāk vai mazāk bagātīgi zarojas, bet pēc tam izbeidzas, un hemolimfa nonāk miksocela lakunās, t. i., dobumos starp orgāniem. No lakunām hemolimfa nonāk perikarda dobumā un no turienes atkal sirdī. Sirds dzen hemolimfu no pakalējā gala uz priekšējo, vēdera asinsvadā tā virzās pretēji virzienā.

Dzimumsistēma. Visi daudzkāji ir šķirtdzimumu dzīvnieki. Dzimumdziedzeri tikai retos gadījumos (dažiem paupodiem) saglabājuši sākotnējo pāra raksturu, parasti tie saplūduši dažādas formas nēpāra veidojumā. Tā, piemēram, sēklinieks ir vai nu masīvs veidojums ar

malu lēveriem, vai gara, tieva caurule, vai arī sastāv no 11 vai 12 siku daiviņu pāriem, kas savienoti ar kopīgu sēklvadu. Diplopodiem olvads un sēklvadš (305. att. *D, E*) sākuma daļā ir viens. Virzoties uz priekšu, tie daļas divos zaros un uz āru atveras otrā vidukļa segmenta (neskaitot «kakla» segmentu) vēderpusē. Sajā pašā segmentā simfiliem un pauropodiem ir arī dzimumatveres.

Chilopoda apakšklases pārstāvjiem dzimumvads sākumā ir viens, pēc tam var veidoties divi zari, kuri pēc tam noteikti saplūst. Dzimumatvere atrodas vidukļa priekšpēdējā segmentā (305. att. *B, C*).

Ar daudzkāju dzimumsistēmu saistīta virkne papildveidojumu. Tā sēklvadā bieži atveras gari maisveida sēklas pūslīši. Sievieškājai dzimumsistēmai var būt sēklas uztvērēji. Bieži izveidojušies īpaši papilddziedzeri (305. att. *B, C*).

Dauzkāju apaugļošanās ir dažāda. Vienkāršākajā gadījumā tēviņš pie paša izdalītā timekļa piekarina sēklas šķidruma pilieni vai istu spermatoforu, kuru vēlāk uztver mātīte. Reizēm notiek kopulācija, pie tam tādā gadījumā sēklas šķidrums mātītes dzimumatverē tēviņš ievada ar ekstremitātēm (visbiežāk ar specializētām ekstremitātēm — gonopodijiem).

Attīstība. Dauzkāju olas ir lielas un bagātas ar dzeltenumu, tādēļ tās drostalojas daļēji un virspusēji. *Myriapoda* postembrionālā attīstība var notikt divējādi un diezgan atšķirīgi.

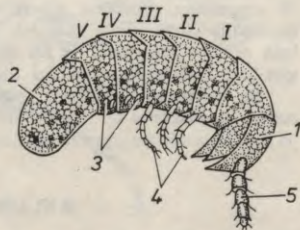
Pirmais attīstības tips — tiešā attīstība sastopama daļai *Chilopoda* apakšklases pārstāvju (*Geophilus, Scolopendra*): jaunais dzīvnieks izšķīļas no olas ar visiem vidukļa segmentiem un visām ekstremitātēm, t. i., ir pilnīgi līdzīgs mātes organismam.

Otrais attīstības tips — attīstība ar anamorfozi sastopama pārējiem hilopodiem un diplopodiem. Sajā gadījumā no olas izšķīļas dzīvnieks, kuram nav visu vidukļa segmentu. Segmentu skaits papildinās novilkšanās laikā. Ar katru novilkšanos esošajiem segmentiem pievienojas jauni, kuri veidojas aiz pēdējā izveidotā segmenta, sekojot secīgi cits citam. Tie attīstās no augšanas zonas, kas atrodas tieši pirms telsona (t. i., turpat, kur vēžu kāpuriem). *Chilopoda* apakšklases anamorfo sugu mazuļi izšķīļas ar 12 vidukļa ekstremitāšu pāriem, *Diplopoda* apakšklases mazuļi — ar tikai 3 priekšējiem ejkāju pāriem, kuriem seko daži bezkāju segmenti. Šī seškāju stadija (306. att.) atgādina daudzu kukaiņu kāpurus, kad viņiem vēl nav spārnu aizmetņu.

Ekoloģija. Dauzkāji ir galvenokārt nakts dzīvnieki, kuri izvairās no dienas gaismas, slēpjas zem koku mizas, akmeņiem utt. Diplopodi ir ļoti neveikli, gausi, bet hilopodi gluži pretēji — ir veikli, ar ātrām kustībām.

Daudziem daudzkājiem raksturīgas rūpes par pēcnācējiem. Tie vai nu dēj olas īpašās ligzdiņās, izveidotās no zemes vai cita materiāla, vai arī spirāliski saritinās apkārt olu kaudzītei un paliek tādā stāvoklī bez ēšanas vairākas nedēļas, kamēr izšķīļas mazuļi.

Ziemeļos daudzkāju daudzveidība nav liela. Dienvidos — Krimā, Kaukāzā, Vidusāzijā — to sugu skaits ir lielāks. Pašas lielākās skolopendras un diplopodi — līdz 28 cm garumā un pirksta resnumā — sastopami tikai tropos. Visīkākā daudzkāju garums ir 1—3 mm.



306. att. Divpārkāja *Iulus* (*Diplopoda*) seškāju kāpurs (pēc Ferhera): 1 — galva, 2 — telsons, 3 — kāju aizmetņi, 4 — kājas, 5 — antena, I—V — vidukļa segmenti.

Visi daudzkāji, izņemot *Chilopoda* apakšklasi, ir pavisam nekaitīgi. Lielo hilopodu, piemēram, *Scolopendra*, kodieni var būt sāpīgi.

Klasifikācija. Daudzkāji iedalās 4 apakšklasēs (reizēm tām piešķir patstāvīgu klašu nozīmi): simfili (*Symphyla*), pauropodi (*Pauropoda*), diplopodi jeb tūkstoškāji (*Diplopoda*) un simtkāji (*Chilopoda*).

I APAKŠKLAŠE. SIMFILI (SYMPHYLA)

Apmēram 150 sugas. Sīki dzīvnieki ar vienkāršiem taustekļiem un trim mutes ekstremitāšu pāriem. Acu nav. Viens pāris stigmatu atrodas uz galvas. Daļai vidukļa segmentu nav ekstremitāšu.

Tipisks šīs grupas pārstāvis — *Scolopendrella immaculata* — mazs (8 mm) daudzkājis, sastopams Viduseiropas un Dienvideiropas mežu zonā (301. att. A).

II APAKŠKLAŠE. PAUROPŌDI (PAUROPODA)

Apmēram 350 sugas. Sīkas formas ar galos trīsdalīgām antenām un diviem mutes ekstremitāšu pāriem: mandibulām un nepāra plātnītē (gnatohilarijā) saplūdušiem pirmo apakšžokļu pāriem. Aiz galvas seko bezkāju «kakla» segments, kas atbilst trešajam mutes ekstremitāšu pāra segmentam; 10 vidukļa segmenti, pēdējais no tiem bez kājām. Pārstāvis — *Paopus silaticus* (301. att. E), 1 mm garš. Plaši izplatīts Eitropā.

III APAKŠKLAŠE. DIPLOPŌDI JEB TŪKSTOŠKĀJI (DIPLOPODA)

Apmēram 8000 sugu. Ķermenis bieži cilindrisks, taustekļi īsi, vienkārši. Divi pāri mutes ekstremitāšu: mandibulas un gnatohilarijs. «Kakla» segments bez ekstremitātēm; tam sekojošiem trim pirmajiem vidukļa segmentiem ir pa vienam kāju pārim. Visiem pārējiem, izņemot 1—3 pēdējos bezkāju segmentus, ir pa diviem pāriem ekstremitāšu. Pārstāvis — *Schizophyllum sabulosum* (304. att.), kas izplatīts visā Eiropā, *Polydesmus* (301. att. D) u. c.

IV APAKŠKLAŠE. HILOPŌDI JEB SIMTKĀJI (CHILOPODA)

Apmēram 2800 sugu. Ķermenis saplacināts, taustekļi vienkārši, lielākoties gari. Trīs pāri mutes ekstremitāšu: mandibulas un divi pāri apakšžokļu. Pirmais vidukļa kāju pāris pārvērties par indīgām žokļkājām. Vidukļa segmentiem pa vienam kāju pārim.

Parasts hilopodu pārstāvis ir kaulene (*Lithobius forficatus*; 301. att. C) — visur esošs daudzkājis — zem koku mizas, zem akmeņiem; garums 2—2,5 cm. Sastāv no 19 segmentiem (neskaitot galvas segmentus). Cits, daudz garāks, dzeltenas krāsas daudzkājis — *Geophilus* — nereti redzams pavasarī, it sevišķi sakņu dārzos utt.; uzbrūk ne tikai kukaiņiem, bet arī nelielām sliekām. Pie mums dienviņdos sastopama diezgan lielā *Scolopendra morsitans* (līdz 12 cm), kuras kodieni ir cilvēkam ļoti sāpīgi.

No fosilajiem daudzkājiem zināmi galvenokārt *Diplopoda* apakšklases pārstāvji, piemēram, *Archidesmus* no silūra, *Euphoberia* no akmeņogļu nogulām u. c. Senākie hilopodi no *Euscolopendridae* dzimtas konstatēti augšējās akmeņogļu nogulās.

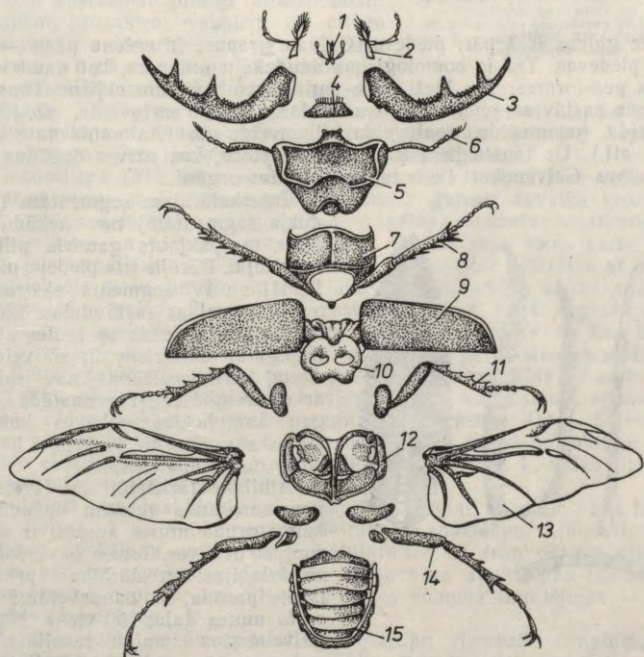
II KLAŠE. KUKAIŅI (INSECTA)

Kukaiņu klase apvieno visus posmkājus-traheātus, kuriem ir trīs pāri kāju. To ķermenī skaidri izšķirama galva, krūtis un vēders. Vairums klases pārstāvju spēj lidot — šajā ziņā tā ir vienīgā klase starp bezmugurkaulniekiem.

Kukaiņu klase ir visbagātākā pēc sugu skaita. Pie tās pieder apmēram 70% no visu zināmo dzīvnieku sugu skaita. Pēc dažādiem avotiem, izpētīto kukaiņu sugu skaits svārstās no 600 000 līdz 1 500 000. Un tomēr vēl joprojām katru gadu zinātniskajā literatūrā tiek aprakstītas jaunas formas. Ja ņem vērā, ka daudzām kukaiņu sugām raksturīgs milzīgs īpatņu skaits, kļūst saprotams, cik svarīga nozīme ir kukaiņiem sauszemes biocenozēs.

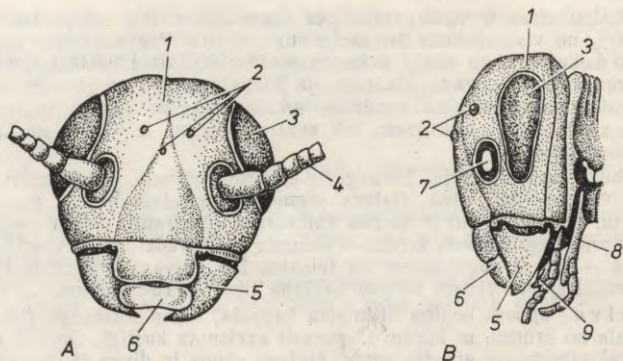
Uzbūve un fizioloģija. Pieaugušo kukaiņu ķermenī izšķir galvu, krūtis un vēderu (307. att.). Galvas segmenti saplūduši kopīgā masā, bet krūšu un vēdera posmi ir vairāk vai mazāk atšķirami. Galva sastāv no akrona un 4 segmentiem, krūtis — vienmēr no 3, vēders savā vispilnīgākā sastāvā — no 11 segmentiem un telsona. Pie galvas un krūtim atrodas ekstremitātes, bet vēders reizēm saglabā tikai to rudimentus.

Galvu apņem kopīga hitinizēta kapsula, krasa iežmauga jeb kakls to atdala no krūtim, ar kurām tā parasti savienota kustīgi. Galvas apakšpusē vai priekšpusē atrodas mute. Galvas sānos ir divas lielas, saliktas acis, starp kurām var atrasties arī vairākas sīkas atsevišķas aciņas (308. att.).



307. att. Brievaboles *Lucanus cervus* segmentācija (no Gijarova):

1 — apakšlūpa, 2 — apakšzoklis, 3 — mandibula, 4 — augšlūpa, 5 — galva, 6 — tausteklis, 7 — priekškrūtis, 8 — pirmais krūšu kāju pāris, 9 — priekšējais spārnu pāris — virsspārni, 10 — viduskrūtis, 11 — otrs krūšu kāju pāris, 12 — pakalējais krūtis, 13 — pakalējie spārni, 14 — trešais krūšu kāju pāris, 15 — vēders.



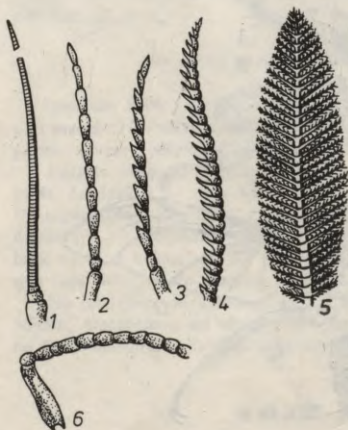
308. att. Kukaiņu galva (pēc Kenigsmena):

A — no priekšas, B — no sāniem; 1 — galvas kapsula, 2 — vienkāršās acis, 3 — fasetas, 4 — antena (tausteklis), 5 — mandibula, 6 — augšlūpa, 7 — taustekļa piestiprināšanās vieta, 8 — apakšlūpa, 9 — apakšzoklis.

Pie galvas ir 4 pāri piedevu. Galvas virspusē ir antenu pāris — akrona piedevas. Tās ir homologiskas daudzkāju antenām, bet daudzveidīgākas pēc formas. Tās bieži sauc par ūsiņām vai taustekļiem. Taustekļi vienmēr sastāv no vienas posmu rindas. Izšķir sariņveida, diegveida, zāģveida, ķemmveida, spalvveida, elkoņveida un cita veida taustekļus (309. att.). Uz taustekļiem ir daudz receptoru, kas uztver dažādus kairinājumus. Galvenokārt tie ir taustes un ožas orgāni.

Interkalārajam segmentam (I vidukļa segmentam) nav nekādu piedevu, taš pakļauts gandrīz pilnīgai redukcijai. Pārējie trīs piedevu pāri — II, III un IV segmenta ekstremitātes — ir galvas sastāvdaļas. Ekstremitātes izvietojušās ap mutes atveri. Kopīgi ar daudziem citiem veidojumiem, kuru izcelšanās nav saistīta ar ekstremitātēm, tās sastāda diezgan komplicētas uzbūves kukaiņu mutes aparātus; tie funkcionē kā vienota, nedalāma vienība.

Atbilstoši ārkārtīgi daudzveidīgiem barošanās veidiem dažādu kukaiņu grupu mutes aparāti ir atšķirīgi pēc uzbūves. Tomēr šo veidojumu morfoloģijas un darbības principu izpēte parāda, ka daudzveidīgās *Insecta* mutes daļas ir viena kopīgā, galvenā tipa izmaiņu rezultāts. Šis galvenais tips radies, specializējoties parastajām posmkāju ekstremitātēm. Barības satveršana, noturēšana un sasmalcināšana kļuvusi par galveno šo ekstremitāšu uzdevumu.



309. att. Kukaiņu taustekļi (pēc Kenigsmena):

1 — sariņveida, 2 — diegveida, 3 — zāģveida, 4 — ķemmveida, 5 — plūksnaini (spalvveida), 6 — elkoņveida.

Noskaidrojot jautājumu par kukaiņu mutes aparāta sākotnējo tipu, dabiski, ir jāņem vērā kā to uzbūves, tā arī funkcionālās īpatnības. Kopīgais mutes ekstremitāšu un ejkāju uzbūves plāns, kā arī viegli pamanāmā šo ekstremitāšu atsevišķu daļu homoloģija kopumā liecina par mutes aparāta primitivismu. Daudz ko izsaka arī barības raksturs.

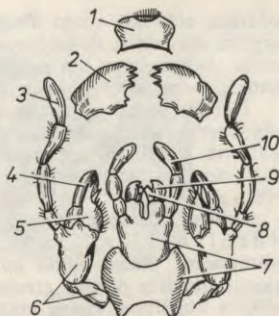
Domājams, ka kukaiņiem primārā bijusi barošanās ar vairāk vai mazāk cietu augu vai dzīvnieku izcelsmes organisko detritu. Tā rezultātā parādījās plēsēji vai īsti augēdāji. Bet jebkurā gadījumā dzīvniekam nepieciešams satvert un sagraut barības objektu. Šķidrās barības (dzīvnieku asins, augu sulu un nektāra, šķidru, sadalījušo organisko vielu utt.) uzņemšana noteica principiāli citādu pielāgojumu parādīšanos.

Šiem apstākļiem pilnīgi atbilst taisnspārņiem, prusakiem, vabolēm un citiem kukaiņiem raksturīgie graužējtipa mutes orgāni. To primāro dabu parāda atsevišķu ekstremitāšu bagātīgā segmentācija: līdzība ar daudzkāju mutes orgāniem, kā arī tas, ka šī tipa orgāni sastopami daudzu kukaiņu kārtu (piemēram, tauriņu) kāpurim, kuru pieaugušajiem īpatņiem ir citu tipu mutes orgāni.

Graužējtipa (310. att.) mutes orgānu sastāvā ietilpst šādi veidojumi. No priekšpuses muti sedz augšlūpa, kas ir galvas apvalka kroka un veido mutes dobuma priekšējo sienu. Augšlūpa aizmetas neatkarīgi no ekstremitātem un nav tām homoloģiska. Aiz tās seko viens pāris augšžokļu jeb mandibulu. Tās ir divas biezas neposmotas plātnītes ar zāgzbainu iekšējo malu, un tām ir vislielākā nozīme barības sasmalcināšanā. Mandibulas ir galvas 2. segmenta ekstremitātes. 3. un 4. segmenta ekstremitātes ir maksilas jeb apakšžokļi. Maksilas ir posmotas, kas liecina par to izcelsmi no ejkājam. Pirmais apakšžokļu pāris atrodas mutes sānos. Katrs apakšžoklis sastāv no divposmainas pamatdaļas un ar to saistītām trim piedevām: ārējās un iekšējās daivas un posmota apakšžokļu tausta. Tās ir kukaiņu visvairāk segmentētās ekstremitātes. Ši iemesla dēļ ar I maksilu pāra uzbūvi saistās mēģinājumi atrast homoloģiju starp *Insecta* ekstremitātem un cita posmkāju atzarojuma, t. i., vēzveidīgo divzarainās ekstremitātes pamattipu.

Kukaiņu otrs apakšžokļu pāris saplūdis (tāpat kā daudzkāju hilopodiem; 302. att.) un veido nēpāra plātnīti — apakšlūpu. Atbilstoši savai izcelsmei apakšlūpa sastāv no pamatplātnītes un trim pāriem piedevu: diviem pāriem neposmotu daivu un viena pāra apakšlūpas taustu. Pie mutes orgāniem pieder arī hitinizēts mutes dobuma izspilējums — hipofarinks (*hypopharynx*).

Salīdzinājumā ar šo aprakstīto pamattipu vismazāk izmaiņas skar lacējtipa mutes orgānus (311. att.), kas raksturīgi daudziem plēvspārņiem (bitēm, kamenēm). Augšlūpa un augšžokļi apmēram tādas pašas uzbūves kā graužējtipa mutes orgāniem. Abi apakšžokļu pāri turpretī ievērojami izmainījušies salīdzinājumā ar sākotnējo tipu: tie saglabājuši visas sastāvdaļas, tikai stipri izstiepušies garumā un, atrodoties



310. att. Melnā prusaka graužējtipa mutes aparāts (pēc Hertviga):

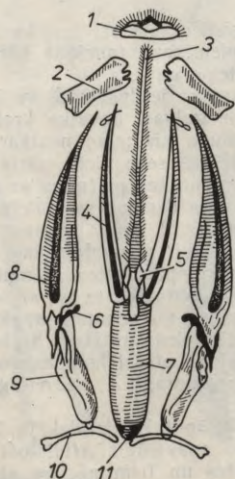
- 1 — augšlūpa, 2 — augšžoklis (mandibula), 3 — apakšžokļa tausts, 4 — apakšžokļa ārējā daiva, 5 — apakšžokļa iekšējā daiva, 6 — apakšžoklis, kas sastāv no pamatposma un kātna, 7 — apakšlūpa, kas sastāv no zemzoda un zoda, 8 — apakšlūpas iekšējā daiva, 9 — apakšlūpas ārējā daiva, 10 — apakšlūpas tausts.

«darba» stāvokli, veido diezgan platu snuķi. Tāda bišu un kameņu mutes orgāna divdabība izskaidrojama ar barošanās ipatnībām. Mandibulas kalpo cietu ziedputekšņu savākšanai un sasmalcināšanai, bet maksilu veidotais snuķis — nektāra sūkšanai.

Daudzu kukaiņu pāreja uz barošanos tikai ar šķidru barību bija cēlonis specializētu, sūkšanai pielāgotu mutes orgānu attīstībai, no kuriem galvenā ir labi hermetizēta caurule. Tai dažādās kukaiņu kārtās ir dažāda izcelšanās un uzbūve atkarībā no barības avota ipatnībām un barības rakstura.

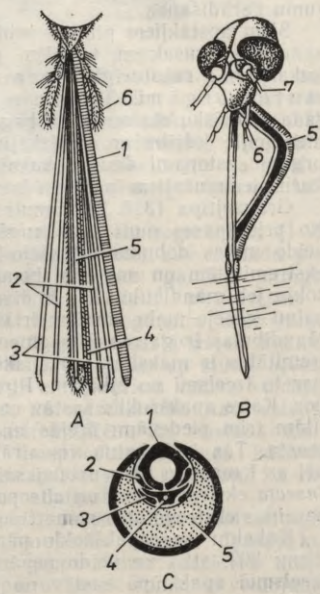
Odiem (*Diptera* kārtā), piemēram, visas mutes daļas kopumā veido dūrējsnuķi (312. att.). Tas sastāv no rievveida maksts, kurā iegul dūrējsariņi. Rievu veido ļoti stipri garumā izstiepta apakšlūpa, kuras tausti gandrīz pilnīgi atrofējušies. No virspuses rievu piesedz tāpat izstiepta augšlūpa, kuras malas noslēdzas, veidojot šauru cauruli, ar kuru sūkt asinis. Augšžokļi, abi apakšžokļu pāri un hipofarinkss pārveidojušies par smalkiem dūrējstīletiem, kas viegli izduras caur mugurkaulnieku dzīvnieku ādu.

Sūcējtipa mutes orgāni (313. att.) sastopami tauriņiem un veidoti kā sūcējsnuķis. Šim mutes aparātam raksturīgs neparasti attīstīts pirmais apakšžokļu pāris, bet visas pārējās daļas ir reducējušās.



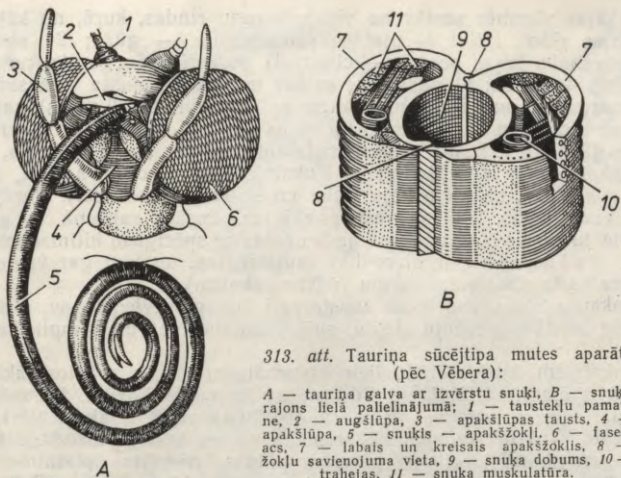
311. att. Kameņu *Bombus* lacējtīpa mutes orgāni (pēc Bogdanova-Katkova):

- 1 — augšlūpa, 2 — apakšžoklis, 3 — melīte — apakšlūpas saaugušās iekšējās daļas, 4 — apakšlūpas tausts, 5 — apakšlūpas ārējā daļa, 6 — apakšžokļa tausts, 7 — zods, 8 — apakšžoklis, 9 — kātiņš, 10 — pamatposms, 11 — zemzods.



312. att. Oda dūrējtipa mutes orgāni:

A — oda snuķis izvērsta veidā (pēc Mura), B — mutes daļu stāvoklis asins sūkšanas laikā (pēc Vēbera), C — snuķa šķersgriezums (no Zelikmana): 1 — augšlūpa, 2 — mandibula, 3 — apakšžoklis, 4 — hipofarinkss, 5 — apakšlūpa, 6 — apakšžokļa tausts, 7 — taustteklis.



313. att. Tauriņa sūcējtipa mutes aparāts (pēc Vēbera):

A — tauriņa galva ar izvērstu snuki, B — snuka rajons lielā palielinājumā; 1 — taustekļu pamatne, 2 — augšlūpa, 3 — apakšlūpas tausti, 4 — apakšlūpa, 5 — snukis — apakšžokļi, 6 — fasetacs, 7 — labais un kreisais apakšžoklis, 8 — žokļu savienojuma vieta, 9 — snuka dobums, 10 — trahejas, 11 — snuka muskulatūra.

Augšlūpa tikko pamanāma, augšžokļu nav. Apakšlūpa veido nelielu, neposmotu trīsstūrveida plātnīti ar trīsposmu taustiem. Labās un kreisās puses apakšžokļi izstiepti garā rievā, kuras ielikta puse vērsta pret ķermeņa mediālo līniju. Abu pušu rievā blīvi pieguļ viena otras malām, veidojot cauruli. Miera stāvoklī snukis ir satīts vēderpusē ciešā spirālē un paslēpts zem galvas. Izstieptā stāvoklī tas tiek iebidīts ziedā nektāra sūkšanai.

Laizītājtīpa mutes orgāni (314. att.) raksturīgi daudzām mušām no divspārņu kārtas. So mutes orgānu galvenā sastāvdaļa ir galīga apakšlūpa (snukis), kuras galā ir divi lieli plātņveida izaugumi ar komplicētu filtrācijas aparātu. Mandibulas un pirmais apakšžokļu pāris atrofējušies, kaut arī žokļu tausti saglabājušies. Augšlūpa un hipofarinkss, kas atrodas apakšlūpas priekšējās sienas rievveida padziļinājumā, kopā ar to veido cauruli, kurā nonāk ar apakšlūpas plātņveida izaugumiem uzlaizītā un izfiltrētā šķidrā barība.

Dažos gadījumos var notikt mutes orgānu sekundāra vienkāršošanās vai pat gandrīz pilnīga redukcija. Tas galvenokārt raksturīgs formām, kuras pieaugušā stadijā barību neuzņem (viendienītes, dunduri). Aprakstītās galējās mutes orgānu attīstības pakāpes ar sākotnējiem grauzējtipa mutes orgāniem saista virkne pārejas formu.

Mutes daļu atrašanās vietām pie galvas kapsulas ir liela sistematiska nozīme. Visam vairumam formu tās atrodas ārpusē uz galvas virsmas. Sie kukaiņi apvienoti kailžokļaiņu apakšklasē (*Ectognatha*). Skaitliski nedaudzām visprimitīvākajām formām mutes ekstremitātes atrodas īpašā mutes kapsulā, un tikai labākajā gadījumā ārpusē redzami to galiņi. Sie kukaiņi sastāda otru apakšklasi — sežokļaiņus (*Entognatha*).

Krūtis kukaiņiem (307. att.) sastāv no trim segmentiem — priekškrūtīm, viduskrūtīm un pakaļkrūtīm. Pie krūšu segmentiem ir trīs pāri lokomotorisko jeb kustību ekstremitāšu (ejkāju), kas piestiprinājušās starp katras puses sternītu un sānu plātnīti (315. att.).

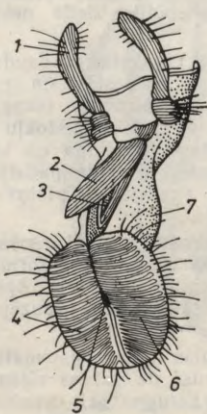
Ejkājas vienmēr sastāv no vienas posmu rindas, kurā, no kājas pamatdaļas sākot, izšķir 1) platāko pamatposmu — gūžu; 2) skriemeli; 3) visresnāko kājas posmu — cisku; 4) parasti pašu garāko no visiem posmiem — stilbu; 5) pēdu, kas sastāv no dažāda skaita (maksimāli 5) ļoti mazu posmiņu. Pēdējam no tiem galā ir divi (retāk viens) nag. Sakarā ar dažādiem kustību veidiem kājas var būt reizēm ļoti stipri modificētas (316. att.). Vistuvāk aprakstītajam tipam ir skrejkājas, kuras arī kukaiņiem ir visizplatītākās. Kukaiņiem ar lēcējkājām, piemēram, sienāžiem, pakāļo kāju ciska un stilbs ir stipri gari. Racējkukaiņiem visas kājas, bet it īpaši priekšējās, kurām rakšanā ir galvenā nozīme, kļuvušas īsas, masīvas un bruņotas ar spēcīgiem hitinizētiem zobīņiem. Peldkājas ir airveidīgi saplacinātas, un tām gar vienu malu ir bieza kārtā elastīgu airsariņu (ūdens vabolēm).

Kukaiņu kājas, kas ir kā savstarpēji kustīgi savienotu sviru sistēma ar lielu brīvības pakāpju skaitu, spēj veikt dažādas un komplikētas kustības.

Kukaiņiem, kuri sastāda lielu sistemātisku grupu, raksturīgākā īpatnība ir spēja lidot. Kukaiņi lido ar spārnu palīdzību. Parasti to ir divi pāri, un tie atrodas pie 2. (viduskrūtis) un 3. (pakaļkrūtis) krūšu segmenta. Spārni veidojas kā ķermeņa sienas spēcīgi attīstītas krokas. Kaut gan pilnīgi izveidots spārns ir plānas, nedalītas plātnītes veida, tas tomēr ir divkārtais; virsējo un apakšējo kārtu atdala ļoti plāna sprauga, kas ir ķermeņa dobuma turpinājums (317. att. C).

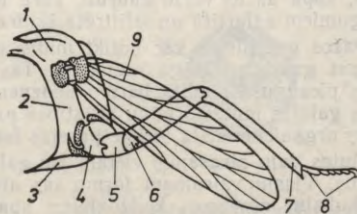
Spārnos, tāpat kā visās citās ķermeņa daļās, ietilpst traheju vadi un nervi. To atrašanās vietās spārnos veidojas raksturīgi cauruļveida uzbiezinājumi — dzislas, kuru izvietojums ir stingri noteikts katrai sugai. Rezultātā parādās noteikts raksts — dzislojums. Mūsdienās ir izstrādāta

vienota dzislu nosaukumu sistēma. Par sākotnējo tipu pieņem šādu dzislojumu (318. att.). Spārnu garenvirzienā iet gareniskās dzislas: kostālā, subkostālā, radiālā, mediālā, kubitālā, anālās un jugālās. Izņemot pirmo, tās visas var veidot papildatزارojumus. Reizē ar gareniskajām ir arī šķersseniskās dzislas.



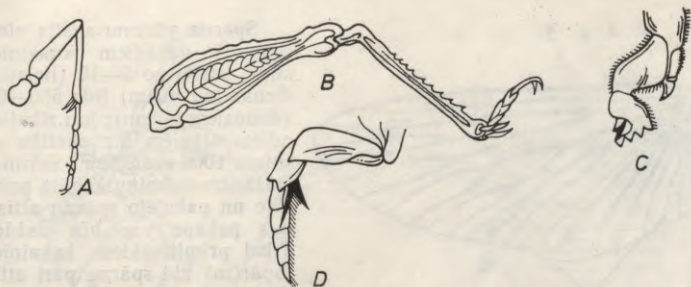
314. att. Mušas (*Musca domestica*) laizītājtipa mutes aparāts; skats no priekšas un apakšas (no Svanviča):

1 — apakšžokļa tausts, 2 — augšlūpa, 3 — hipofarinks, 4 — filtrācijas aparāta kanāli, 5 — mute, 6 — apakšlūpas daivas, 7 — apakšlūpa.



315. att. Krūšu segmenta uzbūves shēma (pēc Svanviča):

1 — tergīts, 2 — sānu plātnīte, 3 — sternīts, 4 — gūža, 5 — skriemelis, 6 — ciska, 7 — stilbs, 8 — pēda, 9 — spārns.



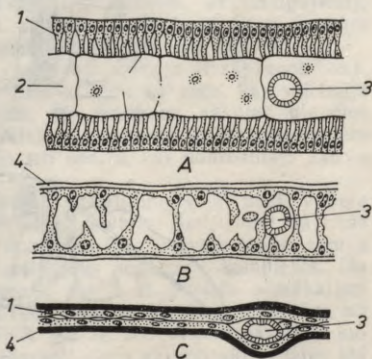
316. att. Kukaiņu dažādu ekstremitāšu tipi (no Bei-Bijenko):
A — ejkāja, B — lēcējkāja, C — rācējkāja, D — peldkāja.

Spārnu uzbūves īpatnības var labi izprast, iepazīstoties ar to attīstības procesu kukaiņu ontogēnēzē (317. att.).

Spārni aizmetas kā ādas maisveida izspilējumi, kuros turpinās ķermeņa dobums un trahejas. Šie izspilējumi dorsoventrāli saplacinās; hemolimfa no tiem ietek atpakaļ ķermenī, virsējā un apakšējā plātnītes lapiņa tuvinās, mikstie audi daļēji deģenerējas, un spārns pārvēršas par plānu plēvīti.

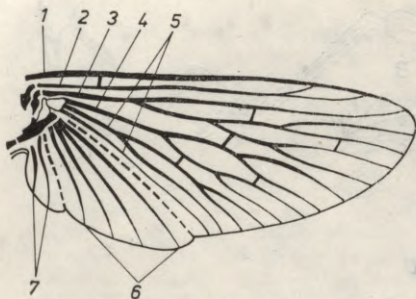
Kukaiņu spārnu kustība ir sarežģīta mehānisma darba rezultāts. Tā atkarīga gan no spārna savienojuma ar krūšu posmiem, gan arī no īpašu spārnu muskuļu darbības. Vispārīgos vilcienos spārnu kustības pamatmehānisms ir šāds (319. att.). Pats spārns ir divplecu svira ar dažādu plecu garumu. Plānas un lokanas membrānas spārnu savieno ar krūšu posma tergītu un sānplātnīti. Nedaudz atkāpies no šī savienojuma, spārns atbalstās uz nelielu stabiņveida sānplātnītes izaugumu, kas ir spārnu sviras atbalsta punkts.

Krūšu segmentos esošie spēcīgie gareniskie un dorsoventrālie muskuļi var pacelt vai nolaist tergītu. Nolaizoties tergīts spiež uz spārna īso plecu un velk to sev līdzī uz leju. Rezultātā garais plecs, t. i., visa spārna plakne kustas uz augšu. Tergīta pacelšanās izraisa spārna plātnītes nolaišanos (319. att.). Nelieli muskuļi, kas saistīti tieši ar spārnu, spēj pagriezt to gareniskās ass virzienā, pie tam izmainās kustības leņķis. Lidojuma laikā spārna brīvais gals kustas pa visai sarežģītu trajektoriju (320. att.). Nolaizoties spārna plātnīte nonāk horizontālā stāvoklī un kustas uz leju un uz priekšu: rodas pacēluma spēks, kas notur kukaini gaisā. Kustoties uz augšu un atpakaļ, spārns novietojas vertikāli, kas rada propellera efektu.



317. att. Tauriņa spārna veidošanas secīgas stadijas (no Svanviča):

A — kūniņas spārna aizmetnis, B — tikko no kūniņas iznākušā tauriņa spārns, C — sacietējis spārns; 1 — hipoderma, 2 — spārna aizmetņa dobums, 3 — traheja, 4 — kutikula.



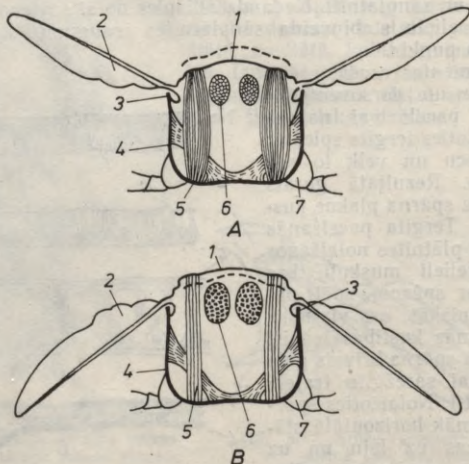
318. att. Kukaiņa spārna dzīslojuma shēma (no Kenigsmena):

1 — kostālā dzīsla, 2 — subkostālā dzīsla, 3 — radiālā dzīsla, 4 — mediālā dzīsla, 5 — kubitālās dzīslas, 6 — anālās dzīslas, 7 — jugālās dzīslas.

noder ķermeņa mugurpusē aizsardzībai. Istie spārni ir tikai pakalējie, kuri miera stāvoklī paslēpti zem segspārnjiem. Blakšu kārtas pārstāvjiem sacietējusi tikai priekšējo spārnu pamatdaļa, tādēļ šo kukaiņu grupu nereti apzīmē par puscietspārnjiem. Dažiem kukaiņiem, proti, visai divspārņu kārtai attīstīts tikai priekšējo spārnu pāris, bet no pakalējiem spārnjiem palikuši rudimenti — dūcekļi.

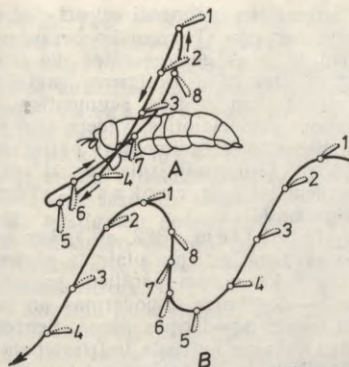
Starp kukaiņiem ir arī bezspārņu formas, kuras iedala divās dažādās grupās. Daļai kukaiņu spārnu trūkums ir primārs un norāda uz to orga-

Spārna vēzienu skaits vienā sekundē dažādiem kukaiņiem stipri variē: no 5—10 (lielajiem dienas tauriņiem) līdz 500—600 (daudziem odiem); ļoti sīkajiem odiem-miģelēm šis skaits sasniedz 1000 svārstību 1 sekundē. Dažādām kukaiņu sugām priekšējo un pakalējo spārnu attīstības pakāpe var būt dažāda. Tikai primitīvākiem kukaiņiem (spārēm) abi spārnu pāri attīstīti apmēram vienādi, kaut arī tie var būt dažādi pēc formas. Vabolēm (cietspārņu kārtā — *Coleoptera*) priekšējie spārni pārvērtušies par bieziem un cietiem segspārnjiem — elitriem, kuri lidošanā gandrīz nepiedalās, bet galvenokārt



319. att. Kukaiņa spārnu darbības shēma (pēc Svanviča):

A — pacelta spārna stadija, B — nolaisa spārna stadija: 1 — tergīts, 2 — spārns, 3 — stabis, 4 — sānplātne, 5 — dorsoventrālais muskulis, 6 — gareniskais muskulis, 7 — kājas pamatne.



320. att. Kukaiņu spārna trajektorijas shēma (pēc Zaļeska):

A — ziedmuša stāvošā lidojumā, B — lidojumā uz priekšu; 1—8 — astoņi cits citam sekojoši spārnu stāvokļi (nepārtrauktā līnija ir spārna apakšēja puse, punktētā — virspuse).



321. att. *Calotermes dilatatus* nimfa ar spārņveidīgiem paplašinājumiem (1) pie visiem krūšu segmentiem (pēc Immsa).

nizācības primitīvismu. Tie ir visi *Entognatha* apakšklases pārstāvji un paši primitīvākie no kailzokļainiem — *Thysanura* kārtā (366. att.). Starp pārējiem *Ectognatha* arī sastopamas bezspārnu formas — utis, blusas, dažas mušas utt. Taču šajā gadījumā tā ir sekundāra parādība: šīm formām spārni izzuduši vai nu parazitiskā dzīvesveidā, vai citu iemeslu dēļ.

Jautājums par spārnu izcelsmi vēl nav pavisam skaidrs. Pašlaik viena no pamatotākām ir paranotālā hipotēze, pēc kuras spārni radušies no vienkāršiem nekustīgiem ādas sānu izaugumiem — paranotiem. Tādi izaugumi sastopami daudziem posmkājiem (trilobītiem, vēžveidīgajiem), daudziem fosilajiem kukaiņiem (362. att.) un dažām mūsdienu formām (termītu kāpuriem, dažiem dievlūdžiem, prusakiem utt.; 321. att.).

Pāreja no rāpošanas uz lidošanu varēja būt saistīta ar rāpšanas koka. Tad kukaiņi, domājams, sāka biežāk lēkt no zara uz zaru, kas veicināja krūšu sānu izaugumu tālāku attīstību. Šie izaugumi sākumā planējot veica balansējošu plātņu funkciju. Tālākas izaugumu diferenciacijas un locītavu veidošanās rezultātā attīstījās isti spārni, kas nodrošināja aktīvu propellerlidojumu.

Vēders ir kukaiņu ķermeņa pēdējais nodalījums (307. att.). Vēdera segmentu skaits dažādiem klases pārstāvjiem variē. Seit, tāpat kā citās posmkāju grupās, vērojama izteikta likumsakarība: jo evolucionāri zemāk atrodas klases pārstāvji, jo tiem ir pilnīgāks segmentu komplekts. Un patiešām, maksimālais vēdera segmentu skaits ir pašiem zemākajiem segžokļainiem (*Protura* kārtā), kuru vēders sastāv no 11 segmentiem un beidzas ar skaidri izteiktu telsonu (363. att. A, B). Visiem pārējiem kukaiņiem daļa segmentu reducējušies (parasti viens vai vairāki pēdējie, bet reizēm arī pats pirmais), tādēļ kopīgais segmentu skaits var samazināties līdz 10, bet augstākajām formām (dažiem plēvspārņiem un divspārņiem) līdz 4 vai 5.

Vēderam parasti ekstrēmītašu nav. Tomēr sakarā ar kukaiņu izcelsmi no formām, kurām kājas ir visa homonomi segmentētā ķermeņa garumā,

tiem nereti pie vēdera saglabājušies ekstremitāšu rudimenti vai arī ekstremitātes, kas mainījušas savu sākotnējo funkciju. Tā zemāko bezsparnu kukaiņu — *Protura* kārtas pārstāvjiem ir sikas ekstremitātes pie trim pēdējiem vēdera segmentiem. Vēdera ekstremitāšu rudimenti saglabājušies arī kailžokļaiņiem. Tizanurām pie visiem vēdera segmentiem ir īpaši kāju rudimenti, uz kuriem, kukaiņim pārvietojoties, vēders slid pa substrātu kā uz sliecēm (366. att. A). Viens šāds rudimentārs pāris ķermeņa pakalgalā saglabājas arī prusakiem. Ļoti plaši izplatīts, it īpaši primitīvākām formām (prusakiem, siseņiem utt.), ir *cerkas* — vēdera pēdējā segmenta pārveidojušas pāra ekstremitātes.

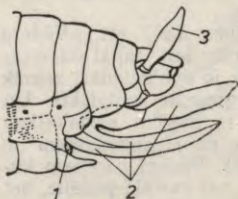
Acimredzot līdzīga izcelsme ir arī *dējkļiem* (322. att.), kas sastopami daudziem kukaiņiem un sastāv no trim izstieptu plātnišu pāriem.

Ķermeņa sega kukaiņiem, tāpat kā visiem pārējiem posmkājiem, sastāv no trim pamatelementiem — kutikulas, hipodermas un bazālās membrānas (323. att.). Kutikulu izdala hipodermas šūnas. Segžokļaiņiem hipoderma bieži ir sincitijveida. Kukaiņu kutikula ir trisslāņaina. Atšķirībā no vēzveidīgajiem kukaiņu kutikulai ir īpaša lipoproteīnu kompleksus saturoša ārējā kārtā, kas aizkavē ūdens iztvaikošanu no organisma. Kukaiņi — sauszemes dzīvnieki. Interesanti atzīmēt, ka ūdens un augsnes formām, kas dzīvo ar ūdens tvaikiem piesātinātā atmosfērā, kutikulas ārējais slānis vai nu pavisam nav izteikts, vai arī ļoti vāji attīstīts.

Mehānisko izturību kutikulai piešķir olbaltumvielas, kas inkrustējušas vidējo pamatslāni.

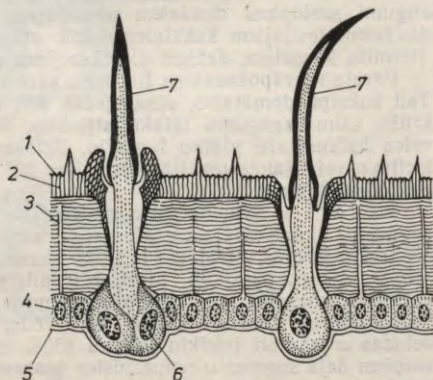
Uz kutikulas virsmas atrodas dažādi, ar ķermeņa virsmu kustīgi savienoti izaugumi — siki matiņi, zvīņas, sariņi. Ikviena no šiem veidojumiem parasti ir vienas lielas hipodermālās šūnas izdalījumu produkts. Nepārasta ir matiņu forma un funkciju daudzveidība: tie var būt gan segmentāri, gan indes matiņi, gan arī maņu matiņi.

Kukaiņu krāsa vairumā gadījumu ir atkarīga no īpašām krāsvielām — pigmentiem hipodermā vai kutikulā. Daudzu kukaiņu metālisksais spīdums attiecas uz t. s. struktūrkrāsām, kurām ir cits raksturs. Atkarībā no kutikulas uzbūves īpatnībām rodas optiskie efekti, kas pamatojas uz komplicētu gaismas staru laušanu un atstarošanu. Kukaiņu ķermeņa sega satur dažādnozīmes viensūnas vai daudzšūnu dzie-



322. att. Kukaiņa dējkļa uzbūves shēma (pēc Bei-Bijenko):

1 — dzimumatvere, 2 — dējkļa vāki, 3 — cerkas.



323. att. Kukaiņa apvalku uzbūve (pēc Bei-Bijenko):

1 — kutikulas ārējais slānis, 2 — kutikulas vidējais slānis, 3 — kutikulas iekšējais slānis, 4 — hipoderma, 5 — bazālā membrāna, 6 — šūna, no kuras veidojas matiņš, 7 — matiņš.

dzerus. Tādi ir smirdziedzeri (blakšu krūtīs), aizsargdziedzeri (daudziem kāpurim) utt. Visbiežāk sastopami novilkšanās dziedzeri. To sekrets tiek izdalīts novilkšanās laikā, un tas šķīdina vecās kutikulas iekšējo kārtu, neaizskarot jaunveidotos kutikulas slāņus. Ipaši vaska dziedzeri bitēm, bruņutīm un dažiem citiem kukaiņiem izdala vasku.

Kukaiņu muskulatūrā atsevišķi tās elementi ir ļoti komplicēti, augsti diferencēti un specializēti. Atsevišķu muskuļu kulišu skaits bieži vien sasniedz 1500—2000. Organisma un atsevišķu tā daļu savstarpēju kustīgumu nodrošina skeleta muskulatūra. Tā vienmēr piestiprinās pie kutikulāro sklerītu (tergītu, sternītu, ekstremitāšu sienīņu) iekšējam virsmām. Pēc histoloģiskās uzbūves gandrīz visa kukaiņu muskulatūra ir šķērsvitrota.

Kukaiņu muskulatūra (pirmām kārtām augstāko kukaiņu grupu — plēvspārņu, divspārņu utt. spārnu muskuļi) spējīga neparasti bieži — līdz 1000 reizi sekundē kontrahēties. Tas saistās ar palielinātu atbildes spēju uz kairinājumu: uz vienu nervu impulsu muskulis atbild ar vairākām kontrakcijām.

Elpošanas sistēmas bagātīgi sazarotais traheju tīkls apgādā ar skābekli katru muskuļu kūlīti. Tas reizē ar kukaiņu ķermeņa temperatūras ievērojamu paaugstināšanos lidojuma laikā ir par iemeslu ļoti intensīviem vielmaiņas procesiem, kas notiek muskuļu šūnās.

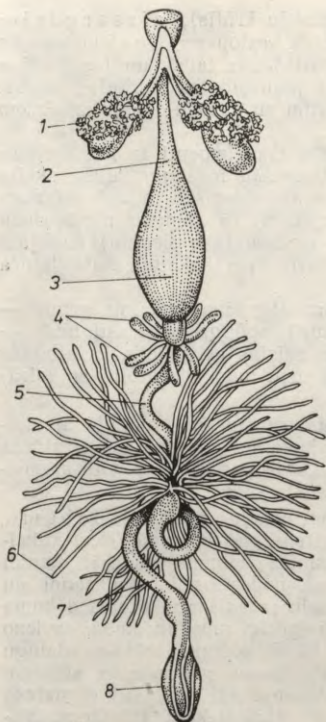
Gremošanas sistēma sākas ar nelielu mutes dobumu, kura sienas veido augšlūpa un mutes ekstremitātes kopumā. Tiem kukaiņiem, kuri pārtiek no šķidrās barības, mutes dobuma vietā ir kanāli (312. att. C), kas izveidojušies snuķi un noder barības sūkšanai un speciālu siekalu dziedzeru sekreta — siekalu izvadišanai. Mutes dobuma augšdaļu un tai sekojošu cauruļveida rīkli spēcīgi muskuļu kūlīši savieno ar galvas kapsulas sienām. Šie muskuļu kūlīši kopumā veido savdabīgu muskuļu sūkni, kas nodrošina barības virzišanos gremošanas sistēmā.

Mutes dobuma pakalējā daļā pie apakšlūpas (II maksilu) pamatnes vienmēr atveras viens vai vairāki (līdz 3) pāri siekalu dziedzeru. Siekalās esošie fermenti piedalās gremošanas procesa sākuma periodā. Asinsūcēju kukaiņu (cece mušas, dažū odu sugu utt.) siekalas bieži satur vielas — antikoagulantus, kas kavē asins recēšanu. Dažos gadījumos siekalu dziedzeri krasi maina savas funkcijas. Piemēram, tauriņu kāpurim tie pārvērtušies par vērpējdziedzeriem, kas siekalu vietā izdala zīdaiņu pavedienu kokona izgatavošanai vai arī citiem nolūkiem.

Gremošanas kanāls kukaiņiem (324. att.) sākas ar rīkli un sastāv no 3 nodalījumiem: priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas.

Priekšzarna var diferencēties vairākās pēc funkcijām un uzbūves atšķirīgās daļās. Rīkle pāriet šaurā garā cauruļveida barības vadā. Barības vada pakalējais gals bieži paplašinās un veido guzu, kas sevišķi attīstīta kukaiņiem, kuri pārtiek no šķidrās barības. Dažiem plēsīgajiem kukaiņiem kā vabolēm, taisnspārņiem, prusakiem utt. aizguzas ir vēl viens neliels priekšzarnas paplašinājums — gremošanas kuņģis. Kutikula, kas izklāj priekšzarnu, gremošanas kuņģi veido daudzus cietus paugurveida, zobveida un cita veida izaugumus, kas vēl papildus veicina barības sasmalcināšanu.

Tālāk seko viduszarna, kurā notiek barības sagremošana un uzsūkšana. Viduszarna ir cilindriska caurule. Tās sākumdaļā nereti atveras zarnas aklī izspilējumi jeb piloriskie piedēkļi, kas noder galvenokārt zarnas uzsūcējvirsmas palielināšanai. Viduszarnas sienas bieži veido krokas jeb kriptas. Parasti viduszarnas epitēlijs ap zarnas



324. att. Melnā prusaka gremošanas sistēma (pēc Vēbera):

1 — siekalu dziedzeri, 2 — barības vads, 3 — guza, 4 — piloriskās piedevas, 5 — viduszarņa, 6 — malpīģijvadi, 7 — galazarna, 8 — taisnā zarna.

kukaiņi ir veģetārieši, kas pārtiek no dažādām augu daļām — no saknes līdz auglim ieskaitot.

Mazāk nav arī plēsējkukaiņu, kas apēd citus kukaiņus, tārpus, gliemjus utt. Beidzot, ir arī kukaiņi, kas pārtiek no kritušiem dzīvniekiem, dažādiem atkritumiem un pūšanas produktiem: mēsliem, pūstošiem augiem utt. Daži kukaiņi specializējušies izmantot, kā šķiet, pavisam trūcīgu, kalorijām nabadzīgu barību: spalvas, ragus, vasku utt.

Izvadorgānu funkcijas kukaiņiem veic virkne veidojumu. Pirmkārt, tie ir malpīģijvadi, kas atiet no zarnu trakta uz robežas starp viduszarnu un galazarnu (324. att.). *Tracheata* malpīģijvadi attīstās no galazarnas un tātad to izcelsme ir ektodermāla. To dobumu izklāj vienkārtains plakanais epitēlijs. Malpīģijvadu skaits svārstās no 2 līdz 200, un dažādu sistemātisko grupu pārstāvjiem šis skaits ir apmēram pastāvīgs. Reizēm malpīģijvadiem piemīt arī zināms kustīgums. Spēja kustēties veicina to nepārtrauktu apskalošanu ar svaigu hemolimfu.

saturu izdala nepārtrauktu plānu apvalku — peritrofisko membrānu.

Viduszarņā notiek pilnīga barības vielu sagremošana un uzsūkšana. Gremošanas fermentu komplekss, kas raksturīgs katrai kukaiņu sugai, pirmām kārtām atkarīgs no barības satūra. Asinssūcējiem, kuru barība sastāv galvenokārt no olbaltumvielām, pārsvarā ir proteolītiskie fermenti. Tauriņiem, kas pārtiek no nektāra, ir fermenti, kas iedarbojas uz cukuru utt. Daudzām augēdājām sugām zarnu traktā dzīvo simbiotiski mikroorganismi (vienšūņi, baktērijas utt.), kas nodrošina augu šūnu hidrolīzi.

Barības vielu sagremošanas un uzsūkšanas procesos liela nozīme acimredzot ir peritrofiskajai membrānai. Tā nodrošina fermentu iekļūšanu barības masā un gremošanas produktu izvadīšanu zarnas dobumā. Bez tam šī membrāna aizsargā viduszarnas epitēliju no mehāniskiem bojājumiem.

Viduszarņa pāriet ektodermālā galazarņā. Tā nereti ir ļoti gara un iedalās vairākos apakšnodalījumos. Seit vairumam kukaiņu attīstās t. s. rektālie dziedzeri. So veidojumu un visas galazarnas funkcionālās īpatnības apskatīsim vēlāk.

Kukaiņu barība ir ārkārtīgi daudzveidīga un aptver gandrīz visas augu un dzīvnieku izcelsmes vielas. Ir visēdāji kukaiņi, piemēram, prusaki, kas pārtiek no dažādiem augu un dzīvnieku produktiem. Ļoti daudzi

No hemolimfas vielmaiņas produkti ūdenī izšķīdušu urīnskābes sāļu veidā nonāk malpīgijvadu dobumos. Te veidojas grūti šķīstošā urīnskābe, kuras kristāli uzreiz izkrit nogulsnēs. Atbrivojušos ūdeni uzšūc malpīgijvadu sienas, un tas nonāk atpakaļ hemolimfā. Sevišķi intensīvi šie procesi notiek galazarnā, kur no malpīgijvadiem nonāk vielmaiņas produkti. Iepriekš minētie rektālie dziedzeri ir galvenā ūdens uzšūšanas vieta. Gandrīz sausie urīnskābes kristāli kopā ar nesagremotām barības paliekām tiek izvadīti ārā pa anālo atveri.

Iepriekš aprakstītā vielmaiņas produktu izvadīšana sausu kristālu, nevis šķīduma veidā ļauj kukaiņiem ļoti ekonomiski izmantot organisma uzņemto ūdeni. Tas it īpaši svarīgi ir tām sugām, kuras eksistē pastiprinātā ūdens deficīta apstākļos. Tām formām, kas dzīvo palielinātā mitruma vidē vai kuri uzņem lielu daudzumu šķidras barības (piemēram, laputis, kas sūc augu sulu), ūdens reabsorbēcija nenotiek.

Bez malpīgijvadiem izvadfunkciju veic arī taukķermenis, kas kukaiņiem attīstīts spēcīgāk nekā daudzkājiem. Tie ir irdeni audi ar bagātīgu traheju tīklojumu. Daļa taukķermeņa šūnu veic ekskrecijas funkciju — tajās apaļu konkrēciju veidā izgulsnējas urīnskābe. Taukķermenis pieskaitāms pie «krājējnierēm», kurās vielmaiņas produkti pakāpeniski uzkrājas, bet netiek izdalīti ārvidē. Tomēr jāatceras, ka taukķermeņa galvenā funkcija ir uzkrāt barības vielu rezerves. So uzkrājumu dēļ kukaiņi spēj ilgstoši badoties (blaktis, piemēram, līdz 6 mēnešiem un vēl ilgāk). Arī kukaiņu metamorfozes sarežģītie procesi, it īpaši kūniņas stadijā, kad organisms nebarojas, notiek uz taukķermenī uzkrātās enerģijas rēķina.

Runājot par izvadorgāniem, jāatceras arī perikardiālās šūnas jeb nefrocīti, kas kukaiņiem bieži sastopami. Tās ir vairāk vai mazāk metamēri sirds sānos pa pāriem izvietotas šūnu grupas, kas uzņem no ķermeņa dobuma tur nokļuvušas «svešas» vielas, piemēram, karmīnu.

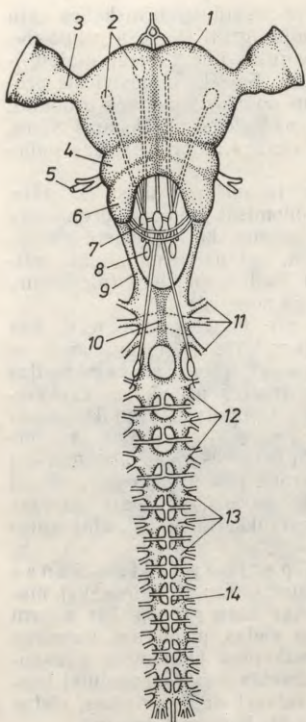
Bez perikardiālajām šūnām dažiem zemākajiem kukaiņiem (tīzanūrām, taisnspārņiem) zem sirds kā īpašu amēbveida šūnu sakopojumu konstatēti fagocitārie orgāni. Tie spēj satvert dažādas sīkas, cietas daļiņas, piemēram, tušas graudiņus, kas ievadīti ķermeņa dobumā.

Taukķermeņa pārveidojušās daļas ir dažu kukaiņu gaismas orgāni, piemēram, vabolēm-jāntārpiņiem (*Lampyris*; 325. att.). Sis taukķermeņa



325. att. Jāntārpiņš (*Lampyris noctiluca*) (pēc Brēma):

A — teviņš, B — mātīte, C — kāpuri.



326. att. Kukaiņa nervu sistēmas uzbūves shēma (no Virnbaha): 1 — protocerebrums, 2 — netrosekretorisks šūns, 3 — smadzeņu optiskais rajons, 4 — deutocerebrums, 5 — antenālais nervs, 6 — tritocerebrums, 7 — kardiālie ķermeņi, 8 — piegulošie ķermeņi, 9 — rīkles konektīvi, 10 — zemrīkles ganglijs, 11 — uz mutes ekstremitāšu ejošie nervi, 12 — krūšu segmentu gangliji, 13 — vēdera segmentu gangliji, 14 — simpātiskās sistēmas nēpāra nervs.

piemēram, sēņveida ķermeņi attīstīti daudz spēcīgāk nekā mātītēm un tēviņiem (327. att.).

Ventrālā nervu ķēdīte sastāv no salikta zemrīkles ganglija, no kura atiet nervi uz trim mutes ekstremitāšu pāriem, no trim lieliem nodalītiem krūšu ganglijiem un vēdera ganglijiem, kuru skaits var variēt. Maksimālais skaits — 11 — novērojams tikai dažu kukaiņu — prusaku, zemesvēžu, vaboļu u. c. embriogēneses pašās agrīnajās attīstības stadijās.

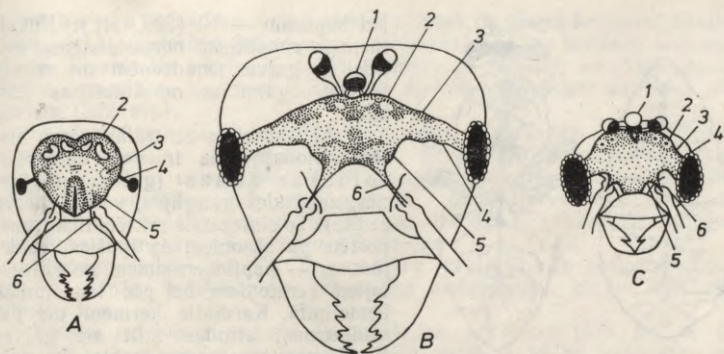
Vairumam kukaiņu notikusi ventrālās nervu ķēdītes gangliju koncentrācija garenvirzienā (328. att.), tādēļ pieaugušā stāvoklī pat visprimi-

daļas atrodas zem vēdera caurspīdīgās kutikulas. Spīdēšana ir atkarīga no īpašas vielas — luciferīna, kas atrodas šūnās. Skābekļa klātbūtnē, īpaša fermenta luciferāzes iedarbībā luciferīns oksidējas, pie tam ķīmisko reakciju pavada gaismas izstarošana. Kukaiņu spīdēšanas procesus kontrolē nervu sistēma.

Nervu sistēmas (326. att.) sākotnējās uzbūves tips kukaiņiem, tāpat kā citiem posmkājiem, ir ventrālā nervu ķēdīte, tomēr tā var sasniegt ļoti augstu attīstības līmeni un specializāciju.

Centrālā nervu sistēma ietver galvas smadzenes, zemrīkles ganglija un ventrālās nervu ķēdītes segmentālos ganglijus. Galvas smadzenes ir trisdalīgas: priekšējās smadzenes (*protocerebrum*), vidussmadzenes (*deutocerebrum*) un pakājējās smadzenes (*tritocerebrum*). Protocerebrums un deutocerebrums inervē atbilstoši kukaiņu acis un antenas, t. i., akrona piedēkļus. Tritocerebrums pieder interkalārajam segmentam, kas atbilst vēžu otro antenu pāra segmentam. Galvas smadzenēm ir ļoti sarežģīta histoloģiskā uzbūve, jo katrs to nodalījums savukārt sastāv no vairākiem ganglioziem sakopojumiem, kurus atdala nervu šķiedru starpslāņi.

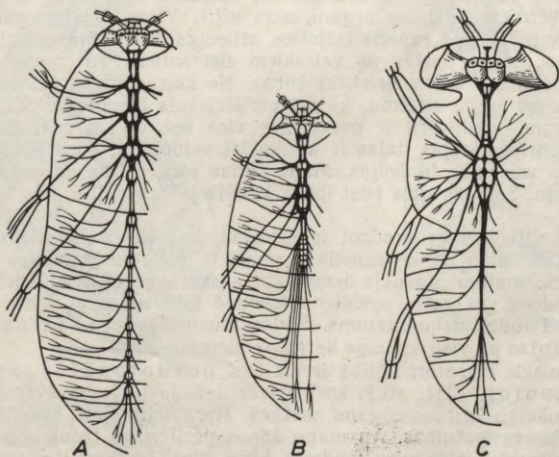
Sevišķi svarīgi galvas smadzeņu asociatīvie centri ir sēņveida ķermeņi protocerebrumā. Starp citu, ne visiem kukaiņiem ir raksturīga komplicēta galvas smadzeņu struktūra. Komplicēta tā ir galvenokārt tiem, kuriem raksturīgs sarežģīts dzīvesveids un daudzveidīgas funkcijas. Tādēļ vissarežģītākā smadzeņu uzbūve ir sabiedriskajiem kukaiņiem: skudrām, bitēm, termītiem. So likumsakarību var konstatēt arī vienas sugas ietvaros, ja šai sugai raksturīgas vairākas «kastis» ar dažādas komplicētības pakāpes uzdevumiem un funkcijām. Darba skudrām,



327. att. Skudras (*Lasius brevicornis*) galvas smadzenes (pēc Vilera):

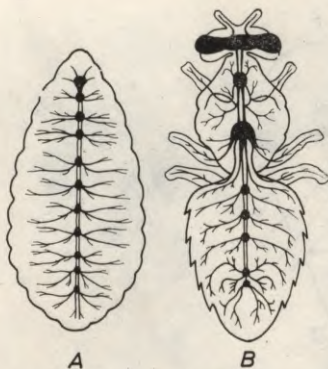
A — darba skudras smadzenes, B — māģites smadzenes, C — tēviņa smadzenes; 1 — pieres vidus acs, 2 — smadzeņu sēņveida ķermeņi, kas vislabāk attīstīti darba skudrām un rudimentāri tēviņiem, 3 — redzes daivas, 4 — redzes nervs, 5 — ožas daivas, 6 — taustekļu nervs. Visi attēli zīmēti vienā palelīnājumā.

tivākajām formām nav vairāk par 8 vēdera ganglijiem. Pie tam pēdējais — 8. ganglijs — saglabājis pazīmes, kas liecina, ka tas radies, saplūstot vairākiem ganglijiem. Tomēr daudziem kukaiņiem gangliju koncentrācijas process gājis ievērojami tālāk (328. att.). Radušās vēdera un krūšu saliktās gangliozās masas. Daudzos gadījumos var saplūst visi krūšu un vēdera nodalījuma gangliji, veidojot nervu masu krūtīs, bet vēderā paliek tikai nervi. Parasti kāpuriem nervu ķēdīte bagātāk segmentēta nekā pieaugušiem kukaiņiem: pieaugušai bitei ir tikai 6 gangliji,



328. att. Kukaiņu nervu sistēma (pēc Brandta):

A — vaboles *Lygistoropterus sanguineus*, B — vaboles *Gyrrinus notator*, C — mušas *Sarcophaga carnaria*.



329. att. Mājas bites (*Apis mellifera*)
ventrālās nervu ķēdītes attīstība (pēc
Blansāra un Snodgrasa):

A — kāpuris, B — pieaudzis kukaiņš.

Maņu orgāni kukaiņiem ir ļoti daudzveidīgi un komplicēti. Tas atkarīgs kā no kukaiņu vispārējā augstā organizācijas līmeņa, tā arī no to komplicētās uzvedības, kuras dēļ organismam jāiegūst izsmelšana, precīza informācija no apkārtnes vides. Kukaiņi spēj uztvert visdažādākos kairinājumus — mehāniskos, skaņu, ķīmiskos, redzes utt. Sim nolūkam tiem ir specializēti receptori.

Maņu orgānu morfoloģiskās un funkcionālās pamatvienības ir sensīlas, kas pa vienai vai lielākos vai mazākos sakopojumos izkaisītas kukaiņu ķermenī (dzirdes orgāni, acis utt.). Visas sensīlas radušās no viena sākotnējā tipa, specializējoties attiecīga kairinājuma uztveršanai.

Ikviens sensīla sastāv no vairākiem elementiem. Tā ir viena vai tās ir vairākas maņu (receptoriskās) šūnas. No katras šūnas atiet centrālais izaugums uz nervu sistēmu, kā arī perifēriskais izaugums. Šī izauguma galā vairumā gadījumu ir pārveidota vica bez divām centrālajām fibrillām. Sensīlas ārējās daļas ir kutikulāri veidojumi, kuru uzbūve ir atkarīga no veicamās funkcijas. Maņu šūnas vica virzās uz sensīlas kutikulāro daļu. Šeit tās gals ieiet īpašā kanālā jeb caurulītē, kas fiksē vicas stāvokli.

Visprimitīvākās acimredzot ir sensīlas, kas uztver mehānisko kairinājumu (330. att.). Tādas sensīlas pamatā ir ar kutikulu kustīgi savienots matiņš. Uz matiņa stāvokļa izmaiņām saskarē ar cietiem priekšmetiem vai arī ūdens vai gaisa spiediena ietekmē tūlīt atsauca vica un maņu šūna, kurā rodas uzbudinājums. Šādas taustes vai taktilās sensīlas izkaisītas pa visu kukaiņa ķermeņa virsmu.

Mehāniskie receptori būtībā ir arī t. s. hordotonālās sensīlas jeb skolopori (331. att.), kuri uztver dažāda biežuma svārstības. Tie ietilpst kukaiņu dzirdes orgānu sastāvā. Hordotonālajām sensīlām ir arī dažas uzbūves īpatnības. Ap maņu šūnas perifērisko izaugumu un kutikulārā caurulītē esošo vici veidojas blīvs fibrillārs apvalks — skolopoidais ķermenis, kas izskatās kā mirdzoša serdīte. No augšas sensīlu sedz īpaša segšūna, no kuras kutikularizētās virsmas sākas vici fiksējošā caurulīte. Hordotonālās sensīlas izvietotas gan atsevišķi, gan grupās, vei-

bet kāpuram — 10 (329. att.). Kukaiņiem ir simpātiskā nervu sistēma, kas atiet no galvas smadzenēm un regulē iekšējo orgānu un muskulatūras darbību.

Praktiski visos centrālās nervu sistēmas nodaļījumos ir neirosekretoriskās šūnas (galvas smadzenēs, zemriekles ganglijos, vēdera nervu ķēditē). To sintezētais sekrets tiek transportēts pa aksoniem uz īpašiem veidojumiem — papildķermeņiem un kardiālajiem ķermeņiem, bet pēc tam nonāk hemolimfā. Kardiālie ķermeņi un papildķermeņi atrodas tūlīt aiz galvas smadzenēm virs zarnu trakta. Tie veic iekšējās sekrecijas dziedzeru funkcijas.

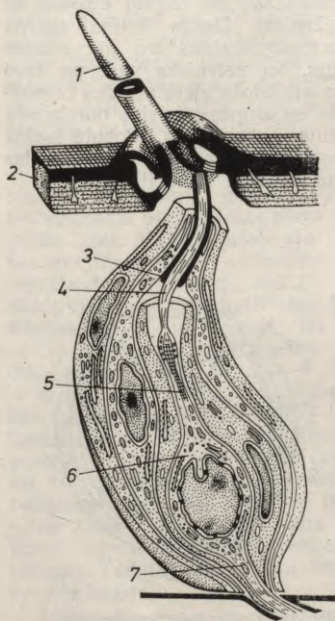
Neirosekretiem ir ļoti liela nozīme kukaiņu hormonālajā sistēmā: tie regulē visu pārējo endokrīno dziedzeru darbību, kuru hormoni nodrošina organisma normālu attīstību, vielmaiņu, novilkšanos utt.

dojot hordotonālos orgānus. Visbiežāk tie pieguļ kutikulas miksto rajonu iekšējai virsmai (ekstremitāšu locītavās vai starp ķermeņa segmentiem). Reizēm tie iegrimuši dziļāk ķermenī un izvietoti uz plānu membrānu caurulītēm, kas nostieptas starp diviem atsevišķiem kutikulas rajoniem (332. att.).

Hordotonālo orgānu funkcijas acimredzot ir dažādas. Tajos gadījumos, kad sensilas piekļaujas kutikulai, tie vienmēr kalpo zemas frekvences vibrāciju uztveršanai. Tiesa, atsevišķos gadījumos (hordotonālie orgāni odu antenās) tie ir jutīgi arī pret augstas frekvences svārstībām. Iekšējie hordotonālie orgāni, liekas, reģistrē kukaiņa ķermeni radušās spiediena un mehāniskā sprieguma izmaiņas.

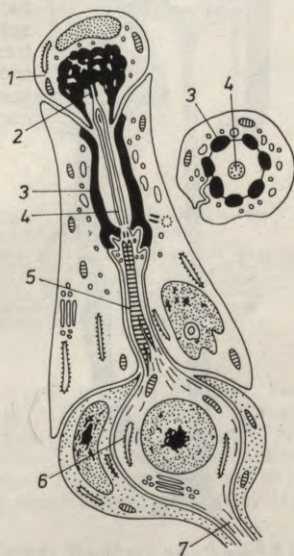
Kukaiņu dzirdei kalpo timpanālie orgāni. To skopolfori saistīti ar plānām kutikulārām timpanālām membrānām, kurām ir bungplēvišu loma.

Tipiska uzbūve ir sienāžu timpanālajiem orgāniem (333. att. A, B; 334. att.), kas atrodas uz priekšējo kāju stilbiem. Stilbu augšdaļās atrodas divas šauras, gareniskas spraugas, kuras ved divos bungdobumos. Šo dobumu plānās iekšējās sienīņas (333. att. B) vērstas viena pret otru.



330. att. Kukaiņu mehanoreceptoriskās sensilas uzbūve (V. Ivanova zīm.):

1 — maņu matiņš, 2 — kutikula, 3 — kutikulārā caurulīte, kas fiksē vici, 4 — pārveidojusies vici, 5 — maņu šūnas perifēriskais izaugums, 6 — maņu šūna, 7 — maņu šūnas centrālais izaugums.



331. att. Kukaiņu hordotonālās sensilas uzbūves shēma (pēc V. Ivanova):

1 — segšūna, 2 — kutikulārā caurulīte, kas fiksē vici, 3 — skopoloidais ķermenis, 4 — pārveidojusies vici, 5 — maņu šūnas perifēriskais izaugums, 6 — maņu šūna, 7 — maņu šūnas centrālais izaugums.

Tās ir bungplēvītes. Ārsienas ir pabiezinātas, un tās sauc par bungvāciņiem. Starp abām savstarpēji blīvi pieguļošām bungplēvītēm stiepjas divi traheju vadi, kuri, iespējams, noder par rezonatoriem. Beidzot, timpanālā orgāna galveno daļu sastāda trīs skolpoforu grupas (334. att.). Skolpofori daļēji piekļaujas pie bungplēvītes, daļēji — pie rezonējošās trahejas. Maņu šūnu centrālie izaugumi veido timpanālo nervu. Pēc tāda paša principa — pēc skolpoforu un timpanālo plēvišu savienojuma — veidoti arī siseņu, tauriņu, circeņu un citu kukaiņu timpanālie orgāni. Tiesa, tie var izvietoties dažādās ķermeņa vietās — uz vēdera priekšējiem segmentiem, pie spārnu pamatnēm utt.

Timpanālo orgānu hordotonālās sensilas uztver dažādas frekvences svārstības; ir augstfrekvences un zemfrekvences sensilas. Viena šāda sensilu grupa vienmēr noskaņota uz tādām frekvencēm, kuras raida šīs pašas sugas pārstāvji. Vispār kukaiņi uztver ļoti plaša diapazona skaņas: no infraskaņas (8—10 Hz) līdz ultraskaņai (45 000 Hz).

Kukaiņi spēj ne tikai uztvert skaņas, bet arī tās radīt. Šāda īpašība raksturīga daudzu grupu pārstāvjiem: taisnspārņiem, vabolēm, plēvspārņiem, tauriņiem u. c. Kukaiņu skaņu orgāni ir ļoti daudzveidīgi.

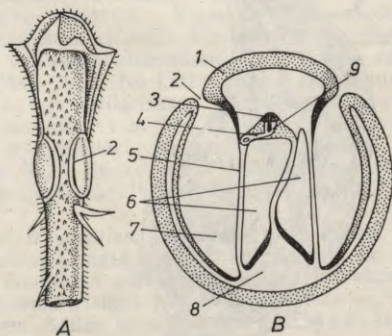
Taisnspārņu čirkstešanu, piemēram, rada īpaši pielāgojumi, kuru atbilstība visbiežāk saistīta

ar spārniem. Sienāžiem šie orgāni atrodas uz priekšējiem spārniem. Dažas kreisā spārna dzīslas kļuvušas zāg zobainas un pārvērtušas par t. s. lociņu, ko dzīvnieks velk pa labo spārnu, uz kura atbilstošā vietā atrodas rezonators. Tas sastāv no augstas dzīslas norobežota spārna laukumiņa — spoguļiša. Robotā lociņa kustība pa spoguļiša malu izraisa uz dzīslas nostieptā spārna laukuma vibrāciju.



332. att. Vaboles koksngrauža (*Ergates spiculatus*) kāpura iekšējais hordotonālais orgāns (pēc Hesa):

1 — membrānas caurule jeb ligaments, 2 — hordotonālais sensilas — skolpofori, 3 — nervs, 4 — kutikula, 5 — hipoderma.



333. att. Sienāža timpanālais orgāns (pēc Svābes):

A — priekšējais stils no priekšas, redzamas timpanālā orgāna atveres (2), B — stība šķersgriezums timpanālā orgāna rajonā; 1 — stība kutikula, 2 — dzirdes sprauga, 3 — segšūna, 4 — skolpofors, 5 — bungplēvīte, 6 — trahejas, 7 — bungdobums, 8 — kājas dobums, 9 — skolopoidais ķermenis.

Siseņiem lociņu veido ļoti sīku zobīņu rinda uz pakalējāju ciskām. Tēviņam beržot ciskas pret priekšējiem spārnēm, zobīņi aizķeras aiz sparna stipri palielinātās radiālās dzislas. Cikāžu tēviņiem ir savdabīgs «balss aparāts» pakalējo krūšu apakšpusē. Tā darbība balstās uz hitina plēvītes ārkārtīgi biežām svārstībām, kas rodas, muskuļiem saraujoties. Ar kukaiņu radītajām skaņām acimredzot tēviņi piesaista mātišu uzmanību.

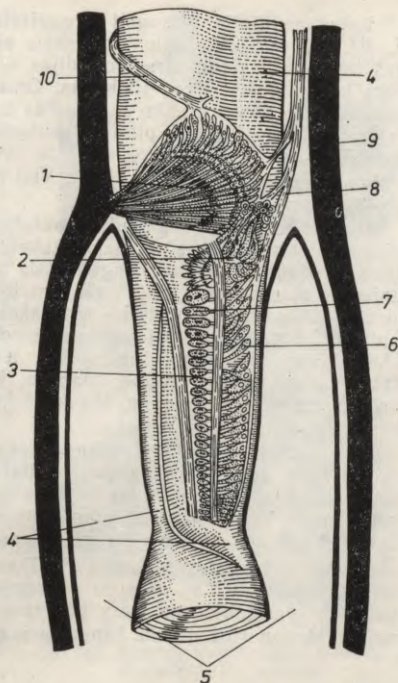
Kukaiņu hemoreceptori ir ožas un garšas sensilas. Ožas sensilu kutikulārie veidojumi (335. att. A, B) ir ļoti daudzveidīgi: sariņi, konusveida piedevas, plātnītes utt. To kopīga iezīme — poraina kutikula. Caur šīm porām līdz sensilu maņu elementiem nonāk smaržvielu molekulas. Ožas sensilas atrodas galvenokārt uz antenām un žokļu taustiem.

Oža kukaiņiem noder gan barības meklēšanai, gan mātišes atrašanai pēc smaržas pārošanās laikā. Mātišes izdala īpašas smaržīgas vielas — dzimumatraktantus. Pietiek ar niecīgu tādas vielas daudzumu (100 molekulas uz 1 cm^3 gaisa), lai radītu zidtauriņu tēviņa uzbudinājumu.

Garšas sensilas kukaiņiem atrodas uz mutes ekstremitātem un pēdu distālajiem posmiem. To kutikulārie elementi ir matiņi vai konusveida piedevas, kas arī ir porainas. Ikvienas sensilas (336. att.) sastāvā ietilpst vairākas receptoriskās šūnas. Katra no tām reaģē uz noteiktu garšas kairinātāju: viena šūna reaģē uz sāli, cita — uz cukurvielām, vēl cita — uz tīru ūdeni. Viena no garšas sensilas maņu šūnām uzlver mehānisku kairinājumu. Tādējādi kukaiņiem, tāpat kā mugurkaulniekiem, garšas sajūtas pavada tauste.

Viskomplicētākie no kukaiņu maņu orgāniem ir redzes orgāni. Tie ir vairāku tipu, no kuriem svarīgākās ir saliktās fasetacis. Tām ir apmēram tāda pati uzbūve kā vēzveidīgo saliktajām acīm.

Fasetacis sastāv no atsevišķām omatīdijām (337. att.), kuru skaits ir atkarīgs galvenokārt no kukaiņu bioloģiskajām īpatnībām. Aktīvu plēsēju un labu lidotāju — spāru — acīs katrā ir līdz 28 000 fasetu. Tajā pašā laikā skudru (plēvspārņu kārtā), it īpaši zem zemes dzīvojošo darba skudru, acis ir tikai 8 vai 9 omatīdijas.



334. att. Sienāža timpanālais orgāns, atvērts no priekšpuses (pēc Svābes):

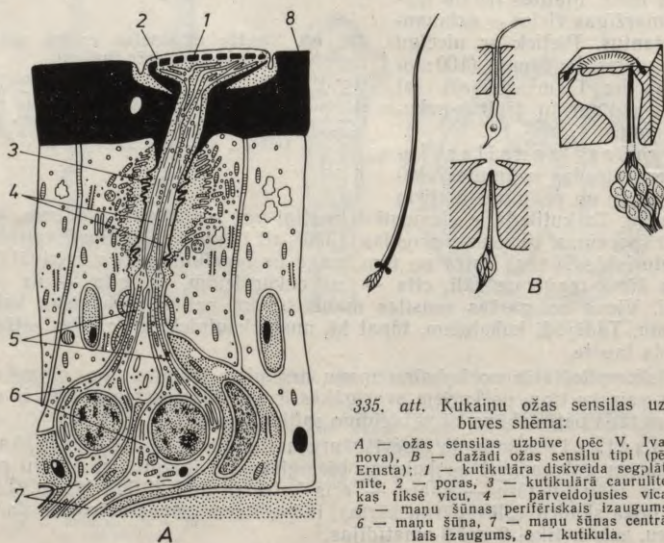
1 — pirmā skolpoforu grupa (zemelgala orgāns), 2 — otrā skolpoforu grupa (starporgāns), 3 — trešā skolpoforu grupa (dzirdes suka), 4 — traheju vadi, 5 — bungdobumi, 6 — skolpoforu maņu šūnas, 7 — skolopoidais ķermenis, 8 — timpanālais nervs, 9 — kutikula, 10 — zemelgala nervs.

Katra omatidija ir augsti organizēta fotooptiska sensila (338. att. A, B). Tās sastāvā ietilpst optiskais aparāts, kas ietver arī caurspīdīgas kutikulas rajonu virs omatīdijas — radzeni un t. s. kristālkonusu, kurš kopumā veic lēcas funkcijas. Omatīdijas uzvērējaparāts ir vairākas (4—12) receptoriskās šūnas. Tās ir augsti specializētas šūnas, par to liecina visu struktūru pilnīga izžušana. So šūnu jutīgās daļas — r a b d o m ē r i — ir blīvi mikrobārkstīņu sakopojumi. Tie atrodas omatīdijas centrā un blīvi pieguļ cits citam. Visi kopā tie veido acs gaismasjutīgo elementu — r a b d o m u.

Omatīdijas malām pieguļ ekranizējošās pigmentšūnas. Tās diezgan būtiski atšķiras dienas un nakts kukaiņiem. Dienas kukaiņiem pigmentšūnā ir nekustīgs un pastāvīgi nodala blakus esošās omatīdijas, nelaižot gaismas starus cauri no vienas omatīdijas citā. Nakts kukaiņiem pigmentšūnās var pārvietoties un sakoncentrēties tikai šūnu augšdaļās. Līdz ar to gaismas stari vienlaicīgi nokļūst ne tikai viena, bet vairāku blakus omatīdiju maņu šūnās. Tas ievērojami (gandrīz divkārt) paugstina acs kopīgo jutību. Dabiski, ka šāda adaptācija izveidojusies krēslas un nakts kukaiņiem. No omatīdijas maņu šūnām atiet nervu gali, kas kopā veido redzes nervu.

Bez saliktajām acīm daudziem kukaiņiem ir vēl arī vienkāršās acis (339. att.), kuru uzbūve neatbilst atsevišķas omatīdijas uzbūvei. Gaismas laužējam aparātam ir lēcas forma, tieši zem tā atrodas maņu šūnu kārtā. Visu aci izklāj pigmentšūnas. Vienkāršo acu uzbūve un optiskās īpašības nedod iespēju uztvert priekšmetu attēlus.

Kukaiņu kāpuriem vairumā gadījumu ir tikai vienkāršās acis, kuras pēc uzbūves tomēr atšķiras no pieaugušo stadiju vienkāršajām acīm. Nekāda acu pārmantošana starp kāpuriem un pieaugušajiem kukaiņiem nenoiet. Metamorfozes laikā kāpuru acis pilnīgi resorbējas.



335. att. Kukaiņu ožas sensilas uzbūves shēma:

A — ožas sensilas uzbūve (pēc V. Ivanova), B — dažādi ožas sensilu tipi (pēc Ernsta): 1 — kutikulāra diskveida segplātnīte, 2 — poras, 3 — kutikulārā caurulīte, kas fiksē vīcu, 4 — pārveidojusies vīca, 5 — maņu šūnas perifēriskais izaugums, 6 — maņu šūnā, 7 — maņu šūnas centrālais izaugums, 8 — kutikula.

Kukaiņu redzes spēja ir augsti attīstīta. Tomēr saliktās acs strukturālo īpatnību dēļ izveidojies īpašs acs fizioloģiskais mehānisms. Dzīvniekiem ar saliktajām acīm raksturīga mozaikveida redze. Omatidiju mazie izmēri, kā arī to norobežotība ir par iemeslu tam, ka katra maņu šūnu grupa uztver tikai nelielu un samērā šauru staru kūli. Stari, kuri krit ar lielāku slīpumu, nonāk ekranizējošās pigmentšūnās, nesasniedzot gaismasjutīgos omatidiju elementus. Tādā veidā shematiski katra omatidija saņem tikai neliela punkta attēlu no acs redzeslaukā esošā objekta. Rezultātā attēls veidojas no tik daudziem gaismas punktiem atbilstoši dažādām objekta daļām, cik fasetu uztver no objekta nākošos perpendikulāros starus. Kopīgā aina kombinejas it kā no daudzām sīkām attēla daļiņām, kuras savstarpēji pievienojas cita citai.

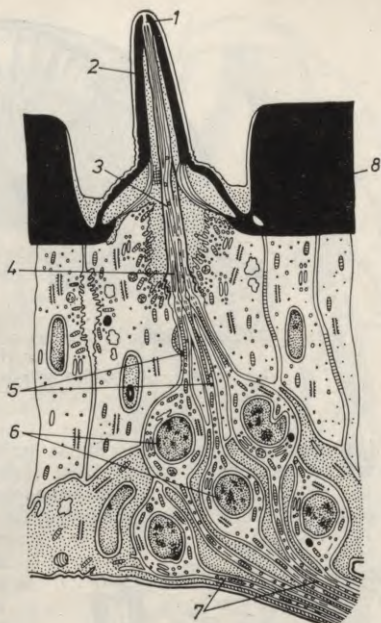
Arī krāsu uztvere kukaiņiem ir savdabīga. Augstāko *Insecta* grupu pārstāvji atšķir krāsas. Tā balstās uz trīs galveno krāsu uztveri, kuru sajaukšanās tad arī sniedz apkārtējās pasaules krāsaino daudzveidību. Tomēr salīdzinājumā ar cilvēka redzi kukaiņiem vērojama stipra novirze uz spektra īso viļņu pusi, tie uztver zaļdzeltenos, zilos un ultravioletos starus. Mēs ultravioletos starus neredzam. Tātad pasaules uztvere krāsās kukaiņiem ir pavisam citādāka nekā mums.

Pieaugušo kukaiņu vienkāršo acu funkcijas vēl nopietni jāpēta. Acimredzot tās kaut kādā mērā papildina saliktās acis, ietekmējot kukaiņu uzvedības aktivitāti dažādos gaismas apstākļos. Bez tam domā, ka vienkāršās acis kopā ar saliktajām acīm spēj uztvert polarizētu gaismu.

Bez iepriekš minētajiem maņu orgāniem kukaiņiem ir vēl virkne receptorisku aparātu. Tādas ir apkārtējās vides temperatūras un mitruma uztverošās sensilas. Ūdens kukaiņi spēj reģistrēt spiediena izmaiņas utt.

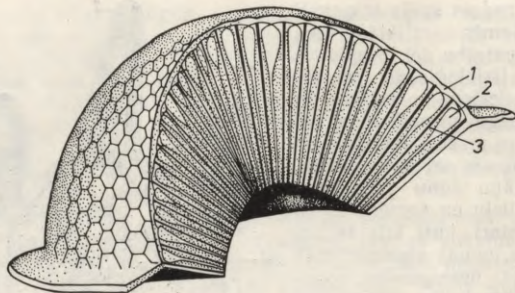
Elpošanas orgāni. Elpošanai kalpo sarežģīti attīstīta traheju sistēma (340. att.). Ķermeņa sānos atrodas līdz 10 pāriem vai reizēm mazāk elpatveru jeb stigmū: tās ir viduskrūtīs, pakalējās krūtīs un 8 vēdera segmentos.

Stigmām bieži ir īpaši slēdzējaparāti. Katra no tām pāriet īsā šķērskanalā, bet visus šķērskanālus savstarpēji savieno viens vai vairāki pāri galveno garenisko traheju vadu. No gareniskajiem vadiem sākas sīkakas trahejas, kas daudzkārtīgi zarojas un ar saviem atzarojumiem apņem visus orgānus. Katra traheja beidzas ar gala šūnu, no kuras atiet radiāli



336. att. Kukaiņu garšas sensilas uzbūves shēma (pēc V. Ivanova):

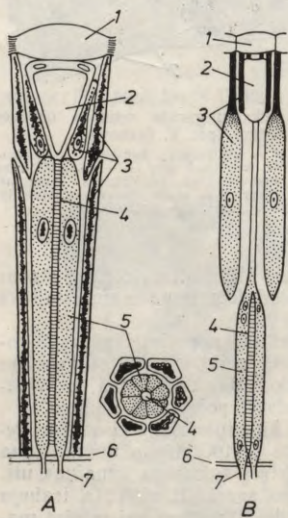
1 — pora, 2 — kutikulārais konuss, 3 — kutikulārā caurulīte, kas fiksē vīcu, 4 — pārveidojusies vīca, 5 — maņu šūnas perifēriskais izaugums, 6 — maņu šūna, 7 — maņu šūnas centrālais izaugums, 8 — kutikula.



337. att. Kukaiņa saliktās acs uzbūves shēma; daļa acs izgriezta (pēc Heses):

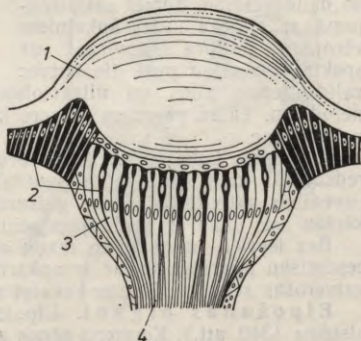
1 — radzene — caurspīdīga kutikula, 2 — kristālkonusi, 3 — pigments starp omatīdijām.

izaugumi (341. att.). Šīs šūnas gala zari (traheolas) iekļūst pat atsevišķās ķermeņa šūnās. Reizēm trahejas veido vietējus paplašinājumus jeb gaisa maisus, kuri sauszemes kukaiņiem veicina gaisa ventilāciju traheju sistēmā. Ūdens kukaiņiem tie, šķiet, noder par rezervuāriem gaisa uzkrāšanai ķermenī. Trahejas rodas kukaiņu dīglim kā dziļi ektodermas ieliekumi. Tāpat kā visus pārējos ektodermālos veidojumus, tās izklāj kutikula (341. att. B). Kutikulas virsējā slāni veidojas spirāliski uzbū-



338. att. Dienas kukaiņu (A) un nakts un krēslas kukaiņu (B) omatīdiju uzbūves shēma (pēc Mazohina-Poršņakova):

1 — radzenes caurspīdīgais rajons — lēca, 2 — kristālkonusi, 3 — pigmentšūnas, 4 — rābdoms, 5 — maņu šūnas, 6 — bazālā membrāna, 7 — maņu šūnu centrālie izaugumi.



339. att. Vienkāršās acs uzbūves shēma (pēc Vēbera):

1 — radzenes caurspīdīgā daļa — lēca, 2 — pigmentšūnas, 3 — maņu šūnas, 4 — maņu šūnu centrālie izaugumi.

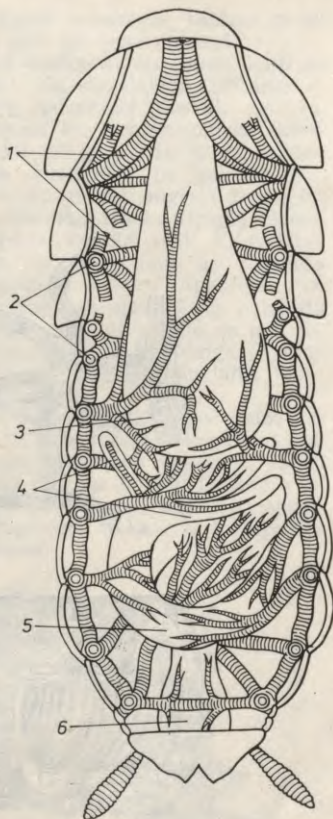
zinājumi, kas trahejai piedod elastīgumu un kavē sienīņu sakļaušanos.

Skābekļa nokļūšana traheju sistēmā un oglekļa dioksīda izvadīšana no tās vienkāršākajos gadījumos notiek uz difūzijas pamata caur pastāvīgi atvērtajām stigmām. Tas tomēr novērojams tikai kukaiņiem, kuri dzīvo palielinātā mitruma apstākļos.

Uzvedības aktivizācija un pāreja uz sausiem biotopiem ievērojami sarežģī elpošanas mehānismu. Pieaugošās organisma prasības pēc skābekļa tiek apmierinātas ar speciālu elpošanas kustību palīdzību, izplešoties un saraužoties vēderam. Šajā laikā notiek traheju maisu un galveno traheju vadu ventilācija. Slēdzējaparātu izveidošanās stigmās samazinājusī ūdens patēriņu elpošanas procesā. Tā kā difūzijas ātrums ūdens tvaikiem ir mazāks nekā skābeklim, tad islaicīgās stigmu atvēršanās laikā skābeklis spēj iekļūt traheju sistēmā, bet ūdens zaudējums izrādās minimāls. Daudziem ūdeni dzīvojošiem kukaiņu kāpuriem (piemēram, spārēm, viendienītēm u. c.) traheju sistēma ir slēgta, t. i., stigmū nav, bet pats traheju tīkls ir izveidots. Šādām formām skābeklis difundē no ūdens caur plātnišveida vai krūmveida trahejžāunām — plānsienu ķermeņa izaugumiem ar bagātīgu traheju tīklojumu (342. att.). Visbiežāk trahejžāunas atrodas ķermeņa sānos saistībā ar daļu no vēdera posmiem (viendienišu kāpuriem). Skābeklis difundē cauri žaunu plānajiem apvalkiem, nokļūst trahejās un pēc tam tiek iznēsāts pa ķermeni. Kad kāpuri, kas elpo ar žaunām, pārvēršas par pieaugušajiem sauszemes kukaiņiem, žaunas izzūd, atveras stigmās un slēgtā traheju sistēma pārvēršas par vaļēju.

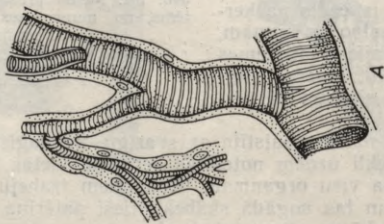
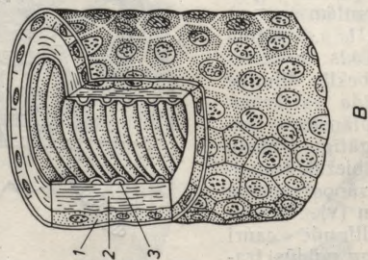
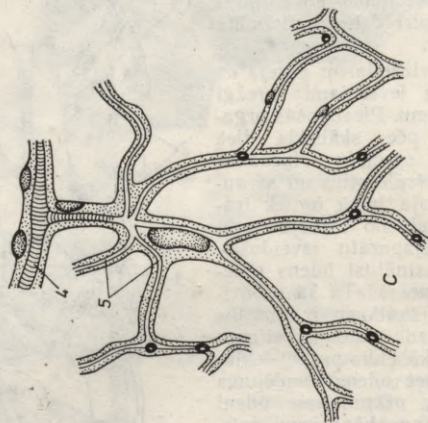
Kukaiņu elpošanas sistēma saistīta ar svarīgu fizioloģisku īpatnību. Parasti dzīvnieki skābekli uzņem noteiktās ķermeņa vietās un no turienes asinis to iznēsā pa visu organismu. Kukaiņiem traheju tīkls izplatīts pa visu ķermeni, un tas nogādā skābekli tieši patēriņa vietās, t. i., ausos un sūnās, ar to it kā nomainot asinsvadus.

Asinsrites sistēma sakarā ar iepriekš minēto elpošanas sistēmas īpatnību kukaiņiem attīstīta samērā vāji. Vēderā virs zarnu trakta gul' gara cauruļveida sirds (343. att.). Tās pakalgs ir akli slēgts, bet dobums ar šķērssienām, kurās atrodas vārstu atveres, sadalīts vairākās (visbiežāk 8) kamerās. Sirds sienās ir muskuļu šķiedras, kas nodrošina tās saraušanos. Katrai kamerai ir pāris sānu ostiju. Priekšgalā sirds



340. att. Melnā prusaka traheju sistēma, no mugurpuses (pēc Maijala un Dennija):

- 1 — traheju vadi, 2 — stigmās, 3 — guza,
4 — piloriskās piederavas, 5 — viduszarna,
6 — galazarna.



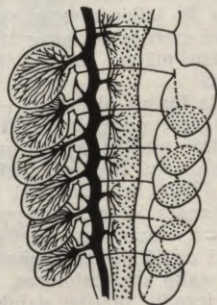
341. att. Kukaiņu traheju uzbūve (pēc Vēbera un Holmgrena):
 A — trahejas rajons ar atzarojumiem, B — trahejas sienas ielētāja palielinājums, C — trahejas
 gaisa sūta, 1 — trahejas epitēlijs, 2 — trahejas ielētāja spirāklis, 3 — trahejas
 hitina iekšējā uzbūvējumums, 4 — trahejas, 5 — traheolas (cilvēkiem atzarojumi bez hitina iekšējās).

pāriet muskuļotā galvas aortā. Tā, sasniegusi smadzenes, beidzas ar atveri, un tā hemolimfa no aortas nonāk tieši ķermeņa dobumā.

Sirdi apņem ķermeņa dobuma daļa jeb perikardiālais sinuss, kuru no pārējā dobuma atdala ļoti plāna, daudzās vietās caurumaina šķērssiena — augšējā diafragma. Ar to savienota pāra spārnveida muskuļu sistēma, kas atrodas zem sirds. Daudziem kukaiņiem bieži ir analogiska šķērs-sieniņa ķermeņa lejasdaļā zem zarnu trakta (344. att. A). Sirds un diafragmas sadarbība nodrošina hemolimfas cirkulāciju pa kukaiņa ķermenī (344. att. B). Saraužoties spārnveida muskuļiem, augšējā diafragma nolaižas uz leju un atbilstoši palielina perikardiālā sinusa tilpumu. Hemolimfa ieplūst tā dobumā, bet no turienes caur ostijām sirdī. Viļņveidīgā kustība no sirds pakalga uz priekšējo dzen hemolimfu uz dzīvnieka galvu, kur tā pa aortas atveri izplūst ķermeņa dobumā. Apakšējās diafragmas kustība virza hemolimfu uz ķermeņa pakalgalu. Sirds pulsāciju biežums stipri variē ne tikai dažādām sugām, bet arī vienam un tam pašam kukaiņim dažādos fizioloģiskos stāvokļos. Tā ceriņu sliņga (*Sphinx ligustri*) sirds miera stāvoklī saraujas 60—70, bet lidojuma laikā 140—150 reižu minūtē.

Kukaiņu hemolimfa ir bezkrāsains vai dzeltenīgs šķidrums. Retos gadījumos, piemēram, *Tendipes* odu kāpurim, izšķīdušais hemoglobīns piedod hemolimfai spilgti sarkanu krāsu. Hemolimfa satur fagocītus, kā arī speciālas asins šūnas. Hemolimfas galvenā funkcija ir apgādāt audus un orgānus ar barības vielām. Bez tam hemolimfā nonāk izšķīduši vielmaiņas produkti, kurus tā aizvada uz izvadorgāniem. Sakarā ar traheju sistēmas attīstību elpošanas procesā hemolimfai nav liela nozīme.

Dzimumsistēma. Kukaiņi ir šķīrtdzimumu dzīvnieki un nereti tiem ir spilgti izteikts dzimumdimorfisms. Tas izpaužas tēviņa mazākajos izmēros (daudziem tauriņiem), abu dzimumu dažādā krāsojumā (daudziem tauriņiem) vai arī vēl būtiskākās pazīmēs. Tā, piemēram, tēviņiem uz ķermeņa parādās dažādi izaugumi (degunradzvaļoju rags)

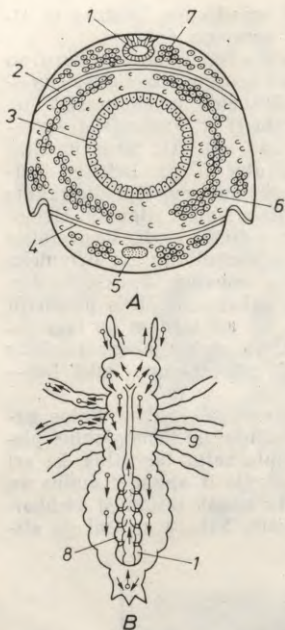


342. att. Viendienītes kāpura lapveidīgās trahejzāunas (trahejas melni iekrāsotas) (no Svanviča).



343. att. Odensvaboles (*Dytiscus marginalis*) sirds uzbūve (no Kuzņecova):

1 — aorta, 2 — sirds, 3 — ostijas, 4 — spārnveida muskuļi.



344. att. Kukaiņu asinsrite:

A — sirds un diafragmas izvietojuma shēma — kukaiņa ķermeni (pēc Svanviča), B — spāres kāpura asinsrites shēma (pēc Kolbes). 1 — sirds, 2 — augšējā diafragma, 3 — zarna, 4 — apakšējā diafragma, 5 — ventrālā nervu ķēdīte, 6 — taukķermeņi, 7 — perikardiālās šūnas, 8 — muskuļi zem sirds, 9 — aorta. Ar bultām parādīts hemolimfas plūsmas virziens.

Nereti dzimumatveres rajonā attīstās īpašas piedevas — dēķļi, kuri kalpo olu iedēšanai cietā substrātā (augsnē, augu audos utt.).

Vīrišķā dzimumsistēma (346. att. B) sastāv no pāra vienkāršu vai vairākās daivās sadalītu sēklinieku. No tiem atējošie sēklvadī saplūst kopīgā sēklas izviedējkanālā. Tajā bez tam ļoti bieži atveras pāra papilddziedzeri. Sēklas izviedējkanāls iet cauri kopulācijas orgānam, kas ir ķermeņa sienas cilindrisks izaugums un atrodas nelielā padziļinājumā — kloakā, kurā atveras arī anālā atvere. Kukaiņiem, kuriem kopulācijas orgāna nav, spermatozoīdi saļņ spermatorfos, kurus apņem salikts apvalks, un šādā veidā tie tiek ievadīti mātītes dzimumatverē.

Attīstība. Kukaiņiem attīstība iedalās divos periodos — embrionālajā un postembrionālajā.

Embrionālā attīstība. Kukaiņu olšūnām parasti ir ovāla forma, un tās ir bagātas ar dzeltenumu, kas aizpilda visu olas centrālo daļu. Sakarā ar to olas drostalošanās ir daļēja, virspusēja (347. att.). Rezultātā veidojas blīva vienādu šūnu kārtā — blastoderma, kas

vai arī daži orgāni tēviņiem attīstās spēcīgāk nekā mātītēm (brīžvaboleņm milzīgie augšzokļi, ūsaiņiem pagarināti taustekļi). Reizēm tikai tēviņi ir spānoti, bet mātītēm spāri reducējušies vai arī pavisam izzuduši (dažiem sprizmešiem; 345. att.).

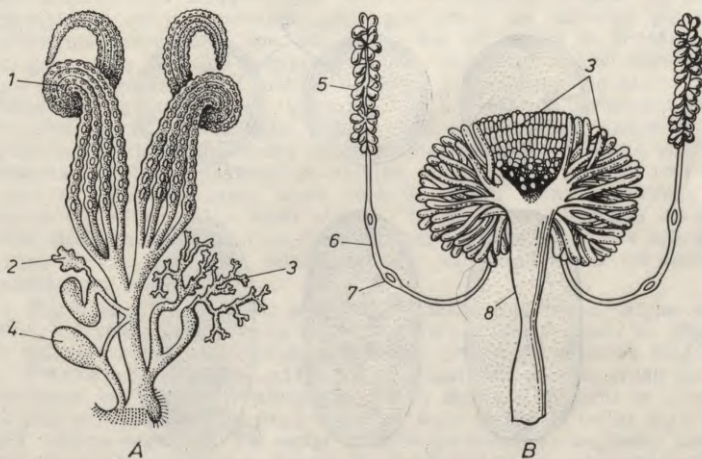
Dzimumdziedzeri ir pāra veidojumi. Mātītēm (346. att. A) katra olnīca parasti sastāv no noteikta skaita olu caurulīšu, kuras kā rokas pirksti izvietojas virs kopīga izvadkanāla — olvada. Katras olu caurulītes akli noslēgtajā galā atrodas siku, vienveidīgu digļšūnu sakopojums. Virzienā uz olvadu olu caurulīte pamazām paplašinās un sadalās vairākās olu kamerās. Katrā kamerā ir pa lielai olšūnai, kuru apņem īpaša folikulārā epitēlija kārtā. Sis epitēlijsūnas pirms olas izdēšanas izdala ap to apvalku. Starp kukaiņu olām atrodas barības šūnu grupa, kuras patērē ola augšanas laikā. Ola augot pārvietojas olu caurulītē virzienā uz olvadu, bet caurulītes slēgtajā galā no digļšūnām veidojas jaunas olas un barības šūnas.

Abi olvadi saplūst nepāra makstī, kura atveras uz āru vēderpusē zem anālās atveres. Makstī atveras vēl īpaši pūslītis — sēklas uztvērējs, kur uzglabājas sēkla pēc apaugļošanas. Bez tam nereti makstī atveras arī muskuļota kopulācijas soma, kurā tēviņš ievada savu kopulācijas orgānu. Spermatozoīdi pēc tam pārvietojas uz sēklas uztvērēju. Dažiem kukaiņiem kopulācija notiek tikai reizi vairākos gados, un visu šo laiku spermatozoīdi saglabājas dzīvi mātītes sēklas uztvērējā, piemēram, bišu mātēi, kuras dzīve ilgst 4—5 gadus.



345. att. Salsprižmeši (no Brēma):

Erannis defoliaria, 1 — tēviņš, 2 — mātīte, 3 — kāpurs; *Erannis aurantiaria*, 4 — tēviņš, 5 — mātīte; *Operophtera brunata*, 6 — kapurs, 7 — tēviņš, 8 — mātīte.



346. att. Kukaiņu dzimumsistēmas uzbūve:

A — zidtauriņa (*Bombyx mori*) sievišķais dzimumaparāts (pēc Zirāra), B — melnā prusaka (*Melipotis prusaca*) vīrišķais dzimumaparāts (no Majjala un Dēnija); 1 — no četrām olu caurulītēm veidošas olnīcas, 2 — sēklas uztverējs, 3 — papilddziedzeri, 4 — kopulācijas soma, kuru īpašs kanāls savieno ar sēklas uztverēju; kopulācijas somas un maksts ārējās atveres atrodas blakus, 5 — seklīnieks, 6 — seklvads, 7 — tā dalītā daļa, 8 — sēklas izsviedējkanāls.

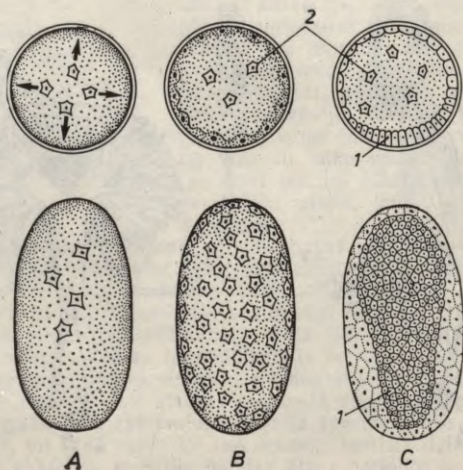
apņem centrālo dzeltenumu. Daļa kodolu pie tam paliek dzeltenuma masā, un no tiem vēlāk veidojas dzeltenumsūnas (347. att.). Nākamā diġļa vēderpusē blastoderma pabiezinās. Šo rajonu sauc par diġlsloksnīti. No tās tālākajā attīstības gaitā attīstās diġļa ķermeņa galvenā daļa.

Diġlsloksnītes rajonā sākas diferenciacijas procesi. Blastodermas šūnām vairojoties un izejot dziļumā, veidojas divas mezodermālo šūnu sloksnītes, bet pati blastoderma kļūst par ektodermu. Vēlāk mezodermālās sloksnītes dalās pāra aizmetņos, kas ir sākums divu celomisko maiņu rindām. Augstākajiem kukaiņiem (*Diptera* kārtā) mezodermālo sloksnīšu segmentācija tiek nomākta un patstāvīgi celomi nenorobežojas.

Jautājums par entodermas formēšanos kukaiņiem vēl nav pilnībā noskaidrots. Daudzām formām entodermas aizmetnis acimredzot ir dzeltenumsūnas. *Diptera* un dažiem citiem kukaiņiem diġlsloksnītes priekšējā un pakalējā galā norobežojas divas šūnu grupas, kuras arī tiek uzskatītas par entodermas aizmetņiem.

Jau diġļlapu aizmešanās sākumā notiek kukaiņu attīstībai ļoti raksturīgais diġļlapvalku veidošanās process (348. att.).

Parasti diġlsloksnītes perifērijā ektoderma veido sākumā valnīti, bet pēc tam divslāpainu kroku, kura pakāpeniski apaug diġlsloksnīti. Pati diġlsloksnīte nedaudz iegrimst dzeltenumā. Beidzot krokas malas virs diġļa noslēdzas. Starp kroku un diġli paliek ar šķidrumu pildīts amnija dobums, kuru no ārvides atdala divkārs apvalks. Apvalka ārējā kārtā rodas, virs diġļa savienojoties ektodermālajai krokai, un to sauc par serozo apvalku jeb serozu. Iekšējā kārtā rodas, savienojoties šīs pa-



347. att. Kukaiņu olas drostalošanās un diġlsloksnītes veidošanās (pēc Joffa):

A — drostalošanās sākums, B — blastodermas veidošanās sākums, C — diġlsloksnītes veidošanās: augšējā rindā — diġļu šķēsgriezumi, apakšējā rindā — diġlis ventrāli; 1 — diġlsloksnīte, 2 — dzeltenumsūnas.

šas krokas iekšējam slānim. Ši iekšējā kārtā tieši izklāj amnija dobumu, un to sauc par amniju. Seroza un amniji aizsargā digli no bojājumiem.

Sajā laikā diglsloksnīte segmentējas, pie tam segmenti atdalās tāpat kā pārējiem *Arthropoda* un posmtārpiem virzienā no priekšas atpakaļ (349. att. A, B).

Galvas nodalījumā aizmetas acu daivas un antenālās daivas ar atbilstošiem aizmetņiem, interkalārais segments, kas vēlāk reducējas, un 3 mutes ekstremitāšu segmenti. Tālāk pakāļpusē diferencējas 3 krūšu segmenti ar ekstremitāšu aizmetņiem un 11 vēdera segmenti.

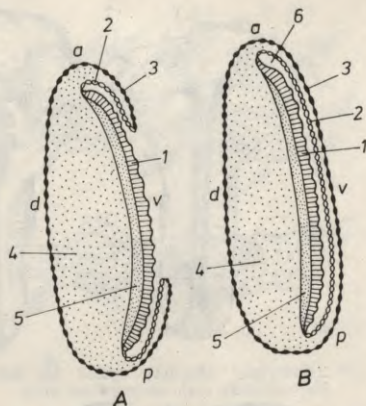
Iekšējo orgānu diferencēšanās galvenajos vilcienos ir šāda. Priekšzarna un galazarna veidojas no diviem ektodermāliem ieliekumiem. Sarežģītāks ir jautājums par viduszarnas apbrīnojami liela daudzveidību. Reizēm viduszarnas attīstās no entodermālajām dzeltenumšūnām, citos gadījumos tās attīstībā piedalās ektodermālie elementi — speciālās šūnas, kas lokalizējas uz priekšzarnas un galazarnas aizmetņu slēgtajiem galiem, un bezdot, virknei sugu (laputu partenogētiskajām mātītēm, dažiem jātnieciņiem) viduszarnas veidojas tikai no ektodermas, stipri izplešoties priekšzarnas aizmetnim, kurš aizsniedz ķermeņa pakāļgalu. Entodermālie elementi šajā gadījumā deģenerējas. Malpigijvadi rodas no galazarnas ektodermas. Nervu sistēma aizmetas kā ektodermas ventrāls valnītis, kurš pēc tam iegrimst zem apvalkiem. Celomiskie maisi sarūk, veidojot jauktu ķermeņa dobumu — miksoceļu. Atbrīvojušies šūnu elementi kļūst par izejmateriālu muskuļiem, sirdij, taukķermenim un dažiem citiem orgāniem. Primārās dzimumšūnas aizmetas ļoti agri, reizēm jau tad, kad dzeltenumu vēl apņem vienkārtaina blastoderma.

Diglis aug, nepārtraukti patērējot barības dzeltenumu, diglāpvalki plīst, krokveidīgi saritinās uz mugurpusi un pēc tam deģenerējas. Diglis ir gatavs iziet no olas, un ar to kukaiņa embrionālā attīstība beidzas.

Postembrionālā attīstība. Kukaiņiem no olas iznāk jauns dzīvnieks vai kāpurs ar pilnīgu segmentu skaitu. Izņēmums ir vienīgi primitīvie segžokļaini no *Protura* kārtas, kuru mazūļiem trūkst triju pēdējo vēdera segmentu. Tie secīgi veidojas no pakāļējās augšanas zonas pēc pirmajam novilkšanās reizēm. Tādējādi kukaiņiem raksturīga attīstība bez anamorfozes, un tikai proturām vērojamas anamorfozes paliekas.

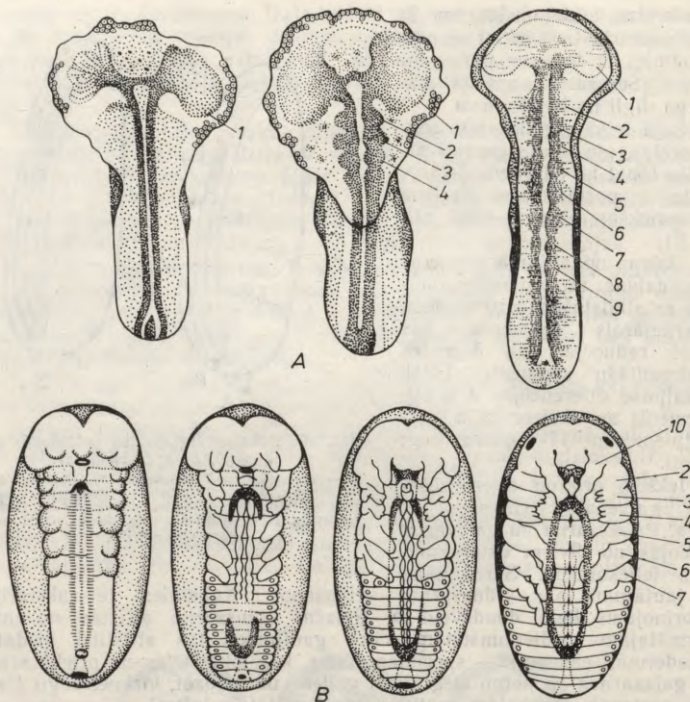
Kukaiņu postembrionālajai attīstībai raksturīga ievērojama daudzveidība, ko lielā mērā nosaka šis dzīvnieku grupas pārstāvju bioloģiskās īpatnības.

Visprimitīvākajām formām (*Entognatha* apakškl.) jaunā organisma augšana un attīstība ar būtiskām uzbūves izmaiņām nesaistās. Mazuļi



348. att. Kukaiņu diglāpvalku veidošanās stadijas (A, B) (pēc Heidera):

1 — diglsloksnīte, 2 — amniji, 3 — seroza, 4 — dzeltenums, 5 — entodermas un mezodermas kopīgais aizmetnis, 6 — amnija dobums, a — priekšējais pōls, p — pakāļējais pōls, d — dorsālā puse, v — ventrālā puse.



349. att. Kukaiņa digļa segmentācija:

A — vaboles *Melasoma* digļsluksnītes trīs secīgas segmentācijas stadijas (pēc Koršilta un Heidera), B — digļa segmentācijas un ekstremitāšu veidošanās shēma (no Joffa); 1 — galvas daiva, 2-4 — žokļu segmentu aizmetņi, 5-7 — krūšu segmentu aizmetņi, 8, 9 — divu pirmo vēdera segmentu aizmetņi, 10 — taustekļu aizmetņi.

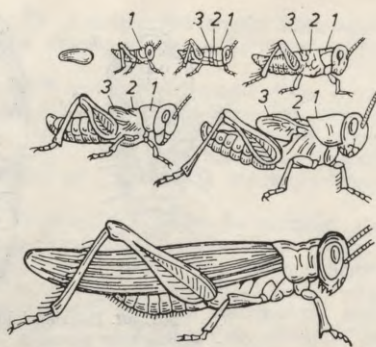
visās galvenajās līnijās līdzīgi mātes organismam, t. i., kāpura stadijas un metamorfozes nav. Būtībā šajā gadījumā notiek tieša attīstība.

Spārnotiem kukaiņiem, kuri evolūcijas ziņā stāv augstāk, gluži otrādi, raksturīga metamorfoze, pie tam pēc pārvērtību rakstura tie daļās hemimetaboliskos — ar nepilnīgu pārvēršanos un holometaboliskos — ar pilnīgu metamorfozi. Nepilnīgā metamorfozē raksturīga zemākorganizētām spārnoto kukaiņu grupām: taisnspārņiem, prusakiem, blaktīm, viendienītem, spārēm. Nepilnīgajā metamorfozē (350. att.) no olas iznākušais kāpurs pēc vispārējā izskata daudzējādi līdzīgs pieaugušam kukainim, bet atšķiras no tā galvenokārt ar neattīstītiem spārņiem, nepilnīgi attīstītām sekundārām dzimumpazīmēm un nereti ar dažu provizorisku, tikai kāpuram raksturīgu orgānu attīstību: piemēram, trahejžaunas viendienīšu kāpuriem u. c. Spārni sākumā ir tik tikko pamanāmu āreju aizmetņu veidā. Kāpura un pieauguša organisma pazīmju izlīdzināšanās notiek pakāpeniski, vairākkārt novelkoties. Ar katru nākamo novilkšanos kāpurs kļūst līdzīgāks kukaiņa pieaugušajai stadijai jeb i m a g o, spārnu aizmetņi kļūst lielāki utt.

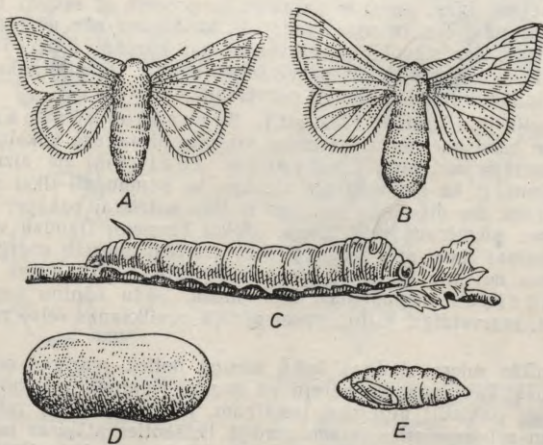
Dažiem primitīvajiem kukaiņiem novilkšanās skaits ļoti liels un var sasniegt 25—30 (viendienītēm). Citu kārtu pārstāvjiem novilkšanās skaits mazāks (4 vai 5).

Holometabolisko kukaiņu attīstība ir citāda (351. att.). Kāpurs krasi atšķiras no pieauguša dzīvnieka: tam vispār nav spārnu ārējo aizmetņu, reizēm ir cits ekstremitāšu skaits utt. Kāpura pazīmes saglabājas vairākas novilkšanās reizes, t. i., visā kāpura dzīves perioda laikā. Holometabolisko kukaiņu kāpuri ir ļoti daudzveidīgi. Kāpurs no imago atšķiras ar virkni primitīvu pazīmju: ar homonomāku segmentāciju, spārnu trūkumu, maņu orgānu vāju attīstību (salikto acū nav, ir tikai vienkāršās acis, antenas ļoti mazas utt.), bet daudzos

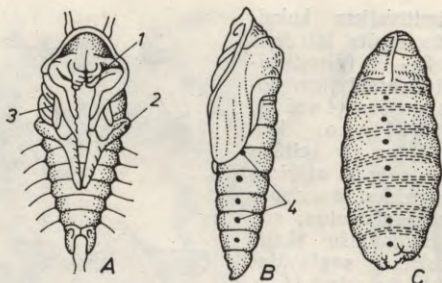
gadījumos ar ekstremitāšu uzbūvi un skaitu. Mutes ekstremitāšu uzbūve kāpuriem ļoti bieži ir viena tipa (tauriņu kāpuriem — grauzējtipa), bet pieaugušiem — cita tipa (pieaugušiem tauriņiem — sūcējtipa). Arī ejkāju skaits un uzbūve dažādu sistematisko grupu kāpuriem ir atšķirīgi. Daudziem ir tikai trīs ekstremitāšu pāri pie krūšu segmentiem (vaboļu kāpuriem u. c.). Tauriņu un dažu plēvspārņu (zāglapseņu) kāpuriem pie vēdera segmentiem attīstās vēl vairāki pāri ekstremitāšu — neistās kājas, kurām ir vājāka segmentācija, kā arī piesūcekņi. Pieaugušiem kukaiņiem šis



350. att. Siseņa (*Locusta migratoria*) nepilnā metamorfoze (pēc Holodkovska):
1—3 — krūšu segmenti



351. att. Zidtauriņa (*Bombyx mori*) pilnīgā metamorfoze (pēc Leiņa):
A — tēviņš, B — mātīte, C — kāpurs, D — kokons, E — no kokona izņemta kūniņa.



352. att. Kukaiņu kūniņas (pēc Vēbera):

A — vaboles brīvā kūniņa, B — tauriņa segtā kūniņa, C — mušas mucīgvēda kūniņa; 1 — antena, 2 — kāja, 3 — spārnu aizmetņi, 4 — stigmas.

kājas nesaglabājas. Un, beidzot, ir arī praktiski bezkāju kāpuri, kuriem ne tikai krūšu, bet arī daļa mutes ekstremitāšu var reducēties, un ķermenis iegūst mazkustīga, neskaidri segmentēta maisa veidu. Tāda uzbūve raksturīga kāpuriem, kurus vai nu baro pieaugušie īpatņi (daudzi plēvspārņi), vai arī tie dzīvo uz barības substrāta. Tādi ir, piemēram, parazitiskie kāpuri un formas, kas dzīvo dažādās pūstošās organiskās vielās (daudzi divspārņi — *Diptera* kārta).

Kā jau iepriekš minēts, kāpuram raksturīgā uzbūve saglabājas visu kāpura periodu: pārvēršanās notiek pakāpeniski, bet metamorfozei nepieciešamās izmaiņas paliek līdz pēdējai kāpura novilkšanās reizei. Šajā periodā kāpura ķermeni notiek tik dziļas pārmaiņas, ka apgrūtināti un pat neiespējami kļūst parastie fizioloģiskie procesi, it sevišķi barošanās un pārvietošanās. Tas izpaužas tādejādi, ka kāpurs pēc pēdējās novilkšanās pāriet miera stāvoklī — pārvēršas par kūniņu. Kūniņa ir pati raksturīgākā holometaboliskās pārvēršanās stadija. Jo pilnīgāks ir miera stāvoklis, jo labāk izteikta pilnīgā pārvēršanās.

Izšķir triju tipu kūniņas (352. att.). Brīvajām kūniņām skaidri redzami un brīvi paceļas uz ķermeņa virsmas pieauguša kukaiņa spārnu un ekstremitāšu aizmetņi. Segtajām kūniņām šie aizmetņi tik cieši piekļauti, it kā pielīmēti pie vidukļa, ka pamanāmi tikai neskaidru kontūru veidā. So divu tipu kūniņas ir līdz noteiktai pakāpei kustīgas: odu kūniņas, piemēram, peld ūdenī, izlokot ķermeni. Daudzu vaboļu un tauriņu kūniņas tāpat spēj izlocīt vēderu (reizēm diezgan enerģiski), bet kustībai nav noteikta virziena. Trešā kategorija — pilnīgi nekustīgas kūniņas sastopamas daļai mušu. Šādu kūniņu ķermenis ir bezformīgs, mucveidīgs, jo to apņem pēdējā novilkšanās reizē nenomestā āda.

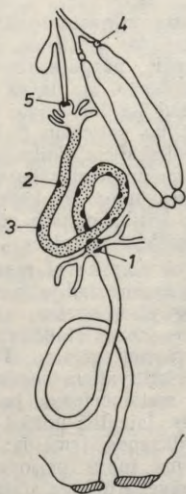
Aprakstītās miera stadijas laikā kūniņā notiek svarīgas organizācijas izmaiņas, kas sagatavo pāreju uz imago. Kūniņas muskulatūra un zarnu trakts pakļauti pilnīgām izmaiņām, jo gan kustību veids (lidojums), gan arī barošanās imago stadijā lielākoties atšķiras no kāpura. Vairums kāpura ķermeņa orgānu un audu kūniņas stadijā pilnīgi pārformējas. Kāpura orgāni noārdās, pārvēršoties par mikstu, putrai līdzīgu masu, kā tas sevišķi skaidri novērojams mušām. Orgānu noārdīšanās pie-
dalās amēbveida šūnas jeb fagocīti. Imago orgāni veidojas no īpašām

imaginālo disku šūnām (353. att.). Tie ir nelieli indiferentu šūnu sako-
pojumi, kas izvietoti noteiktā kārtībā daudzās kūniņas ķermeņa vietās.
Katram no tiem ir speciāls uzdevums.

Kad sākas kāpura aušu sairšana jeb histolīze, imaginālo disku šūnas
sāk pastiprināti vairoties un noteiktā virzienā diferencēties. Tās tiek iz-
mantotas definitīvo orgānu uzbūvei. Histolīzei nepakļaujas vienīgi nervu
sistēma un daļēji trahejas. Organizācijas izmaiņām beidzoties, kāpurs
pēdējo reizi novelkas: kūniņas apvalks plīst un no tā iznāk pieaudzis
kukaiņis.

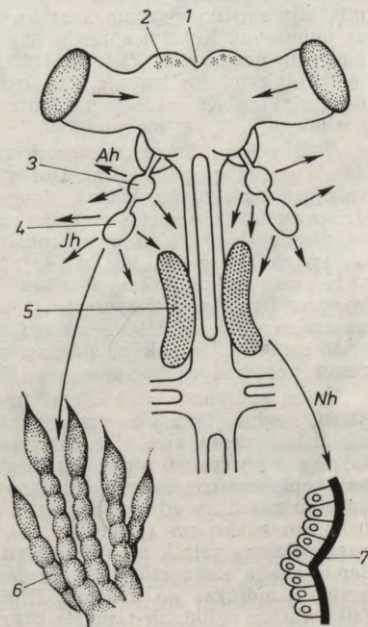
Kukaiņu metamorfoze visnotaļ pakļauta organisma hormonālās sis-
tēmas kontrolei (354. att.). Smadzeņu neurosekretoriskās šūnas producē
īpašu hormonu, kas nonāk kardiālajos ķermeņos, bet no turienes hemo-
limfā. Aktivācijas hormons stimulē īpašu iekšējās sekrēcijas — protora-
kālo dziedzeru darbību, tie savukārt izdala speciālu novilkšanās hor-
monu — ekdizonu. Šis hormons iedarbojas uz hipodermas šūnām, kas
sāk sintezēt fermentus, kuri šķīdina veco kutikulu. Vēlāk, ekdizona kon-
centrācijai hemolimfā paaugstinoties, hipodermas šūnas izdala jaunu
kutikulu.

Mazāk svarīgi nav arī papild-
ķermeņi, kuri producē juvenilo hor-
monu. Juvenilā hormona izdalīša-
nās hemolimfā nosaka kārtējās no-
vilkšanās raksturu. Ja hormona



353. att. Mušas kūniņas
zaru trakts ar imaginā-
lajiem diskiem (pēc Kova-
ļevska):

1 — galzarnas gredzenis-
kais disks, 2, 3 — imaginālie
diski, no kuriem veidojas
viduszarnas epitēlijs un mus-
kulatūra, 4 — siekalu dzie-
dzera imaginālais disks, 5 —
priekšzarnas disks.



354. att. Kukaiņu metamorfozes hormonālās
kontroles shēma:

1 — galvas smadzenes, 2 — neurosekretoriskās
šūnas, 3 — kardiālie ķermeņi, 4 — papildķermeņi,
5 — protorakālie dziedzeri, 6 — gonāda, 7 —
kutikulas novilkšanās, Ah — aktivācijas hormons,
Jh — juvenilais hormons, Nh — novilkšanās
hormons.

koncentrācija ir liela, notiek novilkšanās un parādās kārtējā kāpura stadija. Papildķermeņu aktivitātei pazeminoties un to producētā hormona daudzumam samazinoties, pēdējā kāpura stadija novelkas un pārvēršas par kūniņu. Papildķermeņu pilnīga inaktivācija un hemolimfā hormonu iepļūšanas pārtraukšanās ierosina kūniņas (vai pēdējās nepilnīgās metamorfozes kāpura stadijas) pārveidošanos par imago. Pieaugušiem kukaiņiem juvenilā hormona producēšana atjaunojas, bet tad tas jau kontrolē dzimumdziedzeru darbību un vairošanās procesu.

Par metamorfozes izcelsmi ir izteikti šādi viedokļi. Attīstības izejforma, kā iepriekš minēts, ir pašiem primitīvākajiem kukaiņiem (*Ectognatha* apakškl.) raksturīgā tiešā attīstība bez metamorfozes, kas pārmanota, šķiet, no senču formām. Tāda primitīva īpatnība saglabājusies tādēļ, ka zemākie kukaiņi visu dzīves laiku (tāpat kā daudzkāji, no kuriem tie vistīcāmāk cēlušies) ir neaktīvi, tiem raksturīgs apslēpts dzīvesveids augsnē vai zemsedzē. Gan mazuļi, gan pieaugušie īpatņi bioloģiski gandrīz neatšķiras cits no cita.

Kukaiņu progresīvā attīstība, ko raksturo spārnu parādīšanās, nervu sistēmas un maņu orgānu komplicēšanās, ekstremitāšu specializācija utt., bija saistīta vistīcāmāk ar to uzvedības aktivizēšanos un ar pāreju uz jaunu vidi. Kukaiņi apmetās augsnes virskārtā un uz augiem, apguva gaisa un ūdens vidi. Radušās izmaiņas, domājams, vispirms skāra kustīgākus pieaugušos īpatņus. Atšķirības starp tiem un kāpuriem pamazām pastiprinājās. Kā sekas tam kāpuru attīstība būtībā kļuva «pārvēršanās» par imago, t. i., par metamorfozi.

Tālākajā gaitā metamorfozes izveidošanās un pilnveidošanās dažādām kukaiņu grupām acimredzot gāja divos dažādos virzienos. Primitīvākajiem *Ectognatha* kāpuri, tāpat kā pieaugušie, pārgāja uz atklātu dzīvesveidu. Tie apmetās augsnes virskārtā, pārtika no tās pašas barības kā pieaugušie īpatņi, kļuva gandrīz tikpat aktīvi kā tie. Tādi kāpuru un imago bioloģiskai līdzībai vajadzēja novest un patiešām tā arī noveda pie morfoloģiskas līdzības: hemimetaboliskajiem kukaiņiem ir imagoveidīgi kāpuri. Kāpura iznākšana no olas acimredzot sāka virzīties uz arvien vēlāku attīstības stadiju. Starpība starp imago un kāpuru līdz ar to samazinājās, izlīdzinājās, un metamorfoze būtībā nonāca pie organisma uzbūves pakāpeniskas papildināšanās novilkšanās reizēs.

Tajos gadījumos, kad kāpuri turpināja dzīvot vairāk vai mazāk apslēpti, saglabājās arī to primitīvākā uzbūve. Kāpuru stadiju pielāgošanās dzīvei vienos apstākļos, bet imago — pilnīgi citos arvien vairāk atbilstināja tos vienu no otra un galu galā pāreja no vienas stadijas otrā ar pakāpeniskām izmaiņām novilkšanās laikā kļuva neiespējama. Tādējādi kukaiņu attīstības cikls tikai pagarinātos. Pat primitīvajiem hemimetaboliskajiem kukaiņiem (piemēram, viendienītēm) metamorfozes beigšanai nepieciešamas vairāk nekā divdesmit novilkšanās. Istenībā notika novilkšanās skaita samazināšanās, un ar katru novilkšanos izmaiņas kļuva arvien skaidrākas un dziļākas. Bija nepieciešams īpašs periods, kura laikā varētu notikt tik radikāla organisma pārbūve. Kūniņas stadija tad arī būtībā ir šis īpašais periods.

Zem kūniņas apvalka notiek izmaiņas, kuras nevarētu norītēt pakāpeniski, neapdraudot kāpura dzīvi, piemēram, mutes orgānu pārveidošanās. Tātad zemākajiem kukaiņiem barošanās, barības vielu uzkrāšana organismā un ķermeņa uzbūves pārveidošana norit paralēli, bet augstākajiem *Insecta* šis process sadalīts divos periodos: kāpura periodā jeb barošanās fāzē un kūniņas periodā jeb organizācijas izmaiņas fāzē, kas noved dzīvnieku līdz pieaugušajai stadijai.

Vairošanās. Kukaiņi vairojas tikai dzimumiski. Vienas mātītes pēcnācēju skaits var būt ļoti liels.

Sisenis (*Schistocerca peregrina*) dzīves laikā izdēj 500—900 olu, bišu māte — līdz 1,5 milj. olu. Termītu māte izdēj līdz 30 000 olu dienā, t. i., vairākus miljonus gadā, bet tā dzīvo ilgāk nekā 10 gadu.

Bez parastās divdzimumu vairošanās kukaiņiem zināmi arī daudzi partenogēnes gadijumi. Dažām formām, proti, sabiedriskajiem plēvspārņiem no partenogētiskajām olām rodas tikai tēviņi: tā bišu mātes olas, no kurām iznāk trani, vienmēr ir neapaugļotas.

Reizēm vērojama divdzimumu un partenogētiskās vairošanās paaudzū maiņa, t. i., heterogonija. Tā laputīm vasaras laikā cita citai seko vairākas mātišu paaudzes, kuras partenogētiski rada tikai mātītes. Partenogēne šajā gadījumā saistīta ar dzīvdzemdēšanu: mātīte dzemdē aktīvu kāpuru, nevis dēj olas kā vairums kukaiņu. Pēdējā šo partenogētisko mātišu paaudze rada gan tēviņus, gan mātītes. Apaugļotās mātītes dēj ziemas olas, no kurām pavasari iznāk mātītes, un cikls sākas no jauna. Beidzot, dažiem pangodiņiem un laputīm tēviņi vispār nav zināmi, tā kā tiem acimredzot partenogēze ir vienīgais vairošanās veids.

Vairošanās spēja novērojama jau daudzu kukaiņu kāpuriem. Tādu priekšlaicīgu partenogēnes iestāšanos kāpura stadijā sauc par pedogēnēzi (aprakstīta galvenokārt divspārņiem). Tā *Miastor* ģintī vairākas kāpuru paaudzes cita pēc citas pedogētiski rada atkal kāpurus, pie tam mātes kāpuri iet bojā. Pēdējā kāpuru paaudze tomēr beidz metamorfozi, un no tiem rodas pieauguši tēviņi un mātītes. No šo mātišu apaugļotajām olām iznāk pedogētisko kāpuru pirmā paaudze.

Kukaiņu parasto divdzimumvairošanos dažām formām var sarežģīt poliembrionija. Tā raksturīga jātnieciņiem (plēvspārņu kārtā — *Hymenoptera*). Jātnieciņi iedēj olas citos kukaiņos, kuros attīstās un parazitē kāpuri. Jātnieciņu olās parasti ir maz dzeltenuma, un tām raksturīga pilnīga, gandrīz vienmērīga drostalošanās. Poliembrionija galvenajās līnijās raksturīga ar to, ka drostalošanās gaitā radušies blastomēri sīkst vairākas mazāka izmēra grupās jeb morulās, kas turpina drostalošies un pēc tam savukārt sadalās otrās pakāpes morulās. Katra otrās pakāpes morula attīstās patstāvīgi, un no tās veidojas jātnieciņa kāpurs. Tādējādi no vienas olas rodas daudz (līdz 100 un vairāk) dīglu. Poliembrionija pastiprina saimniekkukaiņa invadēšanos — tā ir šīs parādības bioloģiskā nozīme.

Sezonālais cikls un sezonālais polimorfisms. Kukaiņu attīstības ilgums, tāpat kā atsevišķu stadiju eksistences ilgums, stipri variē. Daļai sugu viss attīstības cikls ilgst vienu gadu, daļai attīstība notiek ievērojami ātrāk un gada laikā paspēj nomainīties vairākas paaudzes. Beidzot, ir formas, kuru dzīves cikls ilgst vairākus gadus (kādai Amerikas cikādei līdz 17 gadiem).

Kukaiņiem vērojama parādība, kuru apzīmē par sezonālo ciklu: tā ir ikvienas attīstības stadijas stingra saistība ar noteiktu gada sezonu. Nozīmīga te ir kukaiņiem izplatītā diapauze: dziļa fizioloģiska miera stāvoklis, kad tiek kavēta attīstība un augšana. Diapauze, kas radusies kā pielāgojums izdzīvošanai nelabvēlīgos apstākļos, dažādām sugām parādās dažādās cikla fāzēs: sākot ar olu un beidzot ar imago stadiju. Organisma izdzīvotspēja diapauzes stāvoklī ievērojami pieaug.

Kukaiņu pāreju no aktīva stāvokļa uz mieru kontrolē komplicēts neirohumorālais mehānisms. Neurosekretoriskās šūnas kontrolē iekšējās sekrecijas dziedzeru darbību, kurā tie izstrādā hormonus, kas aktivizē vai kavē attīstības procesus. Šo mehānismu iedarbināšanai signālus dod ārvidē faktori, pie tam vislielākā nozīme ir dienasgaismas jeb fotoperioda

garumam. Temperatūra, mitrums, barības ķīmiskā sastāva izmaiņas ir nepastāvīgi un mainīgi faktori. Tajā pašā laikā fotoperiodes ir pastāvīgs lielums katrai gada dienai. Dienasgaismas garuma samazināšanās neatkarīgi no konkrētiem meteoroloģiskiem apstākļiem it kā brīdina kukaiņus par nelabvēlīgu apstākļu tuvošanos. Diapauze vienmēr iestājas tādā periodā, kad organisma aktīvas eksistences turpināšana vēl it kā ir pilnīgi iespējama. Tomēr tik agra bioloģiskās attīstības pārtraukšana ir pilnīgi attaisnojama, jo sezonas beigās cikla pilnīgai nobeigšanai var pietrūkt laika. Diapauze katrai konkrētai sugai iestājas noteiktā — olas, kāpura, kūniņas vai imago — fāzē, un tā rezultātā diapauzē esošie īpatņi pret ziemas sākumu izrādās atbilstošā fizioloģiskā stāvoklī. Notiek it kā pakāpeniska vienveidīgas un pret zemām temperatūrām noturīgas ziemojošu īpatņu rezerves uzkrāšanās.

Par signālu diapauzes stāvokļa izbeigšanai arī kalpo ārvides faktori (temperatūra, mitrums utt.). Iestājoties labvēlīgiem apstākļiem, kukaiņu attīstība atkal atjaunojas. Tādējādi diapauze ir svarīgs regulējošs un sinhronizējošs mehānisms, kas nosaka katras konkrētas kukaiņu sugas sezonas cikla gaitu.

Aizsargkrāsa un mīmikrija. Kukaiņu krāsa ir ārkārtīgi daudzveidīga un brīžiem visai raiba. Jau senos laikos bija ievērots, ka pastāv zināma sakarība starp daudzu kukaiņu un ārvides krāsu. Vienā gadījumā (vispārīgā aizsargkrāsa) krāsas tonis sakrīt ar substrāta fonu, bet citos — līdzība ir detalizētāka un krāsu raksts līdzīgs zemsedzes rakstam. Ir daudz gadījumu (speciālā aizsargkrāsa), kad ķermeņa forma ir līdzīga apkārtējās vides objektiem: lapām, zariņiem, putnu ekskrementiem utt.

Daudzu sprizmešu (355. att.) kāpuri, piestiprinājušies ar divu pakāļo neīsto kāju pāriem blīvi pie zara, briesmu gadījumā atliecas un saštingst šādā pozā, pēc formas un krāsas atgādinot mazu sānzariņu. Tro-



355. att. Sprizmeša (*Cabera pusaria*) kāpuri, kas līdzīgi maziem zariņiem (no Hofmaņa).



356. att. Ceilonas lapkukainis (*Phyllium crucifolium*) (no Giljarova).



357. att. Mimikrija (no Šimkeviča):
 A — sirsenis (*Vespa crabro*), B — sirsenim līdzīgais tauriņš — apšu stiklspārnis (*Trochilium apiforme*) ar caurspīdīgiem spārnēm.

piskais Ceilonas lapkukainis (*Phyllium crurifolium*), kas pieder pie māņkukaiņu grupas, ar savu zaļo krāsu atgādina nesen nokritušu lapu; lapas formu imitē platie, plakanie spārnī, bet atstarpe, kas šķir labo un kreiso spārnu, līdzīga lapas galvenajai dzislai (356. att.). Līdzīgus piemērus var minēt ļoti daudz.

Aizsargkrāsas plaša izplatība nav gadījuma parādība dabā, bet izveidojušies dabiskās izlases rezultātā kā derīgs pielāgojums, kas palīdz kukaiņim būt nemanāms uz apkārtnes fona un ar to paglābties un aizsargāties no ienaidniekiem.

Ipašs aizsargkrāsas paveids ir bridinājumkrāsa. Tas ir raibais, it īpaši kontrastējošais un spilgtais tādu dzīvnieku krāsojums, kuriem ir kāds iedarbīgs aizsarglīdzeklis: indes dzelonis (lapsenēm, kameņiem), indes vai ādas smirdziedzeri (daudzu tauriņu kāpurim), indīgas asinis (eļļasvabolēm, mārītēm u. c.). Tā ir sava veida izkārtne, kas brīdina: «Neaiztiec mani!»

Cieši saistīta ar labi aizsargātu kukaiņu bridinājumkrāsu ir plaši izplatītā mīmikrija — tādu dzīvnieku bridinājumkrāsojums, kuri paši nav spējīgi aizsargāties. To spilgtais tērps atbaida plēsējus, jo daudziem kukaiņiem ar raibu krāsojumu ir aizsargpielāgojumi. Mīmikrijas gadījumos novērojama «konkrētu modeļu atdarināšana», t. i., tādu kukaiņu atdarināšana, kuriem ir reāli aizsarglīdzekļi. Ipašu popularitāti ieguvusi tauriņu un mušu mīmikrija, atdarinot dzelējplēvspārnus (lapsenes, kamenes). Mušas līdzinās modelim pēc ķermeņa formas un melno un dzelteno josliņu maiņas uz ķermeņa; bez tam dažiem tauriņiem (*Trochilium*; 357. att.) pretēji visu tauriņu kopīgajai īpašībai spārnī zaudējuši krāsaino zvīņu pārklāju un kļuvuši caurspīdīgi tāpat kā modelim.

Rūpes par pēcnācējiem, sabiedriskie kukaiņi. Kukaiņu uzvedība bieži ir ļoti complicēta un augsti attīstīta. Pirmām kārtām tas attiecas uz veselu uzvedības instinktu kompleksu, ko varētu apzīmēt ar kopīgu nosaukumu «rūpes par pēcnācējiem». *Insecta* klases robežās var atrast visas pārejas no šādu instinktu visvienkāršākajām izpaušmēm līdz pašiem sarežģītākajiem instinktiem, kas sastopami sabiedriskajiem kukaiņiem.

Vienkāršākajos gadījumos rūpes par pēcnācējiem izpaužas, mātītēm dējot olas tieši kāpuru barošanās substrāta tuvumā vai pašā substrātā (daudzi tauriņi, mušas, vaboles utt.).

Kukaiņu instinktīvās darbības complicēšanās izpaušme ir aktīva barības rezervju sagāde pēcnācējiem un dažādu speciālu slēptuvju izbūve, kuru aizsardzībā notiek mazuļu attīstība. Sevišķi plaši šī parādība izplatīta

plēvspārņiem. To «sagādes» un būvju instinkti ir sevišķi daudzveidīgi un pilnīgi.

Brīnišķīgs šāda veida piemērs ir daudzas vientulās bites, kas būvē ligzdas (zemēs, koku koksniē utt.) no atsevišķām kanniņām un katrā no tām ievieto nektāra un ziedputekšņu rezerves, iedēj olu, bet pēc tam to aizvāko. Būvētājmātes arī tālāk veic virkni aizsargpasākumu, kuros paredzēta olu un kāpuru aizsardzība no pārmērīga mitruma, no briesmām noslikti barības rezervēs utt. Arī plēsējlapsenēm raksturīgas rūpes par pēcnācējiem. Tās savās alās novieto pašu paralizēto kukaiņu rezerves, kas saglabājas svaigas visu laiku, kamēr no alā izdētās olas izšķīlušais kāpurs tās izmanto savai barībai.

Instinktīvā uzvedība visaugstāko pakāpi sasniedz sabiedriskajiem kukaiņiem (termītiem — *Isoptera* kārtā; bitēm, lapsenēm, kamenēm, skudrām — *Hymenoptera* kārtā), kuri veido lielas saimes (reizēm ar vairākiem tūkstošiem īpatņu).

Jāatceras tomēr, ka liela īpatņu skaita sapulcēšanās vienā vietā pati par sevi vēl nav īstas saimes veidošanās. Tam par piemēru var nodert milzīgie siseņu bari, kuros katrs īpatnis būtībā dzīvo savu dzīvi. Tikai ar tādu speciālu «sabiedrisku» instinktu parādīšanos un pilnveidošanos evolūcijas procesā, kuri saistās ar sabiedrības locekļu funkcionālu un morfoloģisku diferencēšanos, sākas bara pārveidošanās par īstu saimi. Saime zināmā mērā ir funkcionāli vesela vienība, kuras atsevišķiem locekļiem ir ierobežotas iespējas patstāvīgai eksistencei. Pamatojoties uz to, daži pētnieki uzskata saimi par savdabīgu «virsorganismu».

Daudzu īpatņu kopīgā dzīve radīja nepieciešamību kooperēties, veicot darbus, kas saistīti ar ligzdu ierīkošanu, barības sagādi, rūpēm par pēcnācējiem utt. Taču tāda veida kooperācija visizdevīgākā un ekonomiskākā ir tikai ar atbilstošu specializāciju, ja atsevišķi sabiedrības locekļi veic noteiktus un visai šaurus pienākumus. Uz šī pamata sabiedriskajiem kukaiņiem izveidojās spilgti izteikts polimorfisms. Daudzu sabiedrisko kukaiņu, pirmām kārtām bišu, skudru un termītu saimes sastāv no vairāku kastu īpatņiem.

Bet pilnīgi normāli attīstītiem īpatņiem — tēviņiem un mātītēm, kas nodrošina sugas turpināšanu, skudru un termītu sabiedrības sastāvā noteikti ietilpst t. s. kukaiņi-strādnieki, kuru skaits ievērojami pārsniedz dzimumīpatņu skaitu: dzimumīpatņu un strādnieku savstarpējā attiecība atbilstoši ir 100:1000.

Strādnieki veic visus darbus: palielina ligzdas, sagādā barību, audzina mazuļus, bet dzimumīpatņi — tikai vairošanās funkciju. Reizēm kastu specializācija var būt vēl šaurāka — vienai un tai pašai skudru vai termītu sugai var būt divu veidu strādnieki, kā arī bez strādniekiem vēl īpaši «kareivji» ar spēcīgiem žokļiem, kas aizsargā koloniju no uzbrukuma. Pēc iekšējās uzbūves strādnieki un kareivji ir neauglīgas mātītes, kurām neatstās olšūnas.

Bet kooperācija un specializācija kukaiņiem iespējama tikai tad, ja ir visu sabiedrības locekļu darbības saskaņotība. Sugām, kas bija sākušas iet šo attīstības ceļu, evolūcijas procesā vajadzēja izstrādāt pietiekami pilnīgas informācijas apmaiņas formas. Pēdējo desmit gadu pētījumi pilnīgi apstiprinājuši šo pieņēmumu. Pašlaik, piemēram, uzkrājušies daudzi interesanti dati par sarežģīto un daudzveidīgo «bišu valodu»: bites ar t. s. deju palīdzību spēj pārraidīt ziņas par virzienu un aptuvenu attālumu līdz barības vietai. Līdzīgi rezultāti iegūti arī par citiem sabiedriskajiem kukaiņiem.

Interesanti un daudzveidīgi izpaužas sabiedrisko kukaiņu rūpes par pēcnācējiem. Mazuļi ne tikai tiek apgādāti ar barības krājumiem, tie tiek

arī pastāvīgi baroti un droši apsargāti. Sevišķi sarežģītas uzvedības reakcijas, kas saistītas ar mazuļu kopsānu un aizsardzību, ir skudrām. Darba skudras nepārtraukti pārnēsā nekustīgos kāpurus no vienas ligzdas kameras citā, it kā meklējot vietas ar optimāliem attīstības (temperatūras, mitruma) apstākļiem. Tāpat kā citos līdzīgos apstākļos, darba skudras vadās tikai no instinktiem. Tās «pievelk» speciālas vielas, kuras izdala kāpuri, pie tam maksimāli izdalījumi novērojami vislabvēlīgākajos kāpura attīstības apstākļos. Apstākļiem pasliktinoties, izdalījumi samazinās, un tas ir signāls darba skudrām, kuras atkal atsāk pārnēsāt kāpurus no kameras uz kameru.

Saime barību (arī kāpuriem) bieži vien iegūst ne tikai no ārējiem barības avotiem, izmantojot, piemēram, ārpus ligzdas savāktu nektāru un ziedputekšņus, citus nometītus kukaiņus utt., bet arī no «savas īpašas saimniecības». Termīti, piemēram, savās ligzdās ierīko speciālus «sēņu dārzus», kuros kukaiņi barojas, apgraužot sēņu hifu auglķermeņu galus vai pavedienus. Šim barības avotam acimredzot ir tik liela nozīme termītu dzīvē, ka mātīte, kas dibina jaunu koloniju, pirms kāzu lidojuma uzņem īpašu priekšzarnas maisveida ieliekumā gabaliņu no sēņu dārza, lai ieviestu sēņu kultūru no jauna ierīkotajā ligzdā: šeit tādat instinkta attīstība notiek paralēli dažām morfoloģiskām izmaiņām (veidojums sēņu ievietošanai mātītes zarnu traktā).

Plaši pazīstamas ir dažu skudru sugu un laputu savstarpējās simbiotiskās attiecības.

Nav iespējams detalizētāk raksturot sabiedrisko kukaiņu uzvedību. Atzīmēsim tikai, ka tās pamatā ir daudzveidīgi un sarežģīti instinkti, kuri izstrādāšana un pilnveidošana ir ilgstošas evolūcijas rezultāts, un atsevišķu īpatņu dzīves laikā izstrādājušies nosacījuma refleksi.

Kukaiņu nozīme dabā un to praktiskā nozīme cilvēka dzīvē. Kukaiņu nozīme dabā ir milzīga. Jau tas vien, ka kukaiņu sugu skaits ir daudz lielāks par jebkuras citas dzīvnieku grupas sugu skaitu (bet daudzas formas bez tam vēl spējīgas milzīgā skaitā savairoties), pārvērs kukaiņus par ārkārtīgi nozīmīgu bioloģisku faktoru.

Kā rāda speciāli aprēķini, kuru rezultāti, bez šaubām, ir aptuveni, uz mūsu planētas vienlaicīgi dzīvo vismaz 10^8 miljardu kukaiņu, t. i., katram zemeslodes cilvēkam atbilst ap 250 000 000 dažādu šīs klases pārstāvju. Pie tam tā nav indiferenta masa, bet organismi, kas aktīvi darbojas dažādos bioloģiskos procesos.

Runājot par kukaiņu pozitīvo vai negatīvo nozīmi, jāatceras, ka šīs vērtējums bieži ir visai subjektīvs un atspoguļo tikai mūsu attieksmi pret attiecīgiem kukaiņu darbības rezultātiem. Reizēm pats cilvēks, izjaucot līdzsvaru vēsturiski izveidojušos bioloģiskos kompleksos, izraisa kādas kukaiņu sugas masveida savairošanos, kas saistīta ar katastrofālām sekām. Dabā nevar būt un nav absolūti kaitīgu vai absolūti derīgu sugu. Un kukaiņi-kaitēkļi ir tikai formas, kas tieši vai netieši radījušas cilvēkam zaudējumus, pie tam vienā gadījumā kādas sugas kaitīgas īpašības patiešām izrādījušās kaitīgas, bet citos — atnesušas cilvēkam lielu labumu.

Visu sacīto var ilustrēt ar ļoti daudziem piemēriem, bet mēs apstāsimies tikai pie dažiem no tiem.

Kukaiņu pozitīvā nozīme dabā pirmām kārtām izpaužas to spējā apputeksnēt dažādu augu ziedus. Sajā ziņā to nozīme ir ārkārtīgi liela. Apmēram 30% Eiropas ziedaugu apputeksnē kukaiņi.

Daži augi nemaz nespēj vairoties bez speciāliem apputeksnētājiem. Āboliņš, kas Jaunzēlandē dod labu ražu, pavisam neražoja sēklas, kamēr Jaunzēlandē nebija ievestas kamesnes — speciāli āboliņa apputeksnētāji.

Galvenā nozīme apputeksnēšanā ir plēvspārņiem, it īpaši bitēm un kameņēm, otrajā vietā ir divspārņi, trešajā — tauriņi.

Milzīga nozīme kukaiņiem, it sevišķi termītiem un skudrām, ir augsnes veidošanās procesos. Šie kukaiņi, tāpat kā daudzu citu kukaiņu kāpuri, kas dzīvo zemē, ar savām ejām uzirdina augsni, veicina tās labāku ventilāciju un ūdens apgādi un bagātina to ar trūdvielām. Trūdvielu satura palielināšanās saistīta ar augsnes virskārtā esošo augu un dzīvnieku atlieku sadalīšanu. Bez kukaiņu līdzdalības, piemēram, nav iespējama skuju koku atlieku sadalīšanās, un tur, kur tas nenotiek, uzkrājas neauglīgi kūdrveida slāņi. Bojā gājušo dzīvnieku un ekskrementu iznīcināšanai, ko veic īpaša faunistiska kompleksa pārstāvji, ir ļoti liela sanitāra nozīme.

Kukaiņi ir viens no galvenajiem posmiem vielu apritē dabā. Daudzi kukaiņi ietilpst dažādu barības ķēžu sastāvā. Gandrīz katrā mugurkaulnieku dzīvnieku klasē var atrast specializētus entomofāģus, t. i., formas, kuras pārtiek no kukaiņiem. Šī parādība vislabāk izteikta ir putniem un ziditājiem.

Ne mazāk svarīgas ir kukaiņu darbības negatīvās sekas. Piemēram, daudzi no tiem barojas ar augu dzīvajiem audiem un tātad ir tiem kaitīgi. Kukaiņu radītie bojājumi ir visai daudzveidīgi un var skart visdažādākos augu orgānus: sakņu sistēmu, stumbru, lapas, ziedus, augļus utt. Vienā gadījumā var notikt augu audu noārdīšana — izgrauzumi, alojumi (izēstas lapu plātnes mikstās daļas). Citos gadījumos turpretī kukaiņu darbības rezultātā var izveidoties pangas, kas ir kādas augu daļas — lapu plātnes, pumpuru, stublāju — kroplīgi izaugumi. Kaitēkļu masveidīga uzbrukuma gadījumā kā vieni, tā otri bojājumi novājina auga organismu, vājina tā pretošanās spējas sēņu izraisītām un citām slimībām, samazina augļu un sēklu produkciju, bet bieži ir pār cēloni auga bojāejai.

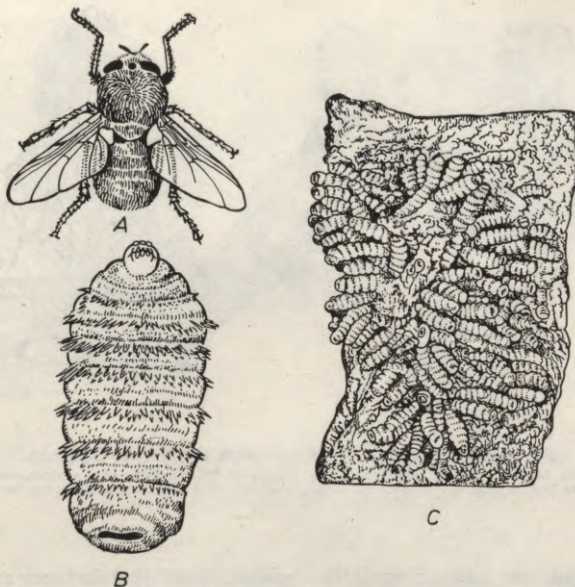
Tieši šajā ziņā visbiežāk notiek cilvēku un kukaiņu interešu sadursme. Lauksaimniecības kultūraugu un mežu kaitēkļi rada milzīgus zaudējumus.

Īpaši bīstama ir periodiska masveidīga kaitīgo kukaiņu savairošanās. Tādi uzliesmojumi raksturīgi daudzām formām — sīsepiem, dažām laputu sugām, tauriņiem, vabolēm utt. Jāatzīmē tomēr, ka cilvēks pats diezgan bieži izprovocē šādas parādības. Tā pareizas augsekas neievērošana un kāda kultūrauga atkārtota audzēšana vienā vietā vairākus gadus pēc kārtas (monokultūra) rada labvēlīgus apstākļus atbilstošu kaitēkļu attīstībai. Pārmērīgi lietojot insekticidus, ne tikai iet bojā kaitīgie kukaiņi, bet tiek iznīcināti arī to dabiskie ienaidnieki (parazitiskie un plēsīgie kukaiņi, putni). Bieži vien šādos gadījumos rodas pret indīgajām ķīmikālijām izturīgas kaitēkļu formas, kuru vētrains attīstību vairs nekas nespēj apturēt.

Drošības pasākumu neievērošana var būt par iemeslu tam, ka kukaiņi-kaitēkļi tiek ievesti tādos zemeslodes rajonos, kur agrāk to nebija. Neatraduši jaunos apstākļos dabiskos ienaidniekus, kaitēkļi strauji savairojas. Tā kā augiem, uz kuriem apmetas kaitēklis, trūkst ilgā laika periodā izstrādājušos aizsargreakciju, tad kaitēkļa negatīvās darbības nozīme ievērojami pieaug.

Kukaiņu kaitīgās īpašības cilvēks kādreiz var izmantot arī savā labā. Kukaiņu izmantošana dažu augu izplatības ierobežošanai (Austrālijā, piemēram, speciāli aklimatizētas lapgraužu vaboles iznīcināja asinszāli, kas strauji izplatījās lauksaimnieciskā izmantojamās platībās) ir pozitīvs piemērs, kas ļauj cerēt, ka tiks izstrādātas bioloģiskās cīņas metodes arī pret nezālēm.

Pie kaitēkļu kategorijas pieder daudzi kukaiņi — dzīvnieku un cilvēka parazīti, kā arī slimību izraisītāju pārnēsētāji. Šajā jomā kukaiņu nozīme ir visai liela, pie tam to radītais kaitīgums var būt tiešs un netiešs. Pie pirmās kategorijas pieder kukaiņi, kas vai nu īslaicīgi traucē dzīvniekus



358. att. Kuņģa spinele (*Gastrophilus intestinalis*):

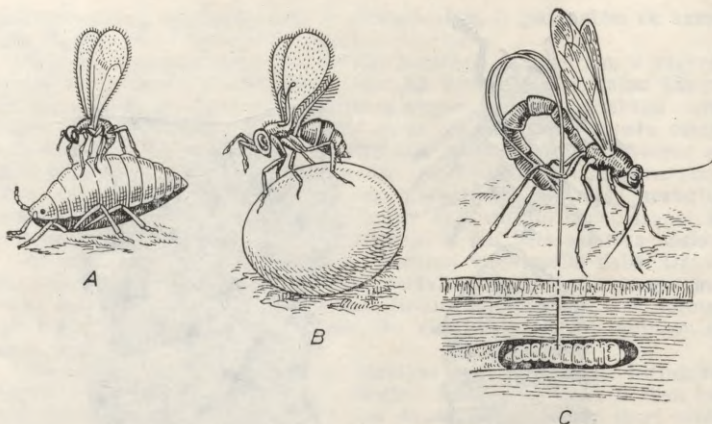
A — pieaudzis kukaiņš, B — kāpurs, C — kāpuri uz zirga kuņģa iekšējās sienas (A, B — pēc Bel-Bijenko, C — pēc Pavlovska).

ar saviem kodieniem, vai arī stabilāk apmetas uz saimniekdzīvnieka ķermeņa virsmas vai ķermenī un kļūst par šī saimnieka parazītiem. Ektoparazīti ir dažādi divspārņi (*Diptera* kārta): odi (*Culex*, *Anopheles*), knišļi (*Simulium*), moskīti (*Phlebotomus*), kā arī blusas (*Aphaniptera* kārta), utis (*Anoplura* kārta), dažas blaktis (*Hemiptera* kārta) u. c.

Par endoparazītiem visbiežāk kļūst kukaiņu kāpuri. Tā spindeļu (*Diptera* kārta; 358. att.) kāpuri, apmetušies mājdzīvnieku (aitu, zirgu, liellopu) ķermenī, rada nopietnus zaudējumus lopkopībā. Tajā pašā laikā daudzi jātnieciņi (*Hymenoptera* kārta; 359. att.), kuru kāpuri parazitē citos kukaiņos, to skaitā arī daudzos lauksaimniecības un savvaļas augu kaitēkļos, pilnīgi pareizi tiek uzskatīti par derīgām formām.

Netiešs, bet bieži ļoti nopietns ļaunums rodas no kukaiņiem, kas pārnēsā dažādu slimību izraisītājus. Visbiežāk slimības pārnēsā asinssūcēji kukaiņi, kas uzbrūk mugurkaulniekiem, to skaitā arī cilvēkam. Barojoties uz dažādiem saimniekiem, tie, tāpat kā ērces, nodrošina slimību izraisītāju mikroorganismu, viensūņu un pat parazītisko tārpu cirkulāciju dabā.

Reizēm pārnēsāšana notiek, vienkārši kontaktējoties ar kukaiņiem-pārnēsātājiem, piemēram, tiem piesārņojot barību utt. Tādā veidā dažādas slimības izplata, piemēram, mājas muša (*Musca domestica*), kas rāpo pa dažādiem netīrumiem, satverdama baktērijas, helmintu olas un pēc tam pārnēsama tās cilvēkam. Mušas pārnēsā pavisam ap 70 dažādu sugu organismus, no kuriem daudzi ir bīstamu slimību (holeras, difterijas u. c.) izraisītāji.



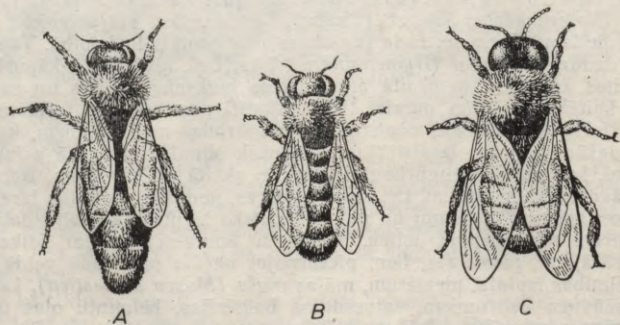
359. att. Dažādi jātņieciņi (*Hymenoptera* kārta) (pēc Gilarova):

A — afelīns (*Aphelinus mali*), kas invadē ābeļu asinsuti, B — trihogramma (*Trichogramma evanescens*) uz tauriņa olas, C — taleša (*Thalessa lunator*), dējot olu koku kaitēkļa ragastes kāpurā.

Runājot par *Insecta* praktisko nozīmi, īpaši jāatzīmē sugas, kuras cilvēks pats izmanto. Starp tām ir sugas, kas būtībā pārvērtušās par mājdzīvniekiem.

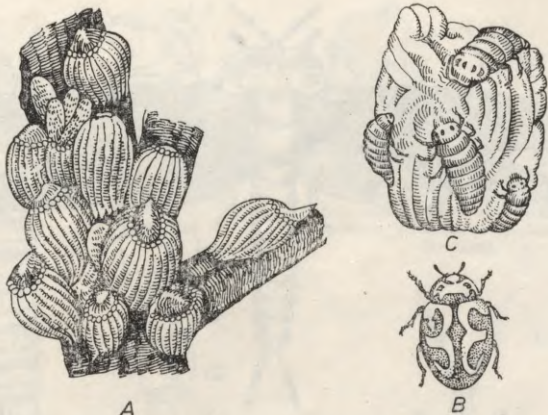
Tiešu labumu cilvēks gūst no mājas bites (*Apis mellifera*; 360. att.) un zīdtauriņa (*Bombyx mori*; 351. att.); to savairošana un produkcijas ieguve ir divu tautsaimniecības nozaru — biškopības un zīdkopības pamats.

Bez bitēm un zīdtauriņiem dažiem kukaiņiem ir zināma tehniska nozīme. Tie dod ārstniecības līdzekļus (spāņu mušas — kantaridīnu), krāsvielas (dažādas bruņutu *Coccinea* sugas, it sevišķi Meksikas bruņuts — *Coccus cacti*, ko izmanto karmīna iegūšanai), tannīnu (panglāpsenes *Cynipidae* tintes pangas), laku un vasku (dažas bruņutu sugas) u. c.



360. att. Mājas bite (*Apis mellifera*):

A — māte, B — darba bite, C — trans (no Matvejeva).



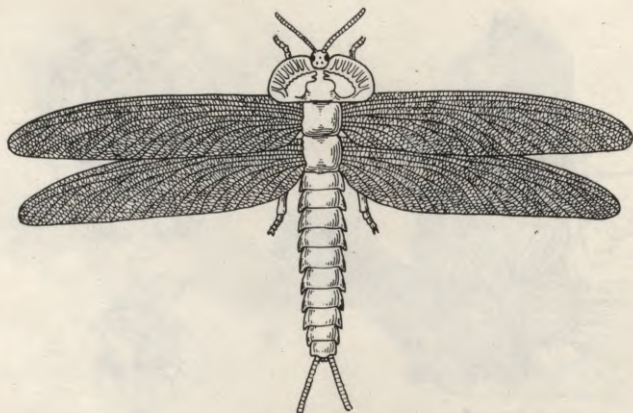
361. att. Austrālijas rievainā bruņuts (*Icerya purchasi*) un tās iznīcinātāja vabole *Rodolia* (no Gijarova):

A — bruņuts mātītes uz mandarīna zariem, B — pieaugusi vabole, C — vaboles kāpuri, kas uzbrūk bruņuts mātītei.

Arvien lielāku nozīmi kukaiņi iegūst lauksaimniecības un mežsaimniecības praksē sakarā ar bioloģisko cīņas metožu attīstību un pilnveidošanos cīņā pret kaitēkļiem un nezālēm. Sajā nolūkā atsevišķas formas (plēvspārņi: jātniecīņi, plēsējlapsenes; dažas plēsīgās un augēdājas vaboles utt.) tiek speciāli aklimatizētas nelabvēlīgos rajonos. Tādu cīņas līdzekļu sekmīgas lietošanas piemērs ir jātniecīņa *Aphelinus mali* (359. att. A) ieviešana PSRS. Tas pilnīgi nomāca no Amerikas Eiropā nokļuvušā bīstamā ābeļu sakņu sistēmas kaitēkļa — ābeļu asinsuts (*Eriosoma lanigerum*; 373. att.) attīstību. No Austrālijas Amerikā, bet pēc tam Eiropā ievestā citrusaugu kaitēkļa — rievainās bruņuts (*Icerya purchasi*) masveidīgu savairošanas apturēja mārīte *Rodolia* (361. att.). Šīs vaboles tika sekmīgi aklimatizētas dažādos zemeslodes rajonos, to skaitā arī pie mums Kaukāzā. Pēdējos gados plaši praktizē šādu kukaiņu maksīgu savairošanu rūpnieciskos apstākļos un masveidīgu to palaišanu kaitēkļa savairošanās vietās. Cīņā ar kaitīgiem kukaiņiem plaši izmanto arī ģenētisko metodi. Lauksaimniecības un mežsaimniecības intensifikācija pašlaik neļauj pilnīgi atteikties arī no insekticīdu lietošanas. Tomēr nākotnē kaitēkļu apkarošanā galvenā nozīme būs bioloģiskajām cīņas metodēm.

Sie, kā arī daudzi līdzīgi piemēri labi ilustrē franču entomologa R. Sovena domu: «Kukaiņi ir kaitīgi cilvēkam tikai līdz tam brīdim, kamēr viņš neizmanto tos kā palīgus un atsakās pielietot sava prāta spēku to eksistences izvīrīto uzdevumu risināšanai.»

Paleontoloģija. Kukaiņu fosiliju palieku (362. att.) mūsdienās zināms diezgan daudz. Bez dažām devona primāro bezspārņu formu (*Dasyleptus*, *Rynilla* u. c.) paliekām un dažām viendienītēm, mums zināmā fosilo kukaiņu fauna sākas tikai ar akmeņogļu periodu. No šī laika ir diezgan daudzas un labi saglabājušās izmirušās *Palaeodictyoptera* grupas (362. att.) pārstāvju atliekas. Šīs formas nedaudz atgādina mūsdienu strautenes un viendienītes. Tām bija divi pāri lielu, pilnīgi vienādu spārnu ar bagātīgu, vienmērīgi izvietotu dzislojumu. Uz priekškrūtīm bija divas



362. att. Viduskarbona perioda fosilā kukaiņa *Stilbocrocis heeri* rekonstrukcija (pēc Handlirša).

nelielas spārņveida piederības, bet bez tam vēl mazas plāksņveida piederības vēdera posmu sānos; bija jau arī saliktās acis. No akmeņogļu perioda *Palaeodictyoptera* pašlaik izdalītas vairākas pārejas grupas uz mūsdienu kukaiņu kārtām, proti, primārās viendienītes, primārie taisnspārņi, primārās spāres, primārie prusaki. Visiem tiem ir kopīgas pazīmes, t. i., indiferentākas un mazāk specializētas pazīmes nekā istajiem taisnspārņiem, istajiem prusakiem utt.

Interesanti, ka visi paleozeja ēras — kā akmeņogļu, tā arī perma perioda, kukaiņi pieder pie grupām ar nepilnīgu metamorfozi.

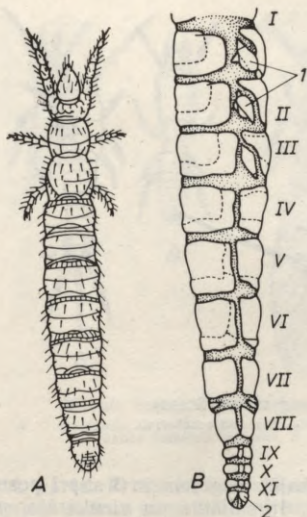
Kukaiņi ar pilnīgu metamorfozi parādās tikai uz paleozoja un mezozoja nogulu robežas, t. i., starp perma un triasa periodiem. Vispār šis bija pagrieziens kukaiņu klases vēsturē, pēc kura sāka strauji attīstīties vairums mūsdienu holometabolisko kukaiņu kārtu.

No kainozoja ēras īpaši daudz un lieliski saglabājušās kukaiņu atliekas ir atrodamas dzintarā, t. i., fosilo skuju koku pārakmeņojušos sveķos. Dzintars mums saglabājis pat vissīkākos kukaiņus: *Entognatha* apakšklases sugas, sikus jātnieciņus utt.

Kukaiņu klasifikācija. Kukaiņu klasifikācijas pamatpazīmes ir metamorfozes raksturs, mutes orgānu un spārnu uzbūve. Pēdējā laikā radusies tendence skaldīt *Insecta* daudzās sīkās kārtās, kuru skaits dažādiem autoriem svārstās no 30 līdz 40. Seit uzskaitīsim un atzīmēsim tikai visizplatītākās un svarīgākās kārtas.

I APAKŠKLAŠE. SEGŽOKĻAIŅI (ENTOGNATHA)

Sīki kukaiņi, lielākoties augsnes, zemsedzes, retāk zelmeņa apdzīvotāji. Apakšklasē ietilpst trīs kārtas: protūras (*Protura*; 363. att.), kolembolas (*Collembola*; 364. att.) un diplūras (*Diplura*; 365. att.). Grauzējtipa vai sūcējtipa mutes ekstremitātes iegrimumā īpašā kapsulā, no kuras ārā ir tikai gali. Vēderam ir gandrīz pilns segmentu skaits (10



363. att. Protūras:

A — protūras *Acerentomon* ārējais izskats, no mugurpuses (pēc Gijarova), B — *Eosentomon* vēders, no sāniem (pēc Svanviča); 1 — vēdera ekstremitāšu rudimenti, 2 — telsons, I—XI — vēdera segmenti.



364. att. Kolembola — zaļais sminturs (*Sminturus viridis*) (pēc Bernera).



365. att. Diplura *Campodea plusiochaeta* (pēc Leboka un Staha)

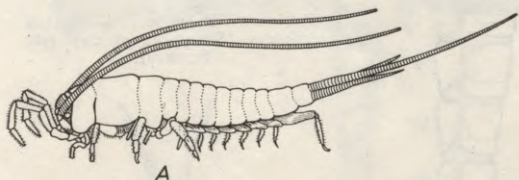
vai 11), un tikai kolembolām vēdera segmentu skaits samazinājies līdz 6. Saglabājas pārveidojušās (kolembolu lēcamdakšiņa) vai rudimentāras vēdera ekstremitātes. Salikto acu nav. Traheju sistēmas vai nu nav, un tad elpošana notiek ar visu ķermeņa virsmu, vai arī tā ļoti vāji attīstīta. Spārnu nav. Attīstība bez metamorfozes. Protūrām, tāpat kā dažiem daudzkājiem, novērojama anamorfoze.

Būdami augsnes un zemsedzes apdzīvotāji, daudzi segžokļaiņi aktīvi piedalās augsnes veidošanās procesos. Dažas kolembolu sugas ir lauku un dārzu kaitēkļi.

II APAKŠKLAŠE. KAILŽOKĻAIŅI (ECTOGNATHA)

Mutes orgānu daļas izvietotas pie galvas virsmas ap muti. Ir saliktās fasetacis. Imago stadijā traheju sistēma vienmēr ļoti attīstīta. Primāri bez spārniem tikai tizanūras (*Thysanura* kārta). Visām pārējām formām ir spārni vai arī tie izzuduši sekundāri.

1. kārta. Tizanūras (*Thysanura*). Slaido, pagarināto ķermeni parasti sedz zvīņas. Vēderam 10 posmi, saglabājušās rudimentāras vēdera



A



B

366. att. Tizanūras (pēc Snodgrasa un Staha):
A — *Machilis* sp., no sāniem, B — *Lepisma saccharina*.

ekstremitātes — grifeles. Vēdera pakalējam galam ir 3 stipri posmotas piederavas. Mutes orgāni graužējtipa. Ir saliktās un vienkāršās acis. Attīstība bez metamorfozes. Parasti organismi augsnē, zemesdēzē un dzīvojamās telpās. Pārstāvji: *Machilis*, *Lepisma* (366. att.) u. c. Kārtā apmēram 400 sugu.

2. kārtā. Taisnspārņi (*Orthoptera*). Priekšējie spārni ādaini, miera stāvoklī uz muguras izstiepti, pakalējie spārni maigākas uzbūves; reizēm spārni var būt nepilnīgi attīstīti. Pakalējās kājas parasti lēcējtipa. Graužējtipa mutes orgāni. Pārvēršanās nepilnīga. Pie šīs kārtas pieder sienāži, siseņi, circeņi, zemesvēži. Apmēram 20 000 sugu.

Kārtā ietilpst bīstami lauksaimniecības kaitēkļi. Pirmām kārtām tās ir dažas barus veidojošu siseņu sugas: ceļotājsiseņi (*Locusta migratoria*; 350. att.), tuksnešu sisenis (*Schistocerca gregaria*) u. c. Baru apmēri reizēm ir tik milzīgi, ka aizņem simtiem hektāru lielas platības. Migrāciju laikā bars iznīcina praktiski visus ceļā pagadijušos augus. 1962. gadā siseņi iekļuva no Irānas un Afganistānas Turkmēnijā. Kukaiņu izplatības robežas kopīgais garums sasniedza 160 km.

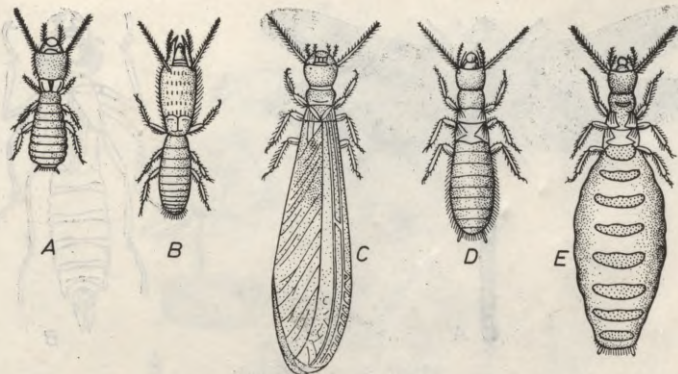
Jūtamus zaudējumus izraisa arī augsnē dzīvojošie zemesvēži, kuri bojā augu sakņu sistēmu (367. att.).

3. kārtā. Termīti (*Isoptera*). Priekšējie un pakalējie spārni ir tikai dzimumīpatņiem, pārējiem to nav. Veido saimes un būvē apakšzemes un virszemes ligzdas, kas nereti krietni augstākas par cilvēka augumu. Kopianas sastāv no vairākām



367. att. Zemesvēzis (*Grylotalpa grylotalpa*) (pēc Ģiljarova).

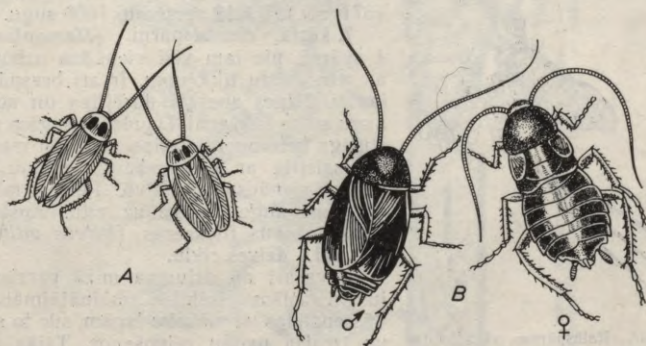
kastām: strādniekiem, kareivjiem, dzimumīpatņiem. Mutes aparāts graužējtipa. Pārvēršanās nepilnīga. Kaitīgi, jo ēd būvju koka daļas, grāmatas, mēbeles utt. Pārstāvji: *Reticulitermes lucifugus* (368. att.) Dienvideiropā; *Anacanthotermes turkestanicus* Vidusāzijā. Kārtā apmēram 2500 sugu.



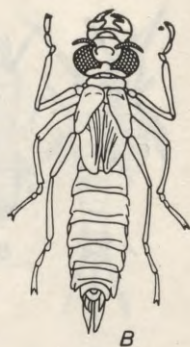
368. att. Dažādas termīta *Reticulitermes lucitugus* kastas (no Brasa):
 A — strādnieks, B — kareivis, C — spārnots dzimumpatnis, D — mātīte, kas pēc pārošanās nometusi spārnus, E — mātīte, pilna ar nobriedušām olām.

4. kārtā. Prusaki (*Blattoidea*). Ādainie priekšējie spārni un maigais pakalējo spārnu pāris plakani, salikti uz muguras. Mātītēm reizēm spārnu nav. Vēdera galā labi attīstīti cerki — pārveidojušās vēdera ekstremitātes. Mutes aparāts ir grauzējtipa. Pārvēršanās nepilnīga. Dzīvo zemsedzē, zem akmeņiem, reizēm augsnē. Visēdāji. Ir sinantropas formas (sarkanais prusaks — *Blattella germanica*, melnais prusaks — *Blatta orientalis*, kas apmetušās cilvēku mājokļos; 369. att.). Piesārņojot pārtiku un dzīvokļu iekārtas priekšmetus, izplata dažas slimības. Kārtā apmēram 3600 sugas.

5. kārtā. Spāres (*Odonata*). Divi pāri vienādas uzbūves spārnu ar sarežģītu sikacainu dzīslu tiklojumu. Grauzējtipa mutes orgāni. Pārvēršanās nepilnīga. Kāpuri dzīvo ūdenī. Spāres — dienas plēsēji, tām milzīgas acis, laupījumu (citus kukaiņus) satver lidojumā. Pārstāvji: lielā ešna (*Aeschna grandis*; 370. att.), kalopteriks (*Calopteryx vigo*). Vairāk nekā 4500 sugu.



369. att. Mājas prusaki (no Gijarova):
 A — sarkanais prusaks (*Blattella germanica*), B — melnais prusaks (*Blatta orientalis*).



370. att. Spāre (*Aeschna*):
A — imago (pēc Matvejeva), B — kāpurs (no Giljarova).



371. att. Raibspārņu viendienīte (*Ephemera vulgata*) (pēc Giljarova):

A — subimago, B — imago.

6. kārtā. Viendienītes (*Ephemeroptera*).

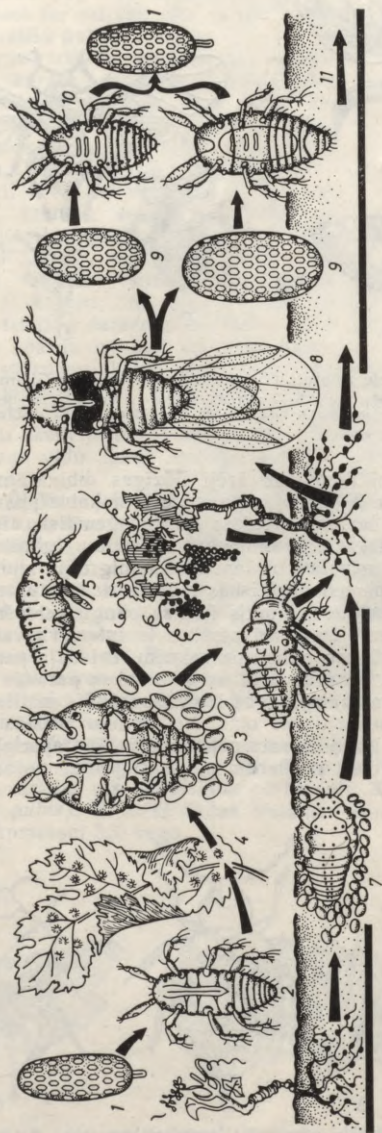
Spārni maigi; pakalējie mazāki par priekšējiem vai rudimentāri. Mutes orgāni nepilnīgi attīstīti, pieaugušie kukaiņi neparojas. Vēdera galā 2 vai 3 gari astes pavedieni. Pārvēršanās nepilnīga. Kāpuri dzīvo ūdenī, tiem ir trahejzaunas. Pēdējā kāpurstadija pārvēršas par ipašu spārnotu, bet dzimumbriedumu vēl nesasniegušu stadiju — subimago. Subimago vēlreiz novelkas, pēc tam jau rodas vairotiespējīga imago stadija.

Parādība, kad rodas divas ar novilkšanos atdalītas spārnotas stadijas (subimago un imago), ir izteikta primitivitātes pazīme, kas raksturīga tikai viendienītēm. Pārstāvis — *Ephemera vulgata* (371. att.). Kārtā apmēram 1600 sugu.

7. kārtā. Vienādspārņi (*Homoptera*).

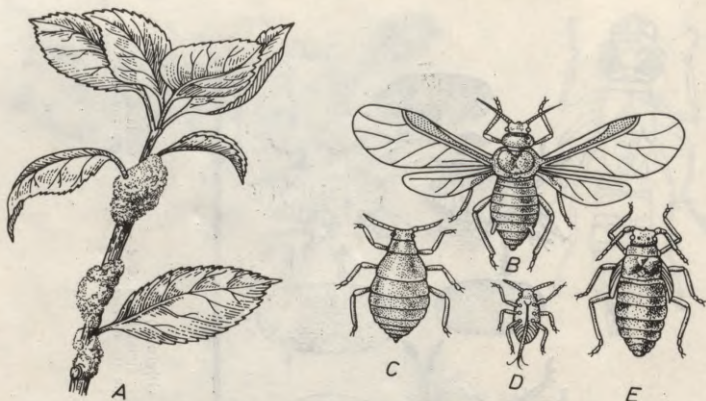
4 spārni, pie tam visi vienādas uzbūves, ar retu dzīslu tīklojumu. Ir arī bezspārņu ipatņi. Mutes aparāts dūrējtipa un noder augu sulas sūkšanai. Daudzām sugām raksturīga heterogonijas tipa paaudzū maiņa, kas saistīta ar saimniekaugu maiņu, uz kuriem vienādspārņi dzīvo. Reizēm migrē no viena augu orgāna uz citu. Apskatisim vīnkoku filokseras (*Viteus vitifolii*; 372. att.) dzīves ciklu.

Pavasārī no dzinuma mizā pārziemojušām olām izšķīlas dibinātājmātes. Tās apmetas uz vīnkoku lapām, sūc to sulu un izraisa pangu veidošanos. Tajās mātiņē iedēj partenogēnētiskas olas. No olām iznākušie kāpuri atkal pārvēršas par



372. att. Vīnkoku filokseras (*Vitex vitifolii*) dzīves cikls (pēc Giljarova):

1 — zīdēšanas ola, ko dēj uz vīnkoka mizas, 2 — pangveidošās dibinājamātes kāpurs, 3 — pangveidotāja dibinājamāte, 4 — pangas uz lapas, 5 — pangveidošās bezspārnu mātītes, 6, 7 — sakņu bezspārnu mātītes, 8 — spārnotā mātīte, no kuras oām (9) attīstās abu dzimumu bezspārnu īpatņi (tēviņi un mātītes), 10 — tēviņš, 11 — mātīte.



373. att. Ābeļu asinsuts (*Eriosoma lanigerum*) (no Gijarova):

A — laputu kolonija uz ābeles zara, B — spārnotā mātīte, no kuras olām attīstās abu dzimumu ipatņi, C — bezspārnu forma, D un E — divas kāpuru stadijas.

partenogenētiskām mātītēm, kas ārēji līdzīgas dibinātājmātītēm, kuras tāpat dzīvo uz lapām. Nākamajās paaudzēs (ar katru paaudzi vairāk un vairāk) daļa šo uz lapām dzīvojošo partenogenētisko ipatņu pēcteču iegūst nedaudz citādākas morfoloģiskas pazīmes (garāku snuki utt.). Pārveidojušies ipatņi nepaliek uz lapām, bet migrē pa stumbru uz sakņu sistēmu augsnē. Šīs partenogenētiskās mātītes nosauktas par sakņu laputīm. Barojoties uz saknēm, laputis izraisa pangu veidošanos.

Sakņu laputis ziemo. Pavasarī atsākas to intensīva vairošanās. Daļa no olās attīstījušos kāpuru paliek uz saknēm, bet daļa pamet augsni un pārvietojas uz augšu. Vasaras vidū uz dzinumiem parādās īpaši spārnoti ipatņi — mātītes, kuras kalpo sugas izplatīšanai. Šīs mātītes uz mizas izdēj divu tipu partenogenētiskas olas. No vienām attīstās tēviņi, no otrām — mātītes. Šie ipatņi savstarpēji kopulē. Pēc apaugļošanas mātīte dēj uz mizas ziemas olas, no kurām pavasarī pēc ziemošanas iznāk jau-



374. att. Dažādi blakšu pārstāvji (*Hemiptera* kārta) (no Bei-Bijenko):

A — mugurpelde (*Notonecta glauca*), B — gultas blakts (*Cimex lectularius*), C — bruņu blakts (*Eurygaster integriceps*).

nās dibinātājmātītes. Filokseras divgadīgais cikls ir tipiska heterogonija: likumsakarīga divdzimumpaauzdes un vairāku citu secīgu partenogēnētisko mātišu paauzžu maiņa.

Vienādspārņu kārtā iekļautas vairākas apakškārtas, no kurām minēsim vissvarīgāko. Cikādes (*Cicadinea*) visai lielā skaitā apdzīvo zālājus, krūmus un kokus. Pazīstamākas ir diezgan lielās dziedātājkikādes ar spēcīgu skaņu aparātu. *Lapubūsīņās* (*Psillinea*) — neliela, parasti sīku kukaiņu grupa, kas sastopama zālē, krūmos, kokos. Barojoties uz augiem, var būt tiem ļoti kaitīgas. *Laputis* (*Aphidinea*; 372., 373. att.) — visizplatītākā un skaitliski lielākā vienādspārņu grupa. *Bruņutis* (*Coccinea*; 361. att.) — sīki kukaiņi ar labi izteiktu dzimumdimorfismu: tēviņiem ir pāris spārnu un labi attīstītas kājas, mātītes bez spārnēm, kājas bieži reducētas, segmentācija un ķermeņa iedalījums tagmās parasti neizteikti. Mātītes nereti sedz īpašs vairogs, kas veidots no vairākiem kāpuru ekzuvijiem vai speciāliem vaskveida izdalījumiem.

Vienādspārņu vidū daudz bīstamu augu kaitēkļu. Kārtā vairāk nekā 30 000 sugu.

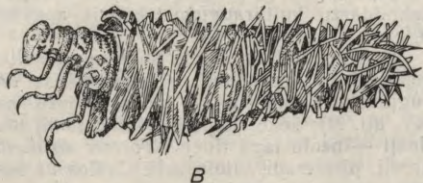
8. kārtā. **Blaktis jeb puscietspārņi (*Hemiptera*)**. Priekšējo spārnu pamatdaļa cieta, spārnu brīvie gali plēvaini. Mutes daļas dūrēj-sūcējtipa. Pārvēršanās nepilnīga. Bioloģiski nevienādīga grupa. Reizē ar sauszemes formām, kas dzīvo augsnē, meža zemsedzē un uz augiem, ir sugas, kas pārgājušas dzīvot ūdenī (ūdens skorpions — *Nepa*, mugurpelde — *Notonecta*; 374. att. A u. c.). Ir gan augēdājas, gan plēsējas formas. Dažas pārgājušas uz barošanās ar mugurkaulnieku asinīm (gultas blaktis — *Cimex lectularius*; 374. att. B; *Triatoma* u. c.). Daudzas sugas ir bīstami augu kaitēkļi (piemēram, bruņublaktis *Eurygaster integriceps*, kas sākumā sūc graudzāļu lapas, bet pēc tam arī vārpa; 374. att. C u. c.). Kārtā apmēram 4000 sugu.

9. kārtā. **Utis (*Anoplura*)**. Spārnu nav. Mutes daļas dūrējtipa. Pārvēršanās nepilnīga. Zīdītāju parazīti. Cilvēka parazīti ir galvas utis (*Pediculus capitis*), drēbju utis (*Pediculus vestimentis*; 375. att.) un kaunuma utis (*Phthirus pubis*). Pārnēsā tādas bīstamas slimības kā izsitumu un atguļas tifu. Apmēram 300 sugu.



375. att. Drēbju utis (*Pediculus vestimentis*) (no Gīļarova):

A — pieaudzis kukaiņš, B — ola (gnīda).



376. att. Makstenes (*Trichoptera* kārtā):

A — *Phryganea striata* (no Klausā), B — *Limnophilus* kāpurs mājīnā no augu gabaliņiem (pēc Brēma).



10. kārtā. Makstenes (*Trichoptera*). Kārtas pārstāvjiem ir četri ar sikiem matiņiem klāti spārni; pakalējie spārni parasti lielāki nekā priekšējie. Augšzokļi rudimentāri. Pārveršanās pilnīga. Kāpuri līdzīgi tauriņu kāpuriem un dzīvo ūdenī. Ir trahejzaunas. Vairums būvē sev caurulveida mājiņas no augu daļām, smilšu graudiņiem utt. Pārstāvis — *Phryganea striata* (376. att.). Vairāk nekā 3000 sugu.

11. kārtā Tauriņi jeb zvīņspārņi (*Lepidoptera*). Kārtas pārstāvjiem ir četri spārni, kurus klāj pārveidojušies matiņi — zvīņas. Tās reizēm spilgti krāsotas un reizēm uz spārnu virsmas veido raksturīgus zīmējumus. Mutes daļas sūcējtipa, pārveidojušās par garu snuķi. Dažām sugām tās var būt reducējušās. Pārveršanās pilnīga. Tauriņu kāpuriem ir trīs pāri krūšu ekstremitāšu un parasti 5 pāri vēdera neīsto kāju. Atšķirībā no imago kāpuru mutes aparāts grauzejtīpa. Vairumam sugu kāpuri dzīvo atklāti. Dažas formas dzīvo augsnē. Beidzot, daudzas sugas mīt augu audos (lapās, koksniē u. c.), no kuriem tās pārtiek, un veido tur alojumus. Kūniņas segtas.



377. att. Tauriņi — augu kaitēkļi (no Gilarova): A — ziemāju pūcite (*Agrotis segetum*), B — priežu sprīžmetis (*Bupalus piniarius*); 1 — olas, 2 — kāpurs, 3 — kūniņa, 4 — imago.

Daudzi tauriņi rada zaudējumus lauksaimniecībai un mežsaimniecībai. Tādas ir pūcītes, piemēram, ziemāju pūcīte (*Agrotis segetum*), kuras kāpurs (377. att. A) apgrauž ziemāju labību pazemes un piesakņu daļas. Balteņu sugas (kāpostu baltenis — *Pieris brassicae* u. c.) nopietni kaitē sakņudārzu kultūraugiem: kāpuri apgrauž kāpostus, redīsus, rāceņus u. c.

Tauriņu vidū ir daudz koku sugu kaitēkļu. Tādi, piemēram, ir sprīžmeši: ziemas sprīžmetis (*Operophthera brumata*), kura kāpuri apgrauž augļukoku pumpurus un lapas; priežu sprīžmetis (*Bupalus piniarius*; 377. att. B); kokonvērpeji (*Malacosoma neustria*), kas kaitē lapu kokiem; tinēji — ozolu lapu tinējs (*Tortrix viridana*), kas stipri bojā ozola lapas; urbēji, piemēram, vitolu urbējs (*Cossus cossus*), kas lieli kāpuri izurbj meža kokos un augļukokos dziļas alas, un daudzi citi pārstāvji. Kaitīgo sugu masveida savairošanās uzliesmojumi var ilgt vairākus gadus. Kārtā ir apmēram 100 000 sugu.

12. kārtā. Vaboles jeb
cietspārņi (*Coleoptera*).

Kārtas pārstāvjiem ir 4 spārni; priekšējie spārni pārvērtušies par cietiem segspārņiem un galvenokārt veic aizsargfunkciju. Mutes daļas grauzējtipa. Pārvēršanās pilnīga. Kāpurim ir trīs pāri krūšu kāju, kuras reizēm nepilnīgi attīstītas. Kūniņas brīvas.

Vairums sugu apdzīvo sauszemi — augsni, zemsēdži, augus. Daļa pārgājusi dzīvot ūdeni (airvaboles, ūdensmiļi u. c.). Ir plēsīgas un augēdājas formas. Daudz bistamu lauksaimniecības kaitēkļu. Plaši pazīstamas, piemēram, ir kartupeļiem bistamais kartupeļu lapgrauzis jeb Kolorado vabole (*Leptinotarsa decemlineata*; 378. att.), kas ieviesta Eiropā no Amerikas gadsimta sākumā. Stingru karantīnas pasākumu neievērošana (it īpaši Otrā pasaules kara laikā) ļāvuši vabolei izplatīties gandrīz pa visu kontinentu (līdz pat PSRS rietumu rajoniem). Kaitīgas gan pašas vaboles, gan to kāpuri.

Ļoti daudzās vaboles ir koku kaitēkļi. Pirmajā vietā no tām jāmin mizgrauži (*Ipidae* dzimta). Mizgrauži ir augēdāji un pārtiek no koku mizas, aplievas un pārējās koksnes. Tie izgrauž augu audos alas, kuru forma katrai atsevišķai sugai ir ļoti raksturīga. Mizgrauži uzbrūk parasti sliemim un novājinātiem kokiem, t. i., tie ir mežu sekundārie ienaidnieki, bet tomēr sagādā mežam milzīgu ļaunumu.

Izplatīti mežu kaitēkļi ir arī smecernieku (*Curculionidae*) dzimtas vaboles, it sevišķi priežu smecernieks (*Hylobius abietis*). Usaiņu jeb koksngraužu (*Cerambycidae*) dzimtā gandrīz visu pārstāvju kāpuri attīstās dažādu koku sugu koksne.

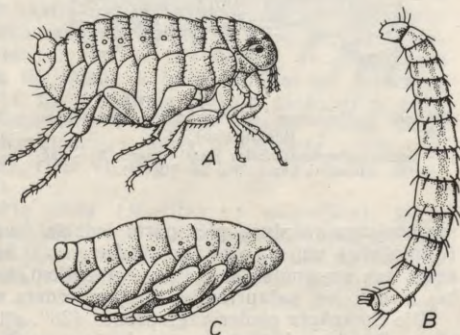
Beidzot, pie meža kaitēkļiem jāpieskaita arī maijvabole (*Melolontha hippocastani*), kas bojā visdažādākās lapu koku sugas teritorijā no PSRS Eiropas daļas līdz Baikālam. Šī lielā vabole lido maija vakaros un apgrauž dažādu koku sugu lapas. Olas dēj augsnē. Izšķīlušies kāpuri pārtiek no trūdvielām un galvenokārt no augu saknēm, stipri kaitējot mežu jaunaudzēm.

Plēsīgās vaboles tiek izmantotas kā cīņas līdzeklis pret kaitēkļiem (piemēram, *Rodolia*, kas iznīcina rievainās bruņutis).



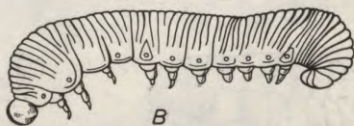
378. att. Kolorado vabole (*Leptinotarsa decemlineata*)
(no Ģiļarova):

A — imago, B — kāpurs, C — olu dējums.



379. att. Cilvēka blusa (*Pulex irritans*) (no Ģiļarova):

A — imago, B — kāpurs, C — kūniņa.



380. att. Zāglapsenes (*Hymenoptera* kārtā) (no Bei-Bijenko):

A — prieku zāglapsene (*Dipteron pini*) — imago, B — zāglapsenes kāpurs (no Bei-Bijenko).

savienojuma rakstura plēvspārņi iedalās divās apakškārtās: simfītos (*Symphyta*) un apokrītos (*Apocrita*). Simfītu vēderam ir plats pamats, kas savienojas ar krūšu segmentiem, bet apokrītiem ir tievs kātiņš, kas izveidojies, sašaurinoties otrajam vēdera segmentam.

Pie *Symphyta* pieder zāglapsenes (380. att.) un ragastes. *Apocrita* apvieno dažādas plēvspārņus, no kuriem galvenie ir jātnieciņi (359. att.), dažādas lapsenes (357. att. A), kamenes, bites (360. att.), skudras, panglapsenes (381. att.) u. c.

Pārvēršanās pilnīga. Kāpuriem lielākoties nav ekstremitāšu, tajā pašā laikā zāglapseņu kāpuriem bez trim krūšu kāju pāriem ir vēl 6—8 pāri neīsto vēdera kāju. Kūniņas brīvas.

Ir plēsīgas un augdējās formas. Jātnieciņi kāpura fāzē parazitē citos kukaiņos. Daudziem plēvspārņiem raksturīga sarežģīta uzvedība, kas saistīta ar rūpēm par pēcnācējiem (būvinstinkti, barības sagatavošana kāpuriem utt.). Augstākās *Hymenoptera* formas veido saimes. Sabiedriskajiem plēvspārņiem raksturīgs spilgti izteikts īpatņu polimorfisms.

Plēvspārņu nozīme ir ļoti liela. To vidū ir daudz bīstamu augu kaitēkļu. Zāglapseņu kāpuri, piemēram, apgrauž un izalo lapas, bet to tuvi radnieki — ragastes — veido ejas koksnē. Panglapsenes izraisa pangu veidošanos (381. att.). Saimnieciska nozīme ir daudziem jātnieciņiem, kurus izmanto ciņā ar kaitīgiem kukaiņiem. Mājas bites sagādā tādus vērtīgus produktus kā medu un vasku. Ļoti liela nozīme ir skudrām, kas piedalās augsnes veidošanas procesos un iznīcina milzīgu daudzumu kaitīgu kukaiņu. Pavisam pie plēvspārņu kārtas pieder vairāk nekā 150 000 sugu.

15. kārtā. Divspārņi (*Diptera*). Visaugstāk organizētā kārtā, kuras pārstāvjiem ir viens (priekšējais) pāris caurspīdīgu vai krāsainu plē-

Si ir viena no vislielākajām kārtām, kas aptver vairāk nekā 250 000 sugu.

13. kārtā. Blusas (*Aphaniptera*). Spārnu nav. Ķermenis no sāniem saspiests. Salikto acu nav. Mutes orgāni sūcējtipa. Pārvēršanās pilnīga. Parazīti. Pārnēsā vienu no visbīstamākajām slimībām — mēri, kura izraisītāji dabā sastopami grauzējiem. Cilvēku mitnēs parasti ir *Pulex irritans* (379. att.). Kārtā vairāk nekā 1000 sugu.

14. kārtā. Plēvspārņi (*Hymenoptera*). Plēvspārņiem vienmēr ir 2 pāri plēvainu, caurspīdīgu spārnu. Pakājējie spārni nedaudz mazāki par priekšējiem un saākējušies ar tiem vienotā spārnu plātnītē. Mutes daļas grauzējtipa vai laižītājtipa. Māitēm ir dējeklis, kas augstākajām formām pārveidojies par dzeloni. Pēc vēdera un krūšu

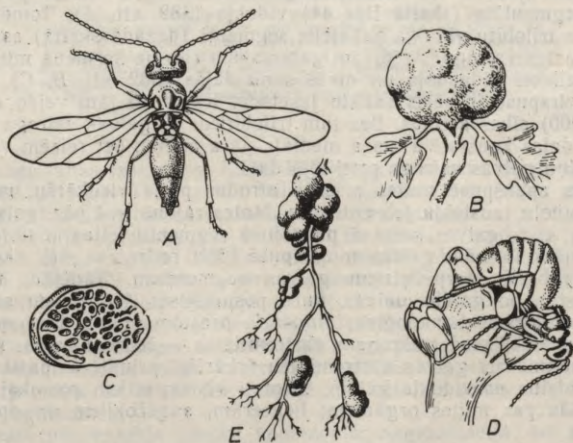
vainu spārnu. Pakalējie spārni rudimentāri un pārvērtušies dūcekļos. Mutes daļas dūrējtipa vai laizītājtipa. Pēc taustekļu uzbūves iedalās divās apakškārtās: o d o s (*Nematocera*), pie kuriem pieder odi, kniši, moskīti, garkājodi, trisuļodi, pangodiņi u. c., un mušās (*Brachycera*), kas aptver spindeles, dundurus, mušas, kāpurmušas, laupitājmušas, briežumušas u. c. Pārvēršanās pilnīga. Kāpuri bez kājām un nereli (mušām) bez norobežotas galvas. Kūniņas brīvas vai arī mucveidīgas.

Plēsīgas vai augēdājas formas. Ir virkne specializējušos asinssūcēju (kniši, odi, dunduri, dažas mušas — cece muša, briežumušas un dažī citi). Daudzu formu kāpuri dzīvo ūdenī (odi, kniši u. c.). Daudzu mušu kāpuri attīstās pūstošās organiskās vielās, no kurām tie arī pārtiek. Kāpuru izdalītie gremošanas fermenti veicina organisko atlieku ātru sadalīšanos un pārvērš tās pusšķidrā konsistencē. So «barības putriņu» tad arī uzņem kāpuri. Virknei divspārņu sugu kāpuri ir parazitiski (dunduri, kāpurmušas).

Divspārņiem, tāpat kā plēvspārņiem, ir liela nozīme dabā un cilvēka saimnieciskajā darbībā. Liela ir arī divspārņu negatīvā nozīme. Virkne formu ir kaitīgas augiem, to skaitā arī lauksaimniecības kultūraugiem.

Lielus zaudējumus lopkopībā rada spindeles. Tie ir samērā lieli, matiņiem klāti divspārņi (358. att.) ar brīvu dzīvesveidu. Tie dodas pie saimniekdzīvniekiem (zirgiem, liellopiem, aītām u. c.), lai tur dētu olas vai kāpurus. Kāpuri ir masīvi, no priekšgala mazliet sašaurināti, cieti, parasti ar dzelkšņainiem gredzeniem. Pakalgalā atrodas malās stipri hitinizētu elpatveru pāris, otrs elpatveru pāris ir ķermeņa priekšgalā. Kāpuri dzīvo kuņģī, zem ādas, rīklē un degunā, pieres un žokļu dobumos.

Bistams parazīts ir Volfarta muša (*Wohlfahrtia magnifica*), kura, būdama dzīvdzemdētāja, ievada kāpurus zīdītāju degunā, ausīs, anālajā atverē, kā arī ievainojumos un jēlumu brūcēs. Kāpuri pārtiek no dzīvīem audiem, pēc tam izlien laukā un iekūpojas zemē. Ir zināmi gadījumi, kad



381. att. Sakņu panglapsene (*Biorrhiza pallida*) (no Giljrova):

A — spārnotais tēviņš, B — divdzimumpaudzes panga, C — panga griezumā, D — partenogētiskā mātīte olu dēšanas laikā ozola pumpurā, E — sakņu pangas, kurās attīstās partenogētiskās mātītes.

ar Volfarta mušu invadējas cilvēks. Mušas nosēžas galvenokārt uz cilvēkiem, kuri dienā guļ zem atklātas debess. Kāpuri dzīvo cilvēka ausīs, degunā, pieres dobumos, smaganās, acīs un izraisa smagas ciešanas.

Liela medicīniska un veterināra nozīme ir asinssūcējām formām, kas pārnēsā bīstamu slimību izraisītājus: odu (*Anopheles*) sugas pārnēs malārijas, moskīti (*Phlebotomus*) — leišmaniozes, aklie dunduri (*Tabanus*) — tularēmijas, dažu dzīvnieku tripanosomožu, Sibīrijas mēra, cece muša (*Glossina morsitans*) — miega slimības izraisītājus utt.

Visai ievērojama ir arī divspārņu pozitīvā nozīme. Daudzi no tiem ir svarīgi ziedaugu apputeksnētāji. Plēseji (laupītājmušas) un parazīti (kāpurmušas) iznīcina kaitīgus kukaiņus. Trisuļodu (*Chironomidae*) kāpuri ir daudz zivju un ūdensputnu barība. Pieaugušie divspārņi, kas bieži sastopami milzīgos baros, ir svarīgs barības komponents kukaiņēdāju putnu, sikspārņu un citu entomofāgu barībā.

Kārta aptver apmēram 80 000 sugu.

APAKŠTIPS. TRILOBĪTVEIDĪGIE (TRILOBITOMORPHA)

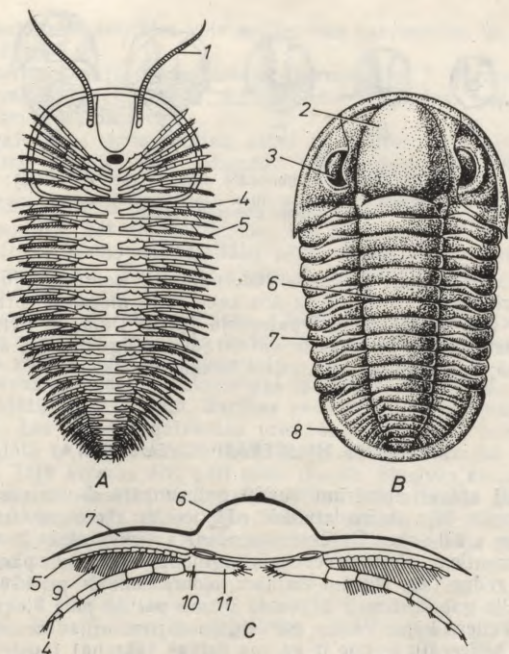
Siem jūrās dzīvojošajiem izmirusajiem posmkājiem ir daudzas primitīvisma pazīmes. *Trilobitomorpha* apvieno vairākas klases, tomēr tikai trilobītu (*Trilobita*) klase ir vairāk vai mazāk pilnīgi izpētīta.

KLASE. TRILOBĪTI (TRILOBITA)

Trilobītu primitivitāte izpaužas homonomā segmentācijā un diferencētu ekstremitāšu trūkumā, ar ko tie atgādina posmkāju senčus — *Polychaeta*. Pašiem primitīvākajiem trilobītiem ķermenis sastāvēja tikai no diviem nodalījumiem — monolītas galvas ar 4 ekstremitāšu pāriem un skaidri segmentēta (skaitā līdz 44) vidukļa (382. att. A). Tomēr visam vairumam trilobītu vidukļa pakaļējie segmenti (dažādā skaitā) saplūduši, veidojot astes vairogu. Ar divām gareniskām rievām ķermeņa mugurpuse iedalās izliektā vidusdaļā un divās sānu daļās (382. att. B, C). Galvas vairoga virspusē ir pāris salikto fasetacu. Katru no tām veido daudzas (15—15 000) sikas actiņas. Bez tam trilobītiem uz galvas vairoga vidējās izliektās daļas konstatēta maza mediāla pāra actiņa, bet reizēm vēl viens pāris actiņu galvas vairoga priekšējā daļā.

Galvas apakšpusē mutes priekšā atrodas pāris vienkāršu, nezarotu, stipri posmotu taustekļu jeb antenu. Mutes rajonā ir 4 pāri galvas ekstremitāšu, t. i., galvas sastāvā pārgājušo segmentu kājas (382. att. A). Primitīvajām formām galvas mugurpusē bieži redzamas vēl šķērsrievu veidotas robežas starp četriem galvas segmentiem. Tādējādi trilobītu galva sastāv no galvas daivas, kuru posmkājiem *Arthropoda* sauc par akronu un kurš ir homoloģisks *Annelida* prostomam, un 4 segmentiem. Acis un taustekļi pieder akronam, ekstremitātes — četriem galvas segmentiem. Jāatzīmē arī galvas ekstremitāšu ārkārtīgi primitīvā īpašība — to pilnīga līdzība ar vidukļa kājām, turpretī visiem citiem posmkājiem tās pārvērtušās par mutes orgāniem: helicerām, augšžokļiem un apakšžokļiem utt.

Trilobītu ekstremitātes ir vienzarainas. Tāpat kā *Tracheata* apakštīpa pārstāvjiem tās atbilst vēžveidīgo divzarainās ekstremitātes endopodītam. Katras kājas pamatposma ārpusē ir gara posmota piederība ar žaunu lapiņām, kas atbilst vēžveidīgo ekstremitātes epipodītam, bet iekšpusē ir ko-



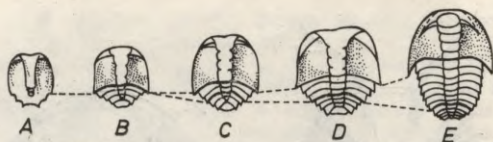
382. att. Trilobītu uzbūve:

A — primitīva trilobīta uzbūves shēma, no vēderpuses (pēc Handlirša). B — trilobīts ar labi attīstītu astes vairogu (no Grases un Tizes). C — trilobīta vidukļa šķērsriezuma shēma (pēc Snodgrasa); 1 — antenula, 2 — galvas vairogs, 3 — saliktās acis, 4 — kāja, 5 — elpošanas piederība — epipodīts, 6 — ķermeņa dorsālās virsmas vidusdaļa, 7 — ķermeņa sānu daļa, 8 — astes vairogs, 9 — Zaunu lapiņas, 10 — kājas pamatposms, 11 — gremošanas izaugums.

nisks gremošanas izaugums. Katra kāju pāra izaugumi vērsti viens pret otru (382. att. C). Tādā veidā trilobītu ekstremitātes noder rāpošanai, elpošanai, kā arī barības satveršanai un sasmalcināšanai.

Trilobīti bija šķīrtdzimumu dzīvnieki. To attīstība notika ar metamorfozi. No sīkām, mātišu izdētām olām izšķīlās kāpurs protaspis (383. att.). Sākumā protaspis ķermenis nebija posmots. Pēc tam tas uzreiz sadalījās priekšējā preorālajā nodalījumā ar saliktajām acīm un antenulām un 3 vai 4 segmentos, aiz kuriem atradās maza nesegmentēta anālā daiva. Tādējādi protaspis sastāvēja tikai no galvas vairoga un anālās daivas. Metamorfozes laikā, kas notika pakāpeniski, vairākkārt novelkojies, starp galvu un anālā daivu secīgi no augšanas zonas izveidojās visi vidukļa segmenti.

Spriežot pēc vidukļa izteikti homonomās segmentācijas un ekstremitātēm, kā arī paleontoloģiskā senuma, trilobīti ir visai primitīvas formas. Zināms vairāk nekā 10 000 sugu. Tās dzīvojušas galvenokārt kembrijā, silūrā, devonā un izmirušas paleozoja beigās. Liela sugu skaita dēļ trilobīti ir labi «vadošie» parakmeņojumi. Trilobīti bija lielākoties bentiski



383. att. Trilobīta postembrionālā attīstība (pēc Barandes):
A—E — kāpura attīstības stadijas. Jauni segmenti veidojas pie
astes vairoga priekšējās robežas.

dzīvnieki, kas rāpoja uz plakanās vēderpuses. Briesmu gadījumā tie sartinājās uz vēderpusi, izvēršot uz āru savu cieto muguras virsmu.

Trilobīti bija plaši izplatīti paleozoja jūrās. Daļa no tiem apdzīvoja seklo piekrasti, citi ar reducētām vai otrādi — gigantiskām acīm dzīvoja lielā dziļumā; dažas sugas acimredzot ierakās dūņās.

APAKŠTIPS. HELICERĀTI (CHELICERATA)

Helicerāti aptver apmēram 40 000 galvenokārt sauszemes sugu. Primārie helicerāti bija ūdensdzīvnieki. Helicerātu ķermeni izšķir galvkrūtis un vēderu. Galvkrūtis rodas, apvienojoties 7 (galvas un krūšu) segmentiem, pie tam septītais segments vairumam pārstāvju mēdz būt pilnīgi reducējies. Dažām formām vēders sadalās priekšējā un pakājējā daļā. Pie galvkrūtīm ir 6 (vienā grupā pat 7) pāri vienzarainu ekstremitāšu. Vēdera kājas vai nu pārveidojušās, vai arī to nemaz nav.

Būtiska helicerātu iezīme ir galvas daivas (akrona) taustekļu — antenu redukcija. Pirmais galvkrūšu ekstremitāšu pāris pārvērties par helicerām, ar kurām sasmalcina un saspiež barību. Otrs pāris — pedipalpi — veic maņu un nereti tvērējfunkciju; tie mazāk atšķiras no ejkājām, kas seko aiz tiem.

Pie helicerātu apakštīpa pieder trīs klases: zobenastes (*Xiphosura*), vēžskorpioni (*Gigantostroma*) un zirnekļveidīgie (*Arachnida*).

I KLAŠE. ZOBENASTES (XIPHOSURA)

Zobenastes ir neliela un mūsdienās tuvu izmiršanai esoša ūdens posmkāju grupa, kura paleozoja bija daudzveidīga un sastopama lielā skaitā. Mūsdienu faunā no zobenastēm ir vairs tikai 5 sugas. Pašas lielākās formas sasniedz 50—80 cm garumu.

Xiphosura ir jūru helicerāti ar platu, saplacinātu ķermeni, kas sastāv no savstarpēji kustīgi savienotiem galvkrūšu un vēdera nodalījumiem. Vēderam 6 pāri mediāli saauģušu plātnišveida žaunu ekstremitāšu. Vēders beidzas ar spēcīgu astes dzelkni.

Uzbūve (384. att. A, B, C). Galvkrūtis sedz liels muguras vairogs, uz kura atrodas divi pāri acu. Galvkrūšu apakšpusē preorāli piestiprinājušās nelielas trīsposmu helicerās, abās pusēs mutei atrodas 5 pāri ejkāju. Pirmais, citu helicerātu pedipalpiem atbilstošais pāris neatšķiras no pārējiem un, tāpat kā tie, beidzas ar nelielām spilēm. Visas ejkājas ir vienzarainas, pie pietkā pāra ir neliela, neposmota, rudimentāra žaunu piedeva. Visām kājām pie pamatposma ir dzelkņaini gremošanas izaugumi.

Bez rāpošanas ekstremitātes veic arī barības satveršanas un sasmalcināšanas funkcijas.

Pie zobenastu galvkrūtīm atrodas rudimentārs, 7. segmentam piederošs ekstremitāšu pāris. Tie ir hilāriji — nelielas, neposmotas, ar dzelkņiem bruņotas piederavas.

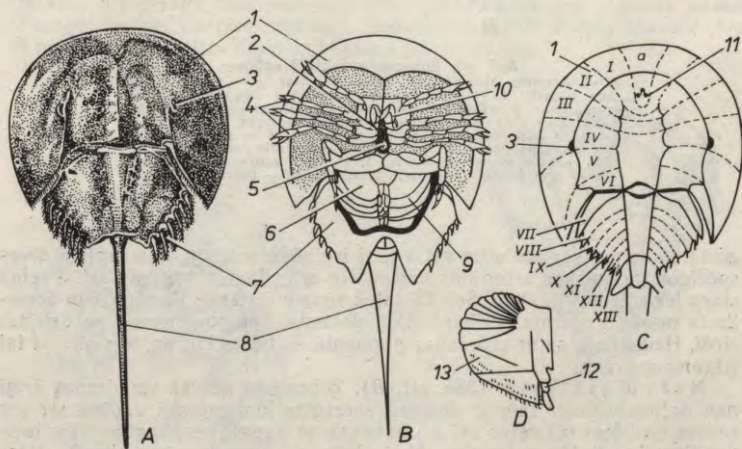
Visas galvkrūšu ekstremitātes, sākot ar helicerām, inervē ventrālās nervu ķēdītes gangliji, kuri sekundāri pārvietojušies uz rīkles konektīviem.

Pie vēdera atrodas seši pāri lapveida ekstremitāšu. Pati kāja palikusi rudimentāra, bet saplacinājusies un izpletusies tās žaunu piederava (384. att. D). Pirmais ekstremitāšu pāris pārvērties par aizsargplātnītēm — žaunu vākiem. Uz pārējo ekstremitāšu pakalējam virsmām ir liels daudzums žaunu lapiņu.

Astes dzelkņis, ar kuru beidzas zobenastes ķermenis, spriežot pēc embrionālās attīstības, ir saliktis veidojums. Tā sastāvā bez telsona ietilpst triju pēdējo vēdera segmentu aizmetņi.

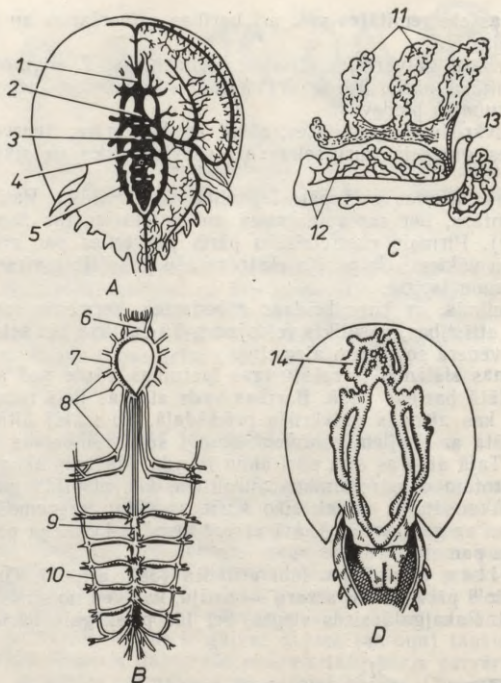
Gremošanas sistēmai ir raksturīgas īpatnības. Mute ved ar hitinizētu kutikulu izklātā barības vadā. Barības vadā atveras lielā muskuļotā gremotājkunģī, kas atrodas galvkrūšu priekšdaļā. To izklāj hitinizēta kutikula, kas klāta ar rupjiem zobīņiem. Kunģī saberztā barība nonāk garā viduszarnā. Tajā atveras divi pāri aknu izvadu. Masīvās aknas sastāv no daudzām zarotām dziedzerainām caurulītēm, kas aizpilda gandrīz visas galvkrūtīs. Aknu šūnās notiek sīko barības daļiņu sagremošana. Zarnu trakts beidzas ar galazarnu. Anālā atvere atrodas ķermeņa pakalgalā pie astes dzelkņa pamata.

Asinsrites sistēma labi attīstīta (385. att. A). Garai cauruļveida sirdij ir 8 pāri nelielu atveru — ostiju, kas ved no sirds perikardiālajā dobumā. Pakalgalā sirds slēgta, bet tās priekšgals pāriet priekšējā



384. att. Zobenastes uzbūve:

A — skats no mugurpuses (no Van der Hovena), B — skats no vēderpuses (no Snodgrasa), C — segmentācijas shēma (pēc P. Ivanova), D — zobenastes žaunkāja (no Beklemiševa); 1 — galvkrūšu vairogs, 2 — mute, 3 — saliktās acis, 4 — ejkājas, 5 — hilāriji, 6 — žaunu vāks, 7 — vēdera nodalījums, 8 — astes dzelkņis, 9 — žaunkājas, 10 — helicera, 11 — vienkāršās acis, 12 — posmota kāja, 13 — žaunu piederava, I—XIII — segmenti, kuru robežas parādītas ar punktētu līniju, a — akrons.



385. att. Zobenastes iekšējā uzbūve:

A — asinsrites sistēma (pēc Milne-Edvardsa), B — nervu sistēma (pēc Dogela), C — izvad sistēma — koksālāis dziedzeris (pēc Patena), D — sievišķā dzimumsistēma (pēc Dogela); 1 — priekšējā aorta, 2 — sirds, 3 — ostijas, 4 — sānu arterijas, 5 — gareniskie arteriālie asinsvadi, 6 — galvas smadzenes, 7 — rīkles konektīvi, 8 — nervi, kas inervē ekstremitātes, 9 — ventrālā nervu ķēdīte, 10 — sānu gareniskās nervu stiegras, 11 — akli maisveida izspilējumi, 12 — izvadkanāls, 13 — ārējā izvadpore, 14 — tūklveidīga olnīca.

aortā. No sirds sāniem atiet vēl 4 pāri īsu sānu artēriju, kas saplūst divos spēcīgos gareniskos arteriālos vados. No artērijām hemolimfa izlīst telpā starp iekšējiem orgāniem. Seit tā satek sīnusu sistēmā. Pa sīnusi hemolimfa nonāk vispirms perikardiālajā dobumā, bet no turienes pa ostijām sirdī. Hemolimfa satur elpošanas pigmentu — hemocianīnu, kas piedod tai zilganu nokrāsu.

Nervu sistēma (385. att. B). Zobenastu galvas smadzenes ārēji nav dalītas. Tomēr tām ir diezgan sarežģīta histoloģiskā uzbūve un bez redzes centriem tās satur vēl arī paliekas no ganglijiem, kas inervēja helicerātiem izzudušās antenas. No pakalpusē smadzenēm pieguļ rīkles konektīvu paresninātās daļas, kas dod nervus uz helicerām. Bez tam rīkles konektīvi inervē visas galvkrūšu ekstremitātes, kā arī žaunu vākus. Ventrālā nervu ķēdīte sastāv no 6 ganglijiem; pakalējais no tiem veidojies, saplūstot vairākiem nervu mezgliem. Interesanta zobenastu nervu sistēmas īpatnība ir tā, ka no ventrālās nervu ķēdītes ganglijiem atējošos vēdera

ekstremitāšu nervus savieno gareniskas laterālās nervu stiegras (385. att. B).

Maņu orgāni. Zobenastēm ir divi pāri acu. Viens pāris nelielu atševišķu actiņu atrodas galvkrūšu mugurpusē virs smadzenēm tieši blakus viduslīnijai. Otrs lielu acu pāris atrodas uz ārpusi no tām. Šim acīm ir savdabīga uzbūve: tās sastāv no daudzām atševišķām savstarpēji pieguļošām acīm, bet ir segtas ar kopīgu, atševišķās daļās nedalītu, caurspīdīgu, uzbiezīnātu hitinizētu kutikulu.

Izvadorgāni ir pāris koksālo dziedzeru (385. att. C). Dziedzeris sastāv no stipri izlocīta vada, kura vienā galā cits aiz cita seko vairāki akli maisveida izspilējumi; tie nav nekas cits, kā pārveidojušies celomodukti, kuru piltuves celomiskā epitēlija slānis atdalījies no dobuma (miksocela). Labā un kreisā dziedzera izvadkanāli atveras uz āru pie piektā ejkāju pāra pamatposma (*coxa*) pamatiem. No tā arī radies pašu orgānu nosaukums.

Dzimumsistēma. Šķirtdzimumu dzīvnieki. Pāra dzimumdziedzeri ir maisveida un sastāv no stipri sazarotām un savstarpēji anastomozējošām caurulītēm (385. att. E), to izvadkanāli atveras zem žaunu vākiem vēdera pirmajā segmentā.

Attīstība. Embrionālā attīstība saistīta ar metamorfozi. Tomēr kāpuram, kas iznāk no olas, ir visi segmenti, kaut gan vēdera pakalējie segmenti nav pilnīgi attīstīti, jo tiem vēl nav ekstremitāšu. Sāds kāpurs ir pazīstams ar nosaukumu «trilobīta stadija», jo tam ir ārēja līdzība ar trilobītiem (386. att.). Kāpura vēders astes dzelkņa vietā beidzas ar nelielu vairogu.

Mūsdienu *Xiphosura* dzīvo tropu un subtropu jūrās. To izplatībai ir pārtrauktības raksturs, jo tie sastopami Atlantijas okeānā pie Ziemeļamerikas un Centrālās Amerikas krastiem (*Limulus polyphemus*), kā arī Malajas arhipelāgā Indoķīnas tuvumā, pie Filipīnu un Japānas salām (*Tachypleus* un *Carcinoscorpius*). Zobenastes dzīvo krastu tuvumā 4—10 m dziļumā. Mātītes dēj olas bēguma joslas smiltīs.



386. att. *Limulus trilobitveida* kāpurs, no vēderpusē (pēc P. Ivanova)



387. att. Fosilā zobenaste *Hemiaspis limuloides* (pēc Vudvorda).

Mūsdienu zobenastu atliekās atrastas, sākot ar triasu. Bet ir zināmi arī daudz senāki šīs klases pārstāvji. Tā *Hemiaspis* (387. att.) konstatēts silūra nogulumos. Jāatzīmē, ka *Hemiaspis* vēders vēl sastāvēja no brīviem segmentiem.

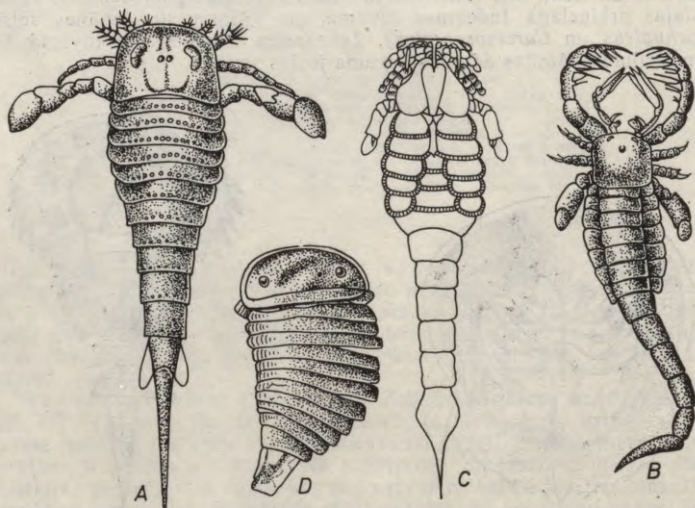
II KLAŠE. VĒZSKORPIONI (EURYPTERIDA JEB GIGANTOSTRACA)

Sajā pilnībā izmirušajā klasē ietilpst apmēram 200 sugu. Spriežot pēc segmentācijas un ekstremitāšu attīstības, *Eurypterida* ir visprimitīvākie helicerāti.

Eurypterida ir paleozoja ēras ūdens helicerāti ar saplūdušu galvkrūti un divdaļīgu 12 segmentu vēderu (388. att.). Vēdera priekšējā daļā saglabājušās pārveidojušās ekstremitātes — dzimumplātnītes (pirmajā segmentā) un 4 pāri žaunkāju.

Galvkrūšu virspusē atrodas vienkāršas, mazas mediālas acis un sānos — saliktās acis. Helicerām ir nelielas spīles. Pedipalpi un pirmais kāju pāris reizēm bijuši tvērējtipa. Virknei formu pakalējās kājas bijušas airveidīgi saplacinātas un kalpojušas peldēšanai. Vēders beidzās ar anālo daivu (telsonu), kurai bija vai nu paplašinātas plātnītes, vai dzelkņa veids, vai arī tā bija pūšļveidīga, ar dzeloni galā.

Vēžskorpionu pārstāvji, piemēram, *Eurypterus* (388. att. A), sastopami silūra vai pat kembrija nogulumos. Tie bija plēsēji, bentiski, jūru, iesāļūdeņu vai pat daļēji saldūdens dzīvnieki garumā līdz 1,8 m, līdzīgi milzīgiem skorpioniem. Vēžskorpionu kāpuram bija daudz segmentu, tomēr ne visi. Trūkstie segmenti attīstījās metamorfozes procesā.



388. att. Dažādi Gigantostroma:

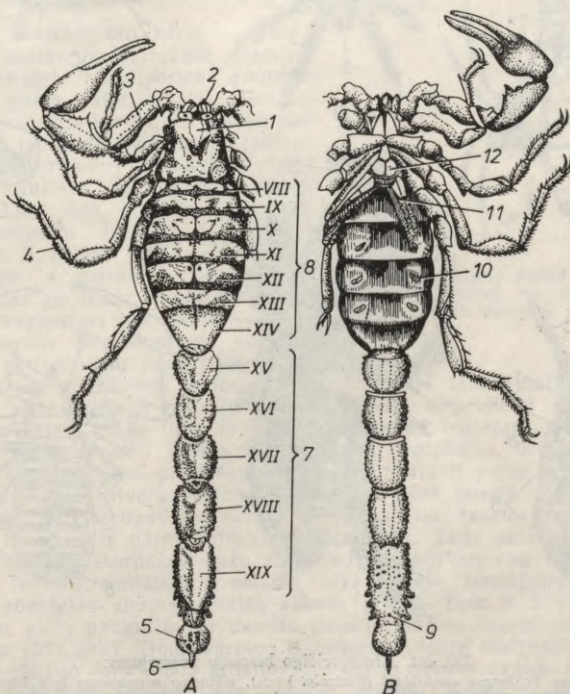
A — *Eurypterus fischeri*, no mugurpuses, B — *Mixopterus klaeri* (rekonstrukcija pēc Stremera), C — *Silmonia acuminata*, no vēderpuses, D — *Strabops thacheri* (pēc Klerka un Ridena).

III KLAŠE. ZIRNEKĻVEIDĪGIE (ARACHNIDA)

Zirnekļveidīgo klase apvieno vairāk nekā 36 000 sauszemes helicerātu sugu, kas pieder pie vairāk nekā 10 kārtām.

Arachnida — augstākie helicerāti ar 6 galvkrūšu ekstremitāšu pāriem. Tie elpo ar plaušām vai trahejām, bez koksālajiem dziedzeriem tiem vēderā ir vēl malpigijvadu izvadstēma.

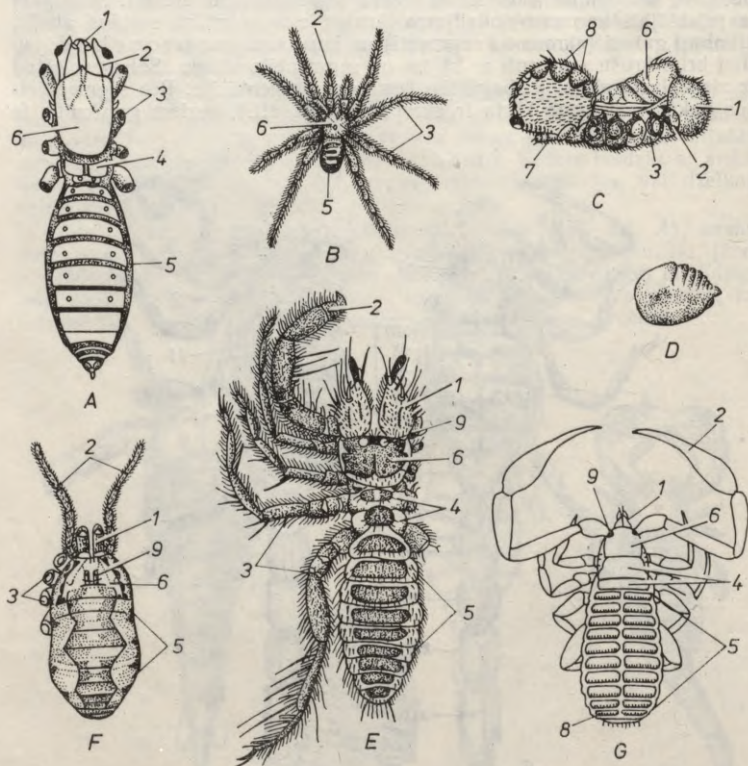
Uzbūve un fizioloģija. Ārējā morfoloģija. Zirnekļveidīgo ķermenis visbiežāk sastāv no galvkrūtīm un vēdera (389. att.). Galvkrūtīs veidojas no akrona un 7 segmentiem (7. segments nepilnīgi attīstīts). Solpugām un dažām citām zemākajām formām apvienojušies tikai 4 priekšējo ekstremitāšu segmenti, bet galvkrūšu 2 pēdējie segmenti ir brīvi, un pēc tiem seko skaidri norobežoti vēdera segmenti (390. att. E). Solpugām ir priekšējais ķermeņa nodaļījums, kurš pēc segmentārā sastāva atbilst trilobītu galvai (akrons+4 segmenti) un kuru sauc par propeltīdiju, divi brīvi krūšu segmenti ar kājām un segmentēts vēders. Solpugas tālād ir zirnekļveidīgie ar visbagātāko ķermeņa segmentāciju. Pēc segmentācijai pakāpes nākamā kārtā ir skorpioni (389. att.), kuriem galvkrūtīs ir



389. att. Skorpions (*Buthus eupeus*) (pēc Bjaļņicka-Birules):

A — no mugurpuses, B — no vēderpuses; 1 — galvkrūtīs, 2 — helicera, 3 — pedipalps, 4 — kāja, 5 — telsons, 6 — indes dzelonis, 7 — vēdera pakalējā daļa, 8 — vēdera priekšējā daļa, 9 — anālā atvere, 10 — plaušu spraugas, 11 — ķemņveida orgāni, 13 — dzimumplātņites, VIII—XIX — vēdera segmenti.

nedalītas, bet tām seko garš, 12 segmentu (tāpat kā *Gigantostraca*) vēders, kas iedalās platakajā priekšdaļā (7 segmenti) un šaurā pakalā (5 segmenti). Ķermenis beidzas ar telsonu, pie kura ir liks indes dzeloznis. Tāds pats segmentācijas raksturs (tikai bez vēdera sadalījuma divos nodalījumos) ir pedipalpu, māņskorpionu un māņzirnekļu kārtu pārstāvjiem, dažām ērcēm un primitīvajiem segmentēti vēdera zirnekļiem (390. att.). Vidukļa segmentu saplūšanas nākamā pakāpe vērojama vairumam zirnekļu un dažām ērcēm. Tiem ne tikai galvkūtišs, bet arī vēders ir pilnīgi neposmots (391. att.), tomēr zirnekļiem starp šiem 2 nodalījumiem ir īss un tievs, no septītā ķermeņa segmenta veidojies kātiņš. Segmentu maksimāla saplūšana notikusi virknei ērcu kārtas pārstāvju, ku-



390. att. Zirnekļveidīgo ķermeņa posmojums:

A — pedipalps *Trithyreus cambridgei* (Pedipalpi kārta), mātīte no mugurpusēs (pēc Bernera), B — zirnekļs *Liphistius malayanus* (Aranei kārta), redzama vēdera segmentācija (pēc Abrahama), C — zirnekļs *Heptatela kimurai* (Aranei kārta), no saniem (pēc Kišida), D — *Lycosidae* dzimtas (Aranei kārta) jauna zirnekļa segmentētais vēders (pēc Kestnera), E — solpugas *Galeodes araneoides* (Solifugae kārta) tēviņš (pēc Lesera), F — māņzirnekļa *Phalangium opilio* (Opiliones kārta) tēviņš (pēc Lesera), G — māņskorpions *Chelifer cancroides* (Pseudoscorpiones kārta) (pēc Bajerera); 1 — helicera, 2 — pedipalps, 3 — ekakājas, 4 — pakalējie brīvie vai vēl robežas saglabājušie krūšu segmenti, 5 — vēders, 6 — galvkūtišs, 7 — līmekļkārpīgas, 8 — segmentu muguras vairogli, 9 — acis.

riem viss ķermenis ir monolīts, bez robežām un iezīmaugām starp segmentiem (392. att. A).

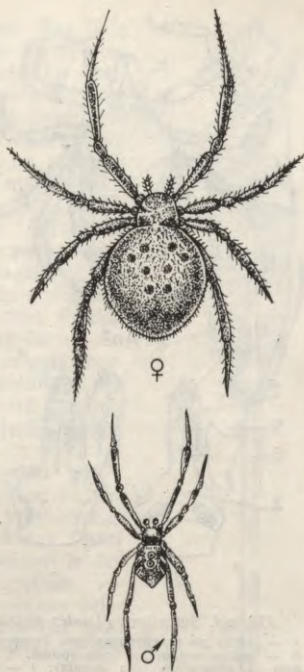
Kā jau iepriekš minēts, galvkrūtim ir 6 pāri ekstremitāšu. Divi pirmie pāri piedalās barības satveršanā un samalcināšanā, tās ir heliēras un pedipalpi (389., 393. att.). *Heliceras* atrodas preorāli — mutes priekšā, zirnekļveidīgajiem tās visbiežāk ir īsas spīļveidīgas (solpugām, skorpioniem, mānšskorpioniem, mānšzirnekļiem, dažām ērcēm u. c.). Tās parasti sastāv no trim posmiem, galaposts veic spīļu kustīgu pirksta funkciju. Retāk heliēras beidzas ar kustīgu nagveida posmu (393. att.) vai arī ar divposmu piederām, kuru malas ir asas, zāģzobotas un ar kurām ērces pārdur dzīvnieka ādu (392. att. B).

Otrs ekstremitāšu pāris — pedipalpi sastāv no vairākiem posmiem. Ar pedipalpa pamatposma gremošanas izauguma palīdzību tiek samalcināta un saberzta barība, bet pārējie posmi veido taustekli. Dažu kārtu (skorpionu, mānšskorpionu) pārstāvju pedipalpi pārvērtušies par spēcīgām garām spīlēm (389., 390. att. G), citām kārtām pedipalpi ir līdzīgi ejkājām (390. att. E, F; 393. att.).

Pārējie 4 galvkrūšu ekstremitāšu pāri sastāv no 6 vai 7 posmiem, beidzas ar nagiem un veic ejkāju lomu.

Pieaugušo zirnekļveidīgo vēderam tipisku ekstremitāšu nav, kaut arī to senčiem pie priekšējiem vēdera segmentiem bija labi attīstītas kājas. Daudzu zirnekļveidīgo embrijiem (skorpioniem, zirnekļiem) pie vēdera aizmetas kājas, kuras tikai vēlāk tiek pakļautas regresam. Starp citu, arī pieaugušā stāvoklī vēdera kājas reizēm saglabājas, bet modificētā veidā. Tā skorpioniem pie pirmā vēdera segmenta ir pāris dzimumplātņu, zem kurām atveras dzimumatveres, pie otra posma — pāris ķemmišu (389. att.) ar daudziem nervu galiem, kas veic taustes funkciju. Kā vienas, tā otras ir pārmainījušās ekstremitātes. Tāds pats raksturs ir plaušu maisiem skorpionu, dažu zirnekļu un mānšskorpionu vēdera segmentos. No ekstremitātēm ir cēlušās arī zirnekļu timekļkārpīņas. Uz vēdera apakšējās virsmas anālās atveres priekšā tiem ir 2 vai 3 pāri matiņiem klātu pauguriņu ar daudzu timekļdziedzeru cauruļveida izvadkanāliem (394. att.). Timekļkārpīņu homoloģiju vēdera ekstremitātēm pierāda ne tikai to embrionālā attīstība, bet arī to uzbūve dažiem tropu zirnekļiem, kuriem šīs kārpīņas sevišķi spēcīgi attīstītas, sastāv no vairākiem posmiem un pat ārēji atgādina kājas.

Heliēratu ķermeņa sega sastāv no kutikulas, hipodermālā epitēlija (hipodermas) un bazālās membrānas. Kutikulai ir sarežģīta trīskārtaina uzbūve. Ārpusē atrodas lipoproteīna kārtā, kas droši pasargā organismu



391. att. Karakurta *Latrodectus tredecimguttatus* tēviņš un mātīte (pēc Marikovska).



A

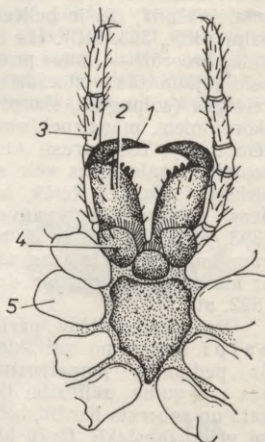


B

C

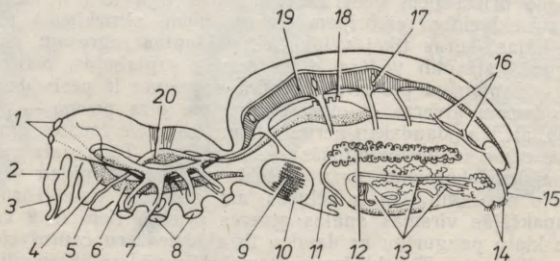
392. att. Suņu ērce (*Ixodes ricinus*):

A — mātīte no mugurpuses (pēc Pomeranceva),
 B — mutes orgāni no mugurpuses, C — tās
 pats no vēderpuses (pēc Dogela); 1 — snūķis,
 2 — viduklis, 3 — ejkājas, 4 — snūka pamatne,
 5 — pedipalps, 6 — hipostoms — snūka pamatnes
 izaugums, 7 — heliņas, 8 — segplātnītes.



393. att. Krustzirnekļa (*Araneus diadematus*) mutes orgāni (pēc Ivanova):

1 — heliņas, 2 — heliņas pamatpoms,
 3 — pedipalps, 4 — pedipalpa pamatpoms
 gremošanas izaugums, 5 — ejkājas pamatpoms.



394. att. Zirnekļa (*Aranei kārta*) organizācijas shēma (no Averinceva):

1 — acis, 2 — indes dziedzeris, 3 — heliņa, 4 — smadzenes, 5 — mute,
 6 — zemriekles nervu mezģlis, 7 — zarnu kanāla dziedzerainie izaugumi,
 8 — ejkāju pamatnes, 9 — plaušas, 10 — plaušu atvere — elpatvere,
 11 — olvads, 12 — olņica, 13 — timekldziedzeri, 14 — timekļkārpins,
 15 — anuss, 16 — malpigijvadi, 17 — ostijas, 18 — aknu izvadi, 19 —
 sirds, 20 — rīkle, kuru ar ķermeņa apvalku saista muskulatūra.

no mitruma zaudējuma izvaikošanas procesā. Tas ļāva helicerātiem kļūt par istu sauszemes grupu un apmesties vissausākajos zemeslodes rajonos. Izturību kutikulai piedod olbaltumvielas, kas inkrustējušas hitīnu.

Adas epitēlija derivāti ir daži dziedzerveidojumi, to skaitā indes dziedzeri un tīmekļdziedzeri. Indes dziedzeri raksturīgi zirnekļiem, pedipalpiem un skorpioniem, bet tīmekļdziedzeri — zirnekļiem, mānšcorpioniem un dažām ērcēm.

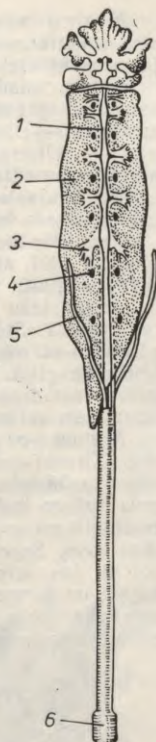
Gremošanas sistēma dažādu helicerātu kārtu pārstāvjiem stipri variē. Priekšzarna parasti veido paplašinājumu — rikli ar spēcīgas muskulatūras sienām. Tā darbojas kā sūkņis, kas iesūc pusšķidru barību, jo zirnekļveidīgie neuzņem cietu barību. Priekšzarnā atveras pāris nelielu «siekalu» dziedzeru. Šo dziedzeru un aknu sekrēts zirnekļveidīgajiem spēj enerģiski šķelt olbaltumvielas. Šis sekrēts, ievadīts nogalinātā upura ķermenī, pārvērš audus šķidrā putriņā, kuru pēc tam iesūc zirnekļis. Sajā gadījumā notiek ārpuszarnas gremošana.

Vairumam zirnekļveidīgo viduszarna veido garus sānu izspilējumus, kas palielina zarnas tilpumu un uzsūcējvirsmu. Tā zirnekļiem (394. att.) no viduszarnas galvkrūšu daļas uz ekstremitāšu pamatiem dodas 5 pāri aklu dziedzerainu maisu; analogiski izspilējumi ir ērcēm, mānšzirnekļiem un citiem zirnekļveidīgajiem. Viduszarnas vēdera rajonā atveras pāra gremošanas dziedzera — aknu izvadi (395. att.). Aknas izstrādā gremošanas fermentus un arī uzsūc barības vielas. Aknu šūnās notiek iekššūnu gremošana.

Vairums *Arachnida* ir plēsēji, bet ir arī parazitiskas formas, kas pārtiek no mugurkaulnieku asinīm, un daudz augēdāju formu, kuras sūc augu sulu vai ēd augu atliekas.

Izvad sistēma zirnekļveidīgajiem salīdzinājumā ar zobenastēm ir pavisam cita rakstura. Uz robežas starp viduszarnu un galazarnu gremošanas kanālā atveras pāris lielākoties zarotu malpigijvadu. Atšķirībā no *Tracheata* tie ir entodermālas izcelsmes, t. i., veidojušies no viduszarnas (394., 395. att.). Kā malpigijvadu šūnās, tā arī dobumā ir daudz guanīna graudiņu — zirnekļveidīgo galvenais izvadāmais produkts. Guanīnam, tāpat kā kukaiņu ekskrecijas produktam — urīnskābei, ir vāja šķīdība, un tas no organisma izdalās kristālu veidā. Sajā procesā ūdens zudumi ir minimāli, kas ir ļoti svarīgi uz sauszemi dzīvot pārgājušiem dzīvniekiem.

Bez malpigijvadiem zirnekļveidīgajiem ir arī tipiski koksālie dziedzeri — maisiem līdzīgi mezodermālas izcelsmes pāra veidojumi, kas atrodas divos (retāk vienā) galvkrūšu segmentos. Tie labi attīstīti digļiem un jauniem dzīvniekiem, bet pieaugušiem vairāk vai mazāk atrofējas. Pilnīgi izveidojušies koksālie dziedzeri (396. att.) sastāv no epitēlija galamaisiņa, cilpveidīga kanāla un taisnāka izvadkanāla ar urīnpūsli un ārējo atveri. Galamaisiņš atbilst celomodukta skropstiņu piltuvei, kuras atverī noslēgušas celomiskā epitēlija atliekas. Koksālie dziedzeri atveras pie 3. vai 5. ekstremitāšu pāra pamatposmiem.



395. att. Skorpiona gremošanas sistēma (pēc Pavlovskā):

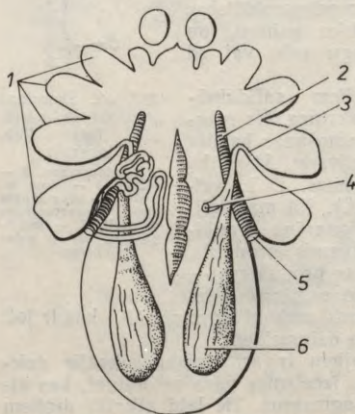
1 — viduszarna, 2 — aknas, 3 — aknu izvadi, 4 — caur aknām ejoši dorsoventrālie muskuļi, 5 — malpigijvads, 6 — galazarna.

Nervu sistēma Arachnida ir daudzveidīga. Kaut arī tās izcelsmē saistīta ar posmtārpu vēdera nervu ķēditi, zirnekļveidīgajiem vērojama skaidri izteikta koncentrācijas tendence.

Galvas smadzenēm ir sarežģīta uzbūve. To sastāvā ietilpst divas daļas: priekšējās smadzenes — *protocerebrum*, kas inervē acis, un pakalējās smadzenes — *tritocerebrum*, no kurām atiet nervi uz pirmo ekstremitāšu pāri — helicerām. Citiem posmkājiem (vēžveidīgajiem, kukaiņiem) raksturīgās smadzeņu vidusdaļas — *deutocerebrum* — zirnekļveidīgajiem trūkst. Tas saistīts ar vidussmadzeņu inervēto akrona piedevu — antenuļu izžušanu helicerātiem.

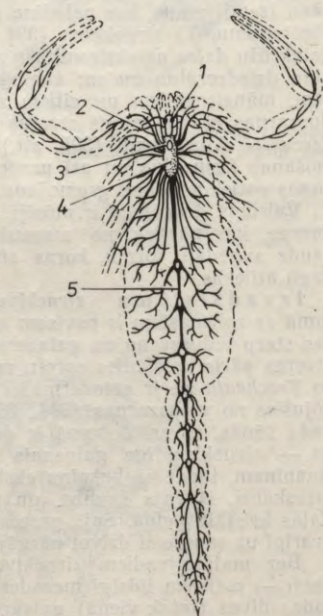
Ventrālās nervu ķēdites metamērija visskaidrāk saglabājusies skorpioniem (397. att.). Bez galvas smadzenēm un rīkles konektīviem tiem ir liela ganglioza masa galvkrūšu vēderpusē, no kuras atiet nervi uz 2.—6. ekstremitāšu pāri, un 7 gangliji vēdera nodalījumā visā nervu ķēditē saglabājies vēl viens mezgls, bet zirnekļiem jau visa ķēdite saplūdsi galvkrūšu ganglijā. Mānzirnekļiem un ērcēm nav pat skaidras robežas starp galvas smadzenēm un galvkrūšu gangliju (398. att.), tādēļ nervu sistēma tiem veido nepārtrauktu gangliozu gredzenu ap barības vadu.

Maņu orgāni ir daudzveidīgi. Zirnekļveidīgajiem tik ļoti svarīgos mehāniskos taustes kairinājumus uztver dažādas uzbūves maņu matiņi, kuru sevišķi daudz ir uz pedipalpiem. Speciāli matiņi — trihobotriji, kas atrodas uz pedipalpiem, kājām un ķermeņa virsmas, reģistrē gaisa svārstības. Lirveidīgie orgāni — nelielas spraugas kutikulā ar plēvainu



396. att. Mānzirnekļa *Garella variegata* koksālie dziedzeri (no Langa):

1 — ejkāju pamatnes, 2 — traheju vads, 3 — izvadatvere, 4 — pārgriezts dziedzera izvadkanāls (kreisajā pusē tas ir vesels), 5 — stigma, 6 — dziedzera rezervuārs (urīnpūslis).



397. att. Skorpiona *Androctonus* nervu sistēma (no Hanštroma):

1 — acis, 2 — smadzenes, 3 — rīkles konektīvi, 4 — zemrīkles gangliju masa, 5 — ventrālā nervu ķēdite.

pamatu, pie kuriem pienāk nervu šūnu jutīgie izaugumi, ir ķīmiskās maņas orgāni un kalpo ožai. Redzes orgānus vairumam zirnekļveidīgo pārstāv vienkāršās acis. Tās atrodas galvkrūšu mugurpusē un parasti ir vairākas: 12, 8, 6, retāk 2. Skorpioniem, piemēram, ir viens pāris lielāku vidējo un 2—5 pāri sānu acu. Zirnekļiem visbiežāk ir 8 acis, kas parasti izvietotas divos lokos, pie tam priekšējā loka vidējās acis ir lielākas par pārējām.

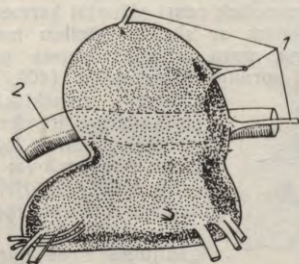
Skorpioni citus skorpionus saskata tikai 2—3 cm attālumā, bet daži zirnekļi redz tālāk par 20—30 cm. Lēcēzirnekļiem (*Salticidae* dzimta) redzei ir īpaši liela nozīme: ja tēviņiem aizziež acis ar necaurspīdīgu asfaltlaku, tie vairs neatšķir mātītes un pārstāj veikt pārošanās periodam raksturīgās «kāzu dejas».

Elpošanas orgāni *Arachnida* ir daudzveidīgi. Daļai ir plaušu maisi, daļai — trahejas, bet daļai — gan vieni, gan otri vienlaicīgi.

Plaušu maisi vien ir skorpioniem, pedipalpiem un primitīvajiem zirnekļiem. Skorpioniem uz 3.—6. vēdera segmenta virsmas vēderpusē ir 4 pāri šauru spraugu — elpatveru, kas ved plaušu maisos (389. att.). Maisa dobumā iespiežas daudz paralēli izvietotu lapveidīgu kroku, starp kurām paliek šauras spraugas. Spraugās pa elpatverēm nokļūst gaiss, bet plaušu lapiņās cirkulē hemolimfa. Pedipalpiem un zemākajiem zirnekļiem ir tikai divi pāri plaušu maisu.

Vairumam citu zirnekļveidīgo (solpugām, mānšskorpioniem, daļai ērcu) elpošanas orgāni ir trahejas (399., 400. att.). Uz vēdera 1. un 2. segmenta virsmas (solpugām uz 1. krūšu posma) ir pāra elpatveres jeb stīgas. No katras stīgas uz ķermeņa iekšpusi ariet garu, tievu, galos slēgtu ektodermālas izcelsmes gaisa caurulīšu kūlītis. Caurulītes veidojas kā ārējā epitēlija dziļi ieliekumi. Mānšskorpioniem un ērcēm šīs caurulītes jeb trahejas ir vienkāršas, nezarotas, mānzirnekļiem tās veido sānu atzarojumus.

Zirnekļu kārtā abi iepriekš minētie elpošanas orgāni sastopami vienlaicīgi. Zemākajiem zirnekļiem, kā jau minēts, ir tikai plaušas; tās (2 pāri) atrodas vēdera apakšpusē. Pārējiem zirnekļiem saglabājas tikai viens — priekšējais plaušu pāris, bet aiz tā ir viens traheju

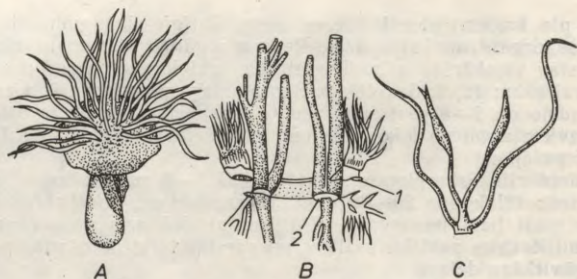


398. att. Mānzirnekļu (*Opiliones* kārtā) centrālā nervu sistēma (pēc Holmgrena):

1 — nervi, 2 — cauri nervu masai ejošs barības vads.



399. att. Solpugas traheju sistēma (no Langa).



400. att. Zirnekļveidīgo trahejas (no Dogela):

A — *Chelifer cancroides* (*Pseudoscorpiones* kārtā) otra traheju pāris, B — zirnekļa *Nops coccineus* trahejas — divi traheju kūliņu pāri ar atbilstošām stigmām (1 un 2), C — zirnekļa *Araneus diadematus* trahejas.

kūliņu pāris (400. att. C), kas uz āru atveras ar divām stigmām. Vienai zirnekļu dzimtai (*Caponiidae*) plaušu vispār nav, bet vieniģie elpošanas orgāni ir 2 pāri traheju (400. att. B).

Zirnekļveidīgo plaušas un trahejas izveidojušās neatkarīgi. Plaušu maisi, bez šaubām, ir senāki orgāni. Uzskata, ka plaušu attīstība evolūcijas procesā bijusi saistīta ar vēdera žaunu ekstremitāšu izmaiņām. Šādas ekstremitātes bija zirnekļveidīgo ūdeni dzīvojušajiem senčiem, un tās bija līdzīgas zobenastu vēdera žaunu ekstremitātēm. Katra no šīm ekstremitātēm iespidās ķermenī, pie tam izveidojās dobums žaunu lapiņām (401. att.). Kāju sānmalas gandrīz visā garumā pieauga pie ķermeņa, izņemot to rajonu, kur saglabājās elpatvere. Plaušu maisa ventrālā siena tāpat atbilst pašai bijušajai ekstremitātei, šīs sienas priekšējā daļa — kājas pamatnei, bet plaušu lapiņas radās no žaunu plātnītēm, kas atradās vēdera kāju pakalpusē. Sādu izskaidrojumu apstiprina plaušu maisu attīstība. Pirmie žaunu plātnišu kroku aizmetņi rodas uz atbilstošo kāju aizmetņu pakalējām virsmām jau pirms šīs ekstremitātes iespīšanās ķermenī un pārvēršanās par plaušu apakšējo sienu.

Trahejas radās neatkarīgi no plaušu maisiem un vēlāk par tiem kā orgāni, kas ir pielāgotāki gaisa elpošanai.

Dažiem sikiem zirnekļveidīgajiem, to skaitā arī daļai ērcu, elpošanas orgānu vispār nav, un elpošana tiem notiek cauri plānajai ķermeņa segai.

Asinsrites sistēma. Formām ar skaidri izteiktu metamēriju (skorpioniem) sirds ir cauruļveidīga, gara, atrodas vēdera priekšdaļā virs zarnas, un tās sānos ir 7 pāri spraugveidīgu ostiju (402. att. A).

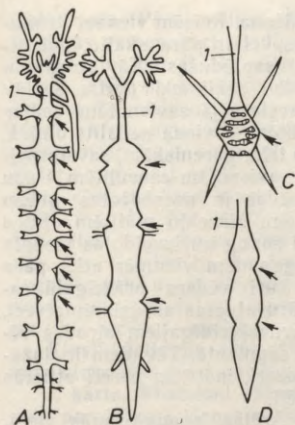


401. att. Zirnekļveidīgo plaušu maisu izcelsmes shēma:

A — «zobenastes» stadija, B — «skorpiona» stadija; 1 — plaušu elpošanas sprauga. Bultītnas norāda asins un gaisa plūsmu virzienus.

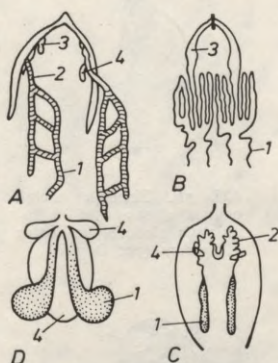
Citiem zirnekļveidīgajiem sirds uzbūve ir vienkāršāka: zirnekļiem sirds ir nedaudz īsāka, tikai ar 3 vai 4 pāriem ostiju (402. att. B), mānzirnekļiem ir 1 vai 2 pāri ostiju (402. att. D). Ērcēm labākajā gadījumā sirds pārvertusies par īsu maisiņu ar vienu ostiju pāri (402. att. C). Vairumam ērcu mazo izmēru dēļ sirds pilnīgi izzudusi.

No sirds priekšējā pa-



402. att. Zirnekļveidīgo sirds uzbūve (no Langa):

A — skorpions, B — zirnekļis, C — ērce, D — mānzirnekļis; 1 — aorta. Ar bultiņām parādītas ostijas.

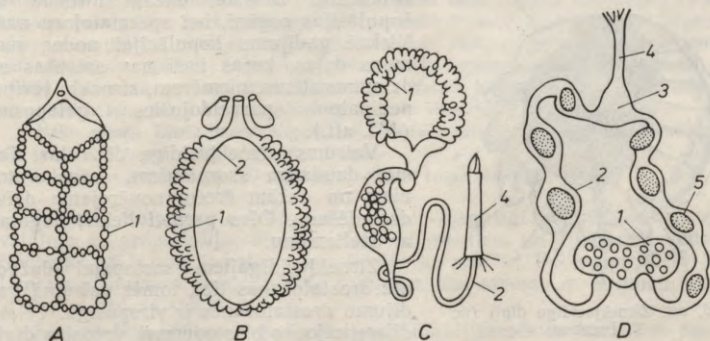


403. att. Zirnekļveidīgo vīrišķais dzimumaparāts (no Langa):

A — skorpions, B — solpuga, C — zirnekļis, D — ērce; 1 — seklinieks, 2 — seklvadi, 3 — seklas pūslītis, 4 — papilddziedzeri.

kaļējā gala (skorpioniem) vai tikai no priekšējā (zirnekļiem) atiet pa asinsvadam — priekšējā un pakaļējā aorta (402. att. A, B). Bez tam daudzām formām no katras sirds kameras atiet pa sānu artēriju pārim. Pa artēriju gala atzarojumiem hemolimfā izplūst lakūnu sistēma, t. i., telpā starp iekšējiem orgāniem, no kurienes tā nonāk ķermeņa dobuma perikardiālajā daļā, bet no turienes pa ostijām — sirdī. Zirnekļveidīgo hemolimfā satur elpošanas pigmentu — hemocianīnu.

Dzimumsistēma. Zirnekļveidīgie ir šķirtdzimumu dzīvnieki. Dzimumdziedzeri (403., 404. att.) atrodas vēderā un primitīvākajām formām ir pāra veidojumi. Ļoti bieži tomēr notikusi daļēja labās un kreisās

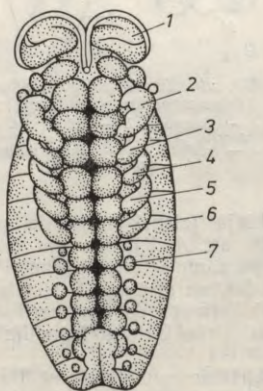


404. att. Zirnekļveidīgo sievišķais dzimumaparāts (no Langa):

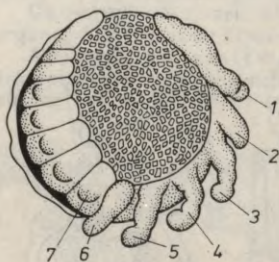
A — skorpions, B — zirnekļis, C — mānzirnekļis, D — ērce; 1 — olnīca, 2 — olvad, 3 — maksts, 4 — dējekļis, 5 — olas olvadā.



405. att. Zirnekļa tēviņa pedipalpa galapostmi ar kopulatīvo piedevu, kas satur spermū (pēc Dogela).



A



B

406. att. Zirnekļveidīgo digļi (no P. Ivanova):

A — skorpiona *Euscorpūs* diglis, B — zirnekļa diglis no sāniem; 1 — heliceras, 2 — pedipalpi, 3–6 — ejkāju aizmetņi, 7 — vēdera kāju aizmetņi.

gonādas saplūšana. Reizēm vienam dzimumam gonādas vēl ir pāra skaitā, bet otram tās jau saplūdušas. Tā skorpionu tēviņiem ir divi sēklinieki (katrs sastāv no divām savstarpēji savienotām caurulēm), bet mātītēm — viena nedalīta olnīca, kas sastāv no trim gareniskām, savstarpēji šķērsvirzienā savienotām caurulītēm. Dažu zirnekļu gonādas ir norobežotas abiem dzimumiem, citu zirnekļu mātītēm olnīcu pakāļējie gali saaug un izveidojas vienota gonāda. No gonādām viennēr atiet pāra izvadkanāli, kuri vēdera priekšgalā saplūst un uz āru atveras ar dzimumatveri, kas visiem zirnekļveidīgajiem atrodas vēdera pirmajā segmentā. Tēviņiem ir dažādi papilddziedzeri, mātītēm nereti attīstās sēklas uztvērēji.

Attīstība. Ārējās apaugļošanās vietā, kas bija raksturīga tālajiem, ūdeni dzīvojošajiem senčiem, zirnekļveidīgajiem attīstījusies iekšējā apaugļošanās. Primitīvām formām raksturīga apsekošana ar spermatoriem, bet attīstītākām formām notiek kopulācija. Spermatoris ir tēviņa izdalīts maisiņš, kurā atrodas sēklas šķidruma porcija. Tādējādi spermatozoidi tiek pasargāti no izžūšanas, kamēr tie atrodas gaisā. Mānšskorpionu un daudzu ērcu tēviņi atstāj spermatorus uz augsnes, bet mātīte tos atver ar ārējiem dzimumorgāniem.

Abi ipatņi pie tam dejo «kāzu deju», kas sastāv no raksturīgām pozām un kustībām. Daudzu zirnekļveidīgo tēviņu ievieto spermatoru mātītes dzimumatverē ar helicerām. Beidzot, dažām formām ir kopulācijas orgāni, bet spermatoru nav. Virknē gadījumu kopulācijai noder ķermeņa daļas, kuras tieši nav saistītas ar dzimumsistēmu, piemēram, zirnekļu tēviņu pedipalpu pārveidojušies galapostmi (405. att.).

Vairums zirnekļveidīgo dēj olas. Tomēr daudziem skorpioniem, mānšskorpioniem un dažām ērcēm novērojama dzīvdzemdēšana. Olas parasti lielas, bagātas ar dzeltenumu.

Zirnekļveidīgajiem sastopami dažādi olu drostalošanās tipi, tomēr vairumā gadījumu drostalošanās ir virspusīga. Vēlāk, diferencējoties blastodermai, veidojas diglsloksnīte. Tās virskārtu veido ektoderma, vidējās slāņos ir mezoderma, bet pats dziļākais, dzeltenumam pieguļošais slānis ir

entoderma. Pārējo dziļa daļu arņem tikai ektoderma. Dziļa ķermenī veidojas galvenokārt no digļsloksnītes.

Runājot par tālāko attīstību, jāatzīmē, ka digļim segmentācija ir izteikta labāk un ķermenī sastāv no lielāka segmentu skaita nekā pieaugušiem dzīvniekiem. Tā zirnekļu digļiem vēders sastāv no 12 segmentiem tāpat kā pieaugušiem vēžskorpioniem, pie tam 4 vai 5 priekšējiem segmentiem ir kāju aizmetņi (406. att. B). Tālākajā attīstības gaitā visi vēdera segmenti saplūst, veidojot kompaktu, neposmotu vēderu. Skorpioniem ekstremitātes aizmetas pie 6 vēdera priekšējās daļas segmentiem (406. att. A). No priekšējā pāra veidojas dzimumplātņites, no otra — ķemmites, bet pārējo pāru tālākā attīstība saistīta ar plaušu veidošanos. Tas viss liecina, ka *Arachnida* klase cēlusies no senčiem ar bagātīgu segmentāciju un ar ekstremitātēm ne tikai pie galvkrūtīm, bet arī pie vēdera priekšējās daļas. Gandrīz visiem zirnekļveidīgajiem attīstība ir tieša, un tikai ērcēm tā notiek ar metamorfozi.

Klasifikācija un ekoloģija. *Arachnida* iedalās daudzās kārtās, no kurām atzīmēsim tikai galvenās.

1. kārtā. Skorpionī (*Scorpiones*). Vidēju izmēru vai lieli (reizēm garāki par 15 cm) zirnekļveidīgie (389. att.), kas dzīvo silta klimata apgabalos. Skorpionus viegli pazīt pēc raksturīgiem spīļveida pedipalpiem, gara, segmentēta vēdera ar tievu un lokanu vēdera pakalējo daļu, kas beidzas ar telsonu.

Skorpionu indes aparāts kalpo medijuma nonāvēšanai un aizsardzībai. Indes dziedzeru pāris atrodas it kā uzpūstā telsonā, kuram ir liks dzelonis. Tā galā atveras indes dziedzeru kanāli. Skorpions satver laupījumu ar pedipalpiem, pārliec vēderu pāri mugurai uz priekšu un iedur dzelonī upura ķermenī. Sīkie skorpionī cilvēkam nav bīstami, bet literatūrā aprakstīta virkne bērnu nāves gadījumu, it sevišķi no lielo tropu skorpionu dzelieniem. Dienu skorpionī slēpjas zem saknēm vai citās slēptās vietās, bet naktī iziet medīt kukaiņus. Vairums skorpionu ir dzīvdzemdētāji, pie tam mātīte kādu laiku mazuļus nēsā pie sevis.

Ir zināmas apmēram 600 skorpionu sugas. PSRS teritorijā dzīvo 15 sugas, vairums Vidusāzijā, kur ļoti parasts ir raibais skorpions (*Buthus eupeus*; 389. att.). Tā garums līdz 6,5 cm.

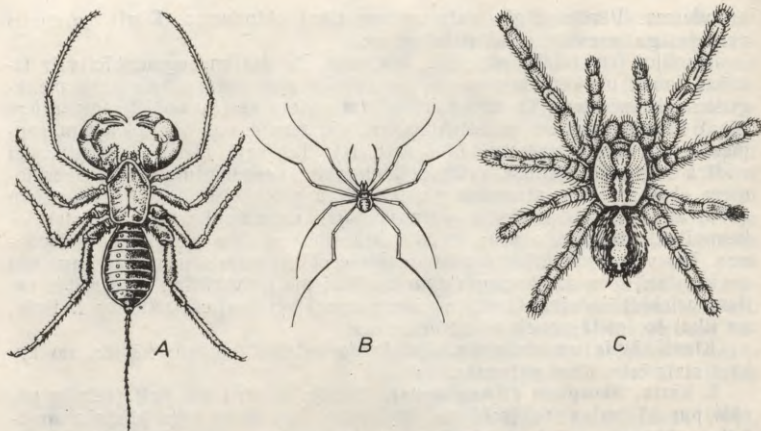
2. kārtā. Pedipalpi (*Pedipalpi*). Šīs kārtas pārstāvji (407. att. A) nedaudz atgādina skorpionus, bet 10 segmentu vēders tiem nav dalīts divos nodalījumos. Dažām formām ķermeņa pakalgalā ir garš posmots pavedienu. Pedipalpiem pirmais ejkāju pāris pārvērties par izstieptām, viceveidīgām taustes piedevām. Pedipalpi pārvērtušies par spīļem vai tvērējķājām. Ķermeņa septītais segments veido kātiņu, kas savieno galvkrūtis un vēderu. Galvkrūtīs var būt kompaktas vai arī dažām formām dalītas propeltidiji un divos krūšu segmentos. Elpo ar plaušām, kuru ir viens vai divi pāri.

Nakts plēšēji. Dienu daudzi slēpjas alās. Mātītēm raksturīgas rūpes par pēcnācējiem, tās sargā olas līdz mazuļu izšķīšanās brīdim.

Ir zināmas vairāk nekā 180 sugas, galvenokārt tropu zemēs.

3. kārtā. Solpugas (*Solifugae*). Lielī, bagātīgi segmentēti zirnekļveidīgie ar propeltidiju, diviem krūšu segmentiem un 10 posmu vēderu. Spēcīgās, spīļveidīgās helīceras izstieptas uz priekšu. Pedipalpi līdzīgi kājām un piedalās iešanā. Elpo ar trahejām, kas atveras ar stigmām galvkrūšu un vēdera sānos.

Zināms līdz 600 solpugu sugu, galvenokārt zemēs ar karstu un sausu klimatu. PSRS teritorijā sastopamas apmēram 50 sugas, visvairāk Vidusāzijā. Gandrīz tikai nakts plēšēji. Solpugu kodiens nav indīgs, iekaisumu var izraisīt brūces piesārņojums, kas rodas no helīcerām, jo to



407. att. Zirnēkļveidīgo pārstāvji:

A — Pedipalpi kārtas pārstāvis *Telyphonus caudatus* (no Matvejeva), B — mānzirnēklis *Phalangium opilio* (*Opiliones* kārtā) (no Brema), C — putnzirnēklis *Poecilotheria regalis* (*Aranei* kārtā) (pēc Millo).

apmatojumā aizķeras pūstošas barības daļas. Falanga (*Galeodes araneoides*; 390. att. E) sastopama Krimā un Kaukāzā, var būt līdz 5 cm gara.

4. kārtā. Mānškorpiņi (*Pseudoscorpiones*). Sīki zirnēkļveidīgi, mazliet līdzīgi skorpioniem, bet tiem ir plats 11 posmu vēders (390. att. G). Pedipalpi spīļveidīgi, lieli. Elpo ar diviem traheju pāriem, stigmas vēdera 2. un 3. segmenta sānos. Spīļveidīgo heliceru kustīgā posma galā atveras timekļdziedzeru izvadi, izdalīto timekli mānškorpiņi izmanto ligzdu ierīkošanai.

Mānškorpiņu vairošanās un embrionālās attīstības bioloģijai raksturīga virkne interesantu īpatnību. Sēklas šķidrums mātītes dzimumceļos tiek pārnesti ar spermatoru. Tēviņš un mātīte novietojas viens otram pretim, tēviņš izdara raksturīgas ķermeņa un pedipalpu kustības, pēc tam, pieskaroties ar vēderu substrātam, tēviņš izdala viskoza sek-rēta pilienu, tad izstiep j to sacietējošā kātiņā, kura galā atrodas ar spermu pildīts spermatora maisiņš. Tas klāts ar dobiem ragveida izciļņiem, kuru galos ir atveres. Tad mātīte novietojas virs spermatora un ievada tā ragveida izciļņus savu sēklas uztvē-rēju atverēs.

Apaugļotās olas ir ļoti sīkas un nabadzīgas ar dzeltenumu. Tās attīstās īpašā pe-rējamā kamerā mātītes ķermeņa vēderpusē. Embriji piestiprināti pie kameras sienas un barojas ar dzeltenumu, kas nokļūst kamerā no olnīcas. Sūkšanai tiem attīstās spēcīgs provizorisks sūcējorgāns. No pērējamās kameras iznāk pirmie kāpuri, kuri paliek piestiprinājušies kamerai no ārpuses un turpina caur to baroties. Pēc pirmās novilkšanās veidojas otrie kāpuri, kas ir līdzīgi pieaugušiem dzīvniekiem. Tie atstāj māti un uzsāk baroties patstāvīgi. Ir zināmas 1300 mānškorpiņu sugas. To izmēri svārstās no 1 līdz 7 mm, maksimālī līdz 12 mm. Parasti tie sastopami augsnē, zem akmeņiem, celmu mī-zas, meža trūdzemē, nereti cilvēku mājokļos, vecās grāmatās, herbārijos utt. Medī sīkus kukaiņus. Grāmatu mānškorpiņš (*Chelifer cancroides*; 390. att. G) diezgan bieži sa-stopams mājās.

5. kārtā. Mānzirnēkļi (*Opiliones*). Šie zirnēkļveidīgi nedaudz atgādina zirnēklus, bet viegli no tiem atšķirami pēc ķermeņa segmentācijas (390. att. F). Vēders sastāv no 9 vai 10 skaidri izteiktiem segmentiem un pie galvkrūtim pievienojas ar platu pamat-daļu. Heliceras spīļveidīgas. Kājas ļoti garas un tievas. Elpo ar trahejām.

Uzskaitīts 3200 sugas. Parastais māņzirnekļis (*Phalangium opilio*; 407. att. B) ir plaši izplatīts un nereti apmetas uz kokiem, žogiem, māju sienām pat lielās pilsētās. Sastopams visā PSRS teritorijā.

6. kārtā. Zirnekļi (*Aranei*). Ar sugām ārkārtīgi bagāta kārtā (vairāk nekā 20 000 sugu).

Zirnekļiem (vairumam) raksturīgs kompakts vēders, kuru tievs, no 7. segmenta veidojies kātiņš savieno ar galvkrūtim (391., 407. att. C). *Heliceras* beidzas ar kustīgu nagveida posmu. Pedipalpi taustekļveidīgi, tēviņiem tie veic kopulācijas orgāna lomu. Ir 1 vai 2 pāri plaušu, bet vairumam zirnekļu arī viens pāris traheju kūlišu. Divu vēdera segmentu ekstremitātes pārvērtušas par tīmekļkārpīņām.

Būtisks evolucionārs ieguvums zirnekļiem bija tīmekļdziedzeru attīstība. To izdalītajam tīmeklim ir ļoti liela nozīme šo dzīvnieku dzīvē. Daudzie (līdz 1000) tīmekļdziedzeri atrodas vēdera dobuma ventrālajā pusē. Tīmekļdziedzeru izvadkanāli atveras tīmekļkārpīņu galos vai arī uz nelielas plātnītes, kas dažiem zirnekļiem atrodas uz priekšpusi no kārpīņām. Dziedzeri izdala lipīgu, staipīgu sekrētu, kas gaisā sacietē. Simtiem izdalīto vissīkāko tīmekļdziedziņu salīp vienā kopīgā zidainā tīmekļpavedienā. Zirnekļiem ir vairāki dažādu veidu tīmekļpavedieni (sausie, mitrie, lipīgie, gofrētie utt.), kuri kalpo dažādiem mērķiem — ķeramtiņkļa, dzivojamās mitnes, olu kokona izgatavošanai utt.

Zirnekļu dzīvesveids ir dažāds. Tie iedalās klaiņojošos zirnekļos, kas ķer medījumu uz zemes vai uz augiem, uzglūnot tiem un tad metoties virsū, un sēdošos zirnekļos jeb tenetzirnekļos, kuri izstiepj tīmekļa tīklus, un tajos upuris pats sapinas. Ķeramtiņkļu jeb tenetu zirnekļis izstiepj vai nu uz augsnes savas alas priekšā, vai arī uz kokiem un krūmiem starp to zariem. Tiklā iekļuvušu kukaini zirnekļis ietin tīmekli, pēc tam sāk to izsūkt. Alās dzīvojošie zirnekļi alas sienas izklāj ar tīmekli, no šī paša tīmekļa tiek ierīkots arī atvāzams jumtiņš, kas aizsedz alas ieeju. Daži koku zirnekļi no tīmekļa būvē sev dzivojamās caurules vai līgzdas, bet reizēm tīmekli izmanto tikai caurulē sarītinātu lapu sastiprināšanai, veidojot no tās sev apmešanās vietu.

Ūdenszirnekļis (*Argyroneta aquatica*) būvē tīmekļa «zvanu» zem ūdens, piestiprina to pie ūdensaugiem un piepilda ar gaisu. Nirstošā zirnekļa ķermeni apņem gaisa slānis, kas turas pie īsajiem, ūdenī nesamirkstošajiem matiņiem.

Tīmekli zirnekļi izmanto arī kokona pīšanai ap izdētajām olām. Mātīte sargā kokonu vai arī nēsā to sev līdzī. Tīmeklis reizēm kalpo arī gaisa ceļojumiem. Siltajās rudens dienās ar vieglu, bet pastāvīgu vējiņu zirnekļu mazuļi lielā skaitā uzlien zāļu stiebru vai koku zaru galos un izlaiž garu pavedienu, kuru satver vējš. Kad diegs sasniedzis pietiekamu garumu, lai noturētu zirnekli, dzīvnieks sakļauj kājas, atraujas no balsta un to uz pavediena aiznes vēja pūsma.

Zirnekļiem raksturīgs dzimumdimorfisms, kas izpaužas ne tikai pedipalpu uzbūvē. Tēviņi parasti ir mazāki nekā mātītes. Sikos un nevarīgos tēviņus mātītes pēc pārošanās nereti apēd, ja vien tie nepaspēj izglābties bēgot. Acīmredzot daudzu zirnekļu mātītes kopulācijas laikā nonāk tādā kā kataleptiskā stāvoklī, kas atviegļina tēviņam veikt dzimumfunkcijas. Pats zirnekļu kopulācijas process ir savdabīgs. Kā jau iepriekš atzīmēts, tēviņu pedipalpu pēdējam posmam ir komplicētas uzbūves piedeva. Tas ir kopulācijas orgāns. Tajā ir dobums, kas savienots ar ārvidi. Pirms kopulācijas tēviņš uztver šajā piedevā no dzimumatveres izplūdušo sēklas šķidrumu, bet pēc tam pārnes to mātītes sēklas uztvērējā. Piedevas piepildīšana ar spermā notiek šādā veidā. Tēviņš savij tīmekļa maisiņu, kurā izlaiž sēklas pilienu. Sēklas šķidrums izsūcas cauri pinumam apakš-

pusē. Sajā brīdī zirnekļis paliek zem piliena pedipalpu galus, un to piedeva piepildās ar sēklas šķidrumu.

Zirnekļi iznīcina ļoti daudz kukaiņu-kaitekļu. Tā ir zirnekļu pozitīvā nozīme. Kaitīgo formu ir nedaudz. Pie tādām pieder, piemēram, Vidusāzijā un PSRS Eiropas daļas dienvidu un centrālajos rajonos plaši izplatītais tarantuls (*Lycosa singoriensis*) un karakurts (*Latrodectus tredecimguttatus*; 391. att.). Tarantula kodiens var būt sāpīgs, bet ne bīstams. Un pretēji, karakurta kodiens ir ļoti bīstams cilvēkam un mājdzīvniekiem (kamieliem, zirgiem u. c.). PSRS dzīvo apmēram 1500 zirnekļu sugu.

7. kārtā. Ērces (Acari). Sīki, reizēm mikroskopiski mazi zirnekļveidīgie ar dažādu dzīvesveidu. Dažas ērces ir sekundāri ūdensdzīvnieki, daudzas — augu un dzīvnieku parazīti. Ir aprakstīts ap 10 000 sugu, starp kurām daudzas ir ar svarīgu praktisku nozīmi.

Ērcēm ir daudzveidīgs ķermeņa posmojums. Sajā grupā var novērot visas pārejas no formām, kurām ir daudz brīvu segmentu (ar to līdzīgas solpugām), līdz formām, kuru posmojums tuvs mānšskorpionu, mānzirnekļu un zirnekļu posmojumam. Nereti ērcu ķermenis var būt arī neposmots. Heliceru un pedipalpu segmenti parasti apvienojušies vairāk vai mazāk kustīgā «galviņā» jeb snuki. Heliceras spīļveidīgas vai arī ietilpst mutes sūcējaparāta sastāvā (392. att. B, C). Daļa ērcu zaudējušas elpošanas orgānus, bet vairums elpo ar trahejām, kuras acimredzot dažādās ērcu grupās attīstījušas neatkarīgi.

Vairumā gadījumu mātītes apsēklošana notiek ar spermatoru palīdzību. Dažām formām tēviņiem ir īsts kopulācijas aparāts, kas kalpo spermas ievadīšanai mātītes dzimumceļos.

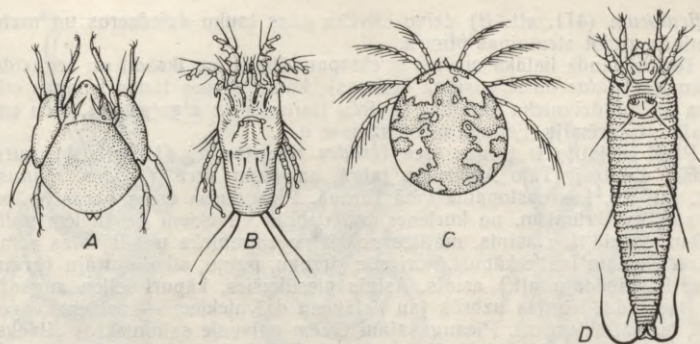
No olas iznāk kāpurs ar 3 kāju pāriem (408. att.). Tas pārvēršas par dzimumbriedušu nimfu, kurai, tāpat kā pieaugušai ērcei, ir 4 kāju pāri (410. att. A). Parasti ir vairākas nimfu stadijas.

Uz segmentācijas un citu pazīmju daudzveidības pamata daži zooloģi ērces iedala 3 patstāvīgās kārtās. Sis viedoklis tomēr nav pieņemams. Segmentu saplūšana lielos ķermeņa nodaļījumos ir organisma pieaugošanas integrācijas izpausme, kas notikusi neatkarīgi, bet līdzīgā ceļā dažādās zirnekļveidīgo grupās (un posmkājiem vispār). Tādēļ ne tikai starp ērcēm, bet arī citās kārtās (zirnekļi, pedipalpi utt.) ir formas gan ar primitīvu, bagātu posmojumu, gan mazāk posmotas.

Ērces pielāgojušās dažādām dzīvesvietām. Tā *Oribatidae* dzimtas pārstāvji (*Galumna*; 409. att. A) un ļoti daudzveidīgās *Trombidiformes* grupas ērces dzīvo augsnē, meža zemesdzē, sūnās. Citām ērcēm, piemēram, no *Gamasoidea* grupas, raksturīgs daļēji brīvs dzīvesveids, pārtiekot no sīkiem dzīvniekiem, daļēji parazītisks (piemēram, liķērce — *Poecilochirus*; 410. att.). Ārī daudzas citas formas, kuras uzturas uz saimnieka ķermeņa virsmas un pār-



408. att. *Erces Ornithodoros tolozani* kāpurs (pēc Pavlovskā).



409. att. Dažādas ērces (no Langa):

A — bruņērcē *Galumna mucronata*, B — zvirbuļa spalvu ērcē (*Analgopsis passerinus*) mātīte, C — ūdensērcē *Hydrarachna geographica*, D — četrkājaina pangērcē *Eriophyes*.

tiek no tā sulām (asinīm) vai arī tā ķermeņa segas, ir parazitiskas. Tā, piemēram, ir zināmi vairāki simti ērcu sugu, kas dzīvo tikai uz putnu spalvām un pārtiek tikai no tām (*Analgopsis*; 409. att. B).

Ūdensērces (*Hydrachnellae*) ir parasti saldūdenstilpju apdzīvotāji. Ūdensērces ir plēsēji, kas pārtiek no sīkiem vēzveidīgajiem un kukaiņu kāpuriem. Olas mātīte dēj uz zemūdens augiem. No olām iznākušie kāpuri parazitē ūdens kukaiņos. Parasti šīs ērcu grupas pārstāvji aizaugušos dīķos un ezeros ir *Hydrarachna* sugas (409. att. C u. c.).

Ērcēm ir liela praktiskā nozīme kā cilvēka un mājdzīvnieku parazitējiem un kultūraugu kaitēkļiem, kā daudzu slimību izraisītāju pārnēsētājiem vai pārtikas rezervju kaitēkļiem.

No ērcēm — cilvēka parazitējiem jāmin kašķērcē (*Sarcoptes scabiei*; 411. att. A), kas dzīvo cilvēka un dažādu zīdītāju ādā. Tās ir ļoti sīkas ērces — no 0,15 līdz 0,3 mm, kas izēd garas ejas ādas raga slānī. Kašķērcē izraisa saslīmšanu ar kašķi. Cita parazitiska ērcē — *Demodex*



410. att. Liķērcē *Poecilochirus necrophori* (no Langa):

A — nimfa, B — ērces uz kapračvaboles *Nicrophorus*.

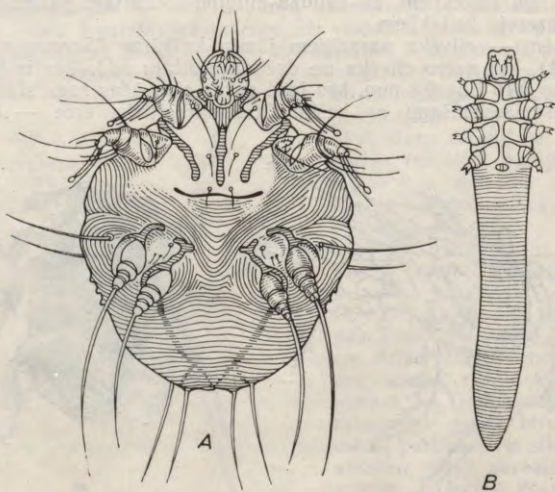
folliculorum (411. att. B) dzīvo cilvēka ādas tauku dziedzeros un matu somiņās, radot strutainas pinnes.

Tomēr daudz lielāka nozīme ir ektoparazītiskajām iksodu un argazīdu ērcēm (*Ixodidae* un *Argasidae* dzimtas), kuras pārnes tādas smagas cilvēka un mājdzīvnieku slimības kā ērcu izsituma un atguļas tīfs, ērcu encefalīts, tularēmija, liellopu piroplazmoze u. c.

Plaši izplatīta ir taigas ērce (*Ixodes persulcatus*; 412. att. A), kuru sevišķi daudz ir Tālo Austrumu taigā, un suņu ērce (*Ixodes ricinus*; 392. att. A), kas sastopama visā Eiropā. Pieaugušas ērces parasti rāpo pa zāli vai krūmiem, no kurienes tad uzbrūk cilvēkiem un lieliem zīdītājiem. Piezīdusās asinis, mātītes nokrīt no saimnieka un dēj olas zem sedzē. No tām iznāk kāpuri, kuri sūc ķirzaku, putnu, siko zīdītāju (grauzēju, kukaiņēdāju utt.) asinis. Asinis piesūkušies, kāpuri ielien augsnē, kur met ādu. Nimfas uzbrūk jau lielākiem dzīvniekiem — zaķiem, vāverēm, burundukiem utt. Pieaugušajām ērcēm galvenie saimnieki ir cilvēks, liellopi, aļņi un citi brieži, lielle plēsēji. Tādējādi *Ixodes* sugas, kā arī daudzi citi *Ixodidae* dzimtas pārstāvji dzīves laikā atbilstoši attīstības stadijām nomaina trīs saimniekus. Tajā pašā laikā dažām sugām kāpuri un nimfas dzīvo uz viena saimnieka, un tikai pieaugušie īpatņi uzbrūk citam. Un, beidzot, virkne formu visu savu dzīvi pavada uz viena saimniekdzīvnieka.

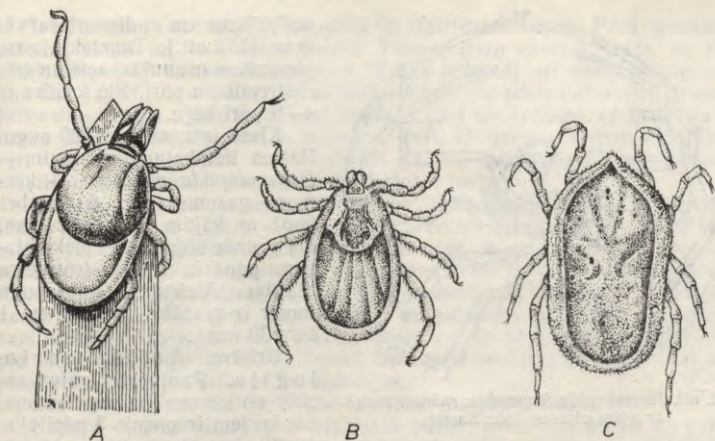
Ixodes persulcatus ir ērcu pavasara-vasaras encefalīta izraisītāja pārnēsēja; *Ixodes ricinus*, kā arī daudzas citas ērces izplata piroplazmozes. *Dermacentor* sugas (412. att. B) no šīs pašas dzimtas pārnes tularēmiju, ērcu izsitumu tīfu, encefalītu.

Liela ir *Argasidae* dzimtas ērcu nozīme. Tā *Ornithodoros* sugas, no kurām vissvariģākā ir *O. papillipes* (412. att. C), izplata ērcu atguļas tīfu (Vidusāzijas republikās, Indijā).



411. att. Erces — cilvēka parazīti:

A — kašķērces (*Sarcoptes scabiei*) mātīte, no vēderpuses (pēc Matvejeva), B — dziedzerērcē (*Demodex folliculorum*) (pēc Berlēzes).



412. att. Ērces — slimību pārnēsējas:

A — taigas ērces (*Ixodes persulcatus*) mātīte, gaidot saimniekdzīvnieku (no Pomeranceva), B — iksoīdu ērces (*Dermacentor pictus*) mātīte (pēc Pomeranceva), C — argazīdu ērces (*Ornithodoros papillipes*) mātīte (pēc Filipovas).

Dažādu slimību izraisītājus (vīrusus, baktērijas, spirohetas, vienšūņus) ērces iegūst, barojoties uz savvaļas dzīvniekiem, bet ērcu iespēja pāriet no saimnieka uz saimnieku nodrošina šo slimību izraisītāju cirkulāciju dabā. Tādā veidā dabiskos apstākļos bistamu slimību perēkļi var eksistēt ilgi, bet no tā tomēr savvaļas dzīvnieki cieš maz. Ilgstoša līdzteku evolūcija deva iespēju saimniekdzīvniekiem izstrādāt noturīgus aizsargmehānismus, kas neitralizē parazītu uzturēšanās kaitīgās sekas organismā. Spilgta patogenitāte parādās tikai tādos gadījumos, kad dabiskajā perēklī nokļūst cilvēks vai mājdzīvnieki, kuriem vēl nav izstrādājusies atbilstoša imunitāte.

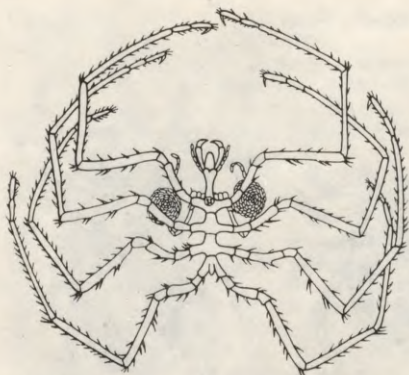
Slimības, kuru izraisītājus izplata pārnēsēji (asinssūcējas ērces vai citi dzīvnieki), sauc par transmisīvām. Transmisīvo slimību perēkļu eksistence dabā izvirza nopietnus uzdevumus cilvēka un mājdzīvnieku aizsardzībai no ērcēm un citiem pārnēsējiem. Aizsardzībai jābalstās pirmām kārtām uz slimību izraisītāju dzīves ciklu un infekcijas cirkulācijas ceļu izpēti to izplatības zonā, uz cilvēka invadēšanas apstākļu noteikšanu utt.

Liela ērcu grupa ir cieši saistīta ar augiem. Pangērces parazitē augu audos. Tā uz alkšņa, liepas un citiem kokiem sastopamas ļoti sīkas ērces no *Eriophyidae* dzimtas (409. att. D) ar diviem kāju pāriem. Tās izraisa audzēju — pangu veidošanos uz augiem.

PIELIKUMS ARTHROPODA TIPAM

I KLAŠE. PANTOPODI (PANTOPODA)

Klašē ietilpst jūras posmkāji ar ļoti tievu ķermeni un garām kājām, kuriem raksturīgs galvenokārt pusparazītisks dzīvesveids uz hidropoliējiem un koralipoliējiem. Pantopodu ķermenis sastāv no galvas, krūšu



413. att. Jūraszirnekļa *Nympheon rubrum* tēviņš ar olām olnešos (pēc Sarsa).

nodalījuma un rudimentāra vēdera (413. att.). Taustekļu nav, pie galvas ir snukis, acis un trīs ekstremitāšu pāri. Pie krūtīm ir 4—6 pāri kāju.

Klasē ir apmēram 500 sugu. Pašam lielākajam pārstāvim — *Dodecalopoda mawsoni* — ķermeņa garums ir ap 6 cm, bet kopā ar kājām — līdz 24 cm. Uz grunts sēdošs dzīvnieks aizņem gandrīz 1/4 kvadrātmetra platību. Vairums pantopodu tomēr ir mazāki (garumā no 1 līdz 30 mm).

Uzbūve. Ārējā morfoloģija. Pantopodu galva sastāv no akrona un segmentiem, pie kuriem ir pirmie 3 pāri ekstremitāšu. Masivais snukis ir tikai galvas priedeva, kura galā atrodas mute.

Krūtis sastāv no 4 (reti no 5 vai 6) segmentiem. Katram krūšu segmentam ir viens pāris kāju. Aiz krūtīm atrodas mazs, neposmots vēders. Tātad visā ķermenī ir 7 vai 8, vienā gadījumā pat 9 pāri vienzarainu ekstremitāšu. Kāds no pirmajiem trim ekstremitāšu pāriem dažām ģintīm var būt atrofejies. Pirmais pāris — helifori — piestiprinājies virs snuķa pamatnes. Tie beidzas ar nelielām spīlēm un noder medijuma satveršanai. Otrajam pārim — palpiem — ir taustekļu raksturs. Trešais — arī taustekļveidīgais pāris — lielākoties ir tikai tēviņiem un kalpo olu iznēsāšanai. Pārējie 4 (retāk 5 vai 6) pāri ir ejkājas. Pantopodiem raksturīgas ir ārkārtīgi garas un spēcīgas ekstremitātes salīdzinājumā ar vidukli. Kā sekas tam izriet cita *Pantopoda* īpatnība — daudzu orgānu sistēmu pārvietošanās no ķermeņa uz ekstremitātēm.

Gremošanas sistēma. Mute ved snuķa dobumā, kuru izklāj hirtinizēta kutikula. Tajā ir daudz matiņu, kas veido filtrācijas aparātu barības filtrēšanai. Tālāk seko viduszarna ar gariem izaugumiem, kas iestiepjas ejkājās līdz pat pēdējam to posmam. Mazajā rudimentārajā vēderā atrodas isa galazarna, kura beidzas ar ānusu.

Vairums pantopodu lēnām pārvietojas hidropolipu audzēs. Ar heliforiem tie norauj hidrانتus vai gonoforus un ievada tos snuķi, kurš izdara sūkšanas kustības. Bez *Hydrozoa* pantopodi pārtiek no aktiniju, gliemju, adatādaņu un daudzu citu bezmugurkaulnieku audiem.

Nervu sistēma pēc uzbūves līdzīga posmkāju nervu sistēmai. Tāpat kā helicerātiem, galvas smadzenēs nav deutocerebruma. Ventrālā nervu ķēdīte sastāv no 4 vai 5 pāra ganglijiem. Klases robežās vērojama tendence uz nervu elementu koncentrāciju, un tā rezultātā specializētāko pārstāvju ķermenī veidojas kopīga gangliozā masa.

Maņu orgānus pārstāv 4 mazas vienkāršās acis, kas atrodas ķermeņa priekšējā nodalījuma mugurpusē uz kopīga pauguriņa. Bez tam arī daļa no matiņiem, kas izklaidus klāj ķermenī, veic maņu funkcijas.

Elpošanas orgānu nav. Ir izstiepta sirds ar diviem ostiju pāriem. Asinsvadu nav.

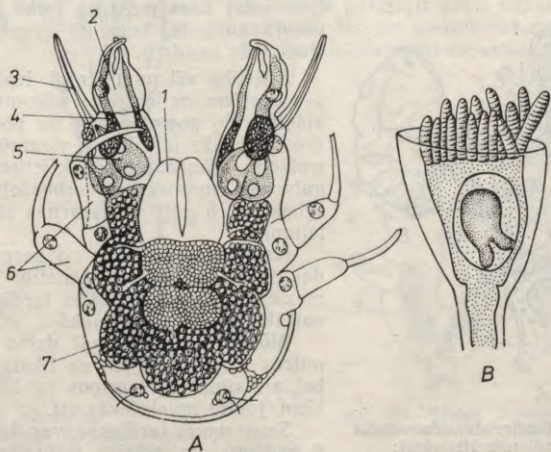
Izvadfunkciju veic īpašas šūnas, kas atrodas ķermeņa dobumā. Speciālu izvadorgānu nav.

Dzimumsistēma. Pantopodi ir šķirdzimumiski. Pāra gonādas atrodas sānos un virs zarnu trakta. Tām ir garu cauruļu veids, un tās iesniedzas 4—7 ekstremitāšu pāros. Kājas nobriest arī dzimumprodukti, kas tiek izvadīti ārā pa visu (vai daļas) kāju otrā posma atverēm. Apauglotās olas tēviņš aptin ap 3. ekstremitāšu pāri un salīpina ar īpašu dziedzeru izdalītu sekretu blīvos kamolos, kuri kā uzrocis arņem ekstremitāti (413. att.). Šādā veidā tēviņš iznēsā pēcnācējus līdz kāpuru izšķīšanās brīdim vai pat līdz metamorfozes beigām.

Attīstība saistīta ar metamorfozi un īslaicīgu parazitismu. No olas iznāk kāpurs ar 6 kājām — protonimfons (414. att. A), kura ķermenis vēl ir nesegmentēts, sirds un dzimumdziedzeru nav, bet ir provizorisks kāpura orgānu komplekts. Visinteresantākie no tiem ir divšūnu vai daudzšūnu timekļdziedzeri heliforu pamatposmā. So dziedzeru izvadi atveras doba dzelkņa galā, kas atrodas uz pamatposma. Udenī sastingušais dziedzeru pavedienveida sekrets noder vai nu kāpura piestiprināšanai pie olu kamola (ja to tēviņš iznēsā līdz metamorfozes beigām), vai arī piestiprināšanai pie hidropolipa kolonijas.

Bez tam kāpuru heliforos atrodas īpaši indes dziedzeri.

Kāpurs — protonimfons — visbiežāk pamet tēviņu un pāriet uz parazitisku dzīvi hidropolipos. Visvienkāršākajā gadījumā tas ar snuki pārdir kolonijas apvalku un izsūc tās saturu. Pie tam tas aug, vairākkārt met ādu, katru reizi iegūstot jaunu kāju pāri, kamēr sasniedz pieaugušas formas stāvokli. Citām sugām kāpurs, metot ādu, zaudē 2. un 3. kāju pāri un pa kāda polipa muti ielien kolonijas gastrālajā dobumā (414. att. B), izveidojot tur maisveida paplašinājumu, kurā notiek tālākā metamorfoze. Nereti metamorfozi pavada heliforu un palpu zaudējums. Kā saimniekdzīvniekus pantopodu kāpurs savai attīstībai izmanto arī dažādos gliemjus (lapzauņus, kailzauņus u. c.), apmetoties to mantiju dobumā vai uz ķermeņa virsmas.



414. att. *Pantopoda* kāpuri (pēc Dogela):

A — *Nymphon* seškāju kāpurs, B — *Anoplodactilus* kāpurs hidropolipā *Obelia*; 1 — snukis, 2 — helifori, 3 — helifora pamatposma dzelknis, 4 — indes dziedzeri, 5 — timekļdziedzeri, 6 — ekstremitātes, 7 — zarnu kanāls.

Neliela grupa (180 sugu) ļoti sīku sauszemes, saldūdens, retāk jūras formu, kuru vieta sistēmā vēl ir neskaidra.

Uzbūve. Tardigrādiem (415. att.) nav norobežotas galvas, ķermenis ir īss, mazsegmentēts, ar 4 pāriem vienkāršu, nesegmentētu ejkāju, kuru galos atrodas nadžīņi. Antenu nav. Elpošanas un asinsrites orgānu nav.

Tardigrādu izmēri variē no 0,1 līdz 1,2 mm. Tie ir neveikli, cilindriski, samērā īsi un resni dzīvnieki. Sānos ir 3 pāri paugurveidīgu kāju, ceturtais pāris bieži atrodas pie ķermeņa pakaļējā pola. Dažiem (*Microlyda dujardini*) acimredzot ir divposmu ekstremitātes. Kāju galos ir pa 2—9 kustīgiem nadžīņiem.

Ģreimošanas sistēma. Ķermeņa priekšgalā atrodas mute, pakaļējā galā — anālā atvere. Zarnu kanāls taisns, rikle ar trīsšķautņainu dobumu, tajā atveras siekalu dziedzeru pāris (415. att.). Mutes dobumā ir pāris asu, uz priekšu vērstu stiletu, ar kuriem tardigrādi pārdur augu šūnas, no kurām tie pārtiek. Zarnu kanālam ir divi caurulveidīgi izspilējumi, kurus reizēm uzskata par malpigijvadiem homoloģiskiem veidojumiem.

Nervu sistēmai ir metamērs un pie tam homonoms raksturs. Tā sastāv no virsrīkles ganglija, rīkles konektīviem un ventālās nervu ķēdītes ar 5 gangliju pāriem. Ir pāris mazu acu un pāra maņu papillas — galvenokārt ķermeņa priekšējā un pakaļējā galā.

Muskulatūru veido atsevišķi gludās muskulatūras kūliši: gareniski, gredzeniski, uz ekstremitātēm virzīti u. c.

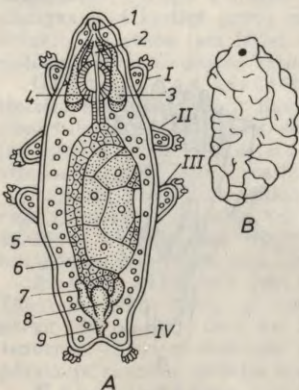
Dzimumsistēma. Tardigrādi ir šķirtdzimumiski, pie tam sauszemes formām tēviņu ir ievērojami mazāk nekā mātīšu. Dzimumdzirdzeri nepāra, maisveida un atrodas virs zarnu trakta. Dzimumizvadkanāls (olvads vai sēklvads) apņem zarnu un atveras galazarnā. Tēviņi nereti ir divreiz mazāki nekā mātītes. Olas mātītes iedēj ādas mešanas laikā nomestajā vecajā kutikulā, kura kā apvalks apņem izdēto olu kaudzīti.

Attīstība vēl nav pilnīgi izpētīta, bet, pēc esošiem datiem, tās sākuma stadijas atšķiras no posmtāriem un posmkājiem: drostalošanās ir pilnīga, vienmērīga, gastulācija acimredzot notiek ieliecoties, bet, galvenais, mezoderma norobežojas enteroceliski kā 5 pāri viduszarnas sānu izspilējumi.

Izspilējumi noriešas no zarnas un rodas celomiskie maiši. Attīstība tieša, un mazie, no olas izšķīlušies tardigrādi aug vairāku novilkšanas laikā.

Bioloģija. Tardigrādi dzīvo visbiežāk mitrās sūnās, pie tam ne tikai uz zemes, bet arī sūnu spilventiņos uz klintīm, kokiem, jumtu notekrievās utt.

Sauszemes tardigrādi var ilgstošī (līdz 2 gadiem) un pilnīgi izžūt, bet neaiziet bojā (415. att. B). Pēc samitrināšanas tie atstāstas. Jo ilgstošāka bijusi izžūšana, jo ilgāks laiks paiet no samitrināšanas momenta līdz atmodai. Interesanti, ka



415. att. Tardigrāds *Macrobiotus hufelandi* (pēc Hertviga):

A — normāls dzīvnieks, B — izkaltis ipatnis; 1 — virsrīkles mezgls, 2 — stilets, 3 — siekalu dziedzeris, 4 — rikle, 5 — viduszarna, 6 — olnīca, 7 — malpigijvadi, 8 — viduszarnas paplašinājums, 9 — anālā atvere, I—IV — ekstremitātes.

izkaltētā stāvoklī tardigrādiem piemīt nesalīdzināmi lielāka izdzīvošanas spēja nekā normālā stāvoklī. Tā īslaicīgi tie spēj panest 150°C temperatūru, bet pazeminātu temperatūru līdz -270°C tie panes vairākas stundas. Tardigrādi ir ļoti gausi, to kustības ātrums ir 2 mm minūtē. Parasts pārstāvis — *Macrobiotus* (415. att.).

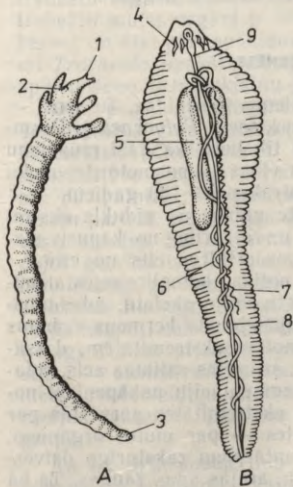
III KLASE. MĒLEŅI (LINGUATULIDA)

Mēleņu klasē apvienoti parazitiski dzīvnieki ar garu posmotu ķermeni un diviem pāriem rudimentāru aķveidīgu ekstremitāšu. Embrionālās attīstības laikā aizmetas vēl divi pāri ekstremitāšu, kuri vēlāk izzūd. Elpošanas un asinsrites sistēmu nav.

Sis grupas (ap 70 sugu) vieta sistēmā nav noskaidrota. Pieaugušā stāvoklī mēleņi (416. att.) parazitē plēsīgo ziditāju, ķirzaku un it īpaši čūsku elpošanas ceļos un plaušās.

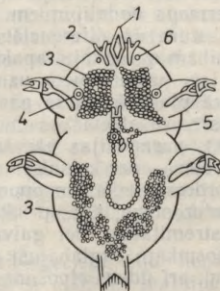
Uzbūve. Tārpveidīgais ķermenis sadalīts posmos, bet tikai ārēji. Ķermeņa priekšgalā nedaudz ventrāli atrodas mute, pakalējā galā — anālā atvere. Starp tām stiepjas taisns, cauruļveida zarnu trakts. Aiz mutes ir divi pāri piederu — reducējušās ekstremitātes. Vairumā gadījumu, tie ir vienkārši hitinizēti divposmu aķiši, it kā izlīduši no ķermeņa. Dažām tropu sugām aķiši atrodas neposmotu, īsāku vai garāku muskuļotu kāju galos. So sugu jaunajiem kāpuriem attīstās pat trešais kāju pāris ar aķiņiem. Ķermeni klāj plāna hitinizēta kutikula.

Nervu sistēmā ietilpst vāji attīstītas smadzenes, kuras augstākajām formām izrāda tieksmi reducēties, un salikta zemriekles masa, kas radusies 4 vai 5 gangliju pāru saplūšanas rezultātā. No šīs gangliozās masas atiet pāris tālu izvietotu nervu stiegru.



416. att. Mēleņi:

A — *Cephalobaena tetrapoda*, čūsku plaušu parazīts (pēc Heimonsa),
B — *Linguatula serrata* mūte (pēc Leikarta); 1 — priekšējās papillas,
2 — muguras papillas, 3 — anūsam abās pusēs esošās papillas,
4 — aķiši, 5 — sēklas uztverējs,
6 — maksts, 7 — olnīca, 8 — zarna,
9 — barības vads.



417. att. Mēleņa *Porocephalus clavatus* kāpurs (pēc Stiles):

1 — snukis, 2 — laterālās adatas, 3 — dziedzeršūnas,
4 — dziedzera pora, 5 — nervu sistēmas aizmetnis, 6 — priekšējā papilla.

Maņu orgānus pārstāv daudzas ādas maņu papillas, kas izkaisītas pa visu ķermeni. Ir ādas-muskuļu maiss, ko veido šķērsvitrotās muskulatūras šķiedras. Ķermeņa dobums — miksoceļi; celomiskie maiši attīstās tikai embrionālās attīstības laikā. Mēleņi ir šķirtdzimumu dzīvnieki, to dzimumsistēmai (416. att.) ir pāra izvadkanāli, kas saplūst nepāra no-beiguma daļā; dzimumatvere atrodas ķermeņa vēderpusē.

Attīstība. Mēleņu olas ir ļoti sikas, klātas ar biezu apvalku. Tās attīstās mātītes dzimumceļos un to ir ļoti daudz. Drostalošanās pilnīga. Vēlinam diglim (417. att.) ir 4 pāri kāju aizmetņu, tas sastāv no 4 segmentiem ar celomiskajiem maišiem un isa vidukļa aizmetņa. Mutes priekšā atrodas galvas smadzeņu aizmetnis, pie kāju pamatiem guļ segmentāri gangliji.

Olas attīstās īsi, spēcīgi kāpuri (417. att.) bez ārējās posmotības, ar muskuļotiem izaugumiem ķermeņa sānos, kuru galos ir aķīši. Bez tam kāpura ķermeņa priekšējā galā attīstās īpašs apbruņojums no trim hitinizētiem stīletiem, kurus tas izmanto iekļūšanai saimniekdzīvnieka ķermenī; pieaugušam dzīvniekam tie nesaglabājas. Mēleņu tālākā attīstība notiek vienīgi tādā gadījumā, ja olas apēd starpsaimnieks. Tā zarnu traktā kāpurs iznāk no olas, aktīvi izurbjas cauri zarnas sienīņai un nokļūst vēdera dobumā, kur inkapsulējas uz iekšējiem orgāniem (mezentērija, aknām). Šādā stāvoklī kāpurs aug, pieņem pieauguša dzīvnieka izskatu, bet dzimumsistēma neattīstās. Dzimumgatavību tas sasniedz tikai tad, ja starpsaimnieku apēd definitīvais saimnieks. Eiropā visbiežāk sastopams *Linguatula serrata*, kas dzīvo suņu, retāk vilku un lapsu deguna dobumā. Par starpsaimnieku noder zaķi un truši, bet retumis kāpuri attīstās liellopu, zirgu, cūku un cilvēka aknās un citos orgānos.

ARTHROPODA TIPIFILOĢĒZE

Arthropoda tipa izcelšanās vispārīgos vilcienos ir skaidra. To senči — primitīvi polimēri posmtārpi no daudzsartārpu klases (*Polychaeta*). Posmkāju un posmtārpu uzbūves plāna līdzība ir tik liela, ka daži mūsdienu zoologi par pareizāku uzskata to apvienošanu vienā — posmoto dzīvnieku tipā *Articulata*, kā to darīja agrāk pirms vairāk nekā 100 gadiem.

Pēc ķermeņa nodalījumiem (tagmām), pēc galvas un vidukļa ekstremitāšu rakstura un diferenciacijas pakāpes un atkarībā no kāpuru stadiju īpatnībām posmkāju apakštipi ievērojami atšķiras cits no cita.

Pāreja no posmtārpiem uz posmkājiem notika, komplicējoties uzbūvei: samērā plānā kutikula pārvērtās par cietu ārējo skeletu, ādas-muskuļu maiss saira atsevišķos muskuļos, parādījās jaukts ķermeņa dobums (miksoceļi), parapodijas pārvērtās par posmotām ekstremitātēm, doršālais asinsvads — par krasāk norobežotu sirdi, attīstījās saliktās acis, cefalizācijas procesa laikā homonomo ķermeņa segmentāciju pakāpeniski nomainīja heteronomā, t. i., priekšējās vidukļa ekstremitātes pārvērtās par galvas ekstremitātēm, bet galvas ekstremitātes — par mutes orgāniem.

Daļa posmkāju saglabājuši sākotnējo posmtārpiem raksturīgo dzīvesveidu ūdenī, arī ūdens elpošanas orgānus, t. i., ārējās ādas žaunas. Tā kā polihetiēm žaunas atradās uz parapodijām, tādā pašā stāvoklī tās saglabājušās arī zemākajiem *Arthropoda* tipa pārstāvjiem, tikai ar to starpību, ka parapodijas te segmentējušās un pārvērtušās par īstām kājām. Senču palpi acimredzot bijuši izejmateriāls posmkāju antenulām.

Visprimitīvākās posmkāju formas atrodam *Branchiata* un *Trilobitomorpha* apakštipos. Abas grupas saglabājušas virkni sākotnējo pirmāro pazīmju, un tomēr savā starpā tās ir stipri atšķirīgas. Atšķirības pirmām

kārtām skar ekstremitāšu uzbūvi: vēžveidīgajiem tās saglabājušas seno divzarainību, bet trilobītiem tās specializējušas un kļuvušas vienzarainas. Otrām kārtām trilobītiem kājas nav morfoloģiski diferencējušas (kā pie vidukļa, tā galvas segmentiem to uzbūve vienāda). Tajā pašā laikā pat daudziem primitīviem vēžveidīgajiem ekstremitāšu morfoloģiskā un funkcionālā specializācija izteikta pietiekami skaidri. Trilobītiem tālu aizgājis arī cefalizācijas process — tiem visiem ir pilnīgi norobežota monolīta galva, bet zemākajiem *Branchiata* apakštipa pārstāvjiem saglabājies galvas nodalījuma posmjuums protocefalonā un brīvajos žokļu segmentos. Tas viss, bez šaubām, liecina, ka trilobīti un vēžveidīgie ir divi patstāvīgi filogēnētiski atzarojumi, kas ļoti agri norobežojušies no kaut kādiem kopīgiem senčiem.

Branchiata — sena posmkāju grupa. Jau kembrija nogulumos sastopami mūsdienu kārtu pārstāvji. Vēžveidīgajiem četri pirmie segmenti kļuvuši par galvas segmentiem, bet to ekstremitātes — atbilstoši par antenām un trim žokļu pāriem. Tomēr cefalizācija daudziem vēžveidīgajiem vēl palikusi uz samērā zemas pakāpes — *Anostraca* un *Mystacocarida* kārtām, kā arī daudziem *Malacostraca* apakšklases pārstāvjiem ir primārā galva — protocefalons.

Tracheata apakštips ir posmkāju grupa, kas cieši saistīta ar *Branchiata* apakštipu. Lai gan *Tracheata* apakštipam raksturīgs sauszemes dzīvesveids, abām šīm grupām ir ļoti daudz kopīga. Patiesi, abās grupās galvas ekstremitāšu diferenciacija būtībā ir vienāda. Tiesa, traheātiem nav antenu, bet tās izzudušas sekundāri. Galvas sastāvā vēl saglabājies antenu segments ar tam piederošajiem ganglijiem, t.i., tritocerebrumu. Dažu traheātu digļiem atrasti antenu aizmetņi, kuri vēlāk izzūd. Zaunaīņu un traheātu mutes orgāni ir līdzīgi, abos gadījumos tie ir augšžokļi (mandibulas) un divi pāri apakšžokļu (maksilas). Tas viss liecina par *Branchiata* un *Tracheata* apakštipu kopīgu izcelšanos un zināmā mērā attaisno to apvienošanu lielā žokļaiņu jeb mandibulātu (*Mandibulata*) grupā.

Otrs posmkāju filogēnētiskais atzarojums sākas no *Trilobitomorpha*. Tie dzīvojuši līdz paleozoja beigām, atstājot pārveidojušos pēctečus — helicerātus (*Chelicerata*). Helicerātiem izzudušas antenas; to galvas ekstremitāšu pirmais pāris diferencējies par spīļveida helicerām, otrs — par pedipalpiem, bet pārējie divi pāri pārvērtušies par pirmajiem diviem ejkāju pāriem. Kā ejkājas diferencējušas arī vidukļa divu pirmo segmentu ekstremitātes. Šie segmenti vairumam helicerātu saplūduši ar galvu, veidojot galvkrūtis. Pārējie segmenti veido vēdera priekšējo un pakalējo nodalījumu, pie tam priekšējā nodalījuma ekstremitātes ilgi saglabāja elpošanas funkciju, bet pakalējā nodalījuma ekstremitātes reducējās. Tādā veidā trilobīti saista *Chelicerata* un *Polychaeta*; helicerātu zemākās klases, līdzīgi saviem priekštečiem, ir ūdensdzīvnieki ar žaunu elpošanu, augstākā — zirnekļveidīgo klase (*Arachnida*) pielāgojusies dzīvei uz sauszemes. Trilobītvēidīgo un helicerātu galvas segmentu ekstremitāšu specializācijas īpatnības ļauj tos apvienot lielā bezžokļaiņu (*Amandibulata*) grupā.

Tā kā *Arthropoda* tipa posmtārpu priekštečiem bija nenoteikti liels homonomu segmentu skaits, tad, dabiski, šī uzbūves īpatnība raksturīga arī primitīvākajiem posmkājiem. Izpētot *Arthropoda* tipa atsevišķu zaru evolūciju, redzam virkni paralēlu procesu. Vieni no tiem ir būtiski raksturīgas parādības, kas pavada jebkuru progresīvu evolūciju. Šādas raksturīgas parādības ir segmentu un citu daļu diferenciacija un orgānu oligomerizācija, kā arī ķermeņa daļu un visa organisma integrācija. Tā visos posmkāju atzarojumos redzams, kā pakāpeniski samazinās segmentu skaits, t. i., notiek oligomerizācija. Paralēli tam pieaug segmentu hetero-

nomija, notiek pašu segmentu, ekstremitāšu un sākumā metamēro iekšējo orgānu diferenciacija. Citas izmaiņas izskaidro kopīgā izcelšanās — atzarojumus, kuri diverģējuši viens no otra, tajā pašā laikā pārejot uz vienveidīgu dzīvesveidu (piemēram, sauszemes), notikušas līdzīgas izmaiņas (traheju parādīšanās, malpīģivadu attīstība u. c.).

Apskatīsim filogēnētiskās attīstības posmkāju tipa robežas.

Branchiata. No vēzveidīgajiem primitivitātes pazīmes vispilnīgāk saglabājušās bezčaulvēžu (*Anostraca*) kārtā: to viduklis ir homonomi segmentēts. Antenas inervē rikles konektīvi, nervu sistēmai ir kāpņveida raksturs, tā maz koncentrēta, sirds gara, cauruļveidīga. Isās ekstremitātes divzarainas; saglabājušies primārā galva — protocefalons. Bezčaulvēžiem segmentu ir ļoti daudz — līdz 31 (*Branchipus* u. c.). Daudz to ir arī citā ļoti primitīvā lapkājvēžu kārtā (*Phyllopoda*), konkrēti, vairogvēžu apakškārtā (*Notostraca*) to skaits sasniedz 46; *Conchostraca* apakškārtā ķermenis sastāv no 36—14 segmentiem; starp šiem vēzveidīgajiem ir formas, kas daudzējādi tuvas kladoceru (*Cladocera*) apakškārtai, kuras primitīvākajiem pārstāvjiem (*Sida*) ir tikai 10 segmentu (ieskaitot arī galvas segmentus), pārējām kladocerām segmentu skaits samazinās līdz 9, bet stipri specializētajam *Polyphaemus* — pat līdz 8.

Primitīvi ir arī cefalokarīdi, kas saglabājuši virkni pazīmju, kuras raksturīgas acimredzot visu vēzveidīgo priekštečiem.

Citas vēzveidīgo evolūcijas līnijas pārstāv gliemenvēžu (*Ostracoda*) un maksilopodu (*Maxillopoda*) apakšklases. Šim dažādos virzienos specializētajām grupām, kuras, bez šaubām, arī cēlušās no daudzsegmentu senčiem (kaut gan precīzas to filogēnētiskās saiknes vēl neskaidras), ir neliels segmentu skaits (*Ostracoda* mazāk par 10, *Maxillopoda* — 14). Tādējādi dažādos vēzveidīgo filogēnētiskajos atzarojumos redzamā neatkarīga un paralēla segmentu oligomerizācija.

Malacostraca apakšklasei, bez šaubām, nav tiešas radniecības ar citām apakšklasēm, jo dažā ziņā tie ir primitīvāki par pārējiem vēzveidīgajiem (pie vēdera ir ekstremitātes, saglabājušies primārā galva — protocefalons, kas raksturīga tikai pašām zemākajām vēzveidīgo grupām, utt.). Tādēļ jāuzskata, ka *Malacostraca* apakšklase cēlusies no tāliem un primitīviem visu vēzveidīgo priekštečiem neatkarīgi no citām apakšklasēm. No augstākajiem vēžiem visprimitīvākie ir plānčaulvēži (*Leptostraca* kārtā). Par to liecina pieaugušiem vēžiem saglabājušies divi celomoduktu pāri — antenālie un maksilārie dziedzeri, septitais vēdera segments utt., turpretī *Isopoda* un *Amphipoda* kārtas atšķiras ar labi izteiktu cefalizāciju, tiem ir salikta galva, kurai pievienojas 1 vai 2 krūšu segmenti.

Tracheata. Jautājumu par *Myriapoda* klases iekšējām savstarpējām filogēnētiskajām attiecībām šobrīd nevar uzskatīt par galīgi atrisinātu. Vieni pētnieki atsevišķās daudzkāju grupas uzskata kā patstāvīgas, agri norobežojušās posmkāju klases. Citi uzskata, ka tam nav pietiekama pamata un pareizāka būtu visu daudzkāju apvienošana. Par visprimitīvākajiem no *Myriapoda* acimredzot jāuzskata simtkāji (*Chilopoda*), par ko liecina virkne pazīmju, vispirms jau lielais un grupas robežās nepastāvīgais segmentu skaits (līdz 177) un homonomija, kas skaidri izpaužas daudzām zemākajām formām. Sekundārās izmaiņas visspilgtāk parādās tūkstoškājiem (*Diplopoda*), kuriem vairums vidukļa segmentu saplūduši pa pāriem.

Par kukaiņu izcelšanos pastāv divēji uzskati. Vieni zinātnieki, kuru uzskatiem pievienojamies arī mēs, kukaiņu genealogiju saista ar daudzkājiem. Citi, pie kuriem pieder it īpaši paleontologi, kukaiņu izcelšanos saista tieši ar trilobītiem vai viszemākajiem vēžiem. Apstāsimies pie otrā viedokļa. Tas vispirms pamatojas uz to, ka gandrīz visi vissenākie no mums zināmajiem fosilajiem kukaiņiem, un tieši no akmeņogļu perioda,

pieder pie grupām, kas līdzīgas mūsdienu viendienītem, strautenēm un spārēm ar sauszemes-ūdens dzīvesveidu un kuru kāpuri dzīvo ūdenī. No tā secina, ka šīs formas rāda pāreju no senajiem ūdens posmkājiem uz mūsdienu kukaiņu priekštečiem. So kukaiņu kāpuru trahejzaunas uzskata par trilobītenču pārveidotām ekstremitātēm. Nemazino paleontoloģisko ziņu nozīmi, mēs tomēr uzskatām, ka, spriežot pēc gandrīz visu pārejo bezmugurkaulnieku agras norobežošanas, kukaiņu istie priekšteči jāmeklē kaut kur dziļāk par akmeņogļu nogulumiem. Bez tam visi kukaiņi elpo ar trahejām, un trahejas vienmēr attīstās kā ķermeņa segu ieliekumi, un pie tam posmkājiem, kuri jau stabili pārgājuši uz sauszemes dzīvesveidu. Tādēļ viendienīšu un strautēņu trahejzaunas jāvērtē kā sauszemes kukaiņu sekundāri iegūts pielāgojums elpošanai ūdenī, sekundāri pārejot uz dzīvi ūdenī. Tātad akmeņogļu perioda kukaiņu sauszemes-ūdens raksturs ir sekundārs.

Tādēļ mēs dodam priekšroku pirmajam viedoklim par kukaiņu filoģenēzi. Kukaiņu izcelšanās sākums meklējams no kaut kādiem daudzkāji veidīgiem senčiem. Nevienu no mūsdienu daudzkāju grupām nevar uzskatīt par kukaiņu priekštečiem, bet pazīmju kompleks, kas vērojams dažādiem daudzkāju pārstāvjiem, apstiprina izvirzīto viedokli. Lielais ķermeņa segmentu skaits, izteiktā segmentācijas homonomija, ejkājas pie gandrīz visiem ķermeņa segmentiem — visas šīs pazīmes pierāda daudzkāju lielāku primitīvismu salīdzinājumā ar kukaiņiem.

Atsevišķu grupu savstarpējās attiecības klases robežās nav tik skaidras. *Entognatha* apakšklases pārstāvjiem saglabājusies virkne organizācijas primitīvisma pazīmju — bagāta ķermeņa segmentācija (*Protrura* vēderam saglabāties kukaiņiem sākotnējais segmentu skaits — 11), daļai vēdera segmentu ir rudimentāras vai stipri pārveidojušās ekstremitātes, primāri trūkst spārnu, attīstība ar anamorfozi. Tomēr tajā pašā laikā evolūcijas procesā tiem parādījušās tālas specializācijas pazīmes — izveidojusies mutes kapsula, kurā paslēpjas mutes daļas, izveidojusies dūrējtipa un sūcējtipa mutes aparāti utt. Mēs nesam noskaņoti uzskatīt segžokļaiņu par patstāvīgu klasi un vēl mazāk — par patstāvīgu klasi virkni, kaut gan šāds viedoklis eksistē mūsdienu zooloģiskajā literatūrā. Tomēr jāatzīst, ka *Entognatha* apakšklase samērā agri atdalījusies no kopīgā kukaiņu stumbra un nogājusi garu un patstāvīgu evolūcijas ceļu. Vesela primitīvisma pazīmju kompleksa saglabāšanās šīs grupas pārstāvjiem veicinājusi uzturēšanās augsnē un slēptais dzīvesveids.

Ectognatha apakšklasē, kas nav zaudējusi galvas ekstremitāšu primāro, izejas stāvokli uz galvas virsmas, visprimitīvākās ir tizanūras (*Thysanura* kārtā), kurām daži pētnieki konstatējuši virkni pazīmju, kas radniecīgas ar daudzkājiem.

Kas attiecas uz *Tracheata* oligomerizāciju, tad tā visspilgtāk izpaužas segmentu, ekstremitāšu, traheju un elpatveru skaitā. Daudzkājiem lielākoties ir daudz segmentu, kuru skaits dažādās grupās stipri variē. Bet *Tracheata* augstākajai klasei — kukaiņiem — raksturīga segmentu skaita ievērojama samazināšanās. Tikai protūrām ir 18 segmenti (ieskaitot 4 galvas segmentus). Citām formām šis skaitlis samazinās līdz 17. Daudz augstāko kukaiņu ķermenis sastāv tikai no 11 vai 12 segmentiem.

Trilobitomorpha — Chelicerata. Trilobīti — viena no visprimitīvākajām posmkāju klasēm. Pašiem senākajiem kembrija trilobītiem raksturīgs posmots un homonoms viduklis, vēlākajiem turpretī vidukļa segmentu skaits samazinājies un pakāpjēji segmenti saplūduši astes vairībā. Maksimālo uzplaukumu trilobīti sasniedza apakšējā silūrā, ar dzimtu skaitu līdz 77, lielu sugu daudzumu un daudzveidīgu bioloģiju. Sākot ar augšējo silūru, notiek pakāpeniska trilobītu izmiršana, un perma periodā tie izzūd.

Apmēram vienlaicīgi ar trilobītiem attīstījās no tiem cēlušās senās *Chelicerata* apakštīpa ūdens formas, konkrēti, *Gigantostraca* klase, kas parādījās kembrijā un izmira perma periodā. Ļoti sena ir arī cita helicerātu klase — *Xiphosura*, kas dzīvoja no silūra līdz mūsdienām. No šī paša laika kļuvuši pazīstami arī zirnekļveidīgie, konkrēti, mūdienu skorpioniem ļoti tuvais, bet ūdenī dzīvojušais *Palaeophonus*. Tomēr spēcīgu attīstību sauszemes helicerāti sasniedza tikai karbonā.

Chelicerata apakštīpa abām zemākajām klasēm atšķirībā no daudzsegmentu trilobītsenčiem ir samazinājies un nostabilizējies segmentu skaits: *Gigantostraca* klasei ir 19 segmenti, bet *Xiphosura* klasē daļa pakāļejo segmentu izzūd pavisam, daļa ietilpst astes vairoga sastāvā, un pieaugušu dzīvnieku vidūklis sastāv tikai no 13 segmentiem. Antenas reducējas.

Zirnekļveidīgo klase visciešāk saistīta ar *Gigantostraca* klasi. Tiem ir vienāds galykrušu ekstremitāšu skaits, daļēji arī to forma un funkcijas; plaušas izveidojušās no vēdera kājām ar žaunu piedevām, abās grupās trūkst antenu, un bez tam ir vēl virkne citu kopīgu pazīmju. Silūra skorpions — *Palaeophonus* vēl ir tik līdzīgs dažiem *Gigantostraca*, ka to var uzskatīt par īstu pārejas formu.

Starp zirnekļveidīgajiem visprimitīvākās attiecības saglabājas bagātīgi posmotajiem skorpioniem un pedipalpiem, tāpat tās var būt solpugām un dažām zemākajām ērcēm. Atsevišķu *Arachnida* zaru evolūcijas gaitā novērojama segmentu skaita oligomerizācija. Skorpionu ķermeņa sastāvā ietilpst 19 segmenti, pedipalpu un māņskorpionu — 18, primitīvo posmvēderaino zirnekļu — 17, solpugu un māņzirnekļu — 16, vairuma ērcu — 13, augstāko vēžu — 12 un dažu specializēto ērcu — 10 segmenti. Kopīga helicerātu pazīme ir skaidri izteiktā tendence uz VII segmenta rudimentāciju vai pilnīgu izzušanu. Paralēli notiek segmentu saplūšana un ķermeņa nodalījumu koncentrācija. Arī vēdera ekstremitāšu homoloģiskie orgāni, kas raksturīgi dažām kārtām, — dzimumplātnītes, ķemņveida orgāni, plaušas, timekļkārpīņas, tāpat pakļauti oligomerizācijai. Tā, piemēram, primitīvajiem skorpioniem ir 4 pāri plaušu, zemākajiem zirnekļiem un pedipalpiem — 2 pāri, augstākajiem zirnekļiem — viens pāris, pārējiem *Arachnida* plaušas pilnīgi izzudušas un tās nomainījušas trahejas.

Apskatisim triju samērā nelielu grupu — *Pantopoda* klases, *Tardigrada* klases un *Lingatulida* klases un pārējo *Arthropoda* tipa pārstāvju savstarpējās attiecības. Katrai no šīm grupām ir virkne specifisku īpatnību, kas neļauj bez iebildumiem tās pieskaitīt nevienai no zināmām posmkāju grupām.

Pantopodi (*Pantopoda* klase) acīmredzot atrodas tuvāk helicerātiem nekā pārējās grupas. Tāpat kā helicerātiem, tiem nav taustekļu (antenu), ir helifori un palpi, kas stipri līdzinās helicerām un pedipalpiem; kājas ir pie krūšu nodalījuma, bet tās reducējušās pie vēdera. Heliforus, tāpat kā heliceras, inervē smadzeņu tritocerebrālā daļa. Zināma līdzība ar zirnekļveidīgajiem izpaužas ārējā izskatā un galvas ekstremitāšu formā. Pantopodiem, tāpat kā zirnekļveidīgajiem, ir arī timekļdziedzeri. Ir bijuši mēģinājumi tuvināt pantopodus vēžveidīgajiem sakarā ar zināmu līdzību starp to kāpuriem — protonimfonu un naupliju — un vispārīgās līnijās arī metamorfozē. Tomēr pēc pārējām pazīmēm pantopodi atrodas ļoti tālu gan no helicerātiem, gan vēžveidīgajiem, un tas sevišķi spilgti izpaužas šo dzīvnieku segmentācijas īpatnībās. Daži zinātnieki uzskata, ka pantopodi ir patstāvīgas evolūcijas zariņš, kas cēlies no kaut kādām posmkāju seno priekšteču formām.

Vēl neskaidrāks ir tardigradu sistemātiskais stāvoklis. Ir bijuši daudzi mēģinājumi tuvināt *Tardigrada* klasi dažādām grupām: virpotājiem, nematodēm, zemākajiem vēžveidīgajiem un pat regresējušām kukaiņu kāpuru neotēniskajām grupām. Uzskatot 4 ejkāju parus un stiletus par pārveidotām helicerām, daži zoologi ietilpina tardigradus kā kārtu zirneklveidīgo klasē.

Pašlaik vispareizāk ir uzskatīt tardigradus par patstāvīgu primitīvu klasi, kura tuva posmkājiem un kura, iespējams, neatkarīgi no posmkājiem cēlusies no daudzsartāriem. Tardigradu ekstremitātes uzbūves komplikētības ziņā vēl nav pārspejušas polihetu parapodijas; nadziņi ir līdzīgi dažām sariņu formām. Nervu sistēma ar savu homonomiju stāv pat tuvāk posmtāriem nekā posmkājiem. No otras puses, ķermeņa segas, priekšzarnas un galazarnas pilnīga kutikularizācija, skropstiņu trūkums, novilkšanās, malpigijvadi, ja par tādiem var uzskatīt zarnas pakalējas daļas izaugumus, ir pazīmes, kas raksturīgas posmkājiem.

Tikpat grūti ir precīzi noteikt *Linguatulida* klases vietu sistēmā. Vairums pazīmju it kā runā par labu to piederībai pie *Arthropoda* tipa un tieši pie *Chelicerata* apakštipa, bet jautājuma galīgu izlemšanu apgrūtina izvadsistēmas, asinsrites un elpošanas sistēmas trūkums. Par piederību pie posmkājiem liecina histoloģiskā uzbūve: hitinizēta kutikula, šķerssvītrotā muskulatūra, skropstiņu trūkums. Mēleņu tuvināšana helicerātiem pamatojas uz zināmu līdzību ar daļu no ērcēm pēc formas un ekstremitātēm. Bez tam dažas ērces parazitē mugurkaulnieku elpošanas orgānos, un tieši ērcu kārtā vērojama tendence zaudēt elpošanas un asinsrites sistēmas.

Tomēr vienkāršās neposmotās ekstremitātes neļauj pieskaitīt *Linguatulida* klasi visiem posmkājiem un tuvina tos *Tardigrada* klasei. Tas viss liek uzskatīt minētās grupas par pielikumu *Arthropoda* tipam.

T I P S. ONIHOFORI (ONYCHOPHORA)

Onihofori — neliela (70 sugu) tārpveidīgu, segmentētu sauszemes dzīvnieku grupa, kas sastopama tropos un dienvidu puslodes mērenajās zemēs. Agrāk tos pieskaitīja pie posmkājiem un tieši pie *Tracheata* apakštipa ar nosaukumu *p i r m t r a h e ā t i* (*Protracheata*), uzskatot par starpposmu starp posmtāriem un daudzskājiem. Onihoforu uzbūve un embrionālā attīstība rāda, ka ar *Tracheata* apakštipu kopīgās īpašības tiem izveidojušās neatkarīgi paralēlas evolucionāras attīstības rezultātā. Tādēļ tagad *Onychophora* tiek uzskatīti par patstāvīgu segmentētu pirmmutnieku dzīvnieku tipu.

Onihoforiem raksturīgas vairākas pazīmes.

1. Ķermenis neskaidri iedalās galvā, kurai ir taustekļi, un garā, ļoti homonomā viduklī bez norobežotiem segmentiem, bet ar pāra primitīvas uzbūves ekstremitātēm.

2. Arēja hitinizēta skeleta nav, ir ādas-muskuļu maiss (no gludās muskulatūras).

3. Ķermeņa dobums jaukts (miksoceļs).

4. Valējo asinsrites sistēmu pārstāv sirds ķermeņa mugurpusē ar metamērām ostijām.

5. Izvadorgāni — metamēri celomodukti gandrīz visas segmentos.

6. Elpošanas funkcijas veic gaisa caurulītes — trahejas.

Pie onihoforu tipa pieder viena klase — *p i r m t r a h e ā t i* (*Protracheata*).

Visi pirmtraheāti ārēji atgādina posmtārpus vai lielus, gausus, kailus kāpurus. Tā kā *Protracheata* uzrāda lielu ārēju līdzību ar dažām *Polychaeta* formām (piemēram, *Hesione*), tos kādu laiku uzskatīja par īpašu posmtārpu tipa daudzšarņārpu dzimtu.

Uzbūve un fizioloģija. Garais (līdz 15 cm) cilindriskais ķermenis sastāv no 13—43 segmentiem. Pie katra segmenta ir viens pāris kāju (418., 419. att.). Galva sastāv no trim segmentiem, kas pievienojušies galvas daivai (akronam); tās mugurpusē mutes priekšā ir garas antenas, pie to pamata — pāris acu. Antenas inervē galvas smadzenes, un tās atbilst vēžu pirmajam taustekļu pārim (antenuļām) un vienīgajam daudzkāju un kukaiņu antenu pārim. Antenas ārēji ir posmotas, taču īstenībā tās ir neposmotas. Acis un antenas pieder pie galvas daivas — akrona. Pirmajam — interkalārajam galvas segmentam piedevu nav, bet ir tam atbilstošais galvas smadzeņu nodalījums. Pie otra galvas segmenta atrodas ekstremitātes, kas pārvērtušās par mutes orgāniem. Mutes dobumā izveidojušies divi muskuloti pauguriņi ar zāg zobainām hitīna plātnītēm. Tie ir žokļi — homoloģiski ejkājam, kuras pārvietojušās uz mutes dobumu, pārņemot barības sasmalcināšanas funkcijas. Pie trešā galvas segmenta arī ir kāju pāris, kas pārveidots par mutes papillām, kuras atrodas galvas sānos un kuru virsotnēs ir īpašu ādas gļotu dziedzeru atveres. No šīm atverēm uzbudinājuma gadījumā dzīvnieks izšļac krieknā attālumā (15 cm) gļotas — vienīgo pirmtraheātu aizsardzības līdzekli.

Pārvietošanās ekstremitātes sastāv no koniska pauguriņa jeb kājas un uz tā sēdošas, īsākas pēdas ar diviem hitīna naziņiem (419. att.). Pēc posmotības pakāpes šīs ekstremitātes nav sarežģītākas par posmtārpu parapodijām. Kustas pirmtraheāti lēni un neveikli.

Ķermeņa sega pirmtraheātiem sastāv no ļoti plānas, maigas, ar dzelknīšiem klātas hitīna kutikulas un no vienkārtaina ādas epitēlija. Zem epitēlija ir saistaudu slānis, bet vēl dziļāk atrodas labi attīstīts ādas-muskuļu maiss no gludās muskulatūras. Tas sastāv no ārējās gredzeniskās un iekšējās gareniskās muskulatūras (422. att.). Pēc muskuļu izvietojuma, kā arī pēc to histoloģiskās uzbūves pirmtraheāti atgādina posmtārpus.

Pirmtraheātu ķermeņa dobums visumā līdzīgs posmkāju dobumam. Digļiem metamēri veidojas pāra celomiskie maiši, kuri vēlāk sairst, un sekundārais dobums saplūst ar primāro. No celomisko maišu šūnu materiāla attīstās muskulatūra, saistaudi utt. Saglabājas tikai nelielas šo maišu daļas, kas pārvēršas par izvadorgānu pūšļiem un gonādu sieniņām (423. att.). Tomēr bez šīm celoma paliekām saglabājas arī peritoneālais epitēlijs uz iekšējo orgānu (zarnu trakta u. c.) virsmas.

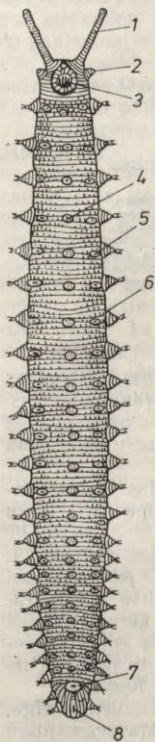
Gremošanas kanāls sastāv no priekšzarnas, viduszarnas un galazarnas (420. att.). Mute atrodas galvas ventrālajā pusē nevis tieši uz ķermeņa virsmas, bet īpaša dobuma dibenā, kas veidojas, ielie-



418. att. *Peripatopsis capensis* (pēc Sedžvika).

coties galvas segai. Mutes dobumā atveras pāris garu, cauruļveida siekalu dziedzeru. Tad seko rikle, pēc tam īss barības vads, kas saistīts ar garu, taisnu viduszarnu. Isa galazarna beidzas ar anālo atveri ķermeņa pakalējā galā.

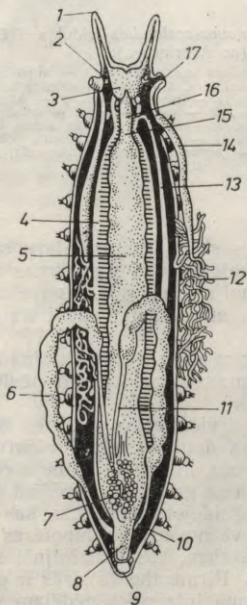
Nervu sistēmai ir primitīva uzbūve (420. att.), bet smadzenes sastāv no trim nodalījumiem tāpat kā posmkājiem. Smadzeņu priekšējais nodalījums — protocerebrums inervē acis, otrs — deutocerebrums — antenas, bet no trešā — tritocerebruma atiet nervi uz priekšzarnu. Nervi uz žokļiem atiet no rīkles konektīvu pamatnēm, bet mutes papillu nervi sākas netālu aiz tiem. Rīkles konektīvi smadzenes savieno ar divām attālām centrālajām nervu stiegrām. Nervu šūnas vienmēri izvietotas uz to



419. att. *Euperipatous weldoni*, no vēderpuses (pēc

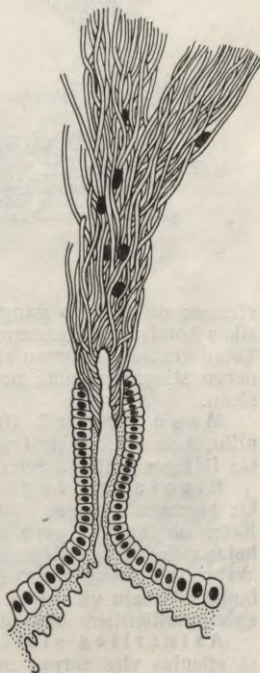
Buvjē):

1 — antena, 2 — mutes papilla, 3 — mute ar žokļiem, 4 — vēdera orgāni, 5 — celomoduktu atvere, 6 — kāja, 7 — dzimumatvere, 8 — ānuss.

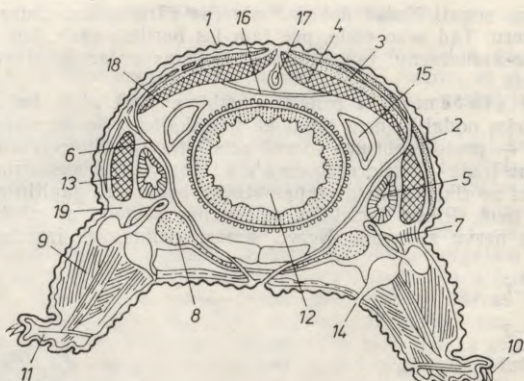


420. att. *Peripatoides novaezealandiae* mātītes anatomija (pēc Snodgrasa):

1 — antena, 2 — acis, 3 — smadzenes, 4 — vēdera nervu stiegra, 5 — zarna, 6 — dzemde, 7 — olnīca, 8 — galazarna, 9 — ānuss, 10, 11 — oļvads, tā vidusdaļa, kurā atrodas diģļi, kalpo par dzemdi (6), 12 — gļotu dziedzeris, 13 — siekalu dziedzeris, 14 — gļotu dziedzeru izvadkanāls, 15 — barības vads, 16 — rikle, 17 — mutes papilla.



421. att. Griezums caur *Peripatopsis capensis* stigm un traheju kūlīti (no Langa).



422. att. *Peripatoides novae-zealandiae* vidukļa šķērsgriezums (no Averinceva):

1 — kutikula, 2 — gredzeniskā muskulatūra, 3 — slīpa muskulatūra, 4 un 13 — gareniskā muskulatūra, 5 — siekalu dziedzeris, 6 — šķērs-muskulis, 7 — celomodukts, 8 — nervu stiegra, 9 — kājas muskulatūra, 10 — nagli, 11 — pēda, 12 — viduszarna, 14 — izvadotvere, 15 — gļotu dziedera izvadkanāls, 16 — diafragma, kas atdala ķermeņa dobuma perikarda nodalījumu, 17 — sirds, 18 — ķermeņa dobuma mikso-cela vidusnodalījums, 19 — ķermeņa dobuma (miksocela) sānu nodalījums.

virsmas un neveido gangliozus sakojumus. Starp stiegrām ir daudzas sīkas komisūras. Ķermeņa pakalgalā virs galazarnas stiegras savienojas. Tātad ventrālajai nervu sistēmai ir vienkārša kāpņveida tipa uzbūve. Visā nervu stiegru garumā no tām atiet daudzi nervi uz kājām un ķermeņa sienu.

Maņu orgāni. Bez acīm un antenām ir daudz ādas taustes papillu. Acis atrodas tieši virs smadzenēm. Acīm ir pūslīša tipa uzbūve, un tās līdzīgas polihetu acīm.

Elpošanas orgāni ir vienkāršas uzbūves trahejas (421. att.). Uz ķermeņa virsmas izkaisītas daudzas sīkas elpatveres jeb stigmas. Katra no tām ved garu, nezarotu, hitinizētu traheju caurulišu kūliti; trahejas galos ir akli slēgtas. Pa tām gaiss brīvi nokļūst dziļi ķermenī, gaisa skābeklis difundē miksocelā, oksidējot hemolimfu, kas pilda ķermeņa dobumu. Traheju vienkāršā uzbūve noveda pie hipotēzes par to izcelsmi no spēcīgi attīstītiem ādas dziedzeriem, kas izmainījuši savu funkciju.

Asinsrites sistēma. Pirmtraheātu sirds ir gara, cauruļveidīga, tā stiepjas virs zarnas no pirmā līdz priekšpēdējam vidukļa segmentam (422., 423. att.). Tajā ir pārskaita metamēras ostijas un, tāpat kā *Arthropoda* sirds atrodas perikardiālajā sinusā, kas atdalīts no pārējā ķermeņa dobuma ar plānu diafragmu. Perifērisko asinsvadu nav.

Izvadorgānu sistēma veido metamēri izvietoti pārskaita segmentārie orgāni, kuru ārējās atveres atrodas pie ekstremitāšu pamatiem. Katrs orgāns sastāv no šaura izvadkanāla, kas pāriet paplašinājumā jeb urīnpūslī. Šīs abas daļas atrodas ekstremitāšu pamatos. No urīnpūšļa uz iekšu iet izvījies kanāls, kura iekšējā galā ir plata piltuve. Izvadkanāla piltuve atveras nelielā celomiskā maisiņā — digla celomisko maisu atliekā. Daļu cilpveidīgā kanāla sedz skropstīņepitēlijs. Vispārīgais novie-

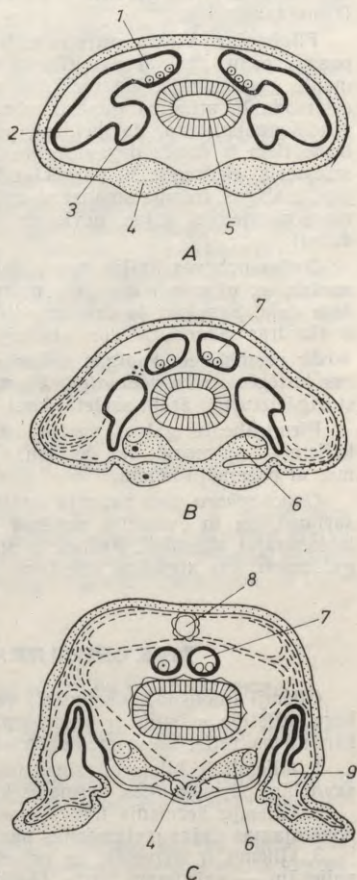
tojums, attiecība pret celomu (423. att.), histoloģiskā uzbūve (skropstiņ-epitēlijs) un attīstība (mezoderālā izcelsme) liecina par šo orgānu ciešu sakaru ar posmtārpu celomoduktiem. Interesanti, ka, spriežot pēc embri- nālajiem datiem, pirmtraheātu siekalu dziedzeri arī ir pārveidojušos celo- moduktu pāris.

Dzimumsistēma. Pirmtra- heāti ir šķirtdzimumu dzīvnieki, pie tam tēviņi nereti ir ievērojami sīkā- ki nekā mātītes. Dzimumdziedzeri ir pārskaitā, tomēr to izvadkanāli sa- plūst vienā vai pat divos rajonos visā to garumā. Pāris sēklinieku pāriet di- vos sēklvados, kas sākuma daļā vei- do paplašinājumus — sēklas pūslīšus. Pēc tam sēklvadi saplūst vienā ne- pāra sēklas izsviedējkanālā, kas atve- ras uz āru pēdējā kāju pāra starpā, t. i., uz ķermeņa priekšpēdējā posma. Mātītei (420. att.) ir divas olnīcas, no kurām atiet olvadi, kas paplašinās caurulveida dzemdēs. Dzemdēs sa- plūst nepāra makstī, kas atveras uz āru starp priekšpēdējā kāju pāra pa- matiem. Segmentā, kurā atrodas dzi- mumatvere, nav izvadorgānu. Sis ap- stākļi un dzimumceļu attīstības vēs- ture rāda, ka tie ir pārveidojušos celomoduktu pāris.

Attīstība. Apaugļošana ir iekšēja; tēviņa dzimumceļos spermatozoīdi salīp spermatorfos, kurus tēviņš vai nu piestiprina pie mātītes ķermeņa virsmas, vai arī novieto uz augsnes. Pirmajā gadījumā spermatozoīdi no spermatorfom caur mātītes ādas spraugām nonāk ķermeņa dobumā un apaugļo olas, kuras atrodas vēl ol- nīcās. Otrajā gadījumā mātīte savāc spermatorfos no augsnes ar savas dzimumatveres malām. Gandrīz visi pirmtraheāti, izņemot vienu sugu, ir dzīvzemdētāji.

Dažās ģintīs dīgļi, kas attīstās dzemdēs, noteiktā ķermeņa vietā sa- aug ar dzemdes sieniņu, te izveidojas kaut kas līdzīgs zidītāju bērna vietai jeb placentai. Caur placentu tad arī notiek dīgļa barošāšanās uz mātes organisma rēķina. Attīstība ir tieša.

Ekoloģija un izplatība. Pirmtrahe- ātus sastop galvenokārt mitro tropu mežu zemsedzē, zem kritušu koku stubriem, akmeņiem. To ģeogrāfiskā izplatība ir ļoti savdabīga: tuvu rad- nicīgās formas dzīvo dažādos



423. att. *Peripatus* celoma attīstība (no Davidova):

A — dīgļa šķērsriezums; celoma maisi sa- dalīti trīs nodalījumos: dorsālajā, ventrālajā un laterālajā. B un C — tas pats, dorsālo nodalījumu pārvēršanās par dzimumdzie- deriem un celomoduktu veidošanās no ventrālā un daļēji no laterālā nodalījuma. Laterālo no- dalījumu sienas ievērojama daļa noārdās, un tās vietā veidojas ļauktais ķermeņa dobums (miksoceļi). 1 — celoma dorsālā daļa, 2 — laterālā daļa, 3 — ventrālā daļa, 4 — vedera orgāns, 5 — zarna, 6 — nervu stiegri, 7 — dzi- mumdziedzeris, 8 — sirds, 9 — celomodukta gala pūslītis.

kontinentos. Ir zināmi Centrālamerikas un Dienvidamerikas, Centrālāfrikas un Dienvidāfrikas, Indijas, Malajas arhipelāga, Jaungvinejas, Jaunzēlandes un Austrālijas pirmtraheāti. Raksturīgākie pārstāvji: *Peripatus* Amerikā; pie šīs ģints pieder *P. torquatus* — pati lielākā suga, kas sasniedz 15 cm garumu; *Peripatopsis* — Dienvidāfrikā, *Peripatoides* — Dienvidaustrālijā.

Filogēnēze. Virkne pirmtraheātu pazīmju norāda uz to radniecību ar posmtārpiem, tieši ar *Polychaeta* klasi. Tādas pazīmes ir vidukļa segmentu homonomija, ekstremitāšu uzbūve, kas tuva parapodiju uzbūvei, celomoduktu attīstība gandrīz visos segmentos, ādas-muskuļu maiss un gludā muskulatūra, un, beidzot, pūslīšveida acis. Tajā pašā laikā pirmtraheātiem ir daudz organizācijas ipatnību, kas kopīgas ar posmkājiem: miksocels, ekstremitāšu pārvēršanās par mutes orgāniem, sirds ar ostijām, trahejas, līdzīga smadzeņu uzbūve un kustību raksturs (pirmtraheāti rāpo, pārvietojot kājas, nevis ar ādas-muskuļu maisa peristaltikas palīdzību).

Dažas uzbūves līnijas nav attiecināmas ne uz vienu, ne otru pusi un norāda uz pirmtraheātu lielu primitīvismu. Tāda ir nervu sistēmas vēdera daļa. Savukārt to dzimumsistēmas uzbūvē un embrionālajā attīstībā ir skaidras sekundāras specializācijas pazīmes.

Ar posmkājiem kopīgās uzbūves līnijas ir nepietiekamas, lai onihoferus ieslēgtu *Arthropoda* tipā. Pirmtraheātiem trūkst posmkājiem tik raksturīgā izturīgā ārējā skeleta, kaut arī to plānā kutikula satur hitīnu.

Pirmtraheātu galvas sastāvā ietilpst tikai trīs segmenti, bet posmkājiem — ne mazāk par četriem. Onihoferu ekstremitātes nav salīdzināmas ar posmkāju kājām.

Onychophora visu pazīmju analīze rāda, ka to priekšteči bijuši daudz-sartārpi, un to evolūcija notikusi zināmā mērā paralēli posmkāju evolūcionārajai attīstībai. Pašlaik ir zināmas fosilās formas no kembrija nogulumiem, kas atgādina mūsdienu onihoferus, bet kuras dzīvojušas jūrā.

TIPS. GLIEMJI JEB MOLUSKI (MOLLUSCA)

Gliemji (moluski, mīkstmieši) veido skaidri norobežotu dzīvnieku tipu, kura attīstība saislīta ar posmtārpiem. Pie gliemju tipa pieder galvenokārt ūdens, retāk sauszemes dzīvnieki ar šādām pazīmēm.

1. Gliemji ir bilaterāli simetriski dzīvnieki, tomēr daļai to, orgāniem savdabīgi pārvietojoties, ķermenis kļuvis asimetrisks.

2. Gliemju ķermenis nav segmentēts, tikai virknei zemāko pārstāvju novērojamas dažas metamērijas pazīmes.

3. Gliemji ir dzīvnieki ar nemetamērām sekundārā ķermeņa dobuma paliekām — vairumam formu tās ir sirds somiņa (perikads) un gonādu dobums. Visas orgānu starptelpas pildītas ar saistaudiem.

4. Gliemju ķermenī vienmēr izšķir trīs nodalījumus — galvu, vidukli un kāju. Viduklis ļoti bieži mugurpusē paplašinās un izveido iekšējo orgānu maisu. Kāja ir nepāra muskuļots ķermeņa vēdera sienas izaugums un kalpo kustībām.

5. Vidukļa pamatni apņem liela ādas kroka — mantija. Starp mantiju un ķermeni ir mantijas dobums, kurā atrodas žaunas, daži maņu orgāni un galazarnas, nieru un dzimumorgānu atveres. Visus šos veidojumus kopā ar nierēm un sirdi (kas atrodas tieši blakus mantijas dobumam) sauc par orgānu mantijas kompleksu.

6. Ķermeņa mugurpusi sedz mantijas izdalīta aizsargčaula, kas biežāk ir viengabalaina, retāk divvāku vai arī veidojusies no vairākām plātnītēm.

7. Vairumam gliemju rīklē atrodas tiem raksturīgs īpašs barības samalcinātājsaparāts — rivīte (*radula*).

8. Asinsrites sistēma vaļēja, t. i., daļēji asinis plūst pa lakūnu un sīnusu sistēmu, kas nav noformējusies par asinsvadiem. Ir sirds, kas sastāv no kambara un priekšskambariem.

Elpošanas orgāni parasti ir primārās žaunas — ktenīdiji. Tomēr daudzām formām tie izzuduši vai arī tos nomainījuši citas izcelsmes elpošanas orgāni.

Izvadorgāni ir nieres — pārveidojušies celomodukti, kuru iekšējais gals savienots ar perikardu.

9. Nervu sistēma primitīvajām formām sastāv no rīkles nervu gredzena un četrām gareniskām nervu stiegrām: augstākajām formām, nervu šūnām koncentrējoties, uz stiegrām veidojas vairāki gangliju pāri. Šādu nervu sistēmu sauc par izklaidu gangliju tipa sistēmu.

10. Gliemju attīstība līdzīga daudzšartāru attīstībai. Vairumam raksturīga spirāliska, determinēta drostalošanās. Zemākajiem pārstāvjiem no olas iznāk trohofora, vairumam citu — pārveidojies trohoforveidīgs kāpurs — burinieks jeb veligers.

Pie *Mollusca* tipa pieder apmēram 130 000 sugu, un tas iedalās divos apakštipos: sānnervaiņos (*Amphineura*) un čaulaiņos (*Conchifera*).

APAKŠTIPS. SĀNNERVAIŅI (AMPHINEURA)

Primitīvi gliemji ar dzelkņainu kutikulu, bieži arī ar 8 metamērām čaulas plātnītēm ķermeņa mugurpusē. Iekšējo orgānu maisa nav. Nervu sistēma ar diviem garenisku stiegru pāriem, pie tam sānu stiegras (pleiroviscerālās) aiz anālās atveres pāriet viena otrā. Galva bez acīm un tautekļiem. Statocistu nav.

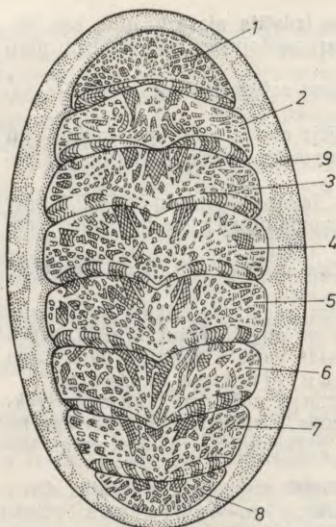
I KLASE. BRUŅGLIEMEŽI JEB HITONI (LORICATA JEB POLYPLACOPHORA)

Klasē apvienots ievērojams skaits *Amphineura* apakštipa pārstāvju (1000 sugu).

Brūņgliemeži dzīvo galvenokārt paisuma joslā, kur tie lēnām lien pa akmeņiem vai arī piesūcas pie tiem ar kājas pēdu. No virspuses tos labi aizsargā čaulas plātnītes.

Loricata klasi raksturo šādas īpašības. Iekšējo orgānu maisa nav. Čaula sastāv no 8 plātnītēm. Mantija gredzeniskas krokas veidā vienmērīgi no visām pusēm atņem ķermenī, apsedzot ne vien kāju, bet arī galvu. Mantijas dobums izveidojies kā gredzeniska rievā, kurā atrodas daudz ktenīdiju pāru. Nervu sistēmu veido rīkles cerebrālais gredzens un divi garenisku stiegru pāri. Galvas maņu orgānu nav. Raksturīga ir muguras maņu orgānu izveidošanās uz čaulas (estetī, acis). Brūņgliemeži ir šķirtdzimumu dzīvnieki; attīstās ar kāpura stadiju — trohoforu.

Uzbūve un fizioloģija. Ārējā morfoloģija. Ķermeņa forma lielākoties iegareni ovāla, nedaudz dorsoventrāli saplacināta (424. att.). Brūņgliemežu izmēri variē no dažiem milimetriem līdz 33 cm (galīgais *Cryptochiton* Talo Austrumu jūrās). Ķermenim ir trīs moluskam



424. att. Hitons *Tonicella marmorea*, no mugurpuses (pēc Ivanova):
1-8 — čaulas plātnītes, 9 — mantijas mala.

nītes piesedz visu dorsālo virsmu, atstājot kailu tikai šauru mantijas malu. Klases robežās čaula var būt daļēji reducēta. Čaulas plātnītes var būt mazākas (*Cryptoplax*), var apaugt ar biezu ādas kārtu, un čaula var kļūt iekšēja (*Cryptochiton*).

Katra čaulas plātnīte sastāv no vairākiem slāņiem, kuri atšķiras pēc sastāva. Ārējā slāni pārsvarā ir organiskas, ragvielai līdzīgas vielas, bet pašā iekšējā — kaļķis. Čaulas uzbūve var būt vienkāršota, izzudot virsējiem slāņiem, kas sevišķi bieži novērojams tām sugām, kurām ir iekšējā čaula. Muguras malas zonas epitēlija attīstās daudzas kaļķa zvīņas un adatas. Katra adata veidojas vienā epitēlijšūnā. No ārpuses epitēliju klāj elastīga kutikula.

Čaulas uzbūve ietekmējusi *Loricata* muskulatūras uzbūvi. Muskuļu kūlīšu grupas, kas piestiprinājušās pie čaulas plātnītēm, seko cita citai, atgādinot posmoto dzīvnieku (pirmām kārtām posmtārpu) metamēro orgānu izvietojumu.

Gremošanas sistēma (426. att.). Mute atrodas galvas apakšpusē un ved vispirms mutes dobumā, pēc tam muskuļotā priekšzarnas paplašinājumā — rīklē. No rīkles dobuma tajā paceļas iegarens muskuļu valnītis — mēle. Mēles virsmu klāj samērā bieža ragveida kutikula, uz kuras atrodas vairākas šķērseniskās un gareniskās rindās izvietoti raga zobīņi. Tas ir barības sasmalcinātājs aparāts — rīvīte jeb radula. Mēles priekšējais gals brīvi izstiepts rīklē, bet pakalējais iegrimis šaurā, garā kabatā — makstī, kuru veido rīkles dobuma izspilējums. Mēli sedzošā raga plātnīte stiepjas līdz radulas maksts pašam galam. Radulas priekšējā mala no lietošanas pakāpeniski noberžas, bet maksts dibenā ir vairākas rindas epitēlijšūnu (odontoblastu), kuras izstrādā jaunus raga zo-

raksturīgi nodalījumi: galva, viduklis un kāja. Galva no vidukļa vāji norobežota, tai nav maņu orgānu, un tā vērsta uz vēderpusi (425. att.).

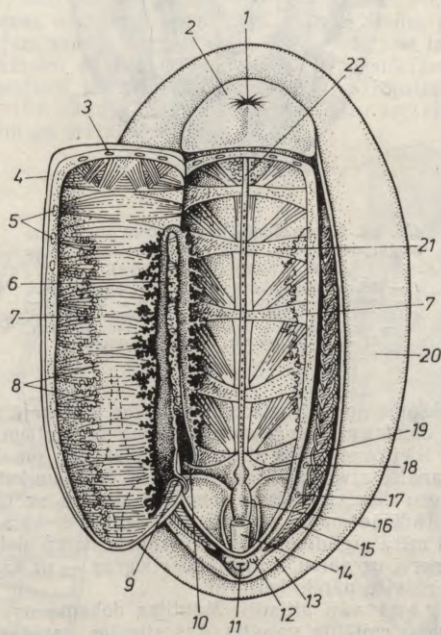
Pārējo ventrālās virsmas daļu aizņem plata, saplacināta muskuļotā kāja, ar kuru muskuļiem sarauļojoties, molusks lēni lien pa substrātu. Bruņģliemežu vidukļa dorsālā sega veido pa visu perifēriju gaļīgu kroku — mantiju, kas no visām pusēm nokārājas uz leju, bet no priekšpusē apsedz arī galvu. Starp šo kroku un vidukli ar galvu paliek dziļa rievā — mantijas dobums. Dobumā atrodas elpošanas orgāni, atveras gremošanas sistēmas, dzimumsistēmas un izvadsistēmas atveres.

Caula. Ķermeņa mugurpusi sedz čaula, kuru izdala ārējais epitēlijs. Čaulas 8 plātnītes izvietotas vienā rindā cita aiz citas un ir kustīgi savienotas (424. att.). Tās dakstiņveidā piesedz cita citu tā, ka priekšējās plātnītes pakalējā mala atrodas virs pakalējās plātnītes priekšējās malas utt. Šāda plātnīšu izvietojuma dēļ hitoni var saritināties uz vēdera pusi tāpat kā mitrenes un trilobīti. Plātnī-

biņus. Tie pakāpeniski izvīrās no maksts uz mēles virsmu un nomaina radulas noberztās daļas. No mugurpuses rīklē atveras nelielu siekalu dziedzeru pāris, bet nedaudz tālāk — vietā, kur rīkle pāriet barības vadā, — pāris īpašu cukurdziedzeru, kuru sekrēts veicina cietes pārvēršanu cukurā.

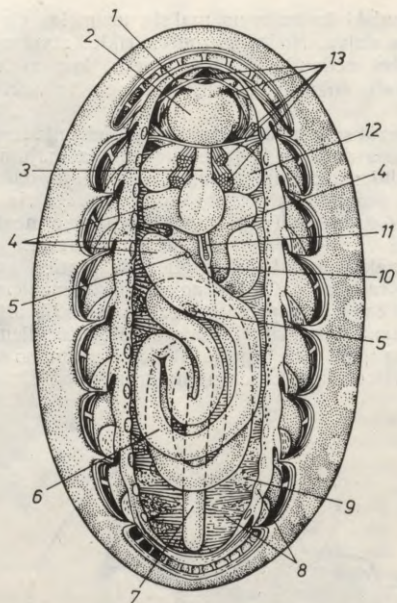
Rīklēi seko šaurāks barības vads, kas pāriet entodermālā viduszarnā. Viduszarnas sākuma daļa veido maisveida paplašinājumu — kuņģi. Tajā atveras lielu, divdaivu aknu izvadkanāli. Aknu labā daiva ir mazāka par kreiso un atrodas nedaudz uz priekšu no tās. Pārējā viduszarnas daļa jeb tievā zarna ir ļoti gara (vairākkārt garāka par ķermeni); tā veido daudzus likumus, tad virzās atpakaļ un ar īsu galazarnu atveras mantlījas dobumā vidukļa pakalējā galā. Bruņgliemeži pārtiek galvenokārt no aļģēm, kuras tie ar radulas palīdzību nokasa no akmeņiem un klintīm.

Nervu sistēmai ir primitīvs raksturs (427. att.). Tā sastāv no rīkles nervu gredzena, kura virsējā daļa atbilst citu gliemju smadzeņu jeb cerebrālajam ganglijam, kas ir pāra veidojums, un no divām pedālajām un divām pleiroviscerālajām nervu stiegrām. Pedālās stiegras atrodas



425. att. Hitons *Tonicella marmorea*, atvērts no vēderpuses; vairums orgānu izņēmti (pēc Ivanova):

1 — mute, 2 — galva, 3 — pārgriezti asinsrites sistēmas sinusi (izveidojušās lakūnas), 4 — kāja, 5, 6 — kājas muskuļi, 6 — labā niere, 7 — kreisā niere, 9 — nieru izvadkanāls, 10 — nieru atvere perikardā, 11 — anālā atvere, 12 — osfrādijs, 13 — mantlījas mala, 14 — galazarna, 15 — žaunas, 16 — sirds kambaris, tā sānos divi priekškambari, 17 — nieru ārējā atvere, 18 — dzimumatvere, 19 — perikards, 20 — mantlīja, 21 — muskuļi, kas savienoti ar cauru, 22 — aorta.



426. att. Hitons *Tonicella marmorea*, atvērts no mugurpuses; aorta, sirds, dzimumsistēma, aknu lēveri izņemti (pēc Ivanova):

- 1 — siekalu dziedzeris, 2 — rīkle, 3 — barības vads,
 4 — kuņģis, 5 — aknu atvere kuņģī, 6 — zarna, 7 —
 galazarna, 8 — kājas muskuļi, 9 — nierēs izaugumi,
 10 — iekšējo orgānu arterija, 11 — radulas soma,
 12 — cukurdziedzeris, 13 — rīkles muskuļi.

zemāk un uz iekšpusi no pleuroviscerālajām; tās ieiet kājā un savā starpā ir saistītas ar daudzumiem, bez īpašas kārtības izvietotiem šķērseniskiem savienojumiem. Pleuroviscerālās stiegras stiepjas zem mantijas rievas un pakalgalā virs anālās atveres pāriet viena otrā. Bez tam katras puses pleuroviscerālo stiegru daudzie šķērssavienojumi savieno ar tās pašas puses pedālo stiegru. Tādējādi nervu sistēma it kā iegūst divkāršu virvju kāpņu izskatu, zināmā mērā atgādinot dažu *Polychaeta* nervu sistēmu. No rīkles gredzena atiet nervi uz galvu, no pedālās stiegras — uz kāju, bet no pleuroviscerālās — uz visu pārējo ķermeni.

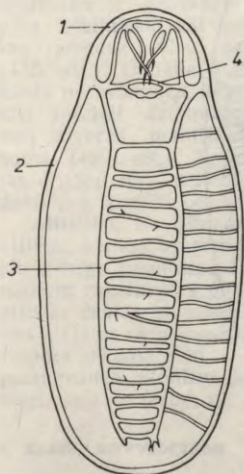
Maņu orgāni vāji attīstīti. Mantijas dobumā no abām ķermeņa pusēm iegūļ maņu epitēlija valnītis, kas stiepjas gar žaunu pamatnēm. Šos valnišus uzskata par ķīmiskās maņas orgāniem. Istie ķīmiskās maņas orgāni — osfrādieji raksturīgi citām molusku grupām, hitoniem tie visbiežāk ir rudimentāri, un tos pārstāv augstu, pigmentētu šūnu grupas pie vislielākā žaunu pāra pamatnēm.

Bruņgliemežiem ļoti izplatīti ir sīki maņu orgāni ķermeņa mugurpusē — esteti — epitēlija papillas, kas no ādas epitēlija iestiepjas čaulas plātnišu ārējā kārtā. Esteti satur grupu iegarenu maņu šūnu, virs kurām čaulas organiskā slāņa virsējā plēvīte veido vāciņam līdzīgu raga

uzbiezinājumu. Estetu maņu šūnu iekšējie gali pāriet nervu šķiedrās, kuras savienojas ar pleuroviscerālajām stiegrām. Pēc izmēriem izšķir lielos jeb megaloesetus, kas sastāv no vairākām, reizēm pat no daudzām šūnām, un sīkos jeb mikroesetus, kas sastāv no vienas maņu šūnas. Esteti lielā skaitā izkaisīti uz dzīvnieka muguras, reizēm veidojot vairāk vai mazāk izteiktas rindas; tie ir taustes orgāni. Dažiem *Loricata* daļa estetu modificejas par savdabīgi veidotām actiņām (428. att.).

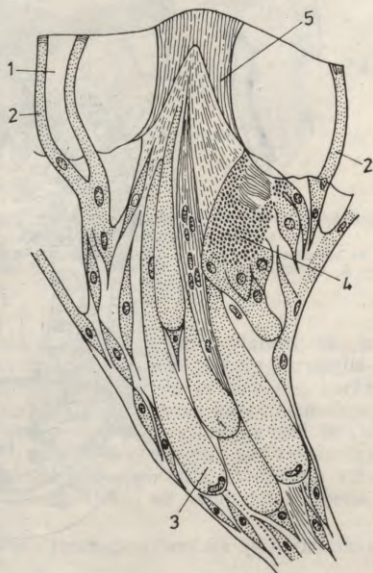
Isto acu, līdzsvara orgānu — statocistu un galvas taustekļu bruņgliemežiem nav.

Elpošanas orgāni. Bruņgliemežiem ir žaunas. Atšķirībā no vairuma molusku to var būt 4—80 pāri. Žaunas izvietotas vienā rindā abās ķermeņa pusēs mantijas dobumā (425. att.), pie tam pāris, kas atrodas aiz nieru atverēm, ir lielāks par pārējiem. Katra atsevišķa žauna ir lancetveida plātnīte ar platu pamatdaļu. No plātnītes abām plakanažām pusēm perpendikulāri atiet pa rindai lapiņu, kuras cita citai pieguļ kā grāmatas lapas. Tādējādi žaunai ir divpusēji plūksnaina uzbūve. Tās virspusi klāj skropstiņepitēlijs. Gar žaunu plātnītes šauro, pret kāju vērsto malu no pamatnes uz žaunas brīvo galu stieejas žaunu pievadītājasinšvads ar venozajām asinīm, bet gar malu, kas vērsta pret mantiju, no žaunas gala uz pamatni iet izvadītājasinšvads ar oksidētām asinīm. Abu asinšvadu atzarojumi iestieejas žaunu lapiņās. Skropstiņepitēlijam darbojoties, ap žaunām cirkulē ūdens, kas veicina gāzu apmaiņu starp žaunu asinšvadu asinīm un ārvidi.



427. att. *Hitona Acanthochiton disorepans* nervu sistēma (pēc Pelznera):

1 — cerebrālais nervu loks, 2 — pleuroviscerālā stiegra, 3 — pedālā stiegra, 4 — zemriekles loks.

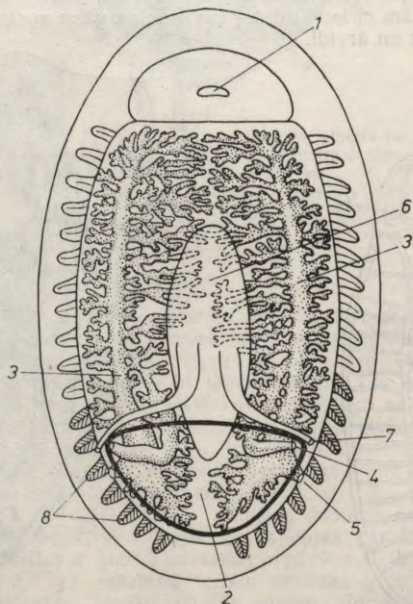


428. att. *Hitona Callochiton* dorsālā maņu orgāna griezumā (no Haimena):

1 — čaulas ārējais slānis, 2 — mikroesteti, 3 — dziedzeršūna, 4 — actiņa, 5 — megaloesests.

Asinsrites sistēma sastāv no sirds un asinsvadiem. Sirds atrodas virs zarnu trakta ķermeņa pakaļdaļā. Tā sastāv no kambara (vidū) un diviem priekškambariem tā abās pusēs (425. att.). Asinis no priekškambariem kambarī nokļūst caur vienu vai diviem pāriem atrioventrikulāro atveru ar vārstuļiem, kuri, kambarim saraujoties, neļauj asinīm atgriezties priekškambaros. Abi priekškambari viens ar otru savienojas aiz kambara. Kambaris pakaļgalā akli noslēgts, bet priekšgalā tas pāriet galvenajā ķermeņa asinsvadā — aortā. Aorta virzās uz priekšu, no tās atiet sānu artērijas uz dzimumdziedzeri. No artērijas asinis, pakāpeniski atdodot skābekli audiem, pāriet lakūnu sistēmā, t. i., neregulārās telpās starp audiem un orgāniem. No lakūnām asinis bez skābekļa saplūst divos žaunu pievadītājasinsvados, kas atrodas ķermeņa sānos zem pleiroviscerālajām nervu stiegrām. No tām atzarojas sīkāki asinsvadi, kuri žaunās sadalās kapilāros, kur asinis oksidējas, pēc tam tās no katras žaunas pa žaunu izvadītājasinsvadu nonāk 2 lielākās žaunu vēnās. Tās iet paralēli pievadītājasinsvadiem, bet tikai virs pleiroviscerālajām nervu stiegrām; abas žaunu vēnas atveras priekškambaros.

Sirdi apņem īpašs sekundārā ķermeņa dobuma nodalījums — sirds somiņa jeb perikards. Tātad bruņgliemežu asinsrites sistēma ir viļēja, bet sirds uzbūve ir komplicētāka nekā posmkājām.



429. att. *Loricata* izvad sistēmas un dzimumsistēmas shēma (pēc Hellera):

1 — mute, 2 — perikards, 3 — nieris, 4 — nieris iekšējā atverē perikardā, 5 — nieris ārējā atverē, 6 — dzimumdziedzeris, 7 — dzimumatvere, 8 — žaunas.

Izvadorgāni. Asinīs uzkrājas vielmaiņas produkti, kas satur slāpekli. Asinīs no tiem atbrivojas, atdodot tos izvadorgāniem — nierēm. Zarnas abās pusēs atrodas pa V veidīgi izlocītam kanālam, kuru virsotnes vērstas uz priekšu (429. att.). Šī kanāla iekšējo, pret viduslīniju vērsto zaru skropstiņpiltuve savieno ar perikardu, bet ārējais ar izvadporu atveras uz sāniem no anālās atveras mantijas dobumā, t. i., uz āru. Visā kanāla garumā no tā atiet siki, zaroti, akli izspīļējumi. Pēc mezoderālās izcelsmes un skropstiņpiltuves tā iekšējā galā, kura atveras celomā (perikardā), molusku izvadorgāni atbilst augstāko tārpu celomoduktiem (dzimumpiltuvēm).

Dzimumsistēma.

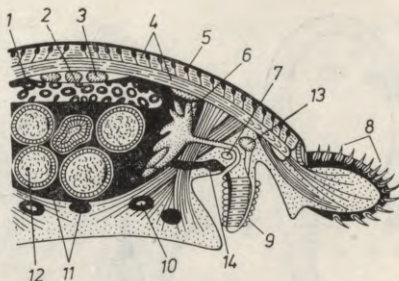
Brūngliemeži ir šķirtdzimumiski, to dzimumdziedzeri lielākoties ir saplūduši nepāra sēkliniekā vai olnīcā, kas atrodas virs zarnas (430. att.). Gonāda ar perikardu nesavienojas, bet tai ir divi speciāli dzimumkanāli, kuri atveras mantijas dobumā (429. att.). Kopulācijas orgānu nav, dzimumprodukti tiek izvadīti tieši ūdenī.

Attīstība. No hitona olas attīstās kāpurs ar preorālu skropstiņu vainagu un paura plātnīti; tas ir ļoti līdzīgs posmtārpu trohoforai. Pēc tam kāpurs iegūst dažas brūngliemežiem raksturīgas pazīmes: mugurpusē veidojas īpašas bedrites, kurās attīstās čaulas plātnītes; vēderpusē parādās paugurveida kājas aizmetnis, kas klāts ar skropstiņām, un divu nelielu actiņu pāru aizmetņi (431. att.). Kāpurs sākumā peld, tad, pakāpeniski attīstoties orgāniem, kas raksturīgi pieaugušiem hitoniem, kāpura pazīmes — paura plātnīte, skropstiņu vainags, acis — izzūd, un jaunais dzīvnieks nolaižas uz ūdenstilpes dibena.

II KLASE. RIEVVĒDERAIŅI JEB BEZČAULAIŅI (SOLENOGASTRES JEB APLACOPHORA)

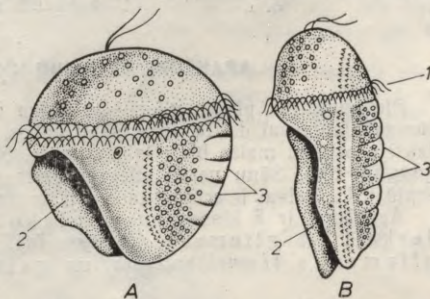
Klasē apvienoti *Amphineura*, kuri zaudējuši čaulu un kāju. Tārpeida ķermeni sedz kutikula ar daudziem kaļķa dzelkņiem. Mantijas dobums atrodas ķermeņa pakaļgalā.

Rievvēderaiņi dzīvo dūņās vai arī apmetas uz dzīvi hidropolīpu kolonijās un apēd šo koloniju hidrantus. Tie ir mazkustīgi jūru iemitnieki, kas



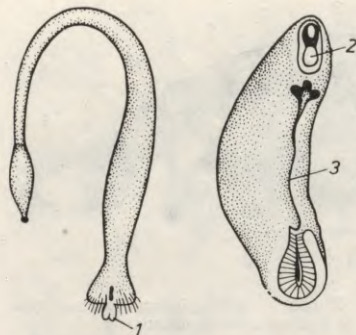
430. att. Hitona šķersgriezuma shēma (no Lemkes un Vingstranda):

1 — olnīca, 2 — aorta, 3 — gareniskie muskuļi, 4 — čaula, 5 — estēti, 6 — nieres, 7 — pleuroviscerālā stiegra, 8 — mantijas kutikulārie dzelkņi, 9 — žauna, 10 — pedālā stiegra, 11 — asinsrites lakūnas, 12 — zarna, 13 — žaunu pievadasinovads, 14 — žaunu izvadasinovads.



431. att. Hitona *Ischnochiton magdalenis* kāpurs un tā metamorfoze (pēc Hiitsa):

A — trohofora metamorfozes sākumā, B — nedaudz vēlāka stadija; 1 — prototrohs, 2 — kājas aizmetnis, 3 — čaulas plātnīšu iedīgļi.



432. att. Rievvēderaiņi (no Haimena):
A — *Chaetoderma nitidulum*, B — *Neomenia carinata*; 1 — žaunas, 2 — mute, 3 — vēdera rievja.

sastopami galvenokārt dziļumos. Zināmas apmēram 150 sugas. To garais tārpveida ķermenis reizēm sasniedz 30 cm. Daļai rievvēderaiņu kājas vietā ir gareniska skropstaina rievja ar šauru ķili, kas ir kājas rudiments. Radula rudimentāra vai arī tās vispār nav. Zarna taisna, daudzām sugām nav kuņģa un aknu. Zaunu nav (*Paramenia*, *Neomenia*; 432. att. B) vai arī ir viens pāris žaunu, kas atrodas ķermeņa pakalgalā (*Chaetoderma*; 432. att. A). Nervu sistēma ir ļoti tuva *Loricata* nervu sistēmai. Rievvēderaiņi ir gan hermafroditiski, gan šķirtdzimumiski. Attīstība notiek ar metamorfozi. Tās laikā vienai no dzīvnieku attīstības stadijām aizmetas muguras plātnītes, kuras vēlāk nomaina sīkas spikulas.

APAKŠTIPS. ČAULAIŅI (CONCHIFERA)

Pie apakštīpa pieder gliemji ar kaļķa čaulu jeb gliemežnīcu, kas ir viengabalaina vai dalīta divos sānu vākos. Ķermeņa sega bez kutikulas. Iekšējo orgānu maiss bieži labi attīstīts. Nervu sistēma parasti izklaidau gangliju tipa. Sānu nervu stiegras ķermeņa pakalgalā zem galzarnas saplūst. Uz galvas ir acis un taustekļi. Ir statocistas.

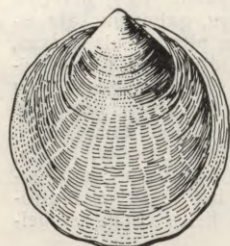
Apakštīpa ir 5 klases: monoplakofori (*Monoplacophora*), vēderkāji jeb gliemeži (*Gastropoda*), lāpstkāji (*Scaphopoda*), gliemenes (*Lamellibranchia*) un galvkāji (*Cephalopoda*).

I KLAŠE. MONOPLAKOFORI (MONOPLACOPHORA)

Izrakteņos šie gliemji zināmi jau sen — no kembrija, silūra un dēvona nogulumiem. Tiem bija konusveida, bļodveida vai spirāliski savīta čaula. Arējās līdzības dēļ ar gliemežiem tos ilgi pieskaitīja pie *Gastropoda* klases, un tikai 1940. gadā tie tika izdalīti īpašā klasē.

1952. gadā negaidīti atrada šīs klases mūsdienu pārstāvi — *Neopilina galathea*. Šis ievērojams atradums Klusā okeāna austrumdaļā 3590 m dziļumā pieder daņu zooloģiskajai jūras ekspedīcijai uz kuģa «Galateja».

Neopilina ķermenis sastāv no nelielas galvas, samērā augsta vidukļa un diskveida kājas (433. att.). Galva ar mutes atveri atrodas ķermeņa priekšgalā ventrāli un gandrīz nav norobežota no vidukļa. Mutes priekšā ir taustekļu pāris un īpaša ādas kroka (*velum*). Acu nav. Veluma galos pie kājas priekšējās malas atrodas krūmveidīgu taustekļu pāris, kas, domājams, veic ožas funkciju. *N. galathea* ķermeni sedz zema konusveida čaula ar apaļu apakšējo malu un uz priekšu atvirzītu virsotni (434. att. A). Čaulas diametrs līdz 3 cm. Mūsdienu monoplakoforu konusveida čaula acimredzot izveidojusies sekundārās vienkāršošanās rezultātā. Šim pieņēmumam par labu runā seno fosilo formu spirāliskās čaulas. Bez tam, pat *N. galathea* attīstības procesā vispirms formējas spirāliski savīta čaula, kas pieaugušiem dzīvniekiem arī saglabājas konusveida čaulas pašā virsotnē (434. att. B). Vidukļa apakšējās malas pāriet gredzeniskā ādas



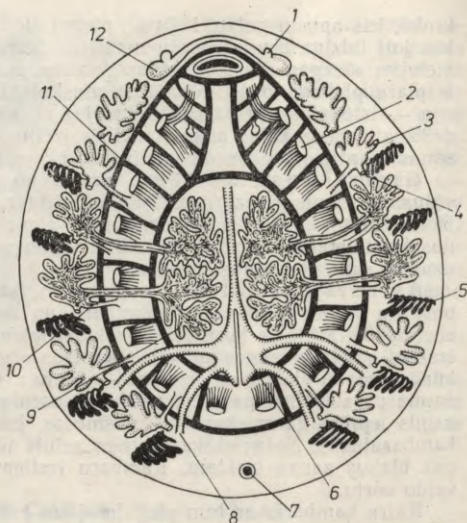
A



B

434. att. *Neopilina galathea* (pēc Lemkes un Vingstranda):

A — čaula no mugurpuses, B — čaulas virsotne ar spirālisko kāpura čaulu.

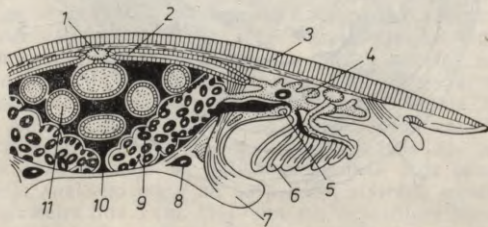


435. att. *Neopilina* organizācijas shēma (pēc Lemkes un Vingstranda):

1 — galvas tausteklis, 2 — kājas muskuļi, 3 — niere, 4 — nierēs ārējā atvere, 5 — žaunas, 6 — sirds kambaris, 7 — anālā atvere, 8 — priekškambaris, 9 — dzimumdziedzeris, 10 — kanāls, kas savieno nieri ar celomu, 11 — pleioviscerālā stiegra, 12 — velums.

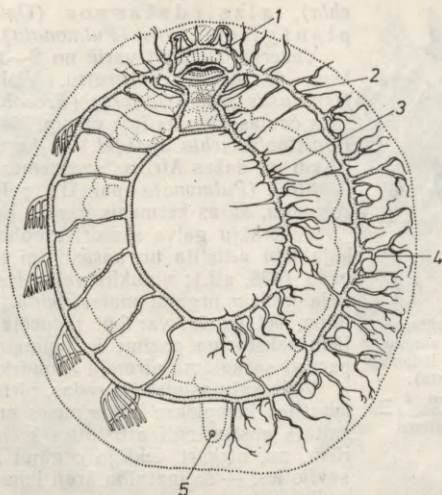
Izvad sistēma. Izvadorgānus pārstāv 6 pāri nieru jeb celomoduktu, kas ar iekšējiem galiem atveras vai nu perikardā (divi pakāējie nieru pāri), vai pāra dorsālajā celomā (pārējās nieres), bet ar ārējiem — mantijas dobumā pie ktenīdiju pamatnēm.

Nervu sistēmas (437. att.) uzbūve tāda pati kā *Amphineura*: ir rikles nervu gredzens un divi pāri garenisku nervu stiegru — pedālās un pleioviscerālās. Pedālās stiegras ar daudzu sānu nervu starpniecību inervē kāju un pakāgalā savienojas. Līdzīgi savienojas arī pleioviscerā-



436. att. *Neopilina* šķērs griezuma shēma (no Lemkes un Vingstranda):

1 — aorta, 2 — dorsālais celoms, 3 — čaula, 4 — niere, 5 — pleioviscerālā stiegra, 6 — žaunas, 7 — kāja, 8 — pedālā stiegra, 9 — dzimumdziedzeris, 10 — asinsrites lakūna, 11 — zarna.



437. att. *Neopilina galathea* nervu sistēma (pēc Lemkes un Vingstranda):

1 — cerebrālais nervu loks, 2 — pleuroviscerālā stiegra,
3 — pedālā stiegra, 4 — žaunu nervi, 5 — anālā atvere.

lās stiegras, no kurām atiet nervi uz žaunām un citiem mantijas orgāniem. Pedālās stiegras savā starpā savieno tikai viens šķērssavienojums; pleuroviscerālās un pedālās stiegras katrā pusē savieno 10 nervu šķērssavienojumi.

Maņu orgāni. No maņu orgāniem ir viens pāris ļoti īsu galvas taustekļu un viens pāris zarotu piedevu — ķīmiskās maņas orgānu (433. att.), kas atrodas starp galvu un kājas priekšējo malu. Bez tam ir viens pāris līdzsvara orgānu — statocistu: tas ir saplacināts epiteliāls maisiņš, kuru garš vads savieno ar ārvidi.

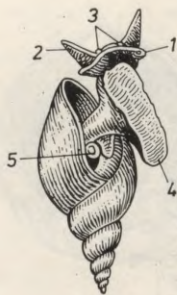
Dzimumsistēma. *Neopilina* ir šķirtdzimumisks dzīvnieks. Divi pāri lēvairainu dzimumdziedzeru (435. att.) atrodas ventrāli zem zarnu trakta un aknām. Olnīcas un sēkliniekus kanāli savieno ar nierēm, caur kurām dzimumprodukti tiek izvadīti ārā. Olu apaugļošana acimredzot notiek jūras ūdenī.

Dotais *Neopilina* organizācijas apraksts parāda virkni primitīvisma iezīmju, par ko liecina celomi *Monoplacophora* mugurpusē (pāra dorsālie celomi) un asinsrites, izvadorgānu, elpošanas, dzimumorgānu sistēmu metamērija (435., 437. att.).

II KLASE. VĒDERKĀJI JEB GLIEMEŽI (GASTROPODA)

Vēderkāji jeb gliemeži sugu skaita ziņā ir pati bagātākā gliemju klase.

Sākotnēji vēderkāji dzīvoja jūrās, taču vēlāk daudzi no tiem pielāgojās dzīvei saldūdeņos vai uz sauszemes. Nedaudzas sugas ir parazīti. *Gastropoda* klase iedalās 3 apakšklasēs: priekšžauņos (*Prosobran-*



438. att. Diġgliemezis (*Lymnaea stagnalis*) dabiskā lielumā (no Lamperta):

1 — mutes lēveri, 2 — tausteklis, 3 — acis, 4 — kāja, 5 — elpatvere.

chia), aizsirdsžaunos (*Opisthobranchia*) un plaušgliemežos (*Pulmonata*).

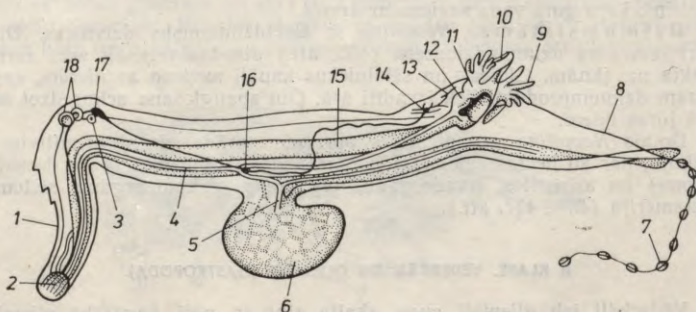
Vēderkāju izmēri variē no 2—3 mm līdz vairākiem desmitiem centimetru. Vislielākās sugas ir *Hemijusus proboscidiiferus* (*Prosobranchia* apakškl.), kura čaulas garums līdz 60 cm, jūraszaķis — *Aplysia* (*Opisthobranchia* apakškl.) ar ķermeņa garumu līdz 25 cm un dažas Āfrikas sauszemes gliemju sugas — *Achatina* (*Pulmonata* apakškl.), peldošā *Pterotrachea coronata*, kuras ķermenis garāks par 25 cm, u. c.

Vēderkāju galva skaidri norobežota no ķermeņa, kāja labi attīstīta un parasti tai ir plata rāpojamā pēda (438. att.); viduklis veido izaugumu uz augšu liela iekšējo orgānu maisa veidā. Čaula viengabalaina, bet reizēm var būt reducēta. Visiem vēderkājiem raksturīga pazīme ir asimetriskā uzbūve. Tā parasti saskatāma pirmajā acumirkli.

Vēderkāju asimetrija rodas, pirmkārt, reducējoties mantijas kompleksa labās puses orgāniem un tā rezultātā pastiprināti attīstoties kreisās puses partneriem, un, otrkārt, iekšējo orgānu maisam spirāliski savijoties, — šo īpatnību ārēji izpauž čaulas forma (438. att.).

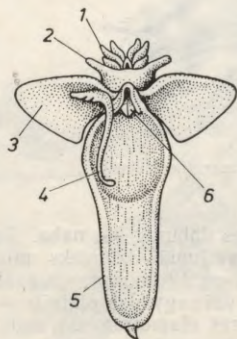
Uzbūve un fizioloģija. Vēderkāju ķermeņa forma ir daudzveidīga, taču lielākoties ķermenis ir iegarens un mugurpusē izliekts. Galva labi attīstīta. Tai ir mute, 1 vai 2 pāri taustekļu un viens pāris acu. Galvas priekšdaļa nereti izstiepta garā snukī, kura galā atrodas mutes atvere.

Kāja ir muskulots vēderpuses izaugums ar plakanu rāpojamo pēdu. Kājai saraujoties, dzīvnieks lenām un slidoši lien pa substrātu. Atkarībā no dzīvesveida kājā var vērot dažādas modifikācijas. Visvairāk kāja pārveidojusies dažiem *Gastropoda* klases pārstāvjiem, kuri pārgājuši uz peldošu dzīvesveidu. Tā ķīlājgliemežiem (*Prosobranchia* apakškl.) kāja no sāniem saplacināta un pārvērtusies par šauru vertikālu spuru (439. att.), kurai reizēm vēl ir mazs pēdas rudiments vēdera malā, ko dzīvnieks intensīvi kustina uz abām pusēm. Tajā pašā laikā kājas pakalējais noda-



439. att. Ķīlājgliemezis *Pterotrachea coronata* (no Karusa):

1 — galvas priekšējā daļa, 2 — rikle, 3 — statocista, 4 — galvas artērija, 5 — kājas artērija, 6 — kājas priekšējā daļa, 7 — astes piederība, 8 — kājas pakalējā daļa, 9 — ktenidijs, 10 — anālā atvere, 11 — priekškambaris, 12 — sirds kambaris, 13 — osfrādijs, 14 — viscerālais ganglijs, 15 — zarna, 16 — pedālais ganglijs, 17 — cerebrālais ganglijs, 18 — acis.



440. att. Kļīkājgliemezis *Clione limacina* (pēc Boasa):
1 — mutes piedevas, 2 — taus-
teklis, 3 — spura — kājas sānu
daļa, 4 — kopulācijas orgāns,
5 — iekšējo orgānu maiss (vi-
duklis), 6 — kājas vidusdaļa.



441. att. *Charonia*
čaulas garengrie-
zums (pēc Ovena):
1 — čaulas virsotne,
2 — stabiņš, 3 —
čaulas sifonālais iz-
augums.

lijums izstiepies garā astesveida stūrē. Citai peldošo *Gastropoda* grupai — spārnkājgliemežiem (*Opisthobranchia* apakškl.) kājas sānu daļas stipri palielinājušās, veidojot pāri spārnveida spuru airēšanai (440. att.), bet kājas centrālā daļa ir reducējusies.

Viduklis jeb iekšējo orgānu maiss zemākajiem vēderkājīem (piemēram, dažiem *Diotocardia* un *Prosobranchia* apakškl.), tāpat kā kaiļzaungliemežiem (*Nudibranchia* no *Opisthobranchia* apakškl.) un dažiem plaušgliemežiem (*Pulmonata* apakškl.), reizēm ir simetrisks un samērā neskaidri norobežots no kājas. Turpreti vairumam *Gastropoda* klases sugu viduklis paceļas virs kājas liela, vairāk vai mazāk spirāliski savīta maisa veidā. Pie vidukļa virzienā uz leju veidojas ķermeņa segas kroka — mantijas kroka, zem kuras atrodas mantijas dobums ar tajā izvietotajiem mantijas kompleksa orgāniem. Kā kroka, tā arī dobums parasti attīstīti vidukļa priekšējā un labajā pusē. Mantija izdala spirāliski savītu čaulu. Sākuma galā čaula ir slēgta — tā ir virsotne, bet pretējā galā atrodas atvere, pa kuru ārā izvērta dzīvnieka galva un kāja. Tikai retos gadījumos čaulas vītnes atrodas vienā plaknē (piemēram, primitīvajai fosilajai formai *Tremonotus*, 457. att., vai dažiem recentajiem gliemežiem, piemēram, spolītei — *Planorbis*). Parasti spirāle ir koniska (turbospirāle). Vītņu diametrs atbilstoši dzīvnieka augumam palielinās virzienā no virsotnes uz čaulas atveri. Pie tam katra nākamā — lielākā čaulas vītne var apstiegt visas iepriekšējās, padarot tās neredzamas (*Cypraea*); tādas čaulas sauc par involūtām. Daudz biežāk pēdējā vītne tikai piegul iepriekšējai, un visas vītnes ir redzamas. Vēderkāju spirāliskajām čaulām izšķir divus čaulu tipus atkarībā no spirāles vītņu virziena. Ja, raugoties no čaulas virsotnes, spirāle no tās vijas pulksteņa rādītāju kustības virzienā, tad čaulu sauc par dekstrotropu (savītu pa labi), un tādas ir vairums čaulu. Ja čaula savīta pa kreisi, tad to sauc par lejtropu. Ass, ap kuru griezusies spirāle, parasti ir blīvs stabiņš — kolonna (441. att.); ja vītnes ar savām iekšējām sienām nesaskaras, tad blīva



442. att. Kailgliemezis *Arion ater* (no Hākes).

stabiņa vietā spirāles ass virzienā veidojas dobums — naba. Spirāliskā čaula parasti ir tik plaša, ka briesmu gadījumā dzīvnieks pilnīgi var ievilkties tajā. Virknei formu, galvenokārt no *Prosobranchia* apakšklases, kājas pakalējās daļas mugurpusē ir kaļķa vai ragvielas plātnīte — vāciņš, kas vairāk vai mazāk atbilst čaulas atveres diametram un noder čaulas noslēgšanai, kad dzīvnieks ievelkas tajā.

Dažām vēderkāju sugām ir vienkāršākas uzbūves konusveida čaula (462. att. D). Tie nav primitīvi, bet čaulas ziņā sekundāri vienkāršoti vēderkāji, jo to kāpuriem sākumā ir vairāk vai mazāk savīta čaula, kura tikai vēlāk pieņem konusa vai cepurītes formu.

Vēderkāju čaula sastāv no plāna ārējā organiskā slāņa (*periostracum*), zem kura ir porcelāna slānis (*ostracum*) no kaļķa plātnītem, kuras izvietotas perpendikulāri čaulas virsmai.

Kalcija karbonātu dzīvnieks iegūst no barības un ūdens. Dažu vēderkāju (*Haliotis*, *Turbo* u. c.) čaulai ir vēl iekšējais perlamutra slānis (*hypostracum*).

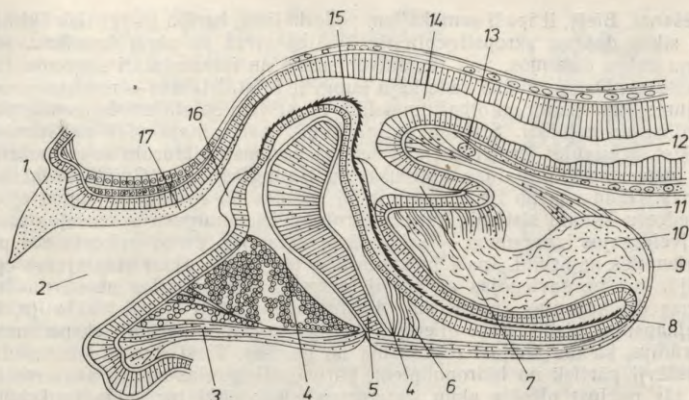
Visās vēderkāju apakšklases nereti novērojama čaulas redukcija, bet atsevišķos gadījumos pat pilnīga tās atrofija. Bieži čaulas redukcijai ir šādi etapi: 1) čaula vēl ļabi attīstīta, bet tā ir nepietiekami liela visa ķermeņa ievilkšanai; 2) čaula vēl vairāk samazinājusies un daļēji pārsegta ar divām pāri tai savītām mīksto audu krokām. Tās var būt mantijas krokas, kurām dažos gadījumos pievienojas izstieptas kājas sānu malas; 3) krokas saaug virs čaulas pa viduslīniju (*Aplysia*, kailgliemezis *Limax*), čaula no ārējās kļūst par iekšējo un pārveršas par plānu plātnīti; 4) rudimentārā čaula sairst atsevišķos kaļķa ķermenīšos, kas izvietojas muguras daļas ķermeņa segā — kailgliemežim *Arion* (442. att.); kailzaungliemežiem *Nudibranchia* (443. att.); 5) jebkuras čaulas pēdas izzudušas — *Pterotrachea* (439. att.). Čaulas izzušana visbiežāk novērojama peldošām vai sauszemes formām, kur čaulas kā aizsargpiēlāgojuma nozīme acimredzot ir mazāka par tās kavējošo smagumu peldot vai rāpojot. Čaula izzudusi arī parazitiskajiem vēderkājiem.

Gremošanas sistēma. Mute atrodas galvas priekšējās daļas apakšpusē, kas dažām sugām ir izstiepta un veido t. s. purnu. Vēl vairāk pagarinoties, galvas priekšgals dažām plēsīgām formām no *Prosobranchia* apakšklases pārvērties par muskuļotu snuķi, kuru var ievilkēt un izgrūst laukā, satverot



443. att. Kailzaungliemezis *Catriona* (no Haimena):

1 — taustekļi, 2 — acs, 3 — sekundārās žaunas ar aknu izaugumiem tajās.

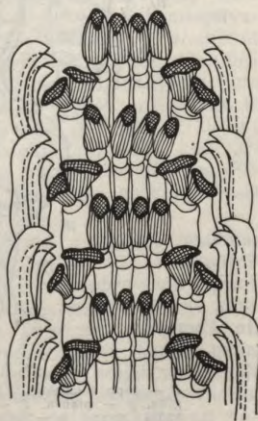


444. att. Mediālais griezumš caur vīngliemeža (*Helix pomatia*) rīkli (pēc Trapmaņa): 1 — žoklis, 2 — mutes dobums, 3 — rīkles muskuļotās sienas, 4 — mēles asinsrites lakūnas, 5 — radulas skrimslis, 6 — iekšējais rīkles muskulis, 7 — rīkles epitēlija kroka, 8 — radulas veidojais epitēlijs, 9 — radulas maksts, 10 — radulas maksts saistaudi, 11 — radulas maksts balsta muskulis, 12 — barības vads, 13 — bukālā komisūra, 14 — rīkles dobums, 15 — radula, 16 — mēle, 17 — kutikula.

medijumu. Mute ved mutes dobumā, kas pāriet muskuļotā rīklē (444. att.). Rīklē ir mēle — muskuļu valnītis, kuru sedz plāna kutikula ar šķērseniskās rindās izvietotiem zobiem (445. att.). Bez tam mutes dobumā uz robežas ar rīkli atrodas t. s. žokļi — vietēji kutikulas uzbiezinājumi; tie sastāv no ragvielās, bet reizēm satur arī kaļķa izdalījumus. Žokļu skaits un izvietojums variē. Rīklē atveras viens pāris siekalu dziedzeru. Dažu plēsīgu priekšzaunu (*Tonna*, *Cassis* u. c.) siekalu dziedzeru sekrēts satur daudz brīvas sērskābes (koncentrācijā līdz 4%). Skābais sekrēts šiem plēsējiem noder citu molusku čaulu vai adatādu bruņu šķīdināšanai, jo no tiem viņi pārtiek.

Rīkle pāriet samērā garā barības vadā, kas dažiem vēderkājiem veido vietēju paplašinājumu jeb guzu (446. att.). Visas līdz šim aprakstītās daļas pieder pie ektodermālās priekšzarnas.

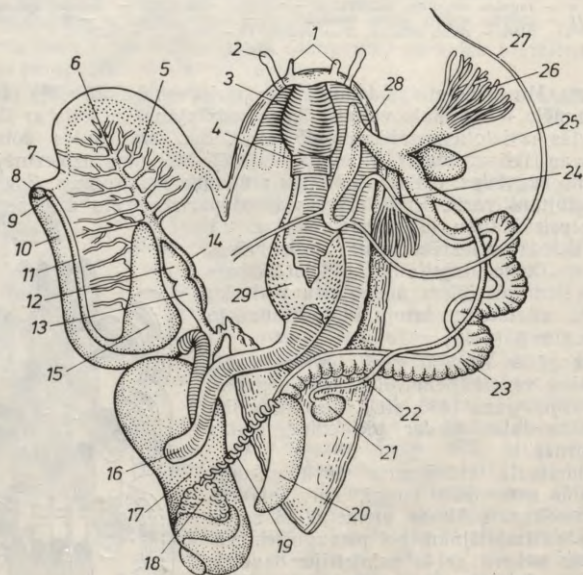
Entodermālā viduszarna savā sākuma daļā veido maisveida kuņģi, kurā atveras aknu izvadkanāli. Aknas aizmetas kā zarnu trakta pāra izspilējumi, bet pieaugušiem vēderkājiem sakarā ar to asimetriju daudzos gadījumos aknas ir nepāra orgāns, jo viena puse tām neattīstās. Vēderkāju aknas ir lielas un sastāv no daudzām daiviņām, kuru izvadkanāli savienojas un tad ieplūst kuņģī. Aknu sekrēts šķīdina ogļhidrātus, bet bez tam vēl aknām piemīt spēja uzsūkt barību (līdzīgi mugurkaulnieku tievajai zarnai), un tās kalpo arī tauku un glikogēna izgul-



445. att. Jūrasblodiņas (*Patella pontica*) radulas daļa (pēc Ivanova).

snēšanai. Bieži, it īpaši zemākajiem vēderkājiem, barība kuņģī tiek šķirota, un sīkās daļiņas skropstiņepitēlijā kustība virza pa aknu izvadkanāliem aknu daivu dobumos. Seit tās satver šūnas un intracelulāri sagremo (fagocitoze). Dažu zemāko vēderkāju kuņģī ir kristālstaibņš — recekļains veidojums, kas sastāv no olbaltumvielām un ar tām saistītiem fermentiem — amilāzi un celulāzi. Stabiņa galiņš kuņģa sārmainajā vidē pakāpeniski izšķīst, atbrīvojot fermentus, kas veicina barības ogļhidrātu sagremošanu.

Interesantas izmaiņas notikušas kailžaungliemežu (*Opisthobranchia*) aknās. Daudziem no tiem aknas it kā sadalās no zarnas uz augšu ejošu dziedzeru kanālu sistēmā, kuru atzarojumi ieiet muguru sedzošajos taustekļveidīgajos izaugumos — sekundārajās žaunās, un to galotnēs var pat savienoties ar ārvidi. Īpaši interesanti ir tas, ka šo aknu atzarojumu epitēlijā, kur tie savienojas ar ārvidi, muguras žaunu galos nereti novērojamas dzelkapsulas (piemēram, *Aeolididae* dzimtā). Agrāk uzskatīja, ka dzelkapsulas pieder paša gliemja organismam, taču speciāli eksperimenti pierādīja, ka tās nokļūst organismā no barības. Tieši *Aeolididae* dzimtas pārstāvji pārtiek no hidropoliipiem, kuru dzelkapsulas netiek sagremotas, un tās nokļūst plēsēja aknu izaugumos, saglabājot tur spēju funkcionēt tāpat, kā tās funkcionēja polipa ķermenī.



446. att. Atpreparēts vingliemezis (no Briana):

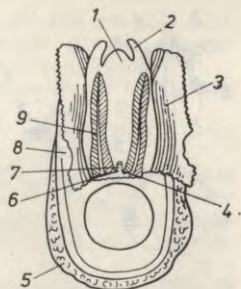
1 — lūpu tausteklis, 2 — acs tausteklis, 3 — rikle, 4 — cerebrālais ganglijs, 5 — plauša, 6 — plaušu vēna, 7 — pārgriezta plaušu atvere, 8 — anālā atvere, 9 — urinvada atvere, 10 — taisnā zarna, 11 — urinvads, 12 — priekškambaris, 13 — sirds kambaris, 14 — perikards, 15 — niere, 16 — kuņģis, 17 — aknas, 18 — hermafroditiskais dziedzeris, 19 — hermafroditiskais vads, 20 — olbaltumdziedzis, 21 — sēklas uztvērējs, 22 — sēklas uztvērēja kanāls, 23 — spermovīduks, 24 — sēklvads, 25 — mīlas bultu maisiņš, 26 — pirkstveida dziedzeri, 27 — vica, 28 — penis, 29 — siekalu dziedzeri.

Aiz kuņģa seko tievā zarna, kas veido vienu vai vairākas cilpas, bet pēc tam pagriežas uz priekšu un pāriet galazarnā. Galazarna beidzas ar ānusu, kas atrodas vai nu vidukļa priekšējā galā virs galvas, vai kaut kur ķermeņa labajā pusē. Interesanti, ka dažiem zemākajiem vēderkājiem galazarna iet cauri sirds kambarim.

Elpošanas orgāni. Vairums vēderkāju elpo ar žaunām. Primārās jeb istās žaunas ir ktenidiji — pāra orgāni anālās atveres sānos. Daudzu vēderkāju ktenidiji ir izstieptas, abpusēji plūksnainas (spalvveidīgas), galos nosmailinātas piedevas. Katrs ktenidijs sastāv no saplacināta ass kātiņa ar divām lapiņu rindām. Pie ktenidiju pamatnēm atrodas ķīmiskās maņas orgāni — osfrādiji. Sākotnēji ktenidiju ir viens pāris (447. att.), bet sakarā ar ķermeņa labās puses orgānu nepilnīgu attīstību vairumam vēderkāju labais ktenidijs atrofējas. Tā dažiem priekšžauņiem (*Haliotis*) tas ir mazāks par kreiso. Šīs grupas augstākajiem pārstāvjiem jau ir viena žauna, pie tam no abpusēji plūksnainas tā pārveidojusies par vienpusēji plūksnainu, jo ar vienu pusi tā pieaug pie mantijas sienas. Aizsirdsžauņiem (*Opisthobranchia*) labākajā gadījumā saglabājas viens ktenidijs, kas bieži ir pārvietojies labajā pusē vairāk uz pakaļgalu un ar galotni vērstis atpakaļ, turpretī *Prosobranchia* ktenidiji atrodas tuvāk priekšgalam un ar galotnēm vērsti uz priekšu.

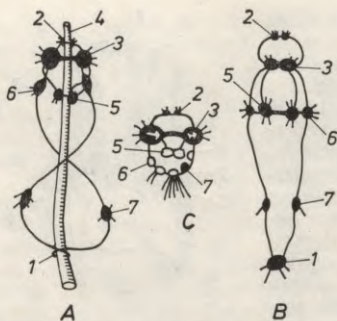
Katrā *Gastropoda* apakšklasē ir formas, kurām istās žaunas izzudušas un tās sekundāri nomainījuši citi elpošanas orgāni. Ūdenī dzīvojošiem vēderkājiem tādā gadījumā visdažādākajās ķermeņa vietās var izveidoties izaugumi, kas fizioloģiski atbilst ktenidijiem, bet nav tiem homoloģiski. Visus šos veidojumus sauc par sekundārajām jeb adaptīvajām žaunām (443. att.). Beidzot, sauszemes plaušgliemežiem (*Pulmonata* apakškl.) elpošanu ūdenī nomainījuši elpošana uz sauszemes, ktenidiji izzuduši un elpošanai kalpo plaušas. Mantijas dobuma nodalījums tiem neredzēts un atveras uz āru ar patstāvīgu atveri (438. att.). Tas ir plaušu dobums, kura sienās attīstās daudz asinsvadu (446. att.). Plaušas kā vienīgais elpošanas orgāns saglabājas daudziem *Pulmonata*, kaut arī daži plaušgliemeži ir atgriezušies uz dzīvi ūdenī un tieši saldūdeņos. Šīs sugas (dikgliemeži, spolītes u. c.) elpo gaisu, periodiski paceļoties līdz ūdens virsmai.

Asinsrites sistēma (446. att.). Centrālā asinsrites sistēmas orgāna — sirds — stāvoklis vēderkāju ķermenī un tās uzbuves ipatnības dažādās sistemātiskās grupās nav vienādas. *Prosobranchia* apakšklases visprimitīvākajām formām ir simetriska sirds, kas sastāv no kambara un diviem priekškambariem. Tā atrodas ķermeņa priekšgalā aiz galvas, viduslīnijās rajonā; sirds kambarim cauri iet zarnu kanāla pakaļējā daļa. Taču līdz ar labās žaunas redukciju arī sirdī notiek vienpusēja atrofija, kas izpaužas pakāpeniskā labā priekškambara izzūšanā. Tā virknei priekšžauņu formu labais priekškambaris ir samazinājies un akli noslēdzies, jo sakarā ar labās žaunas redukciju izzudusi arī žaunu vēna, kas iepļūst šajā priekškambarī. Tajā pašā laikā nedaudz mainās arī sirds stāvoklis: funkcionējošais priekškambaris novietojas kambara priekšā.



447. att. Simetrisks priekšžauņu gliemezis *Fissurella*, no mugurpusēs. Caula nometta, mantijas dobums atvērts (pēc Pelznera):

1 — galva, 2 — tausteklis, 3 — sānis atliekta mantijas daļa, 4 — labās nieres atvere, 5 — kāja, 6 — kreisās nieres atvere, 7 — anālā atvere, 8 — mantijas dobuma augšējās atveres daļa, 9 — kreisais ktenidijs.



448. att. Dažādas vēderkāju nervu sistēmas formas (pēc Korskelta un Heidera):

A — *Prosobranchia*, B — *Opisthobranchia*, C — *Pulmonata*; 1 — viscerālais ganglijs, 2 — bukalais ganglijs, 3 — cerebrālais ganglijs, 4 — zarnu kanāls, 5 — pedālais ganglijs, 6 — pleirālais ganglijs, 7 — parietālais ganglijs.

vadi ar norobežotām sienīņām. Plaušgliemežiem lielākie asinsvadi pamazām pāriet kapilāros. Galu galā tomēr asinis izplūst sīkās saistaudu lakūnās, zaudē skābekli un pakāpeniski saplūst lielākās venozās lakūnās. Visattīstītākā no tām apskalo kuņģi, aknas un gonādu. No šejienes asinis atgriežas elpošanas orgānos (žāunās vai plaušās) un pēc oksidēšanās nonāk tieši sirdī. Tātad vēderkāju sirds piepildās ar arteriālajām asinīm. Asinis visbiežāk ir bezkrāsainas un satur amebocītus. Reizēm asinis ir hemoglobīnam tuva viela. Dažiem vēderkājiem izdveies konstatēt asinis olbaltumvielu savienojumus, kas satur mangānu. Tam vēderkāju asinis acimredzot ir tāda pati nozīme, kā dzelzij mugurkaulnieku asins hemoglobīnā.

Nervu sistēma vēderkājiem (448. att.) labi attīstīta un izraisa interesi no salīdzināmās anatomijas viedokļa. Vispārīgi, izsekojot nervu sistēmas attīstībai no zemākajiem vēderkājiem līdz augstākajiem, vērojama pakāpeniska pāreja no sistēmas, kas līdzīga *Amphineura* apakštipa nervu sistēmai, uz izklīdētu gangliju tipa sistēmu ar vairākiem ganglijiem, kuru savā starpā saista no nervu šūnām brīvi šķiedru savienojumi. Visprimitīvākajiem vēderkājiem gangliju vai nu vispār nav, vai tie izteikti vēl ļoti vāji. Nervu šūnas šajā gadījumā izvietojas stiegru virzienā. Izmaiņas notiek, gangliju šūnām koncentrējoties dažos nervu stiegru punktos, kur tad arī izveidojas gangliji. Priekšzauņiem primāri norobežojas pieci galvenie gangliju pāri.

1. Virs rīkles atrodas divi cerebrālie gangliji, kas savienoti ar cerebrālo komisūru.

2. Kājā pedālās stiegras koncentrējas tās priekšējā daļā divos pedālajos ganglijos, kuru zem rīkles savieno pedālā komisūra. Bez tam pedālos ganglijus ar cerebrālajiem ganglijiem saista divi gareniski savienojumi jeb konektīvi (atgādināsim, ka nervu šķērssavienojumus, kas savieno vienosaukuma ganglijus, pieņemts saukt par komisūrām, bet garenvirziena savienojumus starp dažādiem ganglijiem — par konektīviem). Virknei primitīvu mūsdienu formu vēl nav izveidojušies pedālie gangliji, un to vietā saglabājušās 2 pedālās stiegras.

Visiem pārējiem vēderkājiem (augstākie *Prosobranchia*, *Opisthobranchia* un *Pulmonata* apakšklau pārstāvji) saglabājas tikai viens — kreisais priekškambaris, bet labais ir pilnīgi izzudis. Palikusā priekškambara stāvoklis ir atkarīgs no žaunu vai plaušu stāvokļa. Priekšzauņiem un plaušgliemežiem tas paliek kambara priekšā, bet aizsirdszauņiem — aiz kambara, jo to žaunas pārvietojas tālu atpakaļ. Sirds parasti novietojas virs galazarnas. Bez tam to vienmēr apņem perikards — sekundārā ķermeņa dobuma (celoma) daļa.

Asinsrites perifēriskajai daļai galvenos vilcienos ir šāda uzbūve. No kambara atiet aorta, kura drīz sadalās divos vados: galvas aortā (uz ķermeņa priekšgalu) un iekšējo orgānu aortā (uz zarnu kanālu, aknām un dzimumdziedzeriem). Labi attīstīto arteriālo sistēmu veido asins-

Tālāk pleuroviscerālo stiegru ceļā norobežojās vēl trīs gangliju pāri.
3. Divi pleirālie gangliji atrodas aptuveni pedālo gangliju līmenī: konektīvi tos savieno ar cerebrālajiem un pedālajiem ganglijiem.

4. Tālāk uz pleuroviscerālo stiegru pakalģala atrodas divi parietālie gangliji.

5. Vēl tālāk, zem galazarnas atrodas viscerālo gangliju pāris, kurus savā starpā savieno viscerālā komisūra.

Pēdējie trīs gangliju pāri it kā ievērti nervu cilpā, kuru *Amphineura* apakštipā veido pleuroviscerālās stiegras. Stiegru rajonu, kurš atrodas starp abu pušu pleirālajiem un viscerālajiem ganglijiem un kuru parietālie gangliji sašķēļ 2 konektīvos, sauc par pleuroviscerālo konektīvu.

Bez šiem galvenajiem ganglijiem vēl papildus veidojas gangliozās masas, kuras inervē atsevišķus orgānus (piemēram, rīkles jeb bukālais ganglijs; 448. att.). Aizsirdsžauņiem (*Opisthobranchia* apakškl.) un plaušgliemežiem (*Pulmonata* apakškl.) sākotnēji izveidojas nevis 5, bet 7 pāri gangliju. Visiem gliemjiem šie skaitļi var būt mazāki, ja gangliji saplūst complicētākos nervu mežglos.

Savdabīgas vēderkāju nervu sistēmas izmaiņas saistītas ar asimetrijas izveidošanos. Sikāk šo izmaiņu rašanos apskatīsim vēlāk. To galvenā būtība ir šāda. Visiem priekšžauņiem un dažiem zemākajiem divu pēdējo apakšklašu pārstāvjiem pleuroviscerālie konektīvi ir pārkrustojušies un pārvietojušies arī uz tiem esošie parietālie gangliji: kreisais uz labo pusi (zem zarnas), bet labais — uz ķermeņa kreiso pusi (virs zarnas). Šādu vēderkāju nervu sistēmu sauc par hiastoneirālu jeb krustēnisku (448. att.). Galvenajai plaušgliemežu un aizsirdsžauņu masai konektīvu krustojums sekundāri izzudis, tomēr labais pleuroviscerālais konektīvs bieži ir ievērojami īsāks par kreiso. Tie ir vēderkāji ar nekruztotu jeb eitineirālu nervu sistēmu. Augstākajiem *Gastropoda* pleuroviscerālie konektīvi vispār ir tik stipri saisinājušies, ka gangliji koncentrējušies ap rīkli kopīgā masā.

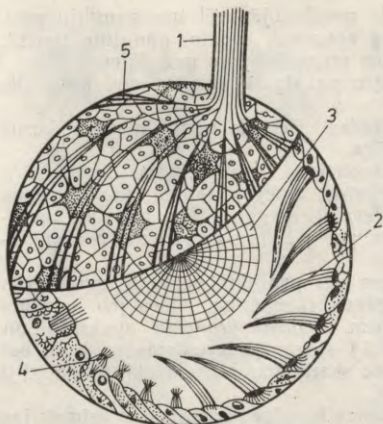
Cerebrālie gangliji inervē acis, statocistas, rīkli un galvas taustekļus, pedālie — kājas muskulatūru. No pleirālajiem ganglijiem nervi iet galvenokārt uz mantiju. Parietālie gangliji inervē ktenidijus un osfrādijus, viscerālie gangliji — iekšējos orgānus.

Maņu orgāni. Taustei kalpo galvas taustekļi (438., 443. att.), mantijas mala un dažas citas vietas. Bez tam ir ķīmiskās maņas orgāni. Par tiem uzskata pirmām kārtām osfrādijus, kas atrodas pie ktenidiju pamatiem. Visaugstāk attīstītiem osfrādijiem ir iegarena valniša forma, tie atrodas pie žaunas pamata, un to abās pusēs ir pa 100—150 lapiņu. Šī iemesla dēļ osfrādijus reizēm izskatās ļoti līdzīgs žaunai. Valniša iekšienē ir daudz gangliozu šūnu, no kurām atiet nervi uz lapiņām.

Pirmais galvas taustekļu, t. i., lūpu taustekļu pāris arī acimredzot kalpo ķīmisko kairinājumu uztveršanai, izpildot ožas un garšas orgānu funkciju.

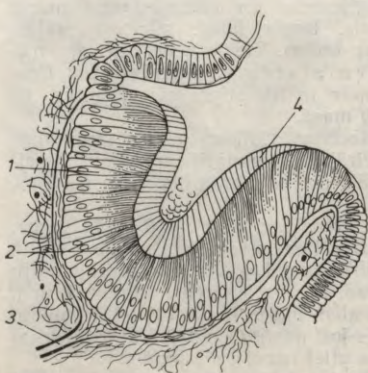
Līdzsvara orgāni, kurus pārstāv statocistu pāris, ir visiem *Gastropoda*. Tie parasti ir divi slēgti pūslīši, kurus izklāj skropstiņepitēlijs un maņu šūnas (449. att.); tās reizēm veido uz pūslīšu sienām īpašu šūnu sakopojumu — «dzirdes plankumu». Šķidrumā, kas pilda pūslīti, peld 1—100 kalcija karbonāta konkrēciju — statolītu, kuriem ir dzirdes akmentiņu loma. To dažādašs stāvoklis statocistās un spiedienu uz to vai citu maņu šūnu ļauj dzīvniekiem orientēties telpā. Abas statocistas atrodas cieši pie pedālajiem ganglijiem, tomēr tās inervē divi cerebrālo gangliju nervi.

Pāris acu ir gandrīz visiem vēderkājiem. Acis atrodas uz galvas pie pakalģējā taustekļa pāra pamatiem, bet reizēm to galos, tādēļ tos atbilstoši



449. att. Kļīkājgliemeža *Pterotrachea statocista* (pēc Bičlija):

1 — nervs, 2 — skropstīņu kūlītis, 3 — statolīts, 4 — maņu šūnas, 5 — nervu šķiedras.



450. att. Jūrasblodiņas (*Patella rota*) acs griezumš (pēc Hilgera):

1 — tiklene, 2 — pigmentzona, 3 — redzes nervs, 4 — uzbiezināta kutikula.

hermafroditiskais vads, kurā atveras īpaša olbaltumdziedzera izvadkanāls. Aiz dziedzera izvadkanāla ieplūšanas vietas hermafroditiskais vads paplašinās, pie tam tā dobuma galvenā daļa izpilda olvada funkciju, bet pa šauru rievīņu vada vienā pusē plūst sperma. Tālāk šis kopīgais vads dalās divos patstāvīgos kanālos: olvadā un par to tievākā sēklvadā. Sēklvads pāriet muskuļotā kopulācijas orgānā (*penis*). Olvads paplašinās un izveido dzemdi, kurā atveras pirkstveida dziedzeri. Dzemde

sauc arī par acu taustekļiem. Acu uzbūves komplicētība variē no vienkāršām bedrītēm līdz acs pūslīšiem ar lēcu un stiklveida ķermeni (450., 451. att.).

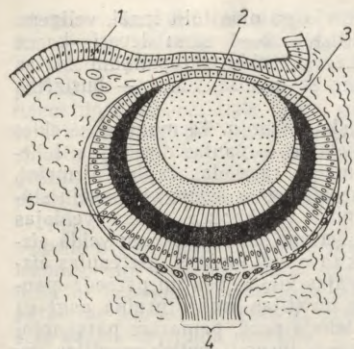
Izvad sistēma vēderkājām sastāv no celomoduktu tipa nieru pāra, no kura biežāk saglabājas tikai viena — kreisā niere (452. att.). Vienā galā niere (ar skropstīņu piltuves starpniecību) savienojas ar perikardu, t. i., ar celoma daļu, bet otrs gals atveras mantijas dobumā uz sāniem no ānusa. Divas nieres ir tikai *Prosobranchia* apakšklases zemākajiem pārstāvjiem, bet viena no tām ir vājāk attīstīta nekā otra.

Dzimum sistēmai ir daudz variāciju (priekšzauņi parasti ir šķirtdzimumiski, plaušgliemeži un aizsirdszauņi — hermafroditiski). Zemākajiem vēderkājām nav speciālu dzimum sistēmas izvadkanālu, un dzimumdziedzeris tiem atveras labajā nierē.

Dzimumdziedzeris vienmēr ir viens. Šķirtdzimumiskajām formām (453. att.) tā ir olnica vai sēklinieks, hermafroditiskajām — hermafroditiskais dziedzeris, kurā veidojas gan spermatozoidi, gan olas. Sistēmas izvadkanāli *Prosobranchia* ir samērā vienkārši. Teviņam ir sēklvads, kas uz āru atveras labajā pusē tuvu ķermeņa priekšgalam. Vai nu pie pašas atveres, vai tās priekšā galvā atrodas muskuļots izaugums — kopulācijas orgāns.

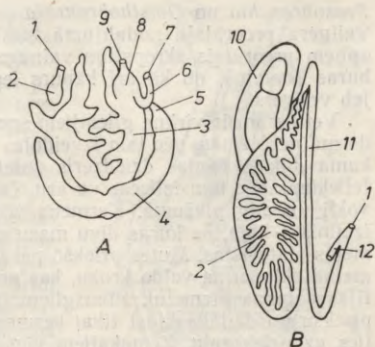
Mātītei olvads var izveidot vietēju paplašinājumu — dzemdi, kā arī sēklas uztverēju.

Pulmonata un *Opisthobranchia* dzimumceļi ir nesalīdzināmi sarežģītāki, kā tas redzams vingliemežim (446. att.). No hermafroditiskā dziedzera atiet kopīgs



451. att. *Fissurella acs* griezumš (no Dogela):

1 — galvas ādas epitēlijs, 2 — lēca, 3 — stiklveida ķermenis, 4 — redzes nervs, 5 — redzes šūnas (tiklens).



452. att. Vederkāju izvadorgāni:

A — *Puncturella noachina* (*Prosobranchia*, *Diocardia*) urogenitālā sistēma (no Ivanova), B — gliemeža *Daudebardia rufa* (*Pulmonata*) niere un sirds (pēc Langa); 1 un 9 — nieru ārējās atveres, 2 — kreisā niere, 3 — labā niere, 4 — dzimumdziedzeris, 5 — dzimumdziedzera izvadkanāls, 6 — nieres kanāls, kas atveras perikardā, 7 — nieres atvere perikardā, 8 — urīnpūšlis, 10 — perikards un sirds, 11 — urīnvads, 12 — galazarna.

ar maksts starpniecību atveras īpašā ķermeņa sienas izspilējumā — dzimumkloākā, kurā atrodas arī kopulācijas orgāna maisa izvads. Bez tam makstī atveras vēl divi veidojumi — seklas uztvērējs, kuram jāuzņem otra īpatņa sperma, un «milas bultu» maisiņš; bulta ir kalcija karbonāta adata, kura kopulācijas laikā dursta, kairinot otra īpatņa ādu. Apaugļošanās ir krusteniska.

Attīstība. Starp primitīvajiem vederkājājiem ir formas ar ārēju apaugļošanās, taču vairumam apaugļošanās ir iekšēja. Olas bieži apņem pergamēntveida vai recekļaini kokoni, un tās savienojas dējumos. Olu drostalošanās stipri atgādina *Polychaeta* olu drostalošanos. Tā ir pilnīga, nevienmērīga, determinēta, notiek spirāliski. Ir tie paši makromēri A, B, C un D ar četriem mikromēru kvartetiem. Galvenā mezodermas daļa tāpat attīstās no šūnas D — no tās pēcnācēja 4d. Celomiskā mezoderma no divām primārām mezodermālām šūnām izveido divas mezodermas sloksnītes. Zemākajiem *Prosobranchia* no olas attīstās īsta trohofora ar preorālu skropstiņu vainagu (prototrohu) un paura plātni (454. att. A). Pēc tam trohofora pārvēršas par kāpuru burinieku jeb veligeru (454. att. C). Vairumam



453. att. Kļīkājgliemeža *Pterotrachea* tēviņa (A) un mātītes (B) dzimumaparāts (no Kļausa):

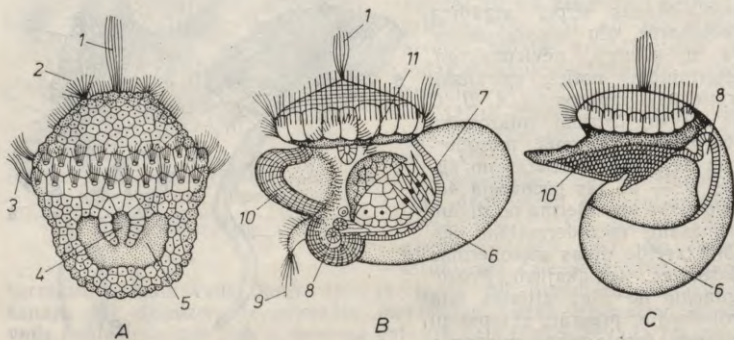
1 — seklvads, 2 — olnīca, 3 — olbaltumdziedzeris, 4 — seklas uztvērējs, 5 — dzemde, 6 — seklmīnks.

Prosobranchia un *Opisthobranchia* pārstāvju no olas tūlīt iznāk veligers. Veligera preorālajā nodalījumā bieži attīstās 2—4 sānu lēveri, kurus apņem preorālais skropstiņu vainags. Lēveri veido skropstiņām klātas buras (*velum*), no kā arī kāpurs ieguvīs savu nosaukumu — burinieks jeb veligers.

Veligeram ir virkne gliemjiem specifisku pazīmju. Tā mugurpusē ektoderma pabiezinās, pēc tam izveidojas lieliekums — čaulas dziedzeris. Ieliekuma dibenā čaulas dziedzeris izdala maigu ragvielas čaulas aizmetni. Ieliekums pēc tam izliecas uz āru, čaulas aizmetnis ieņem virspusējā stāvoklī un aug plašumā. Ķermeņa vēderpusē aiz kāpura mutes veidojas izcilnis — kāja, uz kuras divu mazu ektodermas sānu lieliekumu veidā aizmetas statocistas. Mutes priekšā parādās taustekļi un acis. Aiz čaulas aizmetņa ektoderma veido kroku, kas nokarājas virs ānusa un pārsedz mantijas dobuma aizmetni. Plaušgliemežiem mantijas kroka turpina augt uz priekšu un dziļāka kļūst tikai ķermeņa labajā pusē, pamazām pārvietojoties uz priekšgalu. Zemākajiem vēderkājiem turpretī notiek mantijas dobuma (kopā ar anālo atveri un čaulu) straujš pagrieziens par 180° (454. att. B, C), un tā rezultātā ānuss pārvietojas uz vidukļa priekšgalu aiz galvas. Peldošajam veligeram pārveršanās beigās reducējas preorālais skropstiņu vainags, kāpurs nolaižas ūdenstilpes dibenā un pāriet uz rāpojošu dzīvesveidu. Aprakstītā metamorfoze raksturīga vairumam *Prosobranchia* un *Opisthobranchia* pārstāvju; *Pulmonata* attīstība ir tieša, un tā līdz galam notiek olā.

Asimetrijas izveidošanās. Virkne zinātnieku ir centušies uzminēt vēderkāju asimetrijas rašanos, taču daļai izvirzīto hipotēžu šodien ir tikai vēsturiska nozīme.

Vismūsdiēnīgāko un pamatotāko teoriju izvirzījis Nefs (1913). Ir pamats domāt, ka *Gastropoda* klases priekšteči bija pilnīgi simetriski moluski ar ānusu un mantijas kompleksu ķermeņa pakalpusē (455. att.) un viena plāknē savītu čaulu. Tāda čaula pilnīgi atbilda bilaterālajai simetrijai. Tā kā ieeja mantijas dobumā un čaulas atvere atradās pakalpusē, tad čaulas vijums novietojās priekšpusē virs galvas. Tāda čaula nav sastopama mūsdienu vēderkājiem, bet tā raksturīga primitīvajiem galv-



454. att. Jūrasbļodiņas *Patella* (*Prosobranchia*, *Diotocardia*) attīstība (pēc Patena):

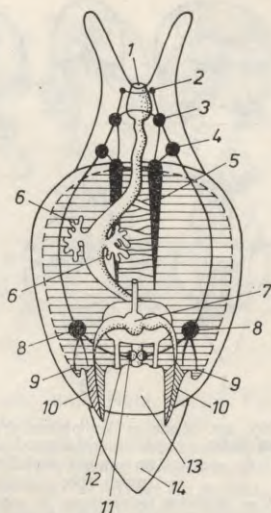
A — trohōtora, B — veligers līdz savišanās bridim, C — veligers pēc savišanās; 1 — paura plātīte, 2 — augšējās puslodes skropstiņas, 3 — prototrohs, 4 — mute, 5 — mezodermalās sloksnītes, 6 — čaula, 7 — iekšējo orgānu maiss, 8 — mantija, 9 — ķermeņa pakalējās daļas skropstiņas, 10 — kājas aizmetnis, 11 — zarnu kanāls.

kājiem — kuģitīm (*Nautilus*; 444. lpp.). Kuģitīm ir peldošs dzīvesveids, tā čaula ar vijumu vērsta uz priekšu, savīta vienā plaknē un netraucē peldēšanu. Rāpojot pa ūdenstilpes dibenu, tāda čaula, gluži pretēji, būtu bijusi par traucēkli, tās vijums spiestu galvu, bet atveres mala raktu grunti. Tādēļ jāuzskata, ka vēderkāju priekštecim bijis peldošs dzīvesveids.

Pēc Nefa domām, iemesls tam, ka *Gastropoda* organizācijā parādījās raksturīgās iezīmes, bija to priekšteču pāreja no peldoša uz rāpojošu dzīvesveidu. Šajā brīdī parādījās iepriekš minētās uz priekšu vērslās čaulas savijuma neērtība. Šī neērtība tika novērsta šādā veidā. Raksturīga vēderkāju un to tuvāko senču uzbūves īpatnība ir ķermeņa iedalījums divās daļās — galvā ar kāju un iekšējo orgānu maisā, kuras saistītas ar tievu muskuļotu kātiņu — iekšējo orgānu maisa pamatu. Galveno ķermeņa daļu stāvoklis var ievērojami izmainīties, kātiņa muskuļiem saraužoties. Tas lieliski redzams mūsdienu vēderkājiem, kuri spēj pagriezt čaulu ar tajā esošo iekšējo orgānu maisu. Pie tam galva un ar to cieši saistītā kāja saglabā savu normālo stāvokli, bet iekšējo orgānu maisa ar muskuļu palīdzību var pagriezties ap vertikālo asi par 180° un vairāk. Tādus īslaicīgus iekšējo orgānu maisa pagriezienus uz kātiņa sauc par fizioloģisko torsiju (savišanos).

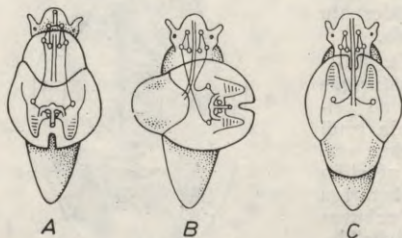
Pārejot uz rāpošanu pa substrātu, *Gastropoda* sencis bija spiests pagriezt iekšējo orgānu maisu ar čaulu (456. att.). Pagrieziens par 180° izrādījās visizdevīgākais. Sākumā tam bija īslaicīgas fizioloģiskās torsijas raksturs, bet pēc tam jaunais čaulas stāvoklis ar vijumu atpakaļ un atveri uz priekšu kļuva pastāvīgs un nostiprinājās iedzimstot. Tieši tāds čaulas stāvoklis ir raksturīgs mūsdienu *Gastropoda* pārstāvjiem. Jāatzīmē, ka zemāko priekšzaunu jaunajam veligeram patiesi sākumā ir ar vijumu uz priekšu vērsta čaula (454. att. B), bet mantijas orgāni tam attīstās ķermeņa pakalpusē. Vēlāk, nolaižoties ūdenstilpes dibenā un pārējot uz rāpošanu, notiek torsijas process — muskuļiem saraužoties, čaula ar iekšējo orgānu maisu uzreiz (reizēm dažu minūšu laikā) pagriežas par 180° ar virsotni atpakaļ (454. att. C). Augstākajām *Prosobranchia* formām šis process notiek agrākās attīstības stadijās un izraisa nevienmērīgu augšanu: iekšējo orgānu maisa pamatnes kreisā puse aug ātrāk nekā labā. Tā rezultātā no olas iznāk veliger ar priekšēju mantijas kompleksa stāvokli un ar čaulu, kuras virsotne vērsta atpakaļ.

Tāpat primārajiem senajiem vēderkājiem čaula pagriežas par 180°. Mantijas orgāni pēc tam atradās vidukļa priekšpusē virs galvas, bet garajiem pleuroviscerālajiem konektīviem vajadzēja pārkrustoties, t. i., izveidojās hiastoneirija (456. att.). Čaula, pagriezusies ar virsotni atpakaļ, sākumā palika pilnīgi simetriska. Tieši tādi vēderkāji acimredzot bija fosilie *Bellerophonitidae* no apakšējā paleozoja (457. att.). Tāpat čaula ar



455. att. *Gastropoda* hipotētiskais simetrisks priekštecis (pēc Stempelj):

1 — mute, 2 — bukālais ganglijs, 3 — cerebrālais ganglijs, 4 — pleirālais ganglijs, 5 — pedālā stiegrija, 6 — aknas, 7 — sirds kambaris, 8 — parietālie gangliji, 9 — osfrādi, 10 — ktenīdiji, 11 — viscerālie gangliji, 12 — nierēs atvere, 13 — mantijas dobums, 14 — kājas pakalgalis.

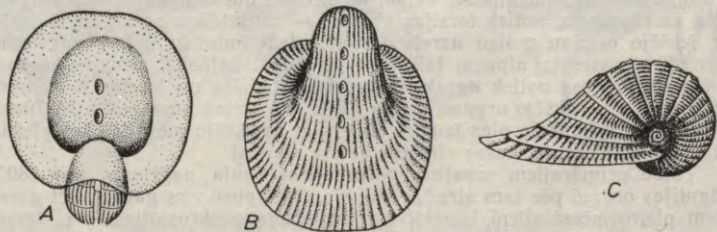


456. att. Mantijas kompleksa priekšējā stāvokļa un hiastoneirijas izveidošanās shēma. Augšējā rinda — skats no sāniem, apakšējā — no mugurpuses (pēc Nefa):

A — sākotnējā izejas forma ar spirālisku, simetrisku čaulu un uz priekšu vērstu virsotni, B — starpstadija, C — forma ar pabeigtu savišanos.

sofni atpakaļ un uz augšu, bet tās atvere pagriežas nedaudz pa labi (459. att.), t. i., notika daļēja atvišanās jeb detorsija. Šo parādību sauc par čaulas stāvokļa regulāciju. Tās rezultātā 1) iekšējo orgānu maiss ar savu masu spiež galvenokārt uz mantijas dobuma labo pusi; 2) vietas trūkums mantijas dobuma labajā pusē un spiediena paaugstināšanās izraisa mantijas labās puses orgānu pakāpenisku redukciju, bet vēlāk — pilnīgu izzušanu (460. att.). Tā izveidojās raksturīgās pazīmes *Prosobranchia*, *Monotocardia* (461. att.), kuriem nav labās puses ktenidiju, osfrādiju, priekškambara un nierēs.

Spēcīgas detorsijas rezultātā (*Opisthobranchia*; 461. att. D) mantijas komplekss novietojas ķermeņa labajā pusē, bet nervu sistēma atvijas un par jaunu kļūst eitineirāla. Plaušgliemežiem (*Pulmonata*; 461. att. C) detorsija ir niecīga, un mantijas orgāni paliek ķermeņa priekšgalā, to nervu sistēma arī ir eitineirāla, bet šo īpatnību rada nevis detorsija, bet stipra gangliju koncentrācija rikles rajonā.



457. att. *Tremanotus* (*Bellerophonitidae*) čaula (pēc Mura):

A — no apakšas, B — no augšas, C — no sāniem.

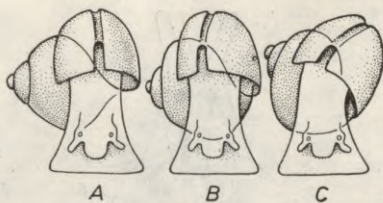
atpakaļ vērstu virsotni, mantijas kompleksa priekšējais izvietojums un hiastoneirija izveidojās vienlaicīgi kā fizioloģisks torsijas procesa rezultāts.

Tālākās evolucionārās izmaiņas *Gastropoda* klases robežās ir šādas. Rāpojot palielinājās kāja un atbilstoši arī čaulas tilpums, jo briesmu gadījumā čaulā jāieviek kā galva, tā kāja. Čaulas tilpuma palielināšanās, saglabājot tās iepriekšējo diametru, iespējama, tikai vitnēm izvietojušies dažādās plāknēs. Tādēļ čaula kļuva koniska, bet tās virsotne arvien vairāk un vairāk novirzījās pa labi (458. att.). Bet tādi asimetriskai (pa labi savitai) čaulai ir nestabils stāvoklis, jo velk dzīvnieku uz labo pusi. Tādēļ, lai saglabātu līdzsvaru, čaula arvien vairāk noliecās ar vir-



458. att. Shēma pārejai uz asimetrisku čaulu; skats no priekšpuses (pēc Nefa):

A un B — viena otrai sekojošas stadijas; 1 — ktenidiji, 2 — sirds kambaris, 3 — priekškambari, 4 — galazarna.



459. att. Čaulas stāvokļa regulācijas shēma; skats no priekšpuses (pēc Nefa):

A — primārais stāvoklis, čaulas ass šķērseniska, B — čaulas ass slīpa, virsotne vērsta atpakaļ, C — normāls čaulas stāvoklis, tā virsotne paversta uz augšu.

Vēlāk Harstrangs (1928) ievieša būtiskus labojumus Nefa teorijā. Pēc viņa domām, *Gastropoda* priekštečiem iekšējo organu maisa torsijālais pagrieziens notika nevis pieaugušā stāvoklī, bet jau planktoniskajiem kāpuriem, kā tas novērojams zemākajiem mūdienu vēderkājiem (piemēram, *Patella*; 462. att. D). Šis process bija lietderīgs, jo tikai ar atveri uz priekšu vērsta čaula deva kāpuriem iespēju ievilkāt tajā vispirms dzīvībai svarīgāko ķermeņa daļu — galvu, bet pēc tam arī kāju. Tātad šis Harstranga labojums skar tikai asimetrijas izveidošanās pašu pirmo posmu, visas pārējās un vēlākās tās izpausmes acimredzot Nefs jau bija pāreizi izskaidrojais.

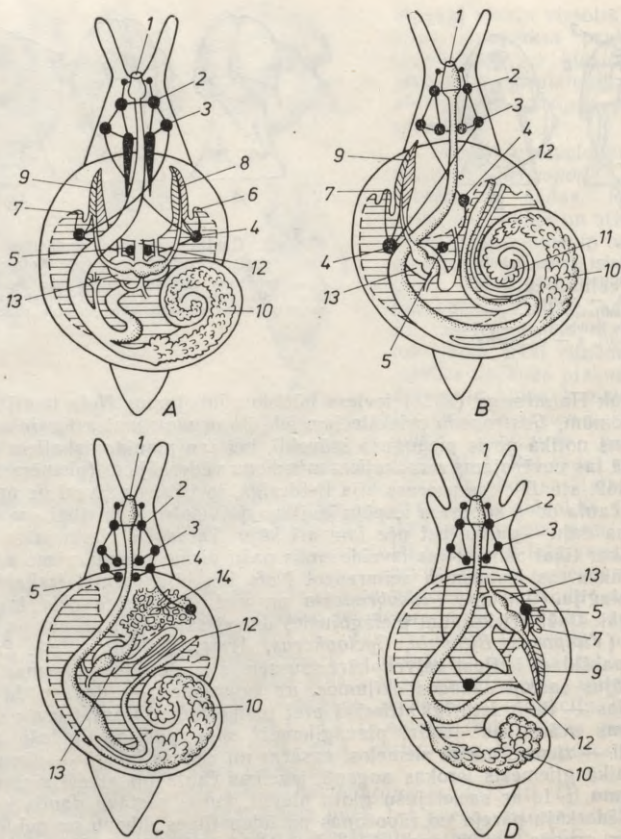
Ekoloģija. Vairums *Prosobranchia* un visi *Opisthobranchia* ir jūras dzīvnieki. Daži priekšzaunī pielāgojušies dzīvei saldūdenī un pat uz sauszemes (*Viviparus*, *Bithynia*, *Cyclophorus*, *Acme*, *Helicina* u. c.). *Pulmonata* apakšklasē ietilpst galvenokārt sauszemes un saldūdens formas. Jūrā vēderkājus sastop dažādos dziļumos, uz sauszemes — dažāda klimata apstākļos — tie ir izturīgi attiecībā pret temperatūru. Panest krāsas temperatūras svārstības daudzi plaušgliemeži spēj, pārejot ilgstoši miera stāvoklī — ziemas miegā ziemējos, vasaras un ziemas miegā — dienvidos. Sajā laikā gliemezis ierokas augsnē, ievelkas čaulā un atveri aizlīmē ar epifragmu, t. i., ar sacietējušu gļotu plēvīti, kuras sastāvā daudz kalcija sāļu. Vēderkāju pāreja no rāpošanas pa ūdenstilpes dibenu uz peldēšanu dažādās grupās notika neatkarīgi. Pelaģiski vēderkāji ir ķīlķājgliemeži (439. att.) — *Heteropoda* (*Prosobranchia* apakškl.) un spārnķājgliemeži (440. att.) — *Pteropoda* (*Opisthobranchia* apakškl.); kā vieni, tā otri ļoti labi pielāgoti peldēšanai ūdenī. To ķermenis parasti ir stīklveidīgi caurspīdīgs, kāja līdzīga ķīlveida spurai (*Heteropoda*) vai pārveidojusies par lielu spārnveida spuru pāri (*Pteropoda*); čaula vairāk vai mazāk reducējusies vai pat pilnīgi izzudusi.

Isti parazīti sastopami tikai priekšzaunu apakšklasē. Vairums to parazītē uz adatādaņu (jūraszvaigzņu, jūrāsežu, holotūriju) ādas vai



460. att. Mantijas kompleksa asimetrijas izveidošanās shēma; skats no priekšpuses (pēc Nefa):

A—C — laba ktenidija un priekškambara pakāpeniskas redukcijas shēma un galazarnas novirzīšanās uz labo pusi; 1 — ktenidiji, 2 — sirds kambaris, 3 — kreisais priekškambaris, 4 — laba priekškambara rudiments.



461. att. Dažādu *Gastropoda* asimetrijas tipu shēma (pēc Stempļa):

A — *Prosobranchia*, *Diotocardia*, B — *Prosobranchia*, *Monotocardia*, C — *Pulmonata*, D — *Opisthobranchia*; 1 — mute, 2 — cerebrālais ganglijs, 3 — pleirālais ganglijs, 4 — parietālais ganglijs, 5 — viscerālais ganglijs, 6, 7 — osfrādiņi, 8, 9 — ktenīdiņi, 10 — aknas, 11 — dzimumdziedzeris, 12 — ānuss, 13 — perikards, 14 — plaušas asinsvadu tīkls.

to ķermeņa dobumā. Parazitiskais dzīvesveids šiem vēderkājiem (*Entocolax*, *Parenteroxenos*) izraisījis lielas organizācijas izmaiņas un vienkāršošanas (čaulas, mantijas, kājas zaudējums utt., līdz pat pilnīgai gremošanas, asinsrites un nervu sistēmas redukcijai).

Vēderkāju barība ir daudzveidīga. Vienlaicīgi ar augēdājām formām, kas plaši izplatītas ūdenī un uz sauszemes, ir daudz plēsēju, kas pārtiek no tārpiem, vēžiem vai no citiem gliemjiem.

Vēderkāju derīgā un kaitīgā nozīme. Vēderkāju praktiskā nozīme salīdzinājumā ar citiem gliemjiem (gliemenēm un īt īpaši galvkājiem) nav sevišķi liela. Daudzās Eiropas zemēs pārtikā izmanto vingliemezi (*Helix*

pomatia), kuru šim nolūkam audzē speciālās gliemežu saimniecībās. Edami ir arī daudzi jūras priekšzauņi: bukcīnija (*Buccinum undatum*), litorīnas (*Littorina*) un daudzi citi. Dažu jūras *Prosobranchia*, piemēram, *Turbo*, *Trochus* un *Haliotis*, čaulas perlamutru izmanto dažādu rotaslietu, pogu un suvenīru izgatavošanai.

Dažādas jūras gliemju čaulas, galvenokārt kauri (*Monetaria moneta*) līdz pat XX gs. sākumam dažām tautām kalpoja par maiņas monētām. Ziņas par līdzīgu kauri izmantošanu ir, piemēram, Indijas senajos rakstos no VII gs. Kauri XIX gs. lielos daudzumos ievada Rietumāfrikā un piegādāja iedzīmtajiem, kuri no kreļļu veidā savērtām čaulām izveidoja naudas vienības.

Lauksaimniecībai kaitīgas ir dažas sauszemes formas no *Pulmonata* apakšklases, resp., kailgliemeži. Par piemēru jāmin 3—6 cm garais lauku kailgliemezis (*Deroceras reticulatus*), kas kaitē ziemāju sējumiem, arī kartupeļiem, bietēm, tabakai, āboliņam un dārzeņiem.

Dienvīdu rajonos ievērojami kaitīgas var būt kailgliemežu *Parmacella* sugas. Daudzas no tām ir nopietns drauds augļu un sakņu dārzjiem.

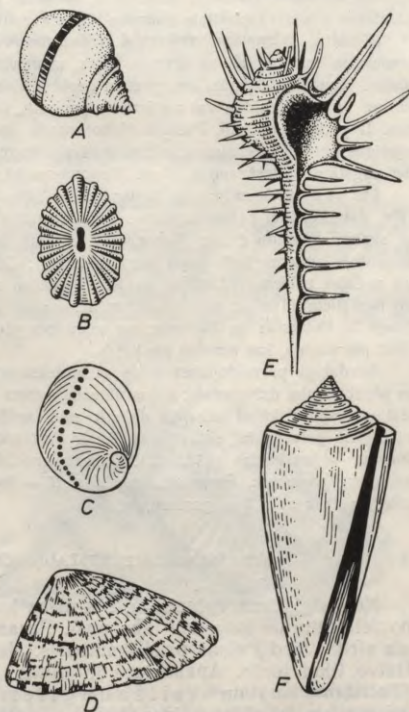
Ļoti liela negatīva nozīme ir vēderkājiem kā trematožu pirmajiem starpsaimniekiem; starp trematodēm daudzas ir cilvēkam un dzīvniekiem bīstamu slimību izraisītājas.

Paleontoloģija. Vissenākie vēderkāji, kas zināmi no kembrija, pieder pie priekšzauņiem. To vidū interesanti ir simetrisku čaulu vēl saglabājušie *Bellerophonitidae* (ordoviks—perms) un no triasa līdz mūsdienām nodzīvojuši *Pleurotomaria* (462. att. A). Karbonā parādās aizsirdszauņi un plaušgliemeži. Pirmsākums tādām šodien izplatītām saldūdens ģintīm kā diļgliemeži un spolītes meklējams jūras (*Lymnaea*) un krīta periodā (*Planorbis*).

Klasifikācija. Vēderkāju sugu skaits ir liels un iedalās trīs apakšklasēs. Vēderkāju uzbūves lielās daudzveidības dēļ klasifikācija apakšklašu robežās ir visai sarežģīta.

I APAKŠKLAŠE. PRIEKŠZAUŅI (PROSOBRANCHIA)

Apakšklasei raksturīga hias-toneirija. Iekšējo orgānu maiss pagriezies par 180° vai tuvu tam. Zauna viena (reti divas), atrodas sirds priekšā. Galvenokārt šķirtzīmumiski gliemji. Sastopami jūrās, retāk sald-



462. att. Priekšzauņu čaulas:

A — *Pleurotomaria*, B — *Fissurella*, C — *Haliotis*,
D — *Patella*, E — *Murex*, F — *Conus* (A—C — pēc
Langa, D — pēc Ivanova, E, F — pēc Halmens).

ūdeņos vai uz sauszemes. Daudzām formām pie kājas ir vāciņš. Apakšklase ir divas kārtas.

1. kārtā. Sengliemeži jeb divpriekškambaraiņi (*Archagastropoda* jeb *Diotocardia*). Visprimitīvākie vēderkāji ar diviem priekškambariem un pedālajām nervu stiegrām; pedālie gangliji nav vēl izveidojušies. Mantiņas komplekss simetrisks ir tikai pašām primitīvākajām formām (*Zygobranchia* apakškārta), kurām ir divi ktenidiji, divi priekškambari un divas niēras. Tāda, piemēram, ir *Pleurotomaria*, kas mīt Indijas okeānā. Tās turbospirāliskajai čaulai ir dziļa rievā, kura sākas no atveres (462. att. A). Tā ir vissenākā mūsdienu vēderkāju forma. Jūrasaustiņai (*Haliotis*; 462. att. C) jau pamanāma mantiņas kompleksa asimetrija: labais ktenidijš ir mazāks par kreiso. *Haliotis* sugām, kas dzīvo tropu jūrās, ir saplacināta ausveida čaula ar daudzām nelielām atverēm. Vēl vienkāršāka ir dažu formu konusveida čaulu uzbūve (piemēram, *Fissurella*; 462. att. B); tās nelielā konusa virsotnē ir atvere. Mantiņas kompleksa asimetrija, kas iezīmējusies šajā grupā, pilnīgi izpauzies *Azygobranchia* apakškārtā, kuras pārstāvjiem vispār nav labā ktenidija. Tās galvenokārt ir tropu jūras formas, kā, piemēram, piekrastes zonā, bieži koraļļu rifos mītošais *Trochus* ar augstu turbospirālisku čaulu. Ir formas, kas sekundāri pārgājušas uz dzīvi saldūdeņos, piemēram, PSRS daudzās upēs parasts ir *Theodoxus fluviatilis*. *Docoglossa* apakškārtas formām ar mazu, cepurītes veida čaulu arī saglabājies viens ktenidijš, kuru bieži nomaina sekundārās žaunas. Tipisks šīs grupas pārstāvis ir plaši izplatītais paisuma-bēguma zonu apdzīvotājs — *Patella* (462. att. D).

2. kārtā. Vienpriekškambaraiņi (*Monotocardia*). Šīs grupas pārstāvjiem mantiņas komplekss sastāv tikai no kreisās puses orgāniem — viena ktenidija, priekškambara un niēras. Daudzām formām un pirmām kārtām tām, kuras pārgājušas uz dzīvi saldūdenī vai uz zemes, ktenidijš vai nu izzudis pavisam, vai arī to nomainījušas sekundārās žaunas. Ir pedālie gangliji. Pašlaik *Monotocardia* kārtu daudzi zinātnieki iedala divās patstāvīgās kārtās: ievērojamo daļu primitīvāko formu pieskaita pie *Mesogastropoda* kārtas, bet augstākos priekšžauņus — pie *Stenoglossa* kārtas.

Pie vienpriekškambaraiņu kārtas pieder *Littorina*, kuras daudzās sugas apdzīvo litorālu, daudzas labi panes atrašanos gaisā bēguma laikā; *Cypraea* — tropu jūras gliemeži ar skaistu involūtu čaulu; *Murex* (462. att. E), kas izdala gļotainu sekretu (senatnē to izmantoja audumu krāsošanai purpura-krāsā); *Conus* (462. att. F) ar indes dziedzeriem un radulas zobiem. Atlantijas un Klusā okeāna ziemeļdaļā izplatīts *Buccinum* — viens no parastiem ēdamiem priekšžauņiem. Ezeros un dīķos bieži sastopami saldūdens priekšžauņi — *Viviparus* un *Bithynia*; no saldūdens plaušgliemežiem šīs formas viegli var atšķirt pēc vāciņa, kas atrodas pie kājas.

Savdabīgi pārveidojušies jūras vienpriekškambaraiņi ir ķīlķājgliemeži (*Heteropoda*) ar planktonisku dzīvesveidu; kājas vidusdaļa tiem no sāniem saplacināta un veido uz leju izstieptu spuru, kājas pakalēja daļa ir astes veidā izstiepta. Ķīlķājgliemeži ir plēsēji un sastopami galvenokārt sillās jūrās. Tie ir *Carinaria* ar mazu cepurītes veida čaulu, *Pterotrachea* — bez čaulas (439. att.). Dažas vienpriekškambaraiņu formas parazitē uz adatādaņiem, piemēram, *Parenteroxenos dogieli* — holotūrijū (*Cucumaria*) parazīts, kas sašņiedz vairāk nekā 1 m garumu.

II APAKŠKLAŠE. AIZSIRDSŽAUNI (OPISTHOBRANCHIA)

Nervu sistēma epineirāla. Mantiņas komplekss novirzījies no priekšējā novietojuma uz ķermeņa labo pusi. Parasti ir viens ktenidijš, kas atrodas aiz sirds. Sirdij viens priekškambaris. Hermafroditī. Čaula bieži reducēta. Dzīvo tikai jūrās. Apakšklase ir divas kārtas: segžāungliemeži (*Tectibranchia*) un kailžāungliemeži (*Nudibranchia*). Segžāungliemežiem ir attīstīts ktenidijš un parasti ir čaula. Mūsu ziemeļu jūrās izplatīti *Scaphander* un *Cylichna* — formas ar involūtu čaulu. Pie šīs grupas pieder arī spārnķājgliemeži (*Pteropoda*), kuru kāja pārveidojusies par divām sānu spurām. Ziemeļos parasts ir jūrasēģelītis (*Clione limacina*;

440. att) — bez čaulas, oranžsarkanā krāsā; to barībā izmanto bezzobainie vaļi.

Kailžaungliemežu kārtas pārstāvjiem ktenīdiju nomainījušas sekundārās žaunas. Čaulas nav. Ārēji tie bieži bilaterāli simetriski. Pārstāvji: *Dendronotus*, *Catriona* (443. att.) — ar daudzām žaunām uz muguras; plaši izplatīti mūsu ziemeļu jūrās.

III APAKŠKLAŠE. PLAUŠGLIEMEŽI (PULMONATA)

Nervu sistēma eitineirāla. Žaunu vietā ir plaušas. Hermafrodīti. Visi mantijas kompleksa orgāni nepāra. Sauszemes un saldūdens formas. Vāciņa nav. Apakšklasē ir divas kārtas: pamatacu plaušgliemeži (*Basommatophora*) un kātācu plaušgliemeži (*Stylommatophora*). Pie pirmās kārtas pieder galvenokārt saldūdens formas, to acis atrodas pie otra taustekļu pāra pamatnēm. Tie ir vairums mūsu saldūdens vēderkāju: parastais diġgliemezis (*Lymnaea stagnalis*; 438. att.), mazais diġgliemezis (*Lymnaea truncatula*) — aknu divmutes starpsaimnieks, spoļīte (*Planorbartius corneus*) u. c.

Kātācu plaušgliemežu kārtā apvieno galvenokārt sauszemes formas, kurām acis atrodas otra taustekļu pāra virsotnēs. Pārstāvji: dzintargliemezis (*Succinea*) — dzīvo mitrās vietās zālē un krūmājos, ir trematodes *Leucochloridium* starpsaimnieks (145. att.). Plaši izplatīts ir vingliemezis (*Helix pomatia*). Lauksaimniecībai stipri kaitīgi var būt kailgliemeži *Deroceras*, *Parmacella* u. c.

III KLASE. GLIEMENES (LAMELLIBRANCHIA JEB BIVALVIA)

Gliemenes ir liela klase ar apmēram 20 000 sugām. Te ietilpst jūras un saldūdens gliemji ar divvāku čaulu, kas no sāniem apņem ķermeni. Tiem raksturīga īpatnība ir galvas redukcija. Vairumam pārstāvju ir viens pāris ktenīdiju, kas pārvērties par lielām plātņveida žaunām.

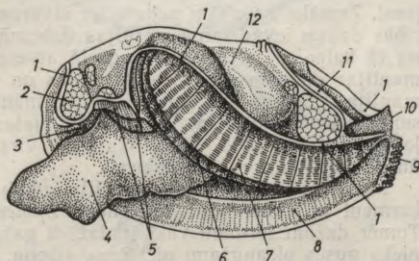
Daži *Lamellibranchia* var būt ļoti lieli, piemēram, Indijas un Klusajā okeānā sastopamajai *Tridacna gigas* čaulas izmēri sasniedz līdz 1,35 m, tās masa var būt lielāka par 250 kg.

Uzbūve un fizioloģija.

Ārējā morfoloģija.

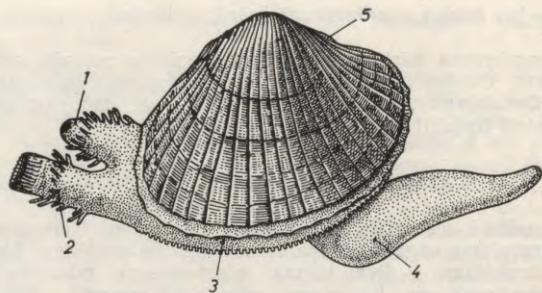
Ķermenis visbiežāk iegarens, vairāk vai mazāk saplacināts no sāniem, bilaterāli simetrisks. Galva reducēta, tādēļ ķermenis sastāv no vidukļa un kājas. Vidukļa priekšgalā ir mute, pakaļgalā — anālā atvere. Starp tām vidukļa vēderpusē atrodas kāja (463., 464. att.).

Nedaudzu visprimitīvāko pārstāvju (*Protobranchia* kārtā) kājai, tāpat kā *Gastropoda* klasē, ir plakana pēda slidēšanai pa substrātu (478. att.). Visiem pārējiem *Lamellibranchia* kāja no sāniem stipri saspiesta un



463. att. Bezzobes (*Anodonta*) anatomija; čaula un kreisās puses mantija noņemta (pēc Hauesa):

1 — līnija, pa kuru nogriezta mantija, 2 — priekšējais slēdzējmuskulis, 3 — mute, 4 — kāja, 5 — mutes leveri, 6 — kreisā iekšējā pusžauna, 7 — kreisā ārējā pusžauna, 8 — labās puses mantija, 9 — ievadsifons, 10 — izvadsifons, 11 — galazarna, 12 — perikards.



464. att. Gruntī dzīvojošās gliemenes *Cardium edule* sifonu uzbūve (pēc Meijera un Mebusa):

1 — kloakālais sifons jeb izvadsifons, 2 — jaunu sifons jeb ievadsifons, 3 — mantija, 4 — kāja, 5 — čaula.

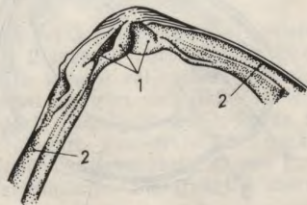
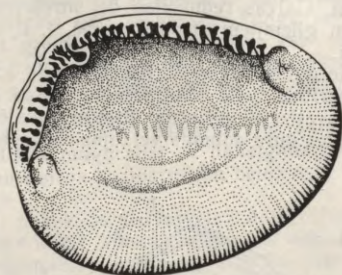
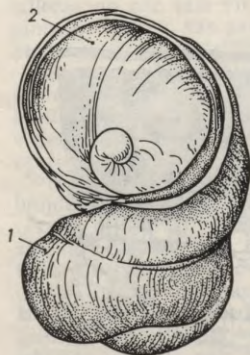
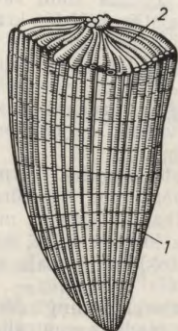
brīvajā malā kūlveidīgi nošmailināta. Tāda kāja kalpo ne tik daudz slidēšanai, cik smilšu vai dūņu rakšanai, kur bieži dzīvo gliemenes. Dažām formām ar nekustīgu dzīvesveidu kāja ir rudimentāra (mitilam — *Mytilus*; 475. att.) vai arī izzudusi pavisam (austerēm — *Ostrea*; 474. att.). Daudzām gliemenēm uz kājas apakšējās virsmas īpašā padziļinājumā atveras t. s. bisusa dziedzeris. Tas izdala bisusa sekreta staipīgos pavedienus, kuri ūdeni ātri sacietē. Ar šiem izturīgajiem zidainajiem pavedieniem dzīvnieki var piestiprināties pie zemūdens priekšmetiem (*Mytilus*, *Dreissena*).

Ķermeņi sedz mantija (463. att.); tā nokarājas gar sāniem kā divas lielas mantijas krokas. Starp šīm krokām un ķermeņi paliek mantijas dobums, kurā atrodas kāja un žaunas. Mugurpusē mantijas krokas pāriet viena otrā, bet priekšpusē, vēderpusē un pakalgalā malas parasti paliek brīvas, un uz tām reizēm var attīstīties nelieli taustekļi vai pat acis. Nereti tomēr abu kroku malas var daļēji saaugt, atstājot divas līdz četras atveres, caur kurām mantijas dobums savienojas ar ārvidi. Visbiežāk saaugšana notiek mantijas pakalgalā divos rajonos, un tā rezultātā kopējā mantijas sprauga sadalās trīs atverēs: divās nelielās pakalējās un vienā lielā atverē, kuru norobežo mantijas kroku priekšējie un vēdera nodalījumi. Zemākā no abām pakalējām atverēm noder ūdens un līdz ar to barības daļiņu ievadīšanai mantijas dobumā, to sauc par ievadsifonu, un tā kalpo arī elpošanai; augšējā atvere ir izvadsifons, pa to no mantijas dobuma tiek izvadīts ūdens un ekskrementi. Pa lielo atveri no mantijas dobuma ārā iznāk kāja. Formām, kuras dziļi ierokas dūņās vai smiltīs, ievadsifonu un izvadsifonu malas bieži izstieptas garās muskuļotās caurulēs (464. att.). Izbīdītas virs grunts, tās nodrošina svaiga ūdens pieplūdi mantijas dobumā.

Mantijas kroku ārējais epitēlijs izdala abus čaulas vākus. Tie apņem ķermeņi no sāniem un vairumam *Lamellibranchia* ir vienādi attīstīti. Tomēr dažām formām vāki ir dažādi galvenokārt sakarā ar vienas dzīvnieka puses pieaugšanu pie jūras dibena. Tā austerēm (474. att.) pie jūras dibena piestiprinās kreisais čaulas vāks; tas ir lielāks par labo, dziļāk izliekts, un tajā novietojas viss ķermenis, bet labais vāks ir plāns un funkcionē tikai kā vāciņš. Sevišķi stipri atšķiras dažu fosilo formu abi vāki (465. att.); *Hippurites* sugām, piemēram, vienam vākam ir augsta konusa veids, bet otrs acimredzot kalpo par vāciņu. Dažām gliemenēm, piemēram, kuģurbim jeb kuģatārpam (*Teredo*; 476. att.) čaula ir stipri

reducēta, tā nelielie vāki piesedz tikai $\frac{1}{20}$ ķermeņa. Tipiskā gadījumā abi vāki ir stipri izliekti, pie tam visvairāk izliektie punkti atrodas čaulas mugurpusē, un tos sauc par virsotnēm. Virsotnes rajons ir vāka visvecākā daļa, kurai gar malām vēlāk pievienojas arvien jaunas kaļķa kārtas. Atbilstoši uz čaulām var atšķirt ikgadējās pieauguma joslas, kuras iet paralēli čaulas brīvajai malai un pēc kurām var noteikt dzīvnieka vecumu. Ķermeņa mugurpusē vāki savā starpā savienoti, pirmkārt, ar ligamentu, otrkārt, ar slēdzeni. Ligaments sastāv no elastīgas vielas, tas savieno abus čaulas vākus it kā ar īsu, šķērsenisku lentu. Ligamenta ārējais slānis tieši pāriet vāku ārējā slānī, tādējādi čaula faktiski sastāv no viena gabala, kas mugurpusē saliekts. Sava elastīguma dēļ ligaments notur abus vākus pusatvērtus.

Par slēdzeni sauc vāku savienojumu ar mugurpusē malās zobotrajā vākā atrodas atbilstoši padziļinājumi. Izšķir 2 galvenos slēdzeņu tipus: vienādzobu jeb taksodonto tipu ar daudziem vienāda lieluma un formas zobiem (*Nucula*; 466. att. A; *Arca*) un dažādzobu jeb heterodonto tipu ar nedaudziem dažādas formas zobiem (466. att. B); pirmais zobu tips ir senāks. Dažām formām (piemēram, bezzobei — *Anodonta*) slēdzenes nav, un tad čaulas vākus savieno tikai ligaments.



465. att. *Hippurites* (A) (no Citeja) un *Requienia* (B) čaula:

1 — vāks, kurā atradās dzīvnieka ķermenis, 2 — vāks ar vāciņa funkciju.

466. att. Gliemeņu čaulu slēdzeņu tipi (no Remanes):

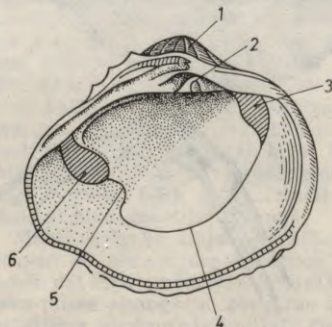
A — vienādzobu slēdzene, B — dažādzobu slēdzene; 1 — galvenie zobi, 2 — pārējie zobi.

Caulas aizciršanai kalpo viens vai divi slēdzējmuskuļi. Tie ir resni muskuļu kūlīši, kuri virzās šķērsām gliemenes ķermenim no vienas čaulas vāka uz otru. Kā muskuļu pietiprināšanās vietās pie vākiem, tā arī gar mantijas kroku malām čaulas iekšējā virsmā redzami viegli nospiedumi, pēc kuriem var spriest par slēdzējmuskuļu skaitu un izvietojumu, par sifonu attīstības pakāpi utt. (467. att.). Nospiedumi labi saglabājušies uz fosilajām čaulām, un tie kopā ar dažiem citiem datiem ļauj spriest par sen izmirušu dzīvnieku iekšējo uzbūvi.

Caulas plānais ārējais slānis (*periostracum*) sastāv no organiskas vielas konhiolīna un nereti vāku virsotņu rajonā noberžas (468. att.). Zem tā atrodas prizmatiskais jeb porcelānveida slānis (*ostracum*), kas sastāv no savā starpā blīvi pieguļošām, bet attiecībā pret čaulas virsmu perpendikulāri izvietotām kalcija karbonāta prizmiņām. Sis ir samēra biezs slānis. Iekšējais jeb perlamutra slānis (*hyostracum*) veidojas no ļoti plānām, vairākās kārtās guļošām kalķa plātnītēm, starp kurām atrodas tādas pašas plānas konhiolīna starpkārtas. Ar perlamutra slāni saistās gaismas staru interference; tā rezultātā perlamutrs laistās dažādās krāsās. Perlamutra slāni izklāj mantijas epitēlijs, kas arī izdala čaulu. Sis pats epitēlijs dažiem *Lamellibranchia* veido pērlēs. Ja kādas ļoti sikas daļiņas, piemēram, atmirušas šūnas, vielmaiņas graudainie produkti vai svešķermeņi no ārpusē, piemēram, smilšu graudiņi, nereti arī parazīti, nokļūst starp čaulu un mantijas epitēliju, tad tos arvien vairāk apņem perlamutra koncentriskie slāņi, un tie pārvēršas par pērlēm.

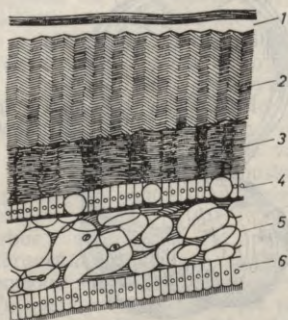
Gremošanas sistēma (469. att.). Mute atrodas ķermeņa priekšgalā virs kājas pamatnes. Mutes sānos ir 2 pāri garu, trīsstūrainu mutes lēveru. Tos klāj skropstiņas, kuras virza barības daļiņas uz mutes atveri. Galvas redukcijas dēļ atrofējušās tās zarnu kanāla daļas, kuras citiem gliemjiem atrodas galvā, t. i., rikle, rīvīte, žokļi un siekalu dziedzeri.

No mutes sākas īss barības vads, kas atveras maisveida kuņģī. Netālu no barības vada savienojuma vietas ar kuņģi, bet nedaudz ventrāli, no kuņģa atiet viduszarna. Kuņģa pakalējā daļā atveras akls maisveida izaugums, kura dobumā veidojas caurspīdīga receklaina nūjiņa — *kristāls*.



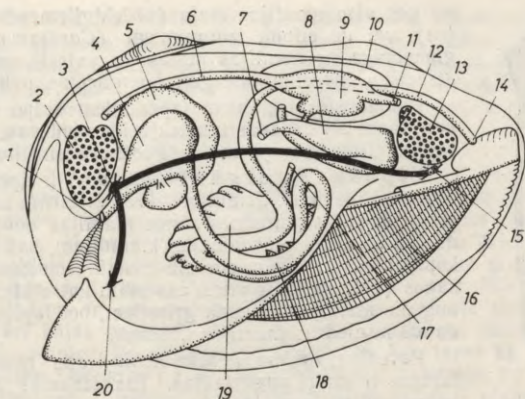
467. att. Caulas vāka no iekšpuses (pēc Langa):

1 — čaulas virsotne, 2 — mugurpuse ar slēdzēni, 3 — priekšējā slēdzējmuskuļa nospiedums, 4 — mantijas malas iekšējo muskuļu nospiedums (mantijas līnija), 5 — sifona cauruļu vieta, 6 — pakalējā slēdzējmuskuļa nospiedums.



468. att. Bezzobes *Anodonta* čaulas un mantijas griezumš. (pēc Leidiga):

1 — konhiolīna slānis, 2 — porcelānveida jeb prizmatiskais slānis, 3 — perlamutra slānis, 4 — mantijas ārējās virsmas epitēlijs, 5 — mantijas saistaudi, 6 — mantijas iekšējās virsmas epitēlijs.



469. att. Gliemenes iekšējās uzbūves shēma (no Remanes):

1 — mute, 2 — priekšējais slēdzējmuskulis, 3 — cerebropleirālais ganglijs, 4 — kuņģis, 5 — aknas, 6 — priekšējā aorta, 7 — nieru ārējā atvere, 8 — niere, kas atveras perikardā, 9 — sirds, 10 — perikards, 11 — pakalējā aorta, 12 — galazarna, 13 — pakalējais slēdzējmuskulis, 14 — anālā atvere, 15 — visceroparietālais ganglijs, 16 — žaunas, 17 — gonādas atvere, 18 — viduszarna, 19 — gonāda, 20 — pedālais ganglijs.

stabiņš. Tas sastāv no mukoproteīniem un fermentiem (amilāzes, glikogenāzes u. c.). Kristālstabiņa brīvais gals iesniedzas kuņģa dobumā, kur pakāpeniski izšķīst, atbrīvojot gremošanas fermentus, kas veicina barības primāro pārstrādi. Kuņģa sānos atrodas labi attīstītas pārskaita aknas, kuras sastāv no daudzām sīkām daiviņām un ar izvadkanāliem atveras kuņģī.

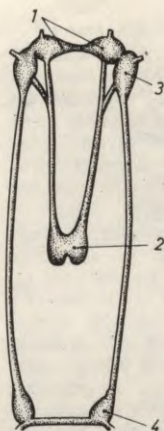
Viduszarna no kuņģa virzās uz leju kājas pamatnē, tur vairākkārt izliecas un pēc tam virzās pa vidukļa mugurpusi uz pakalgalu. Tā turpinās galazarnā, kas parasti iet cauri sirds kambarim un beidzas ar anālā atveri virs pakalējā slēdzējmuskuļa.

Sava mazaktīvā, bieži vien pat nekustīgā dzīvesveida dēļ (piemēram, austere — *Ostrea*, mitils — *Mytilus* u. c.) gliemenes barojas pasīvi. Par barību tām noder sīkas, ūdenī suspendētas daļiņas — detrits, planktona organismi un baktērijas, kuras gliemenes atfiltrē no ūdens, kad tas plūst cauri mantijas dobumam.

Nervu sistēma (470. att.) sastāv no 3 pāriem gangliju. Cerebropleirālie gangliji veidojušies, saplūstot 2 mezglu pāriem; to pierāda tas, ka primitīvajiem *Protobranchia* pleirālie mezgli vēl neaudz norobežoti no cerebrālajiem. Cerebropleirālos nervu mezglus virs rīkles savieno tieva cerebrālā komisūra. Kājā atrodas pāris pedālo gangliju, kurus ar cerebropleirālajiem ganglijiem savieno divi gari konektīvi. Vēl garāki konektīvi iet no cerebropleirālajiem mezgliem uz visceroparietālajiem ganglijiem, kas atrodas zem pakalējā slēdzējmuskuļa. Šie gangliji inervē iekšējos orgānus, osfrādijus un žaunas.

Maņu orgāni vāji attīstīti. Tam par iemeslu acimredzot ir mazkustīgais racējdzīvesveids. Pie žaunu pamatnēm ir osfrādiji, bet kaimiņos pedālajiem ganglijiem vienmēr atrodas divas statocistas.

Galvas taustekļu un acu, homologisku atbilstošajiem vēderkāju veidojumiem, nav. Ir gadījumi, kad tipiski redzes orgāni rodas sekundāri vai



470. att. *Lamellibranchia* nervu sistēmas shēma (pēc Heses):

1 — cerebrālie gangliji, 2 — pedālie gangliji, 3 — pleirālais ganglijs, 4 — visceroparietālais ganglijs.

nu gar visu mantijas malu (vēdek[gliemenēm — *Pecten*], vai uz sifonu izaugumiem (*Cardium*). Vēdek[gliemenēm uz mantijas malas ir vairāk nekā simts atsevišķu invertētu diezgan complicētas uzbūves acu.

Par taustes orgāniem lapžauņiem kalpo mutes lēveri, tāpat arī dažādas taustekļveida piedevas, kas atstātas mantijas brīvajā malā (*Pecten*) vai sifonu malās.

Elpošanas orgāni (463. att.) ir tipisku ktenīdiju modifikācijas. Primitīvās *Protobranchia* kārtas pārstāvjiem kājas pamatnes sānos mantijas dobumā atrodas pa abpusēji plūksnainam ktenīdijam, kas sastāv no kopīgas ass ar divām rindām trīsstūrainu žaunu lapiņu sānos (471. att.). Ar vienu ass malu katrs ktenīdijs pieaug pie mantijas dobuma griestiem, bet lapiņu gali ne daudz iesniedzas mantijas dobumā.

Pavedienžauņiem (*Filibranchia*) abu rindu žaunu lapiņas ir stipri pagarinātas. Tās izskatās kā žaunu pavedieni, tik gari, ka katrs no tiem nokarājas uz leju, pēc tam uzliecas atkal uz augšu, veidojot lejupejošo un augšupejošo posmu. Iekšējā lapiņu rindā augšupejošais posms virzās uz kāju, ārējā rindā — uz mantijas kroku (471. att. B). Daļai *Filibranchia* žaunu pavedieni ir brīvi. Citiem pārstāvjiem tos saista saistaudu tiltiņi. *Eulamellibranchia* kārtā žaunu pavedieni savienojumi kļūst vēl pilnīgāki. Rezultātā katra žaunas puse pārvērtusies par divslāņainu režģainu plātni (471. att. C). Tādējādi katra no *Lamellibranchia* četrām žaunām patiesībā atbilst tikai īstā ktenīdija vienai pusei. Žaunu epitēlijam daudzās vietās ir skropstiņepitēlija raksturs.

Nelielajā *Septibranchia* kārtā ktenīdiji ir atrofejūšies, bet mantijas dobumā izveidojusies muskuļota horizontāla siena, kas daļa dobumu divos nodalījumos: apakšējā un augšējā jeb elpošanas dobumā (471. att. D), kurā notiek gāzu maiņa.

Asinsrites sistēma. Sirds atrodas ķermeņa mugurpusē plānā sirds šoniņā (perikardā). Attīstības vēsture rāda, ka sirds aizmetas kā pāra veidojums, un dažiem zemākajiem *Lamellibranchia*, resp., *Arca* ir divas sirdis. Citām gliemenēm abi aizmetņi saplūst un veido nepāra sirdi, kas sastāv no sirds kambara un diviem priekškambariem. Primitīvajām *Protobranchia* kārtas formām aizmetņu saplūšana notiek virs zarnas. Vairumam *Lamellibranchia* sirds labais un kreisais aizmetnis apņem gala-zarnu un saplūst zem un virs tās, tā rezultātā galazarna iet cauri sirds kambarim (469. att.). Šī īpašība raksturīga tieši gliemenēm.

No sirds kambara sākas divi spēcīgi arteriāli asinsvadi — priekšējā un pakaļējā aorta. Priekšējā aorta iet virs zarnas uz priekšu un nodala arterijas uz iekšējiem orgāniem, kāju un mantijas priekšējo daļu. Pakaļējā aorta dodas atpakaļvirzienā zem zarnas un drīz sadalās divās pakaļējās mantijas arterijās. No arterijām asinis nokļūst saistaudos esošā lakūnu sistēmā un beidzot saplūst lielā gareniskā venozā lakūnā, kas atrodas zem perikarda. No lakūnas asinis plūst uz žaunu pievadītājasinsvadu, kas iet blakus katras žaunas pamatnei. No šejienes asinis nokļūst žaunu pavedienos, oksidējas un atgriežas žaunu izvadītājasinsvadā, kas iet paralēli pievadītājasinsvadam. Izvadītājasinsvadi savienojas ar sirds priekškambariem, no kuriem asinis pāriet kambarī (469. att.).

Izvadstīma sastāv no viena nieru pāra, kas atrodas nedaudz zem zarnas ķermeņa pakalējās puses sānos. Tās izskatās kā divi plaši caurulveida maiši ar dziedzerainām sienām. Katrs maišs salocīts garenvirzienā tā, ka iegūst V veida formu, kura leņķis virzīts atpakaļ. Abi priekšējie zari beidzas ar atverēm. Viena no tām nierī saista ar perikardu, otra — atveras mantijas dobumā.

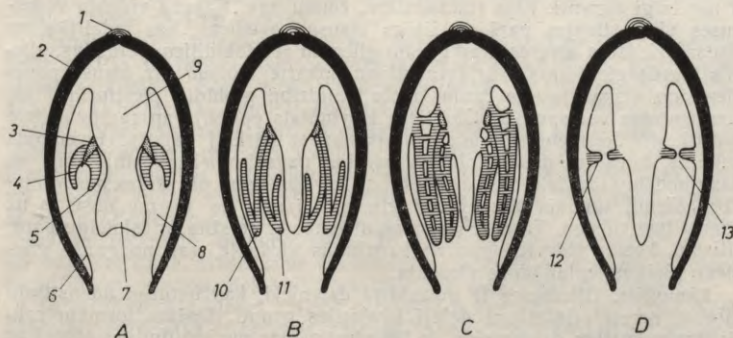
Pēc izcelsmes gliemeņu nierēs ir tipiski celomodukti.

Izvadfunkcijā daļēji piedalās arī perikarda sienīgas. Perikarda priekšējās puses šūnām ir dziedzeru raksturs, tās veido perikardiales dziedzerus. Tie reizēm norobežojas no pārējā perikarda kā divi izspilējumi — Kēbera orgāni, kurus ar perikardu savieno atveres. Šo dziedzeru izvadprodukti nokļūst perikardā, bet no turienes caur nierī uz āru.

Dzimumstīma. Vairums *Lamellibranchia* ir šķirtdzimumiski. Dzimumdziedzeri ir pāra veidojumi un atrodas vidukļa priekšējā daļā, aizņemot arī kājas pamatni. Tie sastāv no atsevišķām daiviņām un izskatās ķekarveidīgi. Primitīvākajiem *Protobranchia*, tāpat kā virknei citu formu (*Pecten*, *Ostrea* u. c.), gonādām nav savu izvadceļu, un tās atveras nierēs. Vairumam gliemeņu tomēr diferenciējas speciāli olvadī vai sēklvadī, kas atveras uz āru kājas pamatnes sānos blakus nieru atverēm.

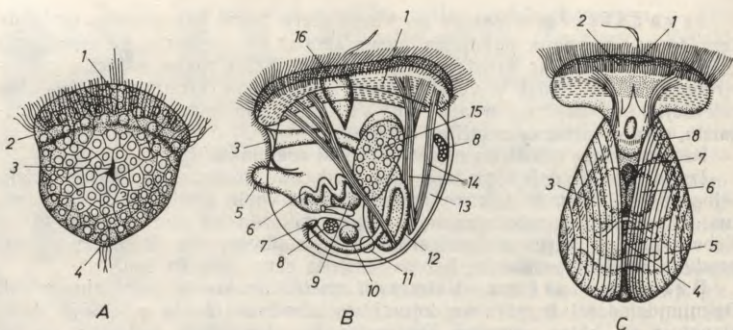
Attīstība. Apaugošana visbiežāk ir ārēja. Drostalošanās notiek apmēram tāpat kā *Gastropoda* klasei, un tās rezultātā izveidojas trohoforas tipa kāpurs. Tālāk attīstība interesanta ar to, ka čaula aizmetas trohoforas mugurpusē sākumā kā nedalīta plātnīte, kura tikai vēlāk pārliccas pa viduslīniju un pārveidojas par divvāku čaulu, pie tam liekuma vieta saglabājas kā ligaments.

Dažādu izmaiņu rezultātā trohofora pārvēršas par daudziem gliemeņu raksturīgu kāpuru — burinieku jeb veligeru (472. att.). Trohoforas augšējā daļa ar prototrohu pārveidojas par buru (*velum*) — ar garām skropstiņām klātu disku, kas kalpo peldēšanai. Diska centrā atrodas paura plātnīte ar maņu skropstiņu pušķi. Veligera divvāku čaula labi attīstīta un apņem visu kāpura ķermeni; peldot bura tiek izbīdīta no čaulas uz āru. Veligera organizācija jau ļoti tuva pieauguša gliemņa organizācijai.



471. att. *Lamellibranchia* žaunas. Shematiski ķermeņa šķersgriezumi žaunu apvidū (pēc Langa):

A — *Protobranchia*, B — *Filibranchia*, C — *Eulamellibranchia*, D — *Septibranchia*; 1 — ligaments, 2 — čaulas vāks, 3 — ktenidija ass, 4 — ktenidija ārējā lapina, 5 — ktenidija iekšējā lapina, 6 — mantija, 7 — kāja, 8 — mantijas dobums, 9 — viduklis, 10 — ārējais žaunu pavediens, kas sastāv no lejupejošās un augšupejošās daļas, 11 — iekšējais pavediens, 12 — muskuļota šķerssienīņa, izveidojusies no žaunu rajoniem, kas pieauguši pie mantijas un kājas, 13 — šķerssienīgas atvere.



472. att. *Dreissena polymorpha* attīstība (pēc Mak-Braida):

A — trohofora, no vēderpuses, B — veligers, no priekšpuses, C — tas pats, no sāniem; 1 — paura plātīte ar skropstīņu kūlīti, 2 — prototrohs, 3 — mute, 4 — pakalējais skropstīņu kūlītis, 5 — kāja, 6 — žaunu aizmetnis, 7 — anālā atvere, 8 — slēdzejmuskulis, 9 — pedālais ganglijs, 10 — viscerālais ganglijs, 11 — sirds aizmetnis, 12 — viduszarņa, 13 — čaulas vāks, 14 — muskuļu kūlītis, 15 — aknas, 16 — bura.

Tam ir kājas aizmetnis, mantija, nervu sistēmas gangliji, kuņģis, aknas utt., bet izvadorgāni vēl ir protonefrīdiji.

Pēc zināma planktoniska dzīvesveida perioda veligers nosēžas uz ūdenstilpes dibena, pie tam bieži piestiprinās ar bisusa pavedienu, zaudē buru un pakāpeniski pārvēršas par jaunu gliemi.

Saldūdens formu (*Unionidae* dzimta), piemēram, bezzobes, attīstība notiek interesanti. Olas tās iedēj žaunās (starp ārējām un iekšējām žaunu lapiņām). Te no tām attīstās divvaku kāpuri — glohīdiji (473. att.), kas stipri atšķiras no mātes organisma. Glohīdiju čaulu vāki ir ieapaļi; pie to vēderpuses malas ir zobs ar saliektiem asiem zobņiem. Slēdzejmuskulis ir viens, bet ne divi kā pieaugušam dzīvniekam. Vairums orgānu vēl ir nepilnīgi attīstīti: kāja rudimentāra, žaunu nav. Kāpura vidukļā vēderpuses vidū stiepjas garš un lipīgs bisusa pavediens, kas izdalījis no bisusa dziedzera atveres. Kad garām gliemim ar glohīdijiem peld zivs, gliemis izgrūž glohīdiju caur izvadsifonu apkārtējā ūdeni. Ar bisusa pavediena un atskabargaino čaulas malu palīdzību glohīdiji piestiprinās pie zivs žaunām vai spurām. Glohīdiju kairinātais epitēlijs ap radīto nelielo brūcīti zivs ķermenī sāk augt un pamazām pārklāj kāpuru. Izveidojas augonis, kura iekšpusē glohīdiji barojas uz saimnieka rēķina, aug un dažu nedēļu laikā iziet tālāko attīstību. Tas pamazām pārvēršas par miniatūru gliemi, augonis plīst, jaunā gliemene iznāk no tā un nosēžas uz ūdenstilpes dibena. Tātad *Unionidae* attīstība ir saistīta ar īslaicīgu parazitismu, kas ir izdevīgs gan no barošanās viedokļa, gan no gauso gliemeņu tālākas izplatīšanās viedokļa.

Ekoloģija. Gliemenes ir mazaktīvi dzīvnieki, kas uzturas ūdenstilpju dibenā, nereti pilnīgi vai daļēji ierakušies gruntī. Dažām formām raksturīgs nekustīgs dzīvesveids, jo tās piestiprinās pie klintīm vai aļģēm ar bisusa pavedieniem (*Mytilus*, *Pinna* u. c.) vai noturīgi pieaug ar čaulas vāku pie substrāta (*Osireia*, *Pinctada*, fosilās formas; 465. att. u. c.). Tās izlaiž caur mantijas dobumu milzīgu ūdens daudzumu, kura pastāvīgu pieplūdi nodrošina mantijas, žaunu un mutes lēveru skropstīņepitēlija darbība. Tajās vietās, kur gliemeņu īpaši daudz, piemēram, austeru un mītilu iedobēs, šie moluski kļūst par spēcīgiem dabiskajiem ūdens

attīrītājiem (biofiltratoriem). Ir aprēķināts, ka mitīlus, kas apdzīvo 1 m² ūdens tilpes dibena, diennakts laikā var pārfiltrēt līdz 280 m³ ūdens. Sajā ziņā gliemenēm ir līdzība ar sūkļiem.

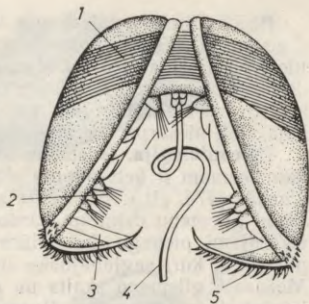
Dažas gliemenes, it īpaši *Pholas*, *Lithophaga*, spēj urbt ejas mīkstsos kalnu iežos, piemēram, kaļķakmeņos. Ir zināms, ka Serapa svētnīcas kolonnās Neapoles tuvumā ir *Lithophaga* izurbtas cilvēka auguma augsturnā. *Lithophaga* esamība kolonnās norāda uz to, ka kopš svētnīcas būves sākuma (mūsu ēras pirmie gadsimti) sauszeme šajā rajonā bija nogrimusi zemāk par jūras līmeni (tad *Lithophaga* izurba ejas), bet pēc tam vulkāniskās darbības rezultātā tā atkal pacēlās.

Lamellibranchia derīgā un kaitīgā nozīme. Zināma pozitīva nozīme gliemenēm ir perlamutra un pārļu ieguvē. Perlamutra pogām un citiem izstrādājumiem noder daudzās saldūdens dzimtas (*Unionidae*) sugas. Sevišķi bagātas ar tām ir Ziemeļamerikas upes, kur ir vairāki desmiti rūpniecisku šīs dzimtas sugu. Eiropā un tieši Padomju Savienībā to ir nedaudz: *Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Margaritifera* u. c. Izstrādājumiem der čaulas, kuru perlamutra slāņa biežums ir apmēram 2,5 mm.

Labu pārļu veidošanos var novērot tikai nedaudzām sugām. Visaugstāk vērtē jūraspērleņes (*Pinctada*) pērles. Jūraspērleņe sastopama Sarkanajā jūrā, Indijas un Klusajā okeānā. Tā dzīvo nelielā dziļumā (5—15 m), un agrāk tās zvejoja nirēji. Tagad dažās zemēs (Japānā) ierīko speciālas saimniecības pērleņu audzēšanai. Pērleņem veic vienkāršu operāciju, kas stimulē pērles veidošanos. Saldūdens pērleņe (*Margaritifera*), kas arī ražo kaut neliela izmēra, bet samērā labas pērles, sastopama mūsu ziemeļu upēs un ezeros.¹

Daudzas jūru gliemenes izmanto pārtikā acimredzot jau no seniem laikiem. Par to liecina akmenslaikmeta izrakumu «virtuves atkritumos» atrastās čaulas. Sajā ziņā visaugstvērtīgākās ir austeres (*Ostrea*; 474. att.), kuras jau romieši audzēja īpašos baseinos. Mūsu laikā ar austeru rūpniecību nodarbojas Anglijā, Francijā, ASV un Japānā. Anglijā ikgadējais austeru patēriņš sasniedz 2 miljardus. Gliemenes ne tikai salasa austeru iedobēs, t. i., Ziemeļu jūras un Atlantijas okeāna sekļos, bet arī speciāli audzē. No citiem ēdamiem gliemjiem jāmin Tālo Austrumu ķemmite (*Pecten yessoensis*) un mitīls (*Mytilus edulis*; 475. att.). Mitīls satopams piekrastē, bēguma joslā. To pasaules ieguve sastāda ap 2—2,5 milj. cnt gadā. Mūsu zemē arī intensīvi nodarbojas ar vēdekļgliemeņu un mitīlu rūpniecību, tiek veikti pasākumi to mākslīgai audzēšanai.

Lamellibranchia klases kaitīgs pārstāvis ir kuģurbis (*Teredo navalis*). Kuģurbis (476. att.) ir bālgans, tārpveidīgs dzīvnieks līdz 10 cm garumā, kura čaula reducēta līdz divām mazām plātnītēm. Kuģurbis urbj garas ejas kuģu koka pamatnēs, ostu pājos u. c. Pie mums kuģurbis sastop Melnajā jūrā un Tālajos Austrumos.



473. att. Bezzobes (*Anodonta cellensis*) gļohidijs ar pusatvērtiem vākiem; skats no priekšpuses (pēc Herbersa):

1 — kāpara slēdzējmuskuļi, 2 — manu sariņu kūlīši, 3 — čaulas malas zobs, 4 — bisusa pavediens, 5 — zobiņi uz čaulas malas zoba.

¹ Latvijas PSR aizsargājama ir ziemeļu upespērleņe (*Margaritana margaritifera*) (Tulk.).

PSRS Eiropas daļas upēs un ezeros, kā arī Arāla jūrā plaši izplatīta dreisena (*Dreissena polymorpha*; 477. att.). Šis gliemis ar bisusa pavedieniem piestiprinās pie dažādiem zemūdens priekšmetiem. Dažās ūdenstilpēs dreisenas savairojas tādos daudzumos, ka traucē dažādu hidrotehnisku iekārtu normālu darbību, var nokļūt ūdensvados, kurus aizsprosto, un, bojā ejot, piesārņo dzeramo ūdeni.

Paleontoloģija. Gliemeņu fosilijas ir zināmas kopš kembrija. Vissenākām formām ir heterodonta slēdzene, un tās nedaudz atgādina mūsdienu *Nucula* (478. att.). Tās uzskata par izejformu daudzām fosilajām un mūsdienu gliemeņu dzimtām. Ordovika periodā formu skaits un daudzveidība ievērojami pieauga, bet silūra nogulumos jau atrodami daudzu dzimtu pārstāvji, kuri saglabājušies līdz mūsdienām (*Mytilidae*, *Pteriidae* u. c.). Mezozoajā gliemeņu skaits un daudzveidība strauji pieauga. Ipašu interesi izraisa dažas gliemenes (juras—krīta periodos) ar savu piestiprināto nevienādvāku čaulu, kas reizēm sasniedz 1,5 m augstumu (465. att.).

Dažām sugām (*Requienia*) lielais apakšējais vāks, kurā novietojas gliemenes ķermenis, bijis spirāliski savīts, atgādinot gliemežu čaulu. Tie bija silto jūru iedzīvotāji, kas bieži sastopami koraļļu rīfos. Kainozoja savus ziedulaikus sasniedza formas ar heterodontu slēdzeni. Gliemeņu lielais skaits un labā saglabāšanās ļauj tās uzskatīt par svarīgiem un vadošiem parakmeņojumiem.

Klasifikācija. Gliemenēm ir pieņemtas vairākas atšķirīgas sistēmas. To klasifikācija var balstīties uz dažādām pazīmēm — uz slēdzenes, slēdzējmuskuļu, žaunu uzbūves īpatnībām. Pēc žaunu uzbūves gliemenes iedala 4 kārtās.

1. kārtā. Pirmgliemenes (*Protobranchia*) — neliela, visprimitīvāko gliemeņu grupa, kurai raksturīgi ir tipiski ktenidīji, kāja ar pēdu, statocisto, pleirālo gangliju norobežotība no cerebrālajiem ganglijiem, dzimumceļu trūkums. Dzīvo galvenokārt ziemeļu jūrās, parasti sīkas formas. Pārstāvji: *Joldia*, *Nucula* (478. att.).

2. kārtā. Pavēdienžauņi (*Filibranchia*). Žaunu lapiņas izstieptas garos, uz pusēm saliektos pavēdienos (471. att. B). Pārstāvji: *Arca noae*, *Mytilus* (475. att.), vēdekļ-



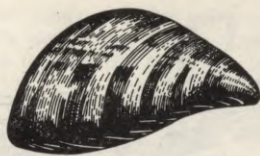
474. att. Jaunās austeres *Ostrea* uz koka gabala (no Dogela).



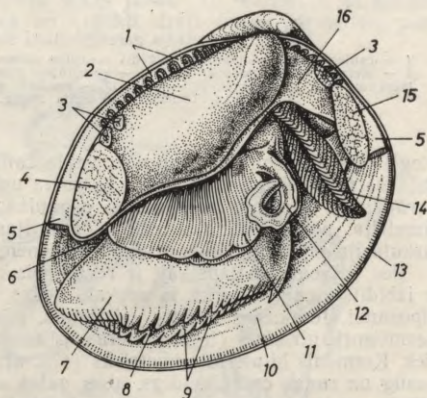
475. att. Mitils (*Mytilus edulis*) piestiprinājies pie substrāta ar bisusa pavedieniem (no Hešelera).



476. att. Kuğurbis (*Teredo navalis*) un tā izurbītas ejas koka gabalā (pēc Meijera un Mebiusa).



477. att. *Dreissena* čaula.



478. att. *Nucula tenuis* (*Protobranchia*), no kreisās puses. Kreisais čaulas vāks un mantija noņemti (pēc Ivanova):

1 — mantijas izaugumi starp taksodontas slēdzenes zobiem, 2 — viduklis, 3 — kājas muskuļi, 4 — priekšējais slēdžmuskulis, 5 — kreisais nogrieztas mantijas daļa, 6 — mute, 7 — kāja, 8 — kājas pēda, 9 — kājas papillas, 10 — labā mantija, 11 — mutes lēveri, 12 — mutes lēveru piedevas, 13 — mantijas muskuļi, 14 — kreisais ktenidijs, 15 — pakalējais slēdžmuskulis, 16 — mantijas gļotu dziedzeris.

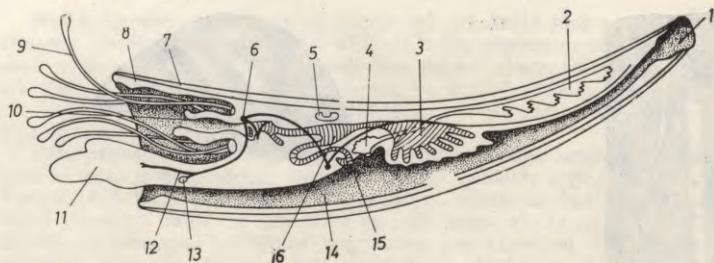
gliemene (*Pecten*), austere (*Ostrea*; 474. att.), jūraspērlene (*Pinctada margaritifera*), *Lithophaga*, kas grauž ejas kaļķu iežos.

3. kārtā. Lapžauņi (*Eulamellibranchia*). Zaunas pārvērtušas par divkārsi režģotām plātnītem. Pie šīs kārtas pieder vairums gliemeņu, resp., visas mūsu saldūdens gliemenes (upespērlene — *Margaritifera*, *Unio*, *Anodonta*, *Dreissena*) un daudzas citas sugas (ēdamā sirsniņa — *Cardium*, kuğurbis — *Teredo* (476. att.) un *Pholas*, kas spēj urbt ejas kokā un mīksto kalnu iežos; *Tridacna* — koraļļu rifu tipisks iemitnieks u. c.).

4. kārtā. Dobumžauņi (*Septibranchia*) ir nelieli jūras, galvenokārt dziļūdens gliemji ar reducētām žaunām. To mantijas dobums ar muskuļotu sienīgu, kurā ir atveres, sadalīts 2 daļās. Gāzu maiņa notiek augšējā mantijas dobuma daļā.

IV KLASE. LĀPSTKĀJI (SCAPHOPODA)

Sajā klasē ietilpst neliels skaits (300 sugu) jūras gliemju, kuri apvieno dažas gliemeņu (*Lamellibranchia*) un vēderkāju (*Gastropoda*) īpašības. Arēji *Scaphopoda* drizāk atgādina vēderkājus, jo tiem ir nedalīta,



479. att. Lāpstkāja garengriezuma shēma (no Kestnera):

1 — čaulas virsotnes atvere un augšējā mantijas atvere, 2 — dzimumdziedzeris, 3 — aknas, 4 — niere, 5 — perikārdas ar sirdi, 6 — cerebrālais ganglijs, 7 — čaula, 8 — mantija, 9 — tvērejtastekļi, 10 — mute, 11 — kāja, 12 — pedālais ganglijs, 13 — statocista, 14 — mantijas dobums, 15 — anālā atvere, 16 — kuņģis.

viegli izliektas koniskas caurules veida čaula ar atverēm abos galos. No lielākās priekšējās atveres ārā nāk galva un kāja. Lidzība ar vēderkājiem parādās arī gremošanas sistēmas organizācijā. Tajā pašā laikā ķermeņa simetrija, nervu sistēmas uzbūve, mantijas dobuma raksturs un ūdens cirkulācija tajā lāpstkājus tuvina gliemenēm.

Pēc dzīvesveida lāpstkāji ir racēji, pie tam čaulas pakalģals vienmēr ir izbīdīts virs grunts un to apskalo ūdens, kas dzīvniekiem nepieciešams elpošanai. Ierakušies smiltis vai dūnās, gliemji no turienes atdala sikus bezmugurkaulniekus (foraminiferas, gliemeņvēžus u. c.), no kuriem pārtiek. Ķermenis bilaterāli simetrisks (479. att.). Mantijas krokas vēderpusē saaug un rodas cauruļveidīgs, abos galos atvērts mantijas dobums. Tajā atveras galazarna un nieres. Ūdens cirkulāciju mantijas dobumā nodrošina mantijas skropstīnepītēja darbība. Ūdens tiek iesūktis pa pakalējo atveri, un, atdevis audienu skābekli, tas pa to pašu atveri izplūst uz āru. Kopā ar ūdeni ārā tiek izvadītas nesagremotās barības daļiņas, ekskreti, bet vairošanās periodā arī dzimumprodukti. Speciālu elpošanas orgānu lāpstkājiem nav.

Galva ir izaugums, kura galā atrodas mute un daudzi diegveida, galos paresnīnāti taustekļi, kuri veic taustes un barības satveršanas funkciju. Taustekļu galos ir sakoncentrētas dziedzeršūnas, kuras izdala gļotas. Pie tām acimredzot pielīp foraminiferas un citi sīki dzīvnieki, no kuriem pārtek lāpstkāji.

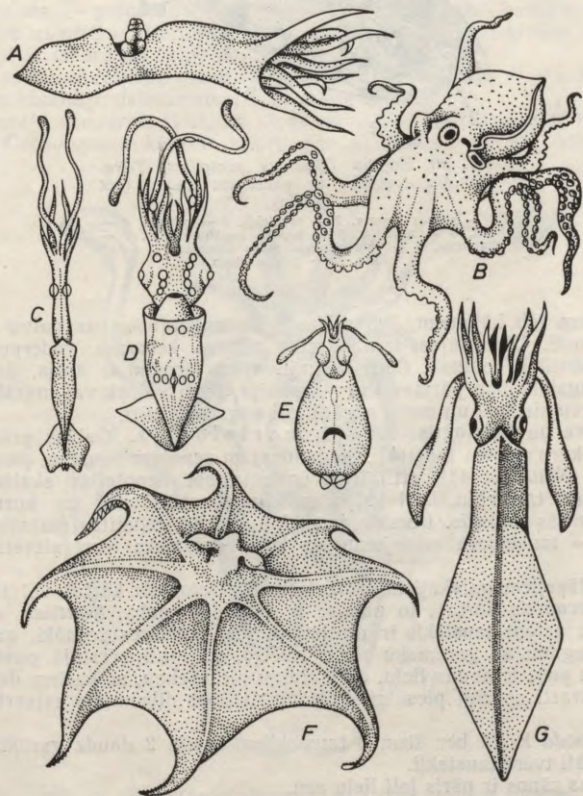
Kāja ir pielāgota rakšanai gruntī. Tā beidzas ar strupu konusu, pie kura pamatnes atrodas pāris sānu lēveru, kas arī devuši pamatojumu klases nosaukumam — lāpstkāji. Pārvietojoties gruntī, kāja tiek spēcīgi izstiepta uz priekšu, sānu lēveri sakļaujas, un kāja viegli iekļūst gruntī. Pēc tam sānu lēveri izplešas un kā enkurs nostiprina kājas galu; kāja tūlīt pēc tam stipri saraujas, pavelkot dzīvnieku uz priekšu.

Nervu sistēma ir izklaidu gangliju tipa. Maņu orgāni vāji attīstīti. Sakarā ar rakšanas gruntī acis reducētas, ir statocistas. Gremošanas sistēmai raksturīga rikle ar žokļiem un radulu. Ir pāra aknas. Asinsrites sistēma lakunāra, stipri reducēta; sirds bez priekškambariem. Nieres ar perikardu nesavienojas. Nepāra dzimumdziedzeris atveras labajā nierē. Lāpstkāji ir šķirdzīmumiski. Olas attīstās jūras ūdenī. Drošalošanās norit spirāliski. No olas iznāk tipisks trohoforveidīgs kāpurs. Lāpstkāji zināmi kopš ordovika perioda, kaut arī to fosilijas atrastas reti. Izmīrušo sugu skaits nepārsniedz 200. Mūsdienu *Scaphopoda* iedalās 2 dzimtās, kuru

pārstāvji atšķiras pēc izmēriem un kājas uzbūves. Tās ir galvenokārt dienvidu, nereti tropu sugas. Mūsu ziemeļu jūrās visai parasti ir samērā lielle *Dentalium entale* un *Siphodentalium lobatum*, kuru čaula ir tikai dažus milimetrus gara.

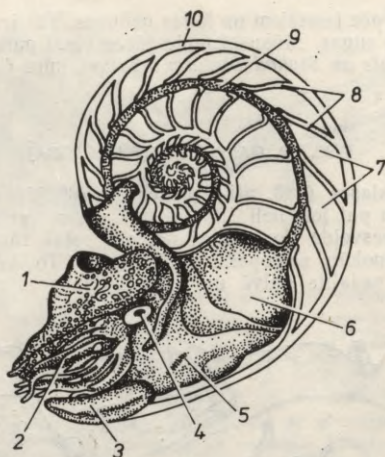
V KLASE. GALVKĀJI (CEPHALOPODA)

Pie galvkāju klases (480. att.) pieder ap 700 jūrās dzīvojošu sugu. Tie ir lieli, reizēm pat ļoti lieli (līdz 18 m) gliemji ar sarežģītu organizāciju. Pēc dzīvesveida tie ir brīvi peldoši, retāk rāpojoši, ļoti kustīgi plēsēji, kas galvenokārt sastopami siltās jūrās. To ķermenis bilaterāli simetrisks, krasi sadalīts galvā un viduklī. Daļa kājas pārveidota par



480. att. Dažādi galvkāji (pēc Hūna):

A — peldošs dziļūdens astonkājis *Amphitretus pelagicus*, B — astonkājis *Benthocopus profundorum*, C — gaismas orgāniem — *Lycoteuthis diadema*, D — dziļūdens pelāģisks kalmārs *Doroteopsis sagitta*, E — planktonisks kalmārs *Cranchia scarba*, F — uz mikstas grunts dzīvojošs astonkājis *Cirrothauma murrayi*, G — pelāģisks kalmārs *Loligo edulis*.



481. att. Kuģītis (*Nautilus pompilius*, *Tetrabranchia* apakškl.) ar pārzāģētu čaulu (pēc Ovena):

1 — galvas kapuce, 2 — taustekļi, 3 — piltuve, 4 — acs, 5 — mantija, 6 — iekšējo orgānu maiss, 7 — kameras, 8 — šķērssienu starp kamerām, 9 — sifons, 10 — čaulas siena.

taustekļiem jeb kājeņiem, kas sekundāri pārvietojušies uz galvu un tur apņem muti. Otru kājas daļu pārstāv piltuve ķermeņa vēderpusē pie ieejas mantijas dobumā. Čaula primitīvajām formām ir ārēja, daudzkameru, augstākajiem pārstāvjiem — iekšēja, bieži vairāk vai mazāk reducēta. Nervu sistēma un maņu orgāni ļoti augsti attīstīti.

Uzbūve un fizioloģija. Ārējā morfoloģija. Galvas priekšgalā ir mute, kuru apņem taustekļi. Nedaudzajām senajām formām, piemēram, kuģītim (*Nautilus*; 481. att.) ir ievērojams, bet nenoteikts skaits tievu tārpveidīgu taustekļu, kuri kalpo medijuma satveršanai un kurus var ievilkat īpašās makstīs. Dorsālo taustekļu spēcīgi attīstītās makstis veido kapuci — muskuļotu veidojumu, ar kuru dzīvnieks var aizvērt ieeju čaulā.

Augstākajiem galvkājiem ir pavisam 8 (*Octopoda* kārtā) vai 10 taustekļi (*Decapoda* kārtā), to uzbūve ir citādāka nekā *Nautilus* uzbūve. *Octopoda* astoņi taustekļi ir muskuļoti, pie pamatnes resnāki, galā tievāki izaugumi ar garenisku rievu iekšējā, uz muti vērstajā pusē. Sajā taustekļu pusē ir daudz lielu, diskveidīgu piesūcekņu, ar kuriem dzīvnieks var neparasti spēcīgi piesūkties pie ūdenstilpes dibena un satvert medījumu.

Decapoda kārtā bez šiem 8 taustekļiem ir vēl 2 daudz garāki, galos paplašināti tvērējtaustekļi.

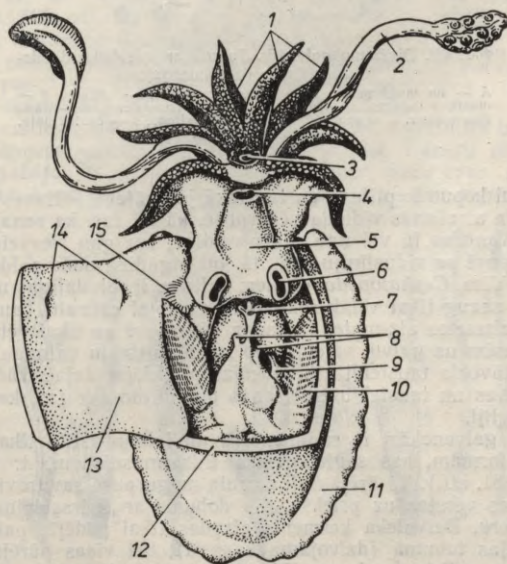
Galvas sānos ir pāris ļoti lielu acu.

Vidukli no visām pusēm apņem mantija. Mugurpusē tā veido paša vidukļa ķermeņa segu, vēderpusē to no vidukļa atdala mantijas dobums. Uz robežas starp vidukli un galvu mantijas dobumu ar ārēdi vēderpusē savieno sprauga. Šis vēdera spraugas noslēgšanai augstākajiem galvkājiem ir īpašs veidojums: pāris pusmēnesveida bedrīšu vidukļa vēder-

pusē un atbilstoši tām mantijas iekšpusē divi cieti skrimšļa pauguriņi jeb pogas (482. att.). Ar mantijas muskulatūras palīdzību mantija piespiežas pie vidukļa, pogas iegrimst pūsmēnēs bedrītēs un it kā piepogā mantiju pie ķermeņa, aizverot vēdera spraugu. Starp abām pūsmēnēsveida bedrītēm vidukļa vēderpusē atrodas piltuve — muskuļota, koniska caurule, kas saaugusi ar vidukli. Piltuves paplašinātais pakalģals atveras mantijas dobumā, sašaurinātais priekšģals — uz āru. Piltuve noder kustībai. Kad mantijas sprauga ir aizvērtā, mantija ar tās daudzo muskuļu palīdzību tiek piespiesta pie vidukļa, un ūdens no mantijas dobuma ar spēku tiek izgrūsts ārā caur piltuves priekšējo atveri, izraisot dzīvniekā atpakaļvirziena kustību. Pēc tam sprauga atveras un mantijas dobums piepildās ar ūdeni. Tad atkal no jauna sprauga aizveras, rodas mantijas spiediēns un jauna kustība. Mantijas ritmiska saraušanās un ūdens izspiešana, no vienas puses, kalpo ūdens maiņai mantijas dobumā elpošanas aktā, no otras puses, — peldēšanai, kas galvkājiem notiek grūdienveidīgi ar pakalģo galu uz priekšu. Ķermeņa sānos nereti veidojas ādas krokas, kas notur ķermeni līdzsvarā un kalpo par spurām.

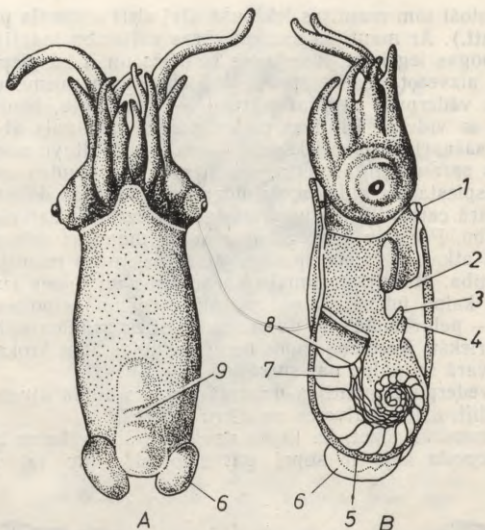
Ķermeņa vēderpusē mantijas dobumā atveras anālā atvere, tās sānos atrodas ktenidiji, dzimumatveres un nieru atveres.

Pirmajā acumirklī šķiet, ka kājas nav, taču šis trūkums ir tikai šķietams. *Cephalopoda* kāja ir stipri pārveidojusies, un tai atbilst divi



482. att. Sēpija (*Sepia officinalis*) ar atvērtu mantijas dobumu, no vēderpusē (pēc Pfurtsellera):

1 — taustekļi ar piesūcekņiem, 2 — tvērējtausteklis, 3 — mute, 4 — piltuves atvere, 5 — piltuve, 6 — pogu skrimšļa bedrītes, 7 — anālā papilla ar anālo atveri, 8 — nieru papillas, 9 — nepāra dzimumpapilla, 10 — žaunas, 11 — spura, 12 — mantijas griezuma vieta, 13 — atlocītā mantija, 14 — pogu skrimšļa pauguriņi, 15 — mantijas zvaigzņveida ganglijs.



483. att. Divžaunu galvkājis *Spirula* ar spirālisku daudz-kameru čaulu (no Natalija):

A — no mugurpuses, B — garengriezums; 1 — piltuve, 2 — mantijas dobums, 3 — anālā atvere, 4 — izvadatvere, 5 — gaismas orgāns, 6 — spura, 7 — čaula, 8 — sifons, 9 — čaulas daļa, klāta ar mantiju.

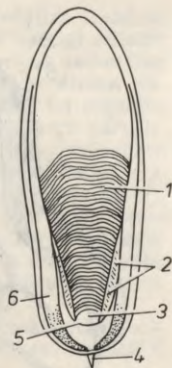
pārveidojumi kopumā: piltuve un taustekļi jeb kājeņi. Piltuves homoloģiju kājai pierāda atrašanās vidukļa vēderpusē, kā arī tas, ka senajam un primitīvajam *Nautilus* tā vēl nav cauruļveidīga, bet gan rievveidīga un atveras vēderpusē pa vidusliniju, t. i., tā ļoti atgādina dažu peldošo *Gastropoda* kāju. Visu *Cephalopoda* digļiem piltuve ir divdaļīga, un tās abas sānu malas saaug tikai vēlāk sekundāri, veidojot cauruli. Taustekļi attīstības laikā aizmetas aiz mutes ķermeņa vēderpusē un tikai vēlāk pavisās no abām pusēm uz galvu, veidojot ap muti taustekļu vainagu. Tātad pēc sākotnējā stāvokļa taustekļi atbilst kājas priekšējai daļai. Taču pats galvenais piltuves un taustekļu izcelšanās pierādījums ir tas, ka tos inervē pedālie gangliji.

Čaula galvenokārt ir rudimentāra un labi attīstīta tikai vienai no senākajām formām, kas saglabājusies līdz mūsdienām, t. i., kuģitīm (*Nautilus*; 481. att.). Tā ārēja kaļķa čaula mugurpusē savita vienā plaknē. Čaulas vītnes vērstas uz priekšu, tās dobums ar šķērssienu sadalīts virknē kameru. Dzīvnieka ķermenis atrodas tikai pēdējā, pašā lielākajā no tām, ieejas tuvumā (dzīvojamā kamera), bet visas pārējās kameras pilda gāze un neliels daudzums šķidrums. Izmantoties gāzes un šķidrums tilpuma attiecībām, dzīvnieks var vai nu pacelties, vai nolaisties ievērojamā dziļumā, izmantojot čaulu kā savdabīgu hidrostatisku aparātu. Katras šķērssienu vidū ir neliela atvere. Pa visām atverēm cauri kamerai iet tievs, cilindrisks vidukļa pakaļgala izaugums — sifons. Pašu pirmo un mazāko čaulas kameru sauc par embrionālo kameru. Paleozoja un mezozoja nagulumos atrastas vairāku tūkstošu *Cephalopoda*

klases sugu fosilijas ar čaulām, kuru uzbūve atbilst *Nautilus* čaulas vispārīgajam uzbūves tipam. Mūdienu galvkājiem čaula vairāk vai mazāk reducēta, tās izmēri samazinājušies, un, apaugot ar mantijas sānu krokām, tā kļuvusi iekšēja. Interesantajai dziļūdens formai *Spirula* (483. att.) ir tāda pati daudzkameru čaula kā kuģitīm, bet tā ir tik maza, ka pēdējā kamerā ietilpst tikai neliela dzīvnieka ķermeņa daļa, un spirulas ķermenis apaudzis čaulai no visām pusēm.

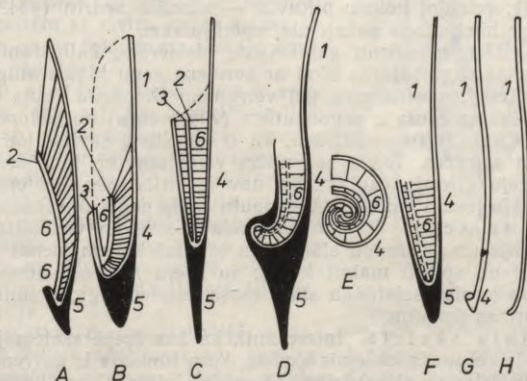
Citiem *Cephalopoda* klases pārstāvjiem, kuriem vēl saglabājusies čaula, tā ir sarežģītas uzbūves kaļķa plātnīte vidukļa mugurpusē zem ķermeņa seģām, kā, piemēram, sēpijai (*Sepia*; 484. att.). Tādas čaulas mugurpusi sedz plāns ragvielas slānis (*proostracum*), bet pakalģals veido ļoti mazu konusu, kas beidzas ar kaļķa radziņu — rostrumu (*rostrum*).

Čaulas galvenā masa sastāv no daudzām blīvi saķārtotām kaļķa plātnītēm, kuras atiet slīpi uz leju (uz ķermeņa vēderpusi) no *proostracum*. Spraugas starp plātnītēm ir ļoti šauras, un tās aizpilda irdena kaļķa masa. Šādas čaulas izcelsme noskaidrojās, salīdzinot to ar izmīrušo mezozoja belemnītu (*Belemnites*; 485. att. C) čaulu. Belemnītu čaula ir garš, taisns konuss ar daudzām ļoti šaurām kamerām, kuras citu no citas atdala šķērssienušas. Tādu čaulu sauc par *fragmokonu*. Tuvāk pie konusa vēderpuses šķērssienušām cauri iet sifons. Čaulas mugurpuse izstiepta uz priekšu kā plānas ragvielas plātnītes turpinājums. Pakalģalu apņem spēcīgs konisks kaļķa futrālis. Parasti no belemnītu čaulām saglabājas tikai šie gala futrāļi, kurus tautā sauc par «velna pirkstiem» un kuru garums sasniedz 10—20 cm un pat vairāk.



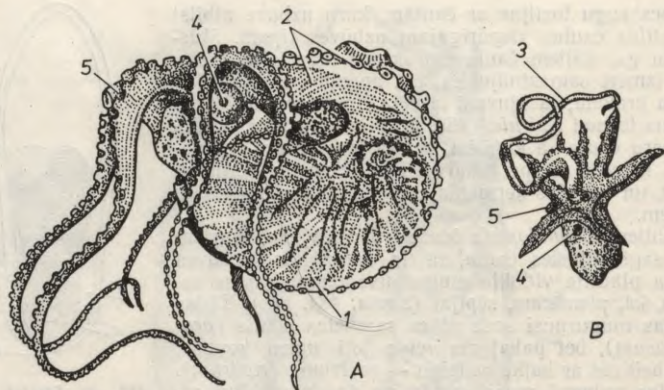
484. att. Sēpijas (*Sepia officinalis*) čaula, no vēderpuses (pēc Meijera):

1 — fragmokona mugurpuses satuvinātās šķērssienušas, 2 — *proostracum* sānu mala, 3 — sifonālā bedrīte, 4 — rostrums, 5 — sifonālās caurules vēdera sienas rudiments, 6 — *proostracum* pakalģēja mala.



485. att. Dažādu galvkāju čaulu uzbūves shēma sagītālā griezumā; čaulas vēderpuse vērstā uz kreiso pusi (no Hešlera):

A — *Sepia*, B — *Belosepia*, C — *Belemnites* (fosila), D — *Spirulirostra* (fosila), E — *Spirula*, F — *Ostracoteuthis* (fosila), G — *Ommastrephes*, H — *Loligopsis*; 1 — *proostracum*, 2 — sifonālās caurules mugurpuses mala, 3 — sifonālās caurules vēderpuses mala, 4 — kameru kopums — fragmokon, 5 — rostrums, 6 — sifonālās caurules dobums.



486. att. Argonauts (*Argonauta*) (pēc Dogela):

A — mātīte čaulā (samazināta), B — tēviņš (pallelināts); 1 — čaula, kas redzama cauri taustekļim (kājenim); 2, 3 — hektokotils, 4 — acs, 5 — piltuve.

Pēc sēpijas fosilā radnieka *Belosepia* (485. att. B) čaulas uzbūves var secināt, ka *Sepia* ragvielas *proostracum* atbilst *Belemnites* muguras plātnītei, sēpijas nelielais rostrums atbilst belemnītu milzīgajam velna pirkstam, bet no *Belemnites* koniskās čaulas saglabājusies galvenokārt tās muguras daļa, turpreti vēdera daļa gandrīz pilnīgi izzudusi. Fragmokona muguras daļas starpsieniņas stipri satuvinājušās (*Sepia* čaulas slīpās plātnītes), starptelpas starp tām piepildījušās ar kaļķi, un rezultātā šī čaulas daļa pārvērtusies par kārtainu, porainu kaļķa plātnīti. Fragmokona pakalģals tomēr saglabājis ne tikai muguras, bet arī vēdera sienu (485. att. A), veidojot nelielu piltuvīti — sifonālo bedrīti (484. att.), kuras dobums atbilst sifona pakalģam nodalījumam.

Dāziem citiem mūsdienu galvkājiem, piemēram, kalmāram (*Loligo*) no visas čaulas saglabājušās tikai ar ķermeņa segu klātas muguras ragvielas plātnītes (*proostracum*), bet vairumam *Octopoda* čaula pilnīgi izzudusi. Savdabīga čaula ir argonautiēm (*Argonauta*) no *Octopoda* kārtas (486. att.). Čaula ir tikai mātītēm. Tā ir spirāliski savīta, ļoti plāna un nav sadalīta kamerās. Tas ir sekundārs veidojums un tam nav nekā kopīga ar pārējo gliemju čaulām. To nav izdalījis mantijas epitēlijs, bet īpašu taustekļu leņķu epitēlijs. Argonautu čaula noder olu iznēsāšanai.

Ķermeņa sega. *Cephalopoda* āda sastāv no vienkārtaina cilindriskā epitēlija un saistaudu slāņa zem tā. Galvkājiem piemīt brīnšķīga spēja pēkšņi un spilgti mainīt krāsu; šo spēju kontrolē nervu sistēma. Krāsu maiņu izraisa saistaudu slānī esošo daudzo pigmentšūnu jeb hromatoforu formas izmaiņa.

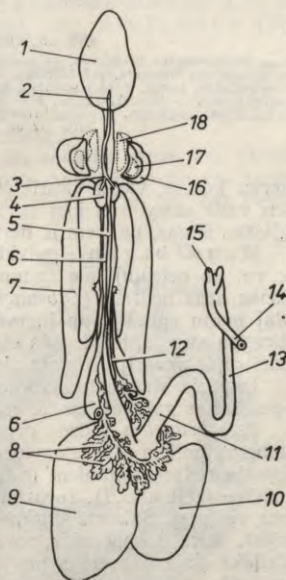
Iekšējais skelets. Interesanti, ka bez ārējā skeleta jeb čaulas galvkājiem ir vēl īpašs iekšējais skelets, kura funkcija ir galvenokārt centrālās nervu sistēmas aizsardzība. To veido skrimslis, kas līdzīgs mugurkaulnieku skrimslim. Skrimslis plata gredzena veidā apņem galvas gangliju sakopojumu, veidojot galvas skrimšļa kapsulu. No tās atiet izaugumi, kas apņem acis un statocistas. Bez tam balsta skrimslis attīstīts pogās, spurās, taustekļu pamatnēs. Kā redzams no apraksta, galvas kapsula fizioloģiski atbilst mugurkaulnieku galvaskausam.

Greimošanas kanāls galvkājiem ir ļoti sarežģītas uzbūves (487. att.). Mute atrodas taustekļu vainaga centrā un ved spēcīgi attīstītā muskuļotā rīklē. Rīklē ir mēle ar radulu, bet radulai barības satveršanā un sasmalcināšanā ir otršķirīga nozīme. Galvenā nozīme ir diviem bieziem muguras un vēdera raga žokļiem, kuri āķveidā saliekti un atgādina papagaiļa knābi. Rīklē atveras viena vai divu siekalu dziedzeru pāru izvadkanāli. To sekretī satur hidrolītiskos fermentus, kas šķel polisaharīdus un olbaltumvielas. Pakalējā dziedzeru pāra izdalījumi ir indīgi. Garais barības vads nereti veido paplašinājumu — guzu (*Octopoda* kārtā). Barības vads pāriet muskuļotā maisveida kuņģī, kas aizņem greimošanas sistēmas pakalējo daļu. No tās pašas kuņģa priekšpusē, kur tam pievienojas barības vads, sākas tievā zarna, kas pēc tam virzās uz priekšgalu. Tievā zarna beidzas ar anālo atveri, kas atrodas vidukļa vēderpusē mantijas dobumā uz īpašas papillas.

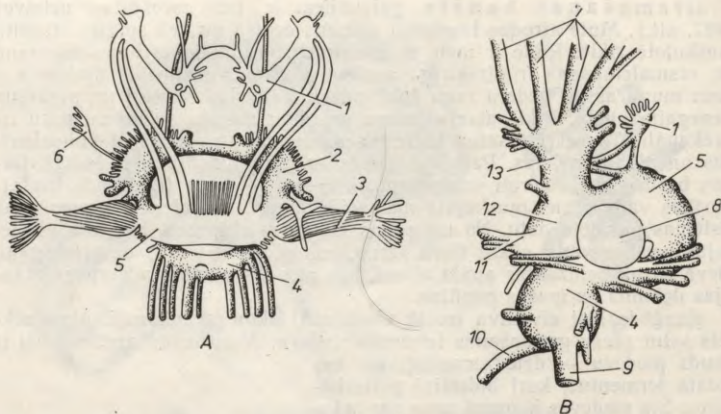
Kuņģī ieplūst divdaivu (retāk vienkāršu) aknu izvadkanāli. Aknu sekretis satur plašu greimošanas fermentu spektru. Aknu izvadkanālos bieži ir daudz piedevu — dziedzerveidojumu, kas izdala fermentus, kuri hidrolizē polisaharīdus. Šīs piedevas kopumā sauc par aizkuņģa dziedzeri. Kā redzams, galvkāju aknas un aizkuņģa dziedzeris pilnībā neatbilst attiecīgajiem mugurkaulnieku orgāniem. Galazarnā pirms paša ānusa atveras t. s. tintes maisa izvadi. Tintes maisis ir liels, bumbierveida dziedzeris, kas izdala melnu, tinteī līdzīgu šķidrumu. Pietiek ar dažiem šī sekreta pilieniem, lai sadalītu lielu ūdens daudzumu. Izdalīdams šo šķidrumu caur ānusu, bet pēc tam caur piltuvi uz āru, *Cephalopoda* nokļūst tumšā mākonī un tumsas aizsegā aizbēg no ienaidnieka. Visi galvkāji ir plēsēji; tie uzbrūk dažādiem vēzveidīgajiem, bet reizēm ar zivīm, kuras satver ar taustekļiem un ar žokļiem un siekalu dziedzeru indi nonāvē.

Nervu sistēma galvkājiem ir augsti attīstīta (488. att. B). Gangliji ir lieli un veido ap rīkli kopīgu nervu masu. Tikai griezumā var redzēt, ka šī masa sastāv no vairākiem ganglijiem; skaidri saskatāms pāra cerebrālais ganglijs un liels viscerālais ganglijs. Pedālo gangliju pārim raksturīga ir to sadalīšanās katram divos nervu mezglos: brahiālajā jeb taustekļu ganglijā un infundibulārajā jeb piltuves ganglijā.

No gangliozās masas pakalējā nodalījumā atiet 2 lieli mantijas nervi, kuri uz mantijas iekšējās virsmas vidukļa priekšējās daļas sānos veido 2 lielus zvaigzņveida ganglijus. Primitīvākajiem *Tetrabranchia* (*Nautilus*) centrālās nervu sistēmas uzbūve ir ievērojami primitīvāka (488. att. A); tā sastāv no trim isiem



487. att. Sēpijas (*Sepia officinalis*) greimošanas sistēma, no vēderpusē (pēc Rezelera un Lamprehta): 1 — rīkle, 2 — kopīgais siekalu izvadkanāls, 3 — siekalu izvadkanāls, 4 — pakalējais siekalu dziedzeris, 5 — barības vads, 6 — galvas aorta, 7 — akna, 8 — aizkuņģa dziedzeris, 9 — kuņģis, 10 — kuņģa izspīlējums, 11 — tievā zarna, 12 — aknu izvadkanāls, 13 — taisnā zarna, 14 — tintes maisa izvadkanāls, 15 — ānuss, 16 — galvas skrimšļa kapsula (pārgriezta), 17 — statocīstas kapsulas dobums, 18 — nervu gredzens (pārgriezta).



488. att. Galvkāju centrālā nervu sistēma:

A — *Tetrabranchia* (*Nautilus*), no priekšpuses (no Kestnera, pēc Grifina). B — *Dibranchia* (*Septia*), no sāniem (no Kestnera, pēc Hillinga, ar izmaiņām); 1 — buķālais ganglijs, 2 — pedālais ganglijs, 3 — optiskais nervs, 4 — visceralais ganglijs, 5 — cerebrālais ganglijs, 6 — nervs uz kapuci un tautskļiem, 7 — tautskļju nervi, 8 — optiskā nerva sākuma vieta, 9 — mantiņas nervs, 10 — nervs uz iekšējiem orgāniem, 11 — piltuves nervs, 12 — infundibularais ganglijs, 13 — brahiālais ganglijs (12 un 13 — pedālā ganglija veidojumi).

nervu lokiem, viena virsrīkles un diviem zemrīkles lokiem, pie tam barības vada sānos visi loki savā starpā savienojas. Lokus viscaur klāj gangliozas šūnas, un tiem ir nervu stiegru (kā *Anphineura*) raksturs.

Maņu orgāni galvkājiem bagātīgi attīstīti. Ožas maņas orgāni ir vai nu osfrādiji pie žaunu pamatnēm (*Nautilus*), vai pāris zem acīm esošu ožas bedrišu (*Dibranchia*) — nelieli ādas padziļinājumi, kurus izklāj maņu epitēlijs un inervē cerebrālie gangliji. Ožas asuma pakāpe ir diezgan augsta, to pierāda eksperimenti ar akliem astoņkājiem (*Octopus*), kuri sajūt akvārijā ielaistu zivi 1,5 m attālumā.

Ir pāris statocistu, kas ieslēgtas skrimšļa galvas kapsulā. Pēc to izoperēšanas galvkāji zaudē orientēšanās spējas telpā.

Tetrabranchia redzes orgāniem ir lielu acs bedrišu tipa uzbūve. To dobumu neliela atvere savieno ar ārvidi (489. att. A). Visu pārējo *Cephalopoda* redzes orgāniem ir lielu, slēgtu, ļoti komplcētu acs pūslīšu tipa uzbūve (489. att. B). To uzbūvi visvieglāk izprast, ja izsekojam acs attīstības vēsturei. Sākumā diglim veidojas primārā acs bedrite (*Nautilus* stadija), kura norobežojas no ādas un pārvēršas par pūslī. Pūšļa sienas dziļākā daļa pārvēršas par tikleni, bet ārējā, ādai pieguļošā daļa kopā ar ārējo epitēliju veido divslāņainu epitēlijķermeni. Ap aci parādās gredzeniska ādas kroka — varavīksnene. Tā uzaug virs acs, bet pilnīgi nenoslēdzas, un centrā paliek atvere — zilite. Epitēlijķermeņa abi slāņi izdala (viens uz āru, otrs — acs pūšļa dobumā) pa caurspīdīgai puslodei. Abas puslodes kopumā izveido lodveida lēcu, kuru pārdala divkārša plāna epitēlijķermeņa plātnīte. Sajā laikā virs acs uzaug jauna gredzeniska ādas kroka — radzene. Vairumam galvkāju radzenes veidotā kārtā virs varavīksnenes pilnībā nenoslēdzas, saglabājot ekscentrisku atveri. Acs tiklene sastāv no ļoti garām (reizēm līdz 0,5 mm) šūnām. Pie tās pienāk spēcīgs redzes nervs, kas zem pašas acs veido ļoti lielu acs gangliju ar vairākiem nervu šūnu slāņiem. Galvkāju acim piemīt akomodācijas spēja, kas tomēr

pilnveidojas nevis tā kā cilvēkam, izmainoties lēcas liknei, bet gan lēcai tuvojoties vai attālinoties no tiklenes; šim nolūkam kalpo īpašs skropstains muskulis, kas piestiprināts pie lēcas ekvatora. Bez tam *Cephalopoda* aci ir pielāgojumi redzei stiprākā vai vājākā apgaismojumā.

Dzīvnieka redzes asums daļēji ir atkarīgs no gaismas uztverošo elementu skaita. Galvkāju aci šo elementu ir ļoti daudz. Tā sēpijai (*Sepia*) tiklenes 1 mm² atbilst 105 000 šūnu; kalmāram *Loligo* — pat 165 000. Tas viss liecina par galvkāju acs sarežģīto uzbūvi. Acu uzbūves ziņā galvkāju neatpaliek pat no mugurkaulniekiem.

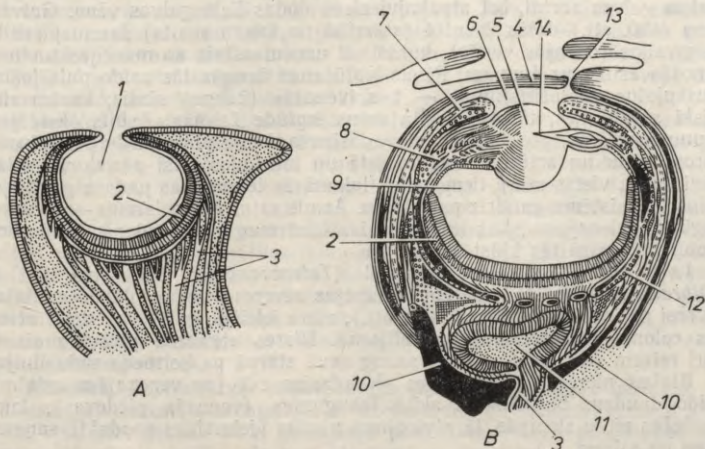
Daudziem galvkājiem (it sevišķi dziļūdens formām) ādā atrodas īpaši gaismas orgāni (480. att. D), kas pēc uzbūves nedaudz līdzīgi acim. Tā *Lycoteuthis diadema* ādā ir 22 šādi orgāni, no kuriem daļa mirdz ultramarīnā, daļa gaiši zilā, bet daži rubinsarkanā fosforiscējošā gaismā.

Elpošanas orgāni. Galvkājiem ir isti ktenidiji. Visiem *Dibranchia* to ir 2, *Tetrabranchia* (*Nautilus*) — 4. Ktenidiji atrodas mantijas dobumā simetriski abās pusēs viduklim (491. att.). Zaunas abpusēji plūksnains, ar brīvajiem galiem vērstas uz priekšu.

Ūdens maiņa mantijas dobumā notiek, saraujoties mantijas muskulatūrai un darbojoties piltuvei. Pēc zaunu skaita *Cephalopoda* iedalās divās apakšklasēs: četržauņos (*Tetrabranchia*) un divžauņos (*Dibranchia*).

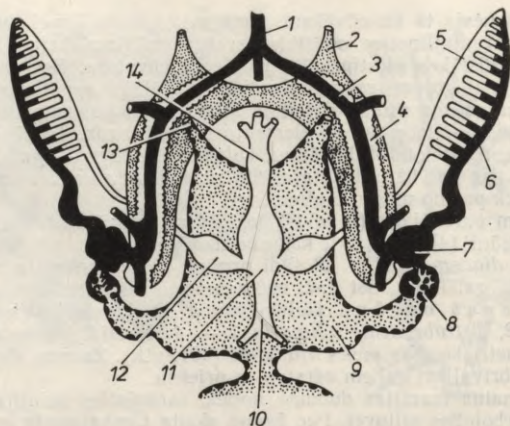
Asinsrites sistēma. Sirds visiem galvkājiem sastāv no viena kambara, kurā no sāniem atveras divi (*Dibranchia*; 490. att.) vai četri (*Tetrabranchia*) priekškambari. No kambara priekšējā un pakalējā gala atiet divas aortas: galvas un iekšējo orgānu aorta.

Galvas aorta iet blakus barības vadam un sadalās zaros, kas virzās uz galvu un taustekļiem. Iekšējo orgānu aorta apgādā ar asinīm zarnu kanālu un dzimumorgānus. Arterijas pāriet kapilāru tīklā, no kura sākas



489. att. Galvkāju acis:

A — *Nautilus* (*Tetrabranchia*) acs griezumā (pēc Hošelera), B — *Sepia officinalis* (*Dibranchia*) acs griezumā (pēc Hensena, ar izmaiņām); 1 — kausveida acs dobums, kas savienots ar ārvidi, 2 — tiklene, 3 — redzes nervs, 4 — radzene, 5 — lēca, 6 — acs priekšējā kamera, 7 — varavīksnene, 8 — muskulis ar skropstīnām, kurš saraujoties tuvina lēcu tiklenei, 9 — stīlķermenis, 10 — skrimsļa kapsulas acs ieaugumi, 11 — optiskais ganglijs, 12 — sklēra (acs skrimsļa apvalks), 13 — acs kameras ārējā atvere, 14 — epiteliķermenis.



490. att. Sēpijas (*Sepia*) asinsrites sistēmas centrālā daļa, žaunas un nierēs (pēc Kestnera):

1 — galvas vēna, 2 — nierēs ārējā atvere, 3 — dobā vēna, 4 — niere, 5 — žaunu aizvadašinsvads, 6 — žaunu pievadašinsvads, 7 — venozā (žaunu) sirds, 8 — perikardiālais dziedzeris, 9 — perikardiālais dobums, 10 — iekšējo orgānu aorta, 11 — sirds kambaris, 12 — priekškambaris, 13 — renoperikardiālā atvere, 14 — galvas aorta. Melni zīmēti asinsvadi, pa kuriem plūst venozās asinis, balti — sirds un asinsvadi ar arteriālajam asinīm.

vēnas. Taustekļu vēnas salasās galvā vienā gredzeniskā vēnā, no kuras blakus galvas aortai, bet atpakaļvirzienā dodas liela galvas vēna. Galvas vēna (490. att.) dalās 2 vai 4 (atkarībā no žaunu skaita) žaunu pievadašinsvados (dobajās vēnās), kuras vēl uzņem asinis no mantijas un nes venozās asinis uz žaunām. Pirms ieplūšanas žaunās tās veido pulsējošus muskuļotus paplašinājumus — t. s. venozās (žaunu) sirdis, kurām ritmiski saraujoties, tiek veicināta asins ieplūde žaunās. Asinis oksidējas žaunu kapilāros, pēc tam pa aizvadašinsvadiem ieplūst sirds priekškambaros. Vēnu un artēriju kapilāri ādā un muskuļos tieši pāriet cits citā, tikai dažās vietās starp tiem paliek lakunārās telpas, kas padara galvkāju asinsrites sistēmu gandrīz par slēgtu. Asinis satur hemociānīnu — ar varu bagātu savienojumu, kas fizioloģiski atbilst mugurkaulnieku asins hemoglobīnam; gaisā tās kļūst zilas.

Izvadašinsistēma sastāv no 4 (*Tetrabranchia*; 491. att.) vai 2 (*Dibranchia*; 490. att.) nierēm. To ārējās atveres atrodas blakus anālajai atverei uz īpašām papillām (482. att.), nieru iekšējie gali kā vienmēr atveras celoma perikardiālajā nodalījumā. Nieres atgādina plašus maisus, kuri reizēm (*Decapoda* kārtā) saaug savā starpā pa ķermeņa viduslīniju.

Blakus nierēm esošie žaunu pievadašinsvadi (ar venozajām asinīm) veido daudzus bārkstainus aklus izaugumus (venozās piedevas), kuri iespējams nieru sienīpās, tā atvieglojot nierēm vielmaiņas produktu saņemšanu no asinīm.

Dzimumsistēma. Galvkāji ir šķirtdzimumiski gliemji, reizēm ar spilgti izteiktu dzimumdimorfismu. Tā *Argonauta* tēviņš ir ievērojami mazāks par mātīti (486. att.).

Dzimumdziedzeris ir viens un atrodas vidukļa pakaļējā daļā, celoma dzimumnodalījumā. Dzimumšūnas uzkrājas celomā un pa dzimumkanā-

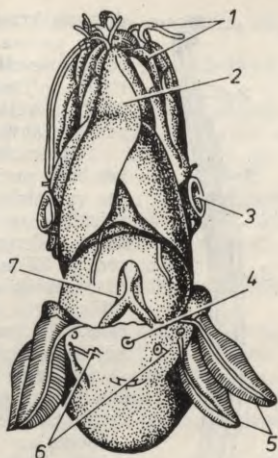
liem tiek izvadītas ārā. Izvadkanāli sākotnēji ir pārskaita, bet daudziem galvkājiem paliek tikai kreisais izvadkanāls. Izvadkanālu pāra uzbūve saglabājas *Nautilus* tēviņiem un mātītēm, *Octopoda* un daļai *Decapoda*.

Kanāliem ir sarežģīta variabla uzbūve. Sēpijas (*Sepia*) tēviņam ir sēklvads, kas paplašinās, veidojot sēklas pūsliti. Tā dziedzerpitēlijs veido spermatorus. Aiz sēklas pūslīša sēklvads atkal sašaurinās un pēc tam pāriet plašā spermatoru somā, kura ar dzimumatveri atveras uz sāniem no anālās atveres. Galvkāju spermatozoidi tiek salipināti ar blīvu apvalku klātos spermatoros (492. att.). Spermatoriem, kas pildīti ar spermatozoidiem, ir īpašs kanāls to izvadīšanai ārā, kas aizvērts ar sarežģītas uzbūves aizbāzni.

Sievišķie kanāli sastāv no olvada, kurā ir neliels olvadu dziedzeris. Bez tam neatkarīgi no dzimumatveres, bet tai kaimiņos mantijas dobumā atveras divu pāru vienā nepāra nidadamentālo dziedzeru atveres. No šo dziedzeru sekrēta veidojas olu apvalks.

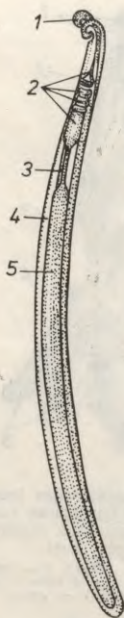
Apaugļošana visbiežāk notiek mātītes mantijas dobumā. Par kopulācijas orgānu kalpo viens no taustekļiem, kurš tēviņiem vairāk vai mazāk atšķiras no pārejiem. Tam ir citāda piesūcekņu attīstība un īpaša karotveidīga piedeva (493. att.). Ar šī taustekļa palīdzību tēviņš ievada spermatorus mātītes mantijas dobumā. Sevišķi īpatnēja ir *Argonauta* tēviņa (486. att.) un dažu tam tuvu ģinšu tēviņu dzimumtaustekļa uzbūve. Tausteklis sākumā veidojas īpašā ādas maisā, kurā tas saritinājies spirālē. Dzimumtaustekļa gals izstiepts garā pavedienā. Taustekli ir dobums, kuru ar ārēdi savieno divas atveres: viena pie pamatnes, otra — taustekļa galā. Kad tausteklis pilnībā izveidojies, maiss, kas to apņem, plīst, un tausteklis iztaisnojas. Taustekļa dobums piepildās ar spermatoriem (vēl nav noskaidrots, kā tas notiek). Pārošanās laikā *Argonauta* dzimumtausteklis atraujas, ilgi saglabā spēju kustēties un pats iekļūst mātītes mantijas dobumā, kur tad ievada spermatorus sievišķajā dzimumatverē. Kad pirmo reizi atklāja šos tēviņiem notrūkušos taustekļus mātītes mantijas dobumā, tos uzskatīja par parazitātiem, un Kivjē tiem piešķīra ģints nosaukumu *Hectocotilus*; šis nosaukums galvkāju dzimumtaustekļiem saglabājies vēl šodien, un tos sauc par hektokotilizātiem.

Attīstība. *Cephalopoda* embrionālajai attīstībai ir daudz īpatnību, ko nosaka galvenokārt olu bagātība ar dzeltenumu. Dzeltenums aizņem gandrīz visu olu, tā nav tikai animālajā polā. Dzeltenuma pārpilnības dēļ drostalošanās ir daļēja, pie tam blastomēros drostalojas tikai animālais pols; te veidojas ieapaļa digļsūnu plātnīte jeb disks (galvkāju daļējo drostalošanos sauc par diskoidālu). Diglis attīstās galvenokārt no animālā diska. Uz diska diglis novietojas tā, ka tā galvas gals vērst pret dzeltenumu, bet pakājējais paliek brīvs. Dzeltenumam apkārt apaug digļa ektoderma un mezoderma, taču tas dzeltenuma maisa veidā paliek



491. att. *Nautilus* mantijas komplekss. Dzīvnieks izņemts no čaulas; skats no vēderpuses, mantija noņemta (pēc Tiles):

1 — taustekļi, 2 — piltuve, 3 — acs, 4 — anālā atvere, 5 — žaunas, 6 — ekskretoras atveres, 7 — penis.



492. att. Sēpijas (*Sepia*) spermatofors (pēc Milne-Edwardsa):

- 1 — spermatofora saritinātais gals, 2 — sēklas izviedēja zarāta dažādas daļas, 3 — savienotājstiegra, 4 — hirtinveida apvalks, 5 — rezervuārs ar spermu.

diezgan krasi norobežots no digļa. Dīglim augot, dzeltenums pamazām tiek patērēts, un dzeltenuma maiss kļūst arvien mazāks. Taustekļi aizmetas aiz mutes divās sānu rindās, piltuve kā divlēveru veidojums atveras vēderpusē un tikai vēlāk tā saaug caurulē. Visa attīstība notiek olā zem tās apvalkiem.

Paleontoloģija. Par visprimitīvākajiem uzskata no kembrija perioda zināmos *Nautiloidea* — mūsdienu *Nautilus* radniekus. Pirmajiem *Nautiloidea* čaula vēl nebija spirāliski savita un izskatījās kā konusveida caurule, kura sadalīta kamerās un kurai cauri iet šaurs sifons (*Orthoceras*). Tādu vai viegli saliektu ragveida čaulu (*Cyrtoceras*) sevišķi daudz atrasts ordovika periodā. Vēlāk parādījās sugas ar spirāliski savītu čaulu kā mūsdienu *Nautilus*. Tās izspieda iepriekšējās formas un pašas saglabājās no triasa līdz mūsdienām.

Ordovika periodā bija izplatīti milzīgie *Endoceras* (īpašas kārtas pārstāvji), kuru taisnā, arī kamerās sadalītā čaula sasniedza 4—5 m garumu. Platajā sifonā, kas aizņēma ap $\frac{1}{3}$ gliemja čaulas diametra, novietojās ievērojama daļa dzīvnieka orgānu. *Endoceras* bija bentiski dzīvnieki.

Devonā parādās neliela grupa samērā sīku galvkāju ar taisnu vai viegli saliektu čaulu — baktrīti. Pēc mūsdienu priekšstatiem, šie dzīvnieki, kas nodzīvoja līdz paleozoja beigām, bija izejforma diviem lieliem galvkāju zariem — amonītiem, kuri zināmi no devona, un belemnītiem. Šī ir sugām un pārstāvjiem ārkārtīgi bagāta kārtu grupa, kas eksistēja paleozojā un mezozojā. Kainozojā amonītu nav, tie izmira kritā perioda beigās.

Amonītiem bija spirāliski savīta daudzkameru čaula, kuras vītnes vairumā gadījumu atradās vienā plaknē. Amonītu čaulai bija dažāda forma (494. att.) ar dažādu ārējo skulptūru un izmēriem. Reizē ar ļoti sīkām sugām bija sastopami isti milži, piemēram, *Pachydiscus*, kura planospirāliskā čaula diametrā sasniedza 2 m. Ziņu par amonītu iekšējo uzbūvi gandrīz nav. Acimredzot to ķermenis bija tārpveidīgi izstiepts. Pieņem, ka tiem bija 10 taustekļu, tintes maiss un, iespējams, tikai 2 ktenīdiji. Taču līdz pat šim laikam nav pierādīts, vai amonīti piederēja pie četrzauņiem vai divzauņiem. Droši vien amonīti bija plēsēji un to dzīvesveids bija peldošs. Tie apdzīvoja zemeslodes jūras simtiem miljonu gadu. So galvkāju neskaitāmās atliekas plaši tiek izmantotas Zemes garozas slāņu ģeoloģiskā vecuma noteikšanai.

Visām pieminētajām galvkāju grupām bija labi attīstīta čaula, kuru pilnīgi varēja ievilkties dzīvnieka ķermenī. Uz šī pamata paleontoloģi tos apvieno vienā ārcāulaiņu grupā. Sākot ar karbonu, parādās galvkāji, kuru čaulai no ārpuses apaug mantija. Tie ir iekšcāulaiņi, kuru sākums, tāpat kā amonītiem, saistās ar baktrītiem, bet tie jau neapšaubāmi ir divzauņi. Šis galvkāju zars savus ziedulaikus sasniedza kainozojā. Te pieder mūsdienu kalmāri un astoņkāji. Starp šīs grupas fosilajiem pārstāvjiem ir īpaši savdabīgi bija belemnīti. Tie parādījās karbonā, ziedulaikus sasniedza jūras un kritā periodā un pilnīgi izzuda paleogēna vidū. Tie acimredzot bija peldoši gliemji. To koniskās čaulas pakaļgalam bija masīva kaļķa konusa veids, kas reizēm sasniedza ievērojamu garumu.

Tieši šī čaulas daļa — rostrums — visbiežāk sastopams mezozoja nogulās.

Fosilo galvkāju sugu skaits bija nesalīdzināmi lielāks par mūsdienās dzīvojošo sugu skaitu. Tas sniedzās līdz 11 000.

Ekoloģija. Galvkāji sastopami tikai jūrās, to dzīvesveids ir dažāds. Vairums pieder pie pelaģiskajiem dzīvniekiem. Tādas sugas kā *Loligo* ir torpēdveidīgas, to pakalģals smails (pārvietojoties vērsti uz priekšu), ķermeņiem ir labi attīstītas spuras.

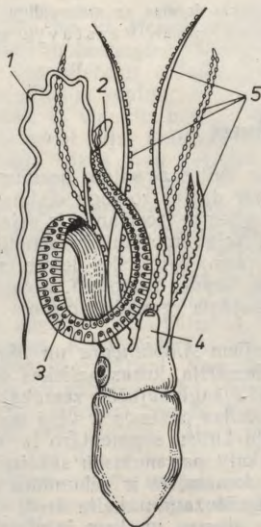
Dažiem bentiskajiem astoņkājiem (*Cirrothauma*) starp taustekļiem attīstās plāna plēvīte, un dzīvnieks kā disks gul ūdenstilpes dibenā. Citi galvkāji dzīvo ūdenstilpes dibenā, nereti slēpjoties spraugās starp akmeņiem. Dziļūdens galvkājiem reizēm ir izbidītas teleskopveida acis.

Galvkāji ir visai lieli dzīvnieki. Pašu mazāko izmēri ir daži centimetri, bet lielos dziļumos dzīvo isti milži.

Sādām formām ir tāds muskuļu spēks, ka tie ļoti reti nokļūst cilvēku rokās un arī tad tikai laimīgas nejaušības dēļ. Tā reiz izdevās dabūt mirstoša kašalota agonijas laikā izmestās milzu galvkāja *Architeuthis* nesagremotās atliekas; šī dzīvnieka nesagremotā taustekļa garums bija ap 10 m, tātad *Architeuthis* kopīgais garums ar izstieptiem tvērējtaustekļiem sasniedza 18 m.

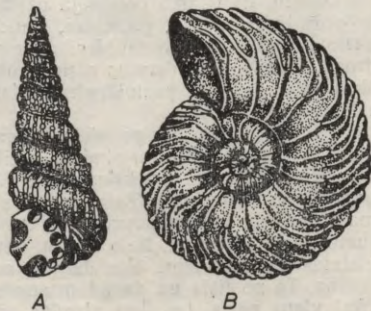
Galvkāju praktiskā izmantošana. Daudzi *Cephalopoda* ir rūpnieciski objekti. Sēpijas, kalmārus un astoņkājus izmanto pārtikā svaigā, kaltētā un konservētā veidā. To gaļa pēc kaloriju daudzuma un garšas īpašībām neatpaliek no liellopu gaļas. Izmanto arī sēpiju un kalmāru tintes maisa sekretu. Pēc sekreta nogulšņu izkaltēšanas un apstrādes ar kālija hidroksīdu iegūst akvareļkrāsu sēpiju. No šīm pašām nogulsnēm izgatavo arī dabisko Ķīnas tušu. Katru gadu visās pasaules zemēs nozvejo apmēram miljonus tonnu galvkāju gliemju.

Klasifikācija. Mūsdienu galvkāji iedalās divās apakšklasēs.



493. att. Astoņkāja *Ocythoe caenulata* tēviņš ar hektokotilzētu taustekli (pēc Pelznera):

1 — hektokotila gala pavedienu, 2 — hektokotila maisiņš, kurā attīstās pavediens, 3 — hektokotilzētais tausteklis, 4 — piltuve, 5 — taustekļi (kājeņi).



494. att. Amonīti:

A — *Turrillites catenatus*, starp amonītiem reta, koniska spirālē savīta čaula (pēc Kuka). B — planospirāliska *Cardiaceras cordatum* čaula — labi saglabājusies čaulas sienas skulptūra (pēc Bodilevska).

I APAKŠKLASE. CETRŽAUNI (TETRABRANCHIA)

Pie šīs apakšklases pieder visnenākās un primitīvākās formas ar četrām žaunām, četriem priekškambariem, četrām nierēm un daudziem taustekļiem; piltuve atvērta rievās veidā; čaula ārēja, daudzkameru. Cetržauņus pārstāv vairākas kārtu grupas (virskārtas), no kurām atzīmēsim tikai galvenās.

1. virskārta. **Nautiloidi (Nautiloidea)**. Izmirstoša grupa, pie kuras pašlaik pieder viena ģints — *Nautilus* — kuģitis (481. att.) ar nedaudzām sugām, kas apdzīvo Indijas un Kluso okeānu. Fosila ģints — *Orthoceras*.

2. virskārta. **Amoniti (Ammonoidea)**. Krita periodā pilnīgi izmirusi grupa. Pārstāvji: *Turrilites*, *Ammonites* (494. att.). Amonitu iekšējā uzbūve maz izpēta, tādēļ arī to sistematiskais stāvoklis ir neskaidrs. Čaulas uzbūve tos tuvina cetržauņiem.

II APAKŠKLASE. DIVŽAUNI (DIBRANCHIA)

Galvkāji ar divām žaunām, diviem priekškambariem un divām nierēm; piltuve cauruļveidīga, čaula iekšēja, vairāk vai mazāk reducēta.

1. kārta. **Desmitkāji (Decapoda)**. Ir 10 taustekļi, no tiem viens pāris garš, tvērejtīpa. Labi peldētāji ar garu torpēdveida ķermeni un sānu spurām. Pārstāvji: parastā sēpija (*Sepia officinalis*), milzu kalmārs (*Architeuthis*), kalmārs *Loligo* u. c. (480. att.). Fosilas ģintis: *Belosepia*, *Spirulirostra*.

Pie desmitkājiem pieder eocēnā izmirusi grupa — belemniti (*Belemnoides*) ar taisnu konsusveida čaulu un masīvu rostrumu. Pārstāvis — *Belemnites*. Daži autori belemnitus izdala atsevišķā *Belemnitida* kārtā.

2. kārta. **Astoņkāji (Octopoda)**. Lielākoties bentiskas formas ar maisveidīgu ķermeni un pilnīgi reducētu čaulu; 8 taustekļi, tvērējtaustekļu nav. Pārstāvji: argonauts (*Argonauta*), astoņkāji (*Octopus*) u. c. (480. att.).

MOLLUSCA TIPA FILOĢENĒZE

Gliemju tipa izcelsme un to filoģenētiskās saites ar citām bezmugurkaulnieku dzīvnieku grupām bija un paliek par dzīvas zoologu diskusijas priekšmetu. Ilgu laiku dominēja uzskats, ka gliemju izcelšanās ir saistīta ar posmtārpiem. Un, patiešām, daudzas gliemju embrionālās attīstības pazīmes norāda uz to radniecību ar posmtārpiem: spirāliska determinēta drostalošanās, mezodermas aizmešanās veids, kāpurs trohofora. Pieaugušiem gliemjiem un posmtārpiem līdzība vērojama gonādu, celoma un celomoduktu uzbūvē.

Vēl vairāk, pašiem primitīvākajiem gliemjiem *Amphineura* un *Monoplacophora* ir raksturīga skaidri izteikta metamērija, kuras paliekas divu ktenidiju, nieru un priekškambaru pāru veidā saglabājušās zemākajiem galvkājiem (*Nautilus*). Taču ne visas metamērijas pazīmes ir vēra ņemamas. *Loricata* čaulas posmojumu un muskuļu kūlīšu segmentāro izvietojumu, tāpat kā žaunu lielo skaitu, nevar uzskatīt par molusku sākotnējās metamērijas izpausmi. Pēc daudzu zoologu domām, tā ir sekundāra parādība. Tā no lielā un dažādām sugām variējošā žaunu skaita droši vien tikai viens pāris, tas, kas atrodas pie nieru atveres un kam ir ofrādiji, atbilst īstajiem ktenidijiem; pārējās žaunas radušās sekundāri elpošanas funkcijas intensifikācijai.

Līdzīga parādība vērojama mūsdienu *Monoplacophora*. Kapuces veida čaulas ārējā vienkāršība un muskuļu metamērais izvietojums ir izteikti sekundāra rakstura, jo visnenākajiem fosilajiem grupas pārstāvjiem bija spirāliska čaula un tikai viens čaulas muskuļu kūlīšu pāris.

Daudz lielāka nozīme metamērijas pēdām ir iekšējo orgānu uzbūvē un pirmām kārtām to orgānu uzbūvē, kuri saistīti ar celomu. No neopilīnas (*Neopilina*) 6 vai 7 pāriem celomoduktu, kas veic nieru funkcijas un daļēji noder dzimumproduktu izvadīšanai, no diviem gonādu pāriem un diviem priekškambariem var secināt, ka gliemju ķermenis sākotnēji sastāvējis no nedaudziem (6 vai 7) segmentiem, kurus tie mantojuši no tāliem senčiem. Gliemju senči acimredzot bijuši kaut kādi seni oligomēri posmtārpi, kuru ķermenis sastāvējis tikai no larvālajiem segmentiem. Tātad mūsdienu gliemju ķermenis atbilst posmtārpu larvālajam ķermenim, un tas sekundāri zaudējis metamēro uzbūvi. Vairāku veidojumu skaita samazināšanās (celomodukti, priekškambari, istie ktenidiji utt.) jāuzskata par homoloģisko orgānu oligomerizācijas rezultātu.

No mūsdienu gliemjiem visprimitīvākie acimredzot ir monoplakofori.

Sevišķi senas *Neopilina* pazīmes bez šaubām ir metamērija, sirds divdaļība un garenvirziena nervu stiegras.

Pēc diviem sirds kambariem *Monoplacophora* var salīdzināt ar lapžauņu, vēderkāju un galvkāju digļiem, kuriem sirds sākumā aizmetas kā pāra veidojums zarnas sānos. Tālākajā attīstībā aizmetņi saplūst, veidojot vienu kambari.

Dažiem zemākajiem *Lamellibranchia* klases pārstāvjiem (*Arca*) aizmetņi nesaplūst, un pieaugušam dzīvniekam ir divas sirdis.

Tātad *Monoplacophora* divdaļīgā sirds ir ļoti primitīva pazīme, kas vairumam *Conchifera* parādās tikai ontogēnēzē. *Amphineura* sirds ir nepāra.

Skaidrs, ka *Monoplacophora* klase daudzējādā ziņā ir primitīvāka par mūsdienu čaulaiņiem. No tā jāsecina, ka abi gliemju zari — *Amphineura* un *Conchifera* ir atdalījušies ļoti agri. *Monoplacophora* vēl ir ļoti tuvi visu gliemju kopīgajam sencim. Tomēr šim sencim droši vien nebija istas čaulas, tā viduklis nebija augsts, bet līdzīgs *Loricata*, un tā dzīvesveids acimredzot bija aktīvāks nekā *Neopilina*. No šī hipotētiskā primārā gliemja sākās divu galveno līniju attīstība. Viena ved pie *Amphineura*, otra — pie *Conchifera*.

Amphineura primitīvisma pazīmes: 8 muguras čaulas plātnītes, labi attīstīta radula, *Loricata* raksturīgais lielais žaunu skaits; *Solenogastres* droši vien ir to sekundāri pārveidojušies pēcnācēji (kājas un mantijas zudums, čaulas, radulas redukcija utt.).

Pie *Conchifera* zara pašas pamatnes atrodas *Monoplacophora* klase, kas apvieno dažas būtiskas *Lamellibranchia*, *Gastropoda* un *Cephalopoda* pazīmes. Kristālgabaliņš bez *Neopilina* ir daudzām gliemenēm un zemākajiem vēderkājiem. *Neopilina* un augstāko *Conchifera* kopīgā līdzība sirds attīstībā jau tika atzīmēta. Uz filogēnētisko saikni ar *Cephalopoda* (*Tetrabranchia*) norāda *Nautilus* metamērijas paliekas. Nervu sistēmas gareniskās stiegras raksturīgas zemākajiem *Gastropoda* un *Nautilus*.

Tātad daudz kas liecina par *Conchifera* augstāko klašu izcelsmi no *Monoplacophora* tuvām formām. Tomēr mūsdienu *Neopilina* jau notikusi zināma specializācija, pielāgojoties mazkustīgam, gandrīz sēdošam dzīvesveidam.

No primitīvajiem *Monoplacophora* droši vien sākas hipotētiskā bilaterāli simetrisko gliemju (*Prorhipidoglossa*) grupa, kura, pēc daudzu zoologu domām, apvieno mūsdienu *Gastropoda* un *Lamellibranchia* visprimitīvākās uzbūves līnijas. No šīs grupas vēdekļveidīgi atzarojas *Gastropoda*, *Lamellibranchia* un *Scaphopoda* klases, pakāpeniski attālinoties cita no citas. Vēderkāju norobežošanas pamatojas uz asimetrijas attīstību, bet

gliemeņu evolūcijai raksturīga galvenokārt galvas redukcija un divvāku caulas izveidošanās.

Cephalopoda klase stāv savrup, tādēļ tās izcelšanas neatkarīgi no pārējām *Conchifera* klasēm saista tieši ar primārajiem gliemjiem, kas tuvi *Monoplacophora*. Cetrzaunu apakšklasei no *Cephalopoda* salīdzinājumā ar divzaunu apakšklasi piemīt, bez šaubām, visnenākās un primitīvākās īpašības.

Pastāv tomēr arī cits viedoklis par gliemju izcelsmi un filoģenēzi. Tā piekritēji uzskata, ka gliemju sākums saistās tieši ar plakantārpiem (*Turbellaria*), bet par visprimitīvākajām formām uzskata rievvēderaņus (*Solenogastres*), pieskaitot tos *Chaetodermatina* (vai *Caudofoveata*) kārtai. Uzbūves vienkāršība šajā gadījumā ir primāra, nevis radusies sekundāras vienkāršošanās rezultātā. Atbilstoši tam gliemji jāuzskata par sākotnēji nesegmentētiem dzīvniekiem. To celoms, kuru pārstāv galvenokārt perikards un individuālās attīstības procesā no tā atdalījušās gonādas, nav homologisks posmtārpu sekundārajam ķermeņa dobumam un evolūcijas procesā rodas neatkarīgi no tā. Atveišķu orgānu skaita palielināšanās un to izvietojuma metamērija ir sekundāra parādība, kuru var uzskatīt kā pseidometamerizāciju.

Lai pilnīgi atrisinātu jautājumu par gliemju dabu un to vietu dzīvnieku valsts sistemātikā, nepieciešami jauni, padziļināti pētījumi.

TIPS. VAINAGTAUSTEKĻAINĪ (TENTACULATA)

Vainagtaustekļainī ir oligomēra (mazsegmentēta) celomisko dzīvnieku grupa ar nepilnīgi noskaidrotu izcelsmi. Tiem ir sēdošs dzīvesveids, kas atstājis lielu ietekmi uz šo dzīvnieku ķermeņa uzbūvi. Apskatisim tipa raksturīgākās pazīmes.

1. Ķermenis neskaidri posmots un sastāv no 3 segmentiem. Pirmais — priekšmutes daiva jeb *epistoms*. Otrajam segmentam ir mute. To apņem skropstaini taustekļi, kuri dzen barības daļiņas uz muti, kā arī nodrēlpošanai. Taustekļi atrodas uz pakavveidīga taustekļnesēja jeb lofofora vai izvietojušies aplī. Trešais segments ir viduklis. Daudzām formām epistomālais segments ir sekundāri reducējies.

2. Ķermeņa dobums ir celoms, kas atbilstoši segmentācijai sadalās 3 nodalījumos: priekšējais — epistomālais, vidējais — samērā neliels, ar kanāliem lofoforā un taustekļos, un pakalējais visplašākais — vidukļa celoms. Celoma nodalījumu robežas var būt ne vienmēr skaidri izteiktas.

3. Ānuss atrodas netālu no mutes, zarnu kanāls veido cilpu.

4. Ir asinsrites sistēma, kas sekundāri var reducēties.

5. Izvadorgāni (nefrīdiji) sastāv no viena vai diviem pāriem skropstainu piltuvju, kuras atveras celomā. Vai šie veidojumi ir metanefrīdiji vai celomodukti, pagaidām nav līdz galam noskaidrots. Dažkārt izvadorgāni ir reducēti.

6. Dzimumdziedzeri veidojas vidukļa celomā.

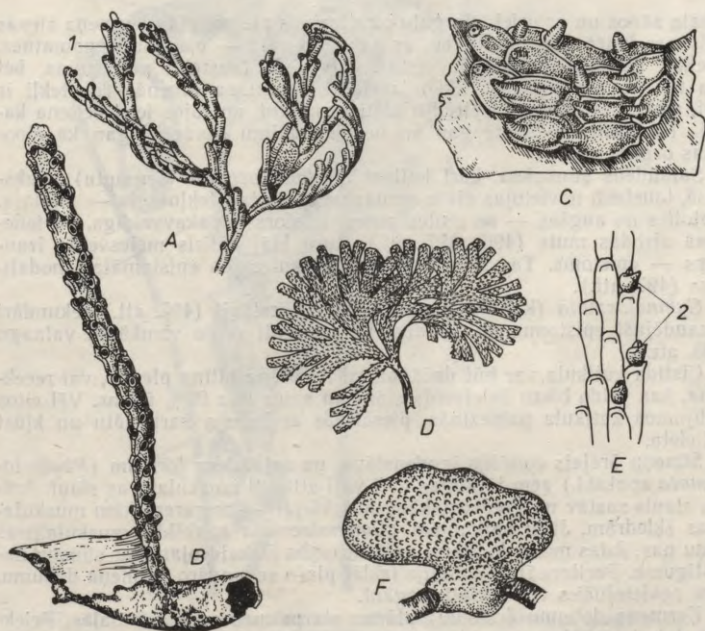
7. Olas drostalošanās ir pilnīga, tā nav spirāliska. No olas attīstās planktonisks kāpurs, kas vairāk vai mazāk atgādina trohoforu.

Pie *Tentaculata* tipa pieder 3 klases: sūneņi (*Bryozoa*), pleckāji (*Brachiopoda*) un foronīdi (*Phoronidea*). Bez tam kā pielikumu tipam pievienojam entoproktus (*Entoprocta*), kuru sistemātiskais stāvoklis nav noteikts.

Sūneņu klasē ietilpst sēdoši ūdens, galvenokārt jūru, retāk saldūdeņu dzīvnieki, kuri, bezdzimumiski vairojoties, veido kolonijas. Visbiežāk kolonijas ir kokveidīgas, zarotas. Dažos gadījumos (*Flustra*) kolonijas zari saplūst vienā plaknē un iegūst plātnītes veidu, bet pati kolonija kļūst līdzīga lapu pušķim (495. att.). Ja kolonijas klājas pār substrātu, tās veido uz ūdenstilpes dibena vai ūdensaugiem plānas miziņas. Katra kolonija apvieno daudz īpatņu. Tādējādi pēc ārējā veidojuma sūneņu kolonijas atgādina hidropolipus. Sūneņu izmēri nav lieli: kolonijas mērāmas nedaudz centimetros, bet atsevišķu īpatņu garums lielākoties nav lielāks par 1 mm. Recento sūneņu sugu ir apmēram 4000, bet fosilo ir vēl vairāk.

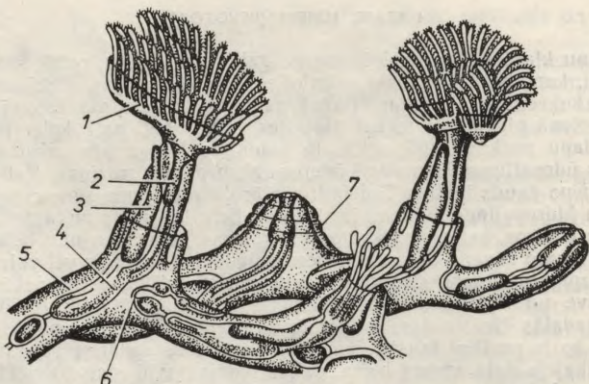
Lai izprastu sūneņu struktūru, jāapskata atsevišķa īpatņa uzbūve.

Uzbūve un fizioloģija. Katrs sūneņu kolonijas īpatnis (496. att.) skaidri sadalās divās daļās, kas tomēr nav segmenti. Īpatņa priekšgals ar muti un ap to esošiem taustekļiem brīvi iesniedzas apkārtējā ūdenī. Dzīvnieka pakalējo daļu apņem bieza, dziļas bļodiņas vai maisiņa veida kutikula, kuru izdala ķermeņa ārējais epitēlijs. So dzīvnieku daļu nereti apzīmē ar īpašu terminu — *cistīds*. Sūneņa priekšējo daļu neapņem blīva kutikula, tā ir maiga un, saņemot kairinājumu, ievielkas cistīdā. Priekšējo daļu sauc par polipīdu (497. att.). Polipīds ievelkas ar divu speciālu spēcīgu ievilcējmuskuļu palīdzību. Šie muskuļi atrodas zarnu



495. att. *Gymnolaemata* apakšklases jūras sūneņu kolonijas:

A — *Idmonea tumida*, B — *Crisia eburnea*, C — *Alcyonidium mamillatum*, D — *Dendrobaenia flustroides*, E — *Dendrobaenia flustroides* kolonijas daļa, F — *Porella saccata*; 1 — gonozoīds, 2 — avikulāriji.



496. att. *Plumatella repens* kolonijas daļa (no Matvejeva):

- 1 — polipīds ar izvērstu lofoforu, 2 — zarnu kanāla priekšējais nodalījums,
3 — galazarna, 4 — kungis, 5 — cistīda siena, 6 — mezenterija saite ar stato-
blastiem, 7 — ievilcīes polipīds.

kanāla sānos un ar priekšējo galu piestiprinās pie polipīda ķermeņa sienas iekšpuses katrā pusē mutei, bet ar pakalējo galu — pie cistīda pamatnes. Ievēlot ķermeņa priekšgalu cistīdā, atsevišķi taustekļi nesaraujas, bet viss to vainags iegrimst tikko izveidotā ieliekuma dībenā. Taustekļi ir gari, maigi, ar skropstiņepitēliju klāti izaugumi, un tajos ieliet celoma kanāli. Taustekļi funkcionē gan kā barības daļiņu savācēji, gan kā elpošanas orgāni.

Saldūdens sūneņiem, kuri ietilpst *Phylactolaemata* (segmutu) apakšklasē, taustekļi novietojas divās rindās uz ipaša taustekļnesēja — lofofora. Skatoties no augšas — no mutes puses, lofofors ir pakavveidīgs. Tā ieliekumā atrodas mute (496., 497. att.), kuru klāj neliels mēlesveida izaugums — epistoms. Tas ir ķermeņa priekšmutes jeb epistomālais nodalījums (497. att.).

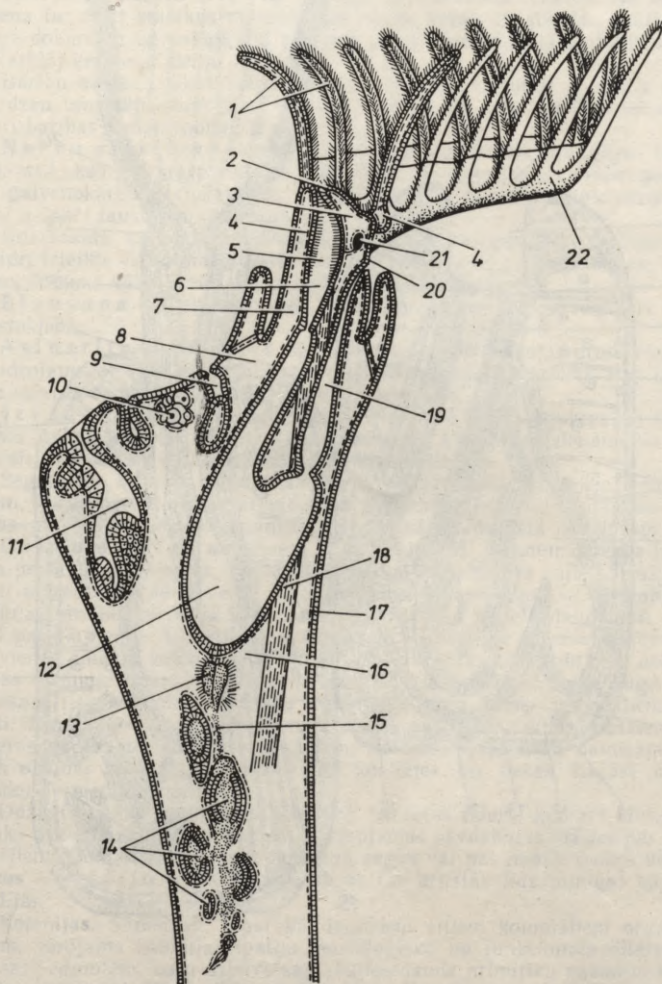
Gymnolaemata (kailmutu) apakšklases pārstāvji (495. att.) sekundāri ir zaudējuši epistomu, un to taustekļi ap muti veido vienkāršu vainagu (498. att.).

Cistīda kutikula var būt dažāda: vai nu plāna hitīna plēvīte, vai recekļaina, kas veido biezu želejveida slāni un satur līdz 99% ūdens. Vēl citos gadījumos kutikula pabiezīnās, piesātinās ar kalcija karbonātu un kļūst ļoti cieta.

Sūneņu ārējais epitēlijs ir vienslāņa, un saldūdens formām (*Phylactolaemata* apakškl.) zem tā klājas divi vāji attīstīti muskulatūras slāņi. Ārējais slānis sastāv no gredzeniskām un iekšējais — no gareniskām muskulatūras šķiedrām. Jūru kailmutēm (*Gymnolaemata* apakškl.) muskulatūras slāņu nav. Ādas muskuļu maisa vājā attīstība izskaidrojama ar sūneņu nekustīgumu. Peritoneālais epitēlijs izklāj plašo sekundāro ķermeņa dobumu, kurā novietojušies visi iekšējie orgāni.

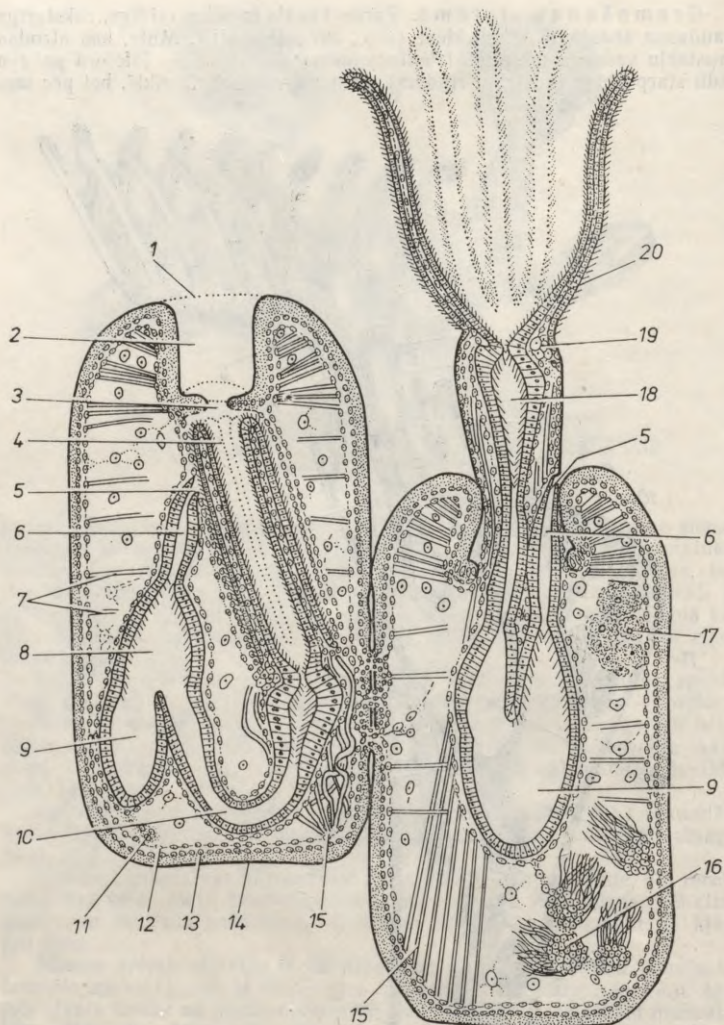
Ķermeņa dobumu (celomu) plānas starpsienas sadala 3 daļās. Priekšējā daļa ir neliela un atrodas epistomā. Vidējā daļa ir gredzenisks kanāls ap rīkli, no kura taustekļos iesniedzas akli zari. Pakalējā, visplašākā daļa aizņem gandrīz visu ķermeni, un to sauc par vidukļa celomu. Kā jau teikts, kailmutēm epistoms kopā ar celomu reducējas.

Gremošanas sistēma. Zarnu kanāls ir pakavveidīgs, raksturīgs daudziem sēdošiem dzīvniekiem (496., 497., 498. att.). Mute, kas atrodas taustekļu vainaga iekšpusē (*Phylactolaemata* apakškl. — lofofora pakava vidū starp abām taustekļu rindām), sākumā ved nelielā rīklē, bet pēc tam



497. att. *Phylactolaemata* apakšklases saldūdens sūneņa atsevišķu ipatņu uzbūve (no Remanes):

1 — taustekļi, 2 — epistoms, 3 — epistoma celoms, 4 — lofofora celoms, 5 — rīkle, 6 — barības vads, 7 — polipīds, 8 — cistīds, 9 — oēcījs, 10 — olnīca, 11 — pumpurs, 12 — kuņģis, 13 — seklīnieks, 14 — statoblasti, 15 — mezenterija saite, 16 — vidukļa celoms, 17 — celomiskais epitēlijs, 18 — retraktors, 19 — galazarna, 20 — ānuss, 21 — virsrīkles ganglijs, 22 — lofofors.



498. att. *Gymnolaemata* apakšklases sūneņu divu zoiādu shematiska uzbūve (izplestā un ievilkātā stāvoklī) (no Markusa):

1 — cistīda atvere, 2 un 3 — cistīda atveres rajona daļas, 4 — cistīdā ievilkts taustekļa vaļņags, 5 — ānuss, 6 — galazarna, 7 — celomu šķērsojošo muskuļu kūlīši, 8, 9 — kuņģis, 10 — barības vads, 11 — mezenterija satve, 12 — peritoneālā epitēlijs, 13 — ķermņa siens, 14 — kutikula, 15 — ievilcējmuskulis, 16 — sēklinieki, 17 — olnīca, 18 — rīkle, 19 — virsrīkles nervu mezgls, 20 — taustekļi.

garā, šaurā caurulē — barības vadā. Barības vads pāriet maisveidīgā, V veidā saliektā kuņģī; barības vads beidzas vienā kuņģa zarā, bet no otra paceļas uz priekšu vērsta tievā zarna, kas ar ānusu atveras uz āru tieši blakus taustekļu vainagam.

Visu zarnu kanālu no ārpuses apņem peritoneālais epitēlijs. No kuņģa dibena tas atiet smalkas mezenterijas saites veidā un stiepjas cauri ķermeņa dobumam uz pakalgalu, pēc tam pārejot peritoneālā epitēlija slāni, kas izklāj ķermeņa sienu.

Barību sastāda sikas vienšūnaļģes, vienšūņi, virpotāji u. c. Uz muti tos dzen taustekļu skropstiņu vibrācijas. Rīklē tie salīp barības pikās un cauri barības vadam nonāk kuņģī.

Nervu sistēma sastāv no vienīgā virsrīkles ganglija (497., 498. att.), kas guļ starp rīkli un galazarnu. No ganglija uz visām pusēm, bet galvenokārt uz taustekļiem, atiet perifēriskie nervi. Vienīgie maņu orgāni ir īpaši taustes matiņi taustekļa ārpusē.

Interesanti, ka pumpurošanās laikā pumpura ganglijs veidojas kā skaidri izteikts ektodermāls ieliekums, kas nodalās no ķermeņa segas; ieliekuma dobums vēlāk izzūd, un ganglijs kļūst kompakts.

Elpošana notiek caur visu ķermeņa virsmu, bet galvenokārt caur taustekļiem.

Asinsrites sistēmas sūņeņiem nav. Tās trūkums droši vien izskaidrojams ar redukciju, ko izraisījuši sīkie ķermeņa izmēri, kas savukārt saistīts ar to, ka sūņeņi ir koloniāli dzīvnieki.

Izvadorgānu sūņeņiem nav. Vielmaiņas galaproduktus no organisma izvada fagocitārās šūnas cauri taustekļu vai zarnas sienām. No zarnas sienām tie tiek izvadīti kopā ar ekskrementiem.

Segmutēm celoma dobumi savienoti ar caurulēm līdzīgiem veidojumiem, kurus uzskata par pārveidotiem celomoduktiem. Ilgu laiku tos pieņēma par segmutu izvadorgāniem, bet tagad šis uzskats ir atmests.

Dzimumsistēma. Sūņeņi ir hermafrodīti. Dzimumšūnas attīstās zem peritoneālā epitēlija, ķermeņa sienā vai mezenterijas saitē. Spermatozoīdi mezenterijas saitē veido diezgan lielus sakopojumus — sēkliniekus. Olšūnas attīstās ķermeņa iekšējā sienā (498. att.) nelielā daudzumā, dažkārt pat pa vienai. Apaugļošanās ir iekšēja — kustīgie spermatozoīdi iziet no vienas sūņeņu kolonijas un aktīvi iespiežas citā, kurā tobrīd ir nobriedušas olšūnas. Apaugļotās olšūnas laukā izklūst dažādi. Daļai sugu šim nolūkam tiek izmantota speciāla celomiska pora starp taustekļiem un muti. Daudz biežāk izveidojas speciāls skropstiņām izklāts kanāls, kas atveras uz āru tieši starp taustekļiem. Beidzot, pieņem, ka daudzām sugām olšūnas spēj aktīvi amēbveidīgi kustēties un pašas izklūst cauri vecāku ķermeņa sienai.

Dažām sugām apaugļotās olas tiek izmestas ūdenī, kur arī notiek to tālākā attīstība. Biežāk sūņeņiem ir vērojamas savdabīgas «rūpes par pēcnācējiem», kur olas pielīp pie ķermeņa segas vai pat nonāk īpašos veidojumos — oēcijos (sk. tālāk), kuros tās attīstās līdz pilnīgai kāpura stadijai.

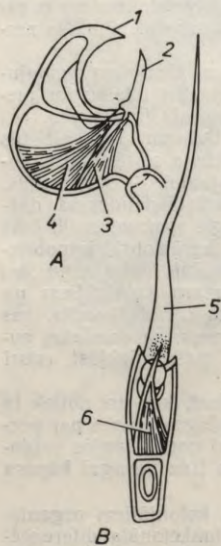
Kolonijas. Sūņeņiem, tāpat kā daudziem citiem koloniāliem organismiem, vērojama kolonijas īpatņu morfoloģiska un funkcionāla diferencēšanās. Segmutēm, kuru uzbūvē saglabāties daudz primitīvu pazīmju, kolonijās sastopami tikai divu tipu īpatņi. Pamatmasu sastāda parastie indivīdi. Bez tiem ir vēl oēciji. Tie veidojas no jauniem pumpuriem, kuru attīstība ir agri apstājusies. *Phylactolaemata* pumpurs sākumā veido nelielu ķermeņa segas ieliekumu, kura dobumā tad arī iekļūst ola. Oēcijs ar kāpuru, kas tajā attīstās, līdz galam saglabā vienkārša maisiņa formu. *Gymnolaemata* apakšklases kolonijās īpatņu diferenciacija ir izteikta

daudz spēcīgāk. Kailmutu oēciji ir kā pauguri, kuros atrodas ar ārvidi savienots dobums. Sajā dobumā veidojas kāpurs. Dažām sugām atsevišķi kolonijas īpatņi krasi palielinās un iegūst raksturīgu kausveida formu. Tos sauc par gonozoīdiem (495. att.). Gonozoidu dobumā ola iziet komplikētu attīstību, ieskaitot poliembrioniju (463. lpp.).

Virkne kolonijas īpatņu specializējas aizsargfunkcijai. Pirmām kārtām tie ir avikulāriji (499. att.), kas līdzīgi putna galvai (ar kaklu un spēcīgu knābi). «Galva» pēc būtības ir izmainīts un nekustīgā izaugumā izstiepts cistīds, kas atbilst «knābja» augšdaļai. Bez tam pie «galvas» atrodas kustīgs kutikulārs izaugums, kas atbilst «knābja» apakšējai daļai; tas spēj te piespieties nekustīgajai daļai, te atvirzīties no tās. Kustīgais kutikulārais izaugums ir jumtiņš. Jumtiņš ir daudziem sūneņu cistīda priekšgalā un, polipīdu ievēkot, aizveras. Avikulāriji satver sikus dzīvniekus, kuri rāpo pa koloniju, un tos nogalina vai padzen. Avikulāriju pārveidnes ir vibrākuli, kuriem nav cistīda nekustīgās augšdaļas, bet kutikulārais izaugums izstiepgas garā darbīgā vicā.

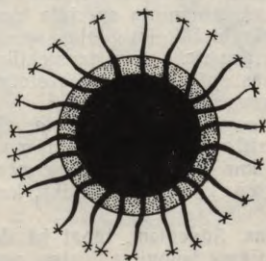
Vairošanās. Sūneņi vairojas dzimumiski, bet bez tam vēl pastāv liela bezdzimumvairošanās daudzveidība. Vispirms jau kolonijas veidošanās ir līdz galam nenotikusi bezdzimumvairošanās — pumpurošanās — rezultāts. Pumpurošanās procesa detaļas sūneņiem ir visai complicētas, bet visumā sastāv no tā, ka uz kolonijas virsmas noteiktās (dažādām *Bryozoa* klases ģintim dažādās) vietās veidojas pauguri — nākamo pumpuru aiz-

metņi. Paugurs aug un pie pamata pārzmaudzas, bet pilnīgi nenodalās; pumpurs paliek saistīts ar koloniju. Ieliecoties atsevišķiem ektodermas iecirkņiem, veidojas zarnu kanāls un ganglijs. Arī taustekļi aizmetas kā ieliekumi, kuri pēc tam izvēršas uz āru. Atbilstoši pumpura veidošanās vietai mātes organismā, to daudzumam un tālākajam pumpurošanās veidam sūneņu kolonija pieņem dažādu formu. Pumpuri izveidojas par pilnīgi attīstītiem īpatņiem un savukārt sāk vairoties pumpurojoties.



499. att. Sūneņa avikulārijs (A) un vibrākulis (B) (no Dogela):

1 — nekustīgā daļa, 2 — kustīgais izaugums, 3, 4 — muskuļi, kas atver un aizver «knābi», 5 — vibrākula kustīgā vica, kuru darbina muskuļi (6).



500. att. *Cristatella mucedo* stabtoblasts. Ap centrālo masu ir redzams peldgredzens, kas sastāv no hitinizētām, ar gāzi pildītām kamerām, un hitinveida āķiņi (pēc Dogela).

Sādas ārējas pumpurošanās rezultātā notiek pakāpeniska kolonijas augšana.

Bez ārējas pumpurošanās saldūdens sūņeņi (*Phylactolaemata* apakškl.) ir vēl īpaši iekšējās pumpurošanās veids — statoblastu veidošanās (497., 500. att.). Statoblasti ir īpaši lēcveidīgi daudzšūņu ķermeņi, kas klāti ar blīvu apvalku; veidojas galvenokārt rudenī. Statoblasta aizmetnis parādās mezotērija saitē kā mezodermlu šūnu kaudzīte. Vienlaikus ar to ektodermlu šūnu grupu ieeļo no ķermeņa virsmas mezotērija saitē. Te no tām veidojas divslāņains epitēlija apvalks, kas apņem mezodermlu šūnu grupu. Epitēlijs uz savas virsmas izdala plānu, bet blīvu čaulu, kas sastāv no diviem slāņiem, starp kuriem izvietojas gaisa kameru slānis. Dažām sugām gar lēcas malām izveidojas hitīna kāsišu vai āķišu gredzens. Statoblasti atbrīvojas, mātes ķermenim sairstot (piemēram, ziemā, kolonijai atmirstot), un nonāk ārvidē. Gaisa kameras tiem ļauj peldēt ūdenī, bet ar āķišiem statoblasti pieķeras pie ūdensaugiem, grunts nelīdzenumiem utt. Ziemu statoblasti paliek miera stāvoklī, pavasarī to apvalks atveras, šūnainais saturs piestiprinās pie substrāta un, ārēji pumpurojoties, veido jaunu koloniju.

Labi redzams, ka sūņeņiem iekšējās pumpurošanās process ir ļoti tuvs un pēc bioloģiskās nozīmes līdzīgs saldūdens sūkļu gemmulu veidošanai (94. lpp.). Beidzot, dažiem sūņeņiem, kas pieder pie *Gymnolaemata* apakšklases, ziemo īpaši ārējie ziemas pumpuri: ar blīvu apvalku apņemti cistīdī. No statoblastiem tos viegli atšķirt pēc tā, ka tiem ir zarnu kanāla, muskuļu un dzimumšūnu aizmetņi, bet statoblastu iekšieni aizņem blīva mezodermlu šūnu masa.

Attīstība. Visiem sūņeņiem ir dzimumvairošanās. Olas drostalošanās ir pilnīga un daudzos gadījumos gandrīz vienmērīga. Rezultātā rodas blastula, kas bieži saplacināta vienā virzienā. Šajā gadījumā sākumā tā ir plātņveidīga, bet vēlāk kļūst līdzīga lēcai.

Daļa šūnu no blastulas viena pola iespīezas blastocelā un dod sākumu nedalītam entodermas un mezodermas aizmetnim.

Daudzām sugām, kuru embriji attīstās oēcijā vai gonozoidā, starp dziļi un mātokoloniju izveidojas ciešs sakars savdabīgas «placentas» veidā. Tādā veidā embrijs iegūst attīstībai nepieciešamās barības vielas.

Embrionālās attīstības procesī daļai *Gymnolaemata* sūņeņu sarežģās, jo parādās poliembrionija. No apaugļotās olas, kas attīstās gonozoidā, nevienmērīgas drostalošanās rezultātā veidojas liels, primārs dziļis, no kura vēlāk atdalās sīkāki sekundārie dziļi. Sekundāro dziļu skaits var sasniegt 100 un vairāk. Attīstības rezultātā rodas brīvi peldoši, dažādiem sūņeņiem atšķirīgi kāpuri (501. att.). Visprimitīvākais kāpurs, kuram saglabājusies virkne primitīvu pazīmju, ir *cifonauts*; tā ķermenis ieslēgts divvāku čaulā. Kāpurs pārvietojas ar skropstiņu vainaga palīdzību. Tam ir labi attīstīts zarnu kanāls; priekšgalā priekšā mutei atrodas īpašs bumbierveida orgāns, kas pilda maņu orgāna funkciju, bet uz ventrālās virsmas ir piesūcekņis, ar kuru kāpurs metamorfozes laikā piestiprinās pie substrāta.

Daudziem sūņeņiem novērojama kāpura sekundāra vienkāršošanās, kas saistīta ar čaulas un zarnu kanāla zaudēšanu. Pastāvīgs entodermas aizmetnis šajā gadījumā neveidojas.

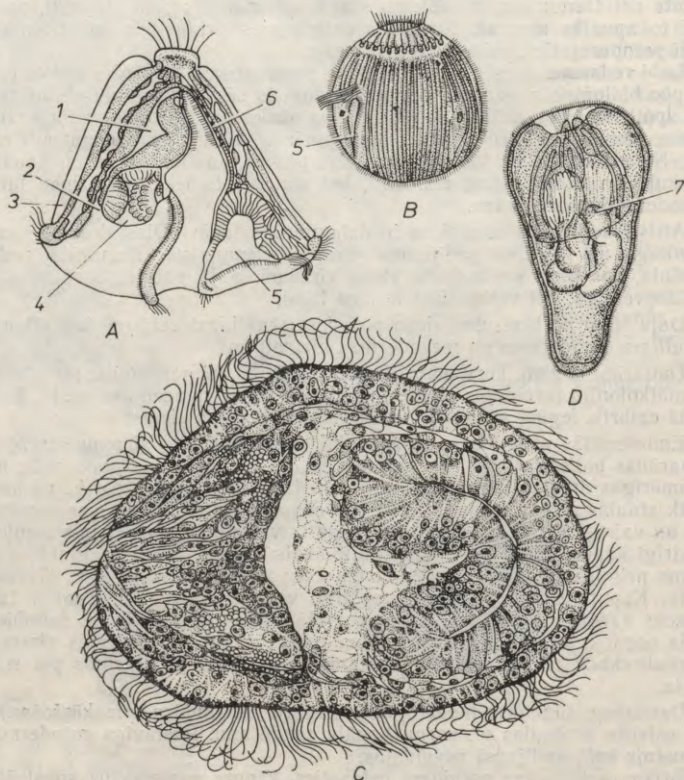
Brīvas peldēšanas periodam beidzoties, kāpurs apmetas uz substrāta, piestiprinās un iziet metamorfozi. Pēc nosēšanās kāpura ķermenis kļūst ovāls, maisiņveidīgs, vairums kāpura orgānu noārdās un šajā procesā piedalās fagocitāras amēbveida šūnas. Cifonautam pilnīgi sairst entodermlā zarna. Jauna zarna veidojas no ektodermlājām šūnām. Kāpura

brīvajā pusē, t. i., piestiprināšanās vietas pretpolā, aizmetas topošās kolonijas viens vai divi pirmie īpatņi. Tie veidojas kā ektodermas uzbiezinājumi, kas ieliecās uz iekšu; sūneņu īpatņu veidošanās no tiem atgādina ārējo pumpurošanos. Pirmo īpatņu un to pēcnācēju tālākas pumpurošanās rezultātā izaug vesela kolonija.

Saldūdens sūneņiem (*Phylactolaemata* apakškl.) atsevišķi īpatņi aizmetas ļoti agri — vēl kāpura attīstības laikā. No oēcija ūdeni iznākošiem *Cristatella* kāpurim jau ir aizmetušies līdz 20 īpatņu, kuri atrodas dažādās attīstības stadijās.

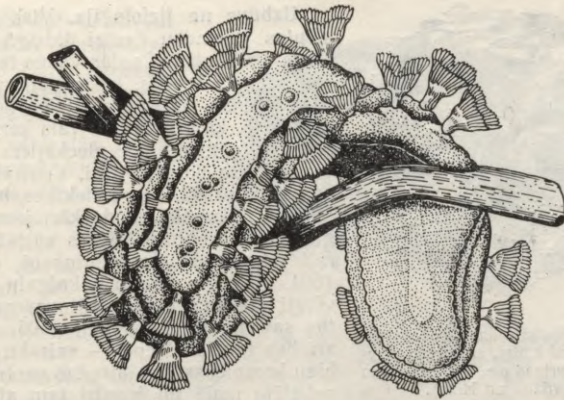
Ekoloģija. Sūneņi dzīvo galvenokārt jūrā, kur sastopami dažādos dziļumos, sākot ar piekrastes akmeņiem un beidzot ar abisālo zonu.

Saldūdeņos gandrīz bez izņēmuma mit ar loforu apgādātie *Phylactolaemata*. No tiem visparastākās ir *Plumatella* sugas, kuru zarotās kolonijas klājas pār substrātu vai veido masīvus apaugumus uz zemūdens



501. att. Sūneņu kāpuri (no dažādiem autoriem):

A — cifonauta tipa kāpurs, B — *Bugula* sp. kāpurs, C — *Crista* sp. kāpurs, D — *Plumatella* kāpurs līdz polipīda iznākšanai; 1 — entodermāla viduszarna, 2 — anuss, 3 — čaulas vāki, 4 — piesūcekņi, 5 — bumbiervēda orgāns, 6 — rīkle, 7 — ievilkti polipīdi.



502. att. *Cristatella mucedo* kolonijas kopskats (no Delāža).

priekšmetiem. Bieži sastopama arī *Cristatella mucedo* (502. att.), kas sevišķi interesanta kolonijas augstās integrācijas dēļ, cistiēdiem saplūstot. *Cristatella* kolonijai ir galertveidīgas desas forma. Tās augšējā virsmā drūzmējas polipi. Kolonijas pēda piestiprinās pie substrāta, un visa kolonija var ļoti lēni rāpot.

Saldūdens koloniju dzīves laiks parasti nav garāks par 5—6 mēnešiem; tās reti kad pārzīemo. Atsevišķu kolonijas īpatņu dzīve ir ievērojami īsāka; kolonijā vienmēr var atrast deģenerējušos individuus. To vietu pēc tam aizņem īpatņi, kuri no jauna veidojas pumpurojoties.

Senākie jūras sūneņi pazīstami jau no silūra nogulumiem. Praktiskā nozīme sūneņiem ir maza. Kopā ar citiem bezmugurkaulniekiem tie sastāda svarīgu komponentu zemūdens apaugumos. Bez tam ūdensvados, kuri nav apgādāti ar labu smilšu filtru, sūneņi var izraisīt jūtamu ļaunumu, nosprostojot caurules un dodot patvērumu dažādiem sīkiem ūdens piesārņotājiem organismiem.

Klasifikācija. *Bryozoa* klase dalās 2 apakšklasēs.

1. apakšklase. *Segmutes (Phylactolaemata)* — saldūdens sūneņi ar pakavveida lofoforu, epistomu un vienu pāri celomoduktu. Pārstāvji: *Cristatella*, *Plumatella* (496., 497. att.) u. c.

2. apakšklase. *Kailmutes (Gymnolaemata)* — galvenokārt jūras sūneņi ar apli izvietotiem taustekļiem, bez epistoma. Dažkārt ir rudimentārs celomodukts caurulītes vai dorsālas poras veidā. Pārstāvji: *Crisia*, *Alcyonidium*, *Dendrobaenia*, *Porella* u. c. (495., 498. att.).

II KLAŠE. PLECKĀJI (BRACHIOPODA)

Pleckāji veido nelielu, pa vienam dzīvojošu jūras dzīvnieku klasi, kuras pārstāvji piestiprinājušies pie substrāta un nespēj mainīt dzīvesvietu. Šobrīd klase aptver pavisam apmēram 280 sugas, bet fosilo, galvenokārt paleozoja pleckāju ir vairāk nekā 10 000 sugu. Vairumam recento pleckāju ķermenis mērāms dažos milimetros vai centimetros. Vislielākās formas *Magellania venosa* čaulas vāku garums sasniedz 8 cm.



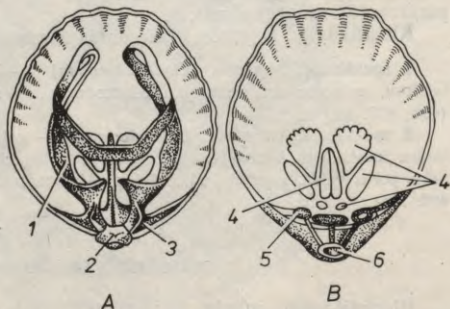
503. att. Pleckāji dabiskos apstākļos. Redzami kātiņi, ar kuriem dzīvnieki piestiprinās pie substrāta (no Džordāna un Heta).

Uzbūve un fizioloģija. Viss ķermenis slēpjas gliemeņu čaulai līdzīgā divvāku čaulā (503. att.). Čaulas vākus izdala īpašas ādainas krokas, kuras sauc par mantijas krokām Būtiska atšķirība no gliemenēm ir tā, ka gliemenēm vāki ķermeni apņem no sāniem, bet pleckājiem tie klāj ventrālo un dorsālo pusi. Ventrālās vāks parasti ir prāvāks un izliektāks, bet dorsālais — plakanāks un dažkārt jumta veidā gulstas uz ventrālo. Katrs vāks ir bilaterāli simetrisks un aptuveni olveidīgs (504. att.). Ar smailo pakaļgalu vāki pavērsti uz leju pret substrātu; vienu ar otru tos savieno tikai muskuļi (505. att.) vai arī bez tam slēdzene — vairāku sīku zobīņu komplekss, kas atrodas ventrālā vāka pakaļējā malā un iegurļst tam atbilstošās pretejā vāka bedrītēs.

Atkarībā no tā, vai slēdzene ir vai tās nav, pleckāji dalās 2 apakšklasēs: bezslēdzenpleckājos (*Ecardines* jeb *Inarticulata*) un slēdzenpleckājos (*Testicardines* jeb *Articulata*). Čaula piestiprinās pie substrāta. Dažkārt tā pieaug ar ventrālo vāku (*Crania*), tomēr parasti piestiprinās ar kātiņu. Ventrālā vāka apakšējā mala veido knābveida izliekumu ar atveri galotnē, cauri kurai iziet kātiņš. Primitīvākām formām (*Lingula*) kātiņš iziet tieši starp abiem vākiem. Tas dažkārt ir ļoti īss, bet dažkārt garāks par čaulu. Kātiņš ir ķermeņa izaugums, kas uz virsmas izdala biezu ragvielas kutikulas slāni, bet iekšpusē ir papildīts ar blīviem saistaudiem.

Čaula sastāv no kalcija karbonāta un ragvielai līdzīgas organiskas vielas. Pleckāju čaulas struktūrai raksturīgi čaulā dziļi ieejoši kanāli, kuros iesniedzas mantijas izaugumi (gliemeņu čaulā līdzīgu kanālu nav). Tieši zem vākiem guļ mantijas kroku ārējais epitēlijs, kas izdala čaulas materiālu.

Dzīvnieka ķermenis ir paslēpts čaulā, aizņemot nevis visu čaulas dobumu, bet tikai tā pakaļējo trešdaļu (506. att.). Ventrālajā un dorsālajā pusē ķermenis turpinās mantijas krokās, kuras izklāj čaulu. Ķermeņa priekšējā siena ir it kā izstiepta starp vākiem, taista vai nedaudz liekta. Uz šīs ķermeņa priekšējās virsmas, nedaudz tuvāk dorsālajam vākam, atrodas mute, no kuras sāniem vairumam sūneņu atiet divi izaugumi, t. s. rokas. Tās noder barības savākšanai (504., 506. att.). Rokas ir divi spirālē sagriežti, gari ķermeņa izaugumi, kas visā



504. att. *Magellania flavescens* čaula (pēc Dāvidsona):

A — dorsālais vāks no iekšpuses; *B* — ventrālais vāks no iekšpuses; 1 — rokas skelets, 2 — slēdzenes plātīte, 3 — slēdzenes bedrīte, 4 — čaulas atvērējumuskuļu un slēdzenmuskuļu nospiedumi, 5 — atslēgas zobīņš, 6 — atvere kātiņam.

garumā pārklāti ar divām rindām sīku skropstainu taustekļu. Daļa taustekļu pāriet no rokām uz ķermeņa virsmu un apņem muti no ventrālās puses. Gar roku ārmalu stiepjas skropstaina iedobe, pa kuru uz muti virzās sīkas barības daļiņas. Pleckāju taustekļi atbilst sūneņu taustekļiem, bet *Brachiopoda* rokas var pielīdzināt spēcīgāk attīstītam sūneņu loforam.

Zināmu elastību un izturīgumu daudz *Brachiopoda* klases pārstāvju rokām piedod īpašs skelets, kas sniedzas pa roku asi kā kaļķa serde. Iznākusi

no roku pamatnes, skeleta serde pavēršas pret dorsālo vāku un pieaug pie tā (505. att.). Dažkārt starp abām rokām ir gaļīgi savienotājtiltiņi. Tādos gadījumos arī abas kaļķa serdes veido savstarpējus savienojumus. Roku skelets var būt dažāds. Tas labi saglabājas izraktenū stāvoklī un tāpēc noder kā teicama sistemātiska pazīme. Dažām fosilām ģintīm (*Spirifer*) rokas, spriežot pēc to skeleta, bija ļoti garas un sagriezias komplicētā spirālē (507. att.).

Muti no dorsālās puses klāj neliela kroka — epistoms, kas atbilst analogiskam sūneņu veidojumam.

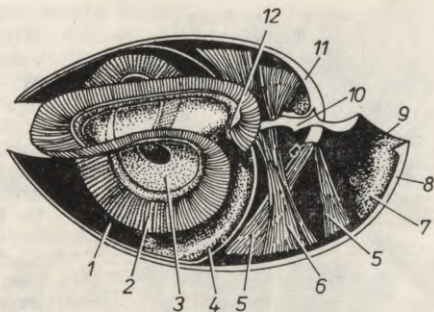
Ķermenī apņem ektodermāls vienslāņa epitēlijs, zem kura atrodas saistaudu slānis, bet aiz tā peritoneālais skropstīņepitēlijs, kas izklāj plašu sekundāro ķermeņa dobumu.

Sakarā ar čaulas attīstību vienlaidu ādas-muskuļu maisa nav, jo čaula neļauj ķermenim sarauties un mainīt formu, bet spēcīgi ir attīstīti atsevišķi muskuļu kūliši, kuri aizver un atver čaulu; tie sniedzas cauri ķermeņa dobumam no viena vāka iekšpuses uz otru (504. att.). Daļa kūlišu ir piestiprināta pie kājas, un starp tiem izšķir pievadmuskuļus, aizvadmuskuļus un rotācijas muskuļus.

Pleckāju celoms veido plašu ķermeņa dobumu, kurā atrodas zarnu kanāls un kuru šķērso čaulas muskuļi. Mezentērijs daļa celomu labajā un kreisajā pusē; no celoma veidojas izaugumi, kuri iespiežas mantijas krokās, kā arī smalki kanāli, kas iestiepjas rokās. No šiem kanāliem atiet sīki atzari katrā tausteklī.

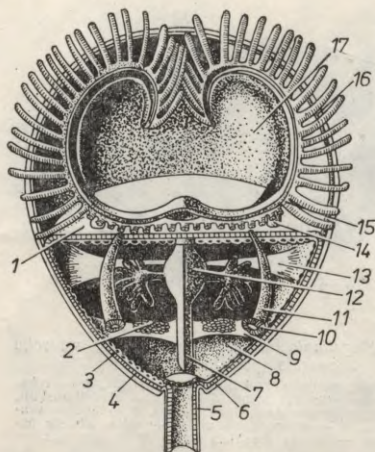
Pleckāju ķermeņa dobumā bez gareniskiem mezentērijiem ir vēl nepilnīgas šķērssienas. Dažkārt tās uzskata par īsto disepimentu atliekām, kas sadala celomu 3 nodalījumos: priekšējā — epistomālajā, vidējā, no kura iet celomiski kanāli loforā un taustekļos, un pakājējā — vidukļa celomā. Tomēr daudzi zinātnieki šīs šķērssienas uzskata par sekundāriem veidojumiem un pasvītro, ka pieaugušiem *Brachiopoda* celoms nav sadalīts.

Ķermeņa dobumā atrodas bezkrāsains šķidrums, kurā izkaisītas amēbveida šūnas.



505. att. *Magellania flavescens* muskulatūra un roku aparāts (pēc Dāvidsona):

1 — ventrālā mantijas kroka, 2 — taustekļi, 3 — roka, 4 — ķermeņa priekšējā siena, 5 — čaulas atvērējmuskuļi, 6 — čaulas slēdzējmuskuļi, 7 — celoms, 8 — čaulas ventrālais vāks, 9 — atvere kātinam, 10 — rokas skeleta pamats, 11 — čaulas dorsālais vāks, 12 — epistoms.



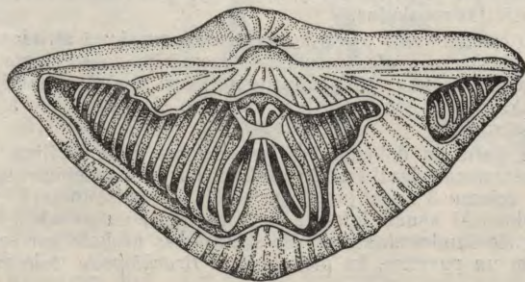
506. att. Pleckāja uzbūves shēma. Rokas attēlotas vienkāršotā veidā. Taustekļi pie pamatnes daļēji apgriezti (pēc Kestnera):

1 — ķermeņa priekšējā siena, 2 — olnīca, 3 — peritoneālais epitēlijs, 4 — ādas epitēlijs, 5 — kātiņš, 6 — čaula, 7 — viduszarna, 8 — celoms, 9 — peritoneālā epitēlija pakalējā kroka, 10 — celomodukta piltuve, 11 — celomodukts, 12 — kuogis, 13 — peritoneālā epitēlija priekšējā kroka, 14 — rokas pamatne, 15 — barības rievā starp taustekļu pamatnēm, 16 — dorsālā mantijas kroka, 17 — mantijas dobums.

mezgla; rezultātā tātad veidojas rīkles nervu gredzens. No virsrīkles ganglija nervi iet uz rokām, no zemrīkles — uz pārējo ķermeni.

Diferencētu maņu orgānu pieaugušiem pleckājiem nav.

Elpošanas orgānu funkciju zināmā mērā pilda rokas. Tās sedz skropstiņepitēlijs, un, pateicoties taustekļiem, izveidojas liela virsma gāzu maiņai. Rokās iet ne tikai ķermeņa dobuma turpinājuma, bet arī asinsrites sistēmas vadi, kuri pleckājiem ir diezgan labi attīstīti.



507. att. Fosilais pleckājis *Spirifer*. Čaula salauzta tā, ka redzams rokas spirāliskais kaļķa skelets (no Jakovļeva).

Greimošanas sistēma (506. att.). Mutei ir šķērseniskas plaisas forma, un to sedz epistoms. Mute ved istā ektodermālā, uz leju pavērstā barības vadā, kas pāriet entodermālā viduszarnā; tās paplašinātā sākuma daļa veido kuņģi. Kuņģa sānos beidzas 2 lielu divdaivu dziedzeru izvadkanāli; tie izdala greimošanas sulas, un tos sauc par aknām. Vairumam pleckāju, un tieši slēdzenpleckājiem (*Testicardines* apakškl.), viduszarna beidzas akli. Bezslēdzenpleckājiem (*Ecardines* apakškl.), kuri ir primitīvāki un mazāk izmainījušies, ir ānuss. To zarna liecas nedaudz uz augšu un atveras uz āru ķermeņa labajā pusē.

Zarnu kanāls ir piestiprināts pie ķermeņa sienām ar mezenteriju vai dorsoventrālās un divu šķērsenisku diafragmu palīdzību. Kā jau atzīmēts, šķērseniskās diafragmas nav blīvas un drīzāk atgādina maigas caurumotas plēves.

Nervu sistēma sastāv no neliela virsrīkles gangliju pāra, smalkiem rīkles konektīviem un zem barības vada ventrālajā pusē guļoša lielāka zemrīkles nervu

Asinsrites sistēma. Kuņģa dorsālajā pusē atrodas neliels kontraktils maisiņš — sirds. No tās atiet aorta, kas drīz sadalās daivās, bet pēc tam daudzās artērijās, no kurām galvenās virzās uz rokām, mantijas krokām un dzimumdziedzeriem. Artērijas zarojas un pāriet plaisveida telpās-audos vai asins lakūnās.

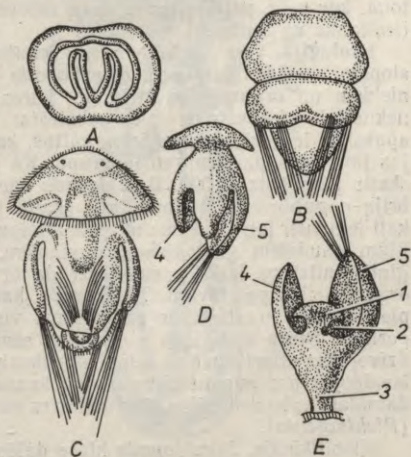
Izvadstīvēma sastāv no kanāliem, kuri ar platu skropstainu piltuvi atveras ķermeņa dobumā (506. att.). Bieži tos sauc par metanefrīdiem, kaut gan pēc izcelsmes tie drīzāk ir uzskatāmi par tipiskiem celomoduktiem (to ir viens vai divi pāri). Ārējās atveres atrodas ķermeņa augšpusē mutes sānos un ventrāli no tās. Bez izvadfunkcijas atveres kalpo arī dzimumproduktu izvadīšanai.

Dzimumstīvēma. Vairums pleckāju ir šķirtdzimumu dzīvnieki. Dzimumdziedzeru parasti ir divi pāri, un tie atrodas abu mantiju kroku celomiskajos dobumos. Dzimumprodukti veidojas zem peritoneālā epitēlija. Pēc nobriešanas tie nokļūst celomā un tiek izvadīti ārā pa celomoduktiem. Apmatgļošanās ir iekšēja. Spermatozoīdi iespēžas mātītes ķermeņa dobumā, un daļa dīgļa attīstības notiek mātes ķermenī.

Attīstība. Vairošanās pleckājiem ir tikai dzimumiska. To embrionālo attīstību pirmais noskaidroja A. Kovaļevskis (1873).

Pilnas, gandrīz vienmērīgas drostalošanās rezultātā veidojas blastula, pēc tam invaginācijas gastrula. Tālāk attīstībā daudzām sugām blastopora noslēdzas, un kāpurs pārvēršas par akli noslēgtu divslāpīnu maisu, kas sastāv no ektodermas un entodermas. Parasti entodermālā zarna dod divus sānu izspilējumus, kuri pēc tam noriešas un divu celomisku maisu veidā novietojas blakus zarnai (508. att. A). Šie procesi drīzāk atgādina mezodermas attīstību otrmutniekiem (505. lpp.).

Slēdzenpleckājiem kāpurs, kas sākumā atgādina ovālu divslāpīnu maisiņu; nedaudz pagarinās un ar divām šķērseniskām gredzenveida diafragmām sadalās 3 nodaļumos: galvas, vidukļa un kātiņa nodaļumā (508. att. B). Taču pastāv uzskats, ka šī dalīšanās neatbilst istai segmentācijai. Daudzi zoologi uzskata, ka pleckājiem segmentu robežas ir tādas pašas kā citiem *Tentaculata*; tiem ir priekšmutes dobums jeb epistoms, otru segmentu veido mute un lofofors (rokas ar taustekļiem) un, beidzot, plašs vidukļa nodaļums, kas pleckājiem dalās istajā viduklī un kātiņā. Celoma segmentācijas analīze šajā gadījumā maz ko dod. Celomiskie maisi, kuri nodaļās no viduszarnas, ļoti ātri zaudē dobumu, kas no jauna attīstās daudz vēlāk, šūnām sekundāri atvērtoies. Daudziem



508 att. Pleckāja *Argiope* attīstība (pēc Kovaļevska):

A — celomisko maisu nodalīšanās no zarnas, B — trīs ķermeņa daļu diferenciācija, C — kāpura formēšanās ar galvas nodaļumu, kuru apņem skropstainas un kurām ir acis; vidukļa nodaļums izveidojis mantijas krokas ar sariņu pušķiem, kuri nokarājas uz leju un daļēji nosedz kātiņa daļu, D un E — *Brachiopoda Testicardines* metamorfozes shēma: 1 — epistoma aizmetnis, 2 — mute, 3 — kātiņš, 4, 5 — dorsālā un ventrālā mantijas kroka.

slēdzenpleckājiem celomiskie maiši līdz tam paspēj vēl dalīties uz pusēm, un dīglim kādu laiku ir 2 pāri celomu.

Galvas nodalījums izaug ar skropstiņām apņemta lietussarga veidā. Tam ir paura plātnīte un 4 actiņas. Vidukļa daļai izveidojas divas nokarenas ādas krokas — ventrālā un dorsālā, katra ar divām garu un smalku sariņu grupām. Kātiņa daļa ir vienkārša piesūcekņa veidā. Šīs stadijas kāpurs peld planktonā, pie tam sariņi palielina tā virsmu un palīdz noturēties ūdenī. Dažādiem *Brachiopoda* peldošā kāpura stadija ilgst no 10 līdz 30 dienām. Vēlāk kāpurs nosēžas ūdenstilpes dibenā, piestiprinās ar kātiņa nodalījumu, bet abas mantijas krokas pavēršas uz augšu un apņem kāpura ķermeni (508. att. E). Ši interesantā procesa laikā kāpura mantijas iekšējā virsma kļūst par ārējo un otrādi — ārējā virsma par iekšējo. Pie galvas nodalījuma pamata veidojas ieliekums, no kura attīstās mute un priekšzarna. Priekšzarna savienojas ar viduszarnas entodermālo aizmetni. Vēlāk sariņi izzūd, galvas nodalījums reducējas, atstājot nelielu kroku dorsālajā malā — epistomu; mantijas krokas izdala čaulas materiālu, kātiņa nodalījums izaug par kātiņu. Vēl pirms tā dorsāli no mutes parādās roku aizmetnis sakumā 2 vienkāršu pauguru veidā; vēlāk tie sagriežas komplicētā pieaugušam dzīvniekam raksturīgā spirālē. Attīstības laikā rokas iziet vienkāršu ausveidīgu izaugumu stadiju, ļoti atgādinot sūneņu lofofora 2 puses.

Tātad *Testicardines* apakšklases pārstāvju attīstība saistīta ar dziļu metamorfozi, kuras laikā veidojas kāpurs, kas zināmā mērā atgādina trohoforu.

Bezslēdzenpleckājiem (*Ecardines* apakškl.) kāpurs iznāk no olas, jau ietverts divvāku čaulā un atgādina pieaugušu dzīvnieku. Tas dzīvo planktonā, kur peld, pateicoties lofofora skropstiņu darbībai. Lofofors var karāties laukā no čaulas.

Ekoloģija. Visi pleckāji ir jūru iemitnieki. Tie ir plaši izplatīti un sastopami dažādos dziļumos. *Brachiopoda* barojas ar dažādiem sīkiem dzīvniekiem un organiskām atliekām, kuras peld ūdenī. Vairums ir pilnīgi nekustīgi piestiprināti pie substrāta: lingulām (*Lingula*, *Ecardines* apakškl.) ir garš, gajīgs, brīvs kātiņš, kas ieracies mīkstā gruntī. Pleckājus jāuzskata par izmirstošu grupu. Kā jau teikts, zināmo izmirušo sugu skaits pārsniedz 10 000. *Brachiopoda* čaulas parādās, sākot ar pirmskembrija nogulumiem. Būdami lielā skaitā jau vissenākajos laikmetos, pleckāji ieguvuši ļoti lielu nozīmi paleontoloģijā, jo noder par vadošajām fosilijām daudziem ģeoloģiskajiem slāņiem. Interesanti, ka dažas pleckāju ģintis milzīgos laika posmos uzrāda ārkārtīgi mazu mainību un lielu organizācijas patstāvību. Tā *Lingula*, kas mūsdienās ļoti bieži sastopama pie Japānas krastiem, ir saglabājusi visas ģints pazīmes kopš silūra perioda. Starp fosilajiem pleckājiem sevišķi interesantas ir sugas, kuras dzīvojušas stipri kustīgā ūdenī un piestiprinājušās ar ventrālo vāku. Tas izveidojās par augstu biezsienainu konusu, kurās apmetās dzīvnieks, bet dorsālais vāks reducējās līdz nelielam vāciņam, kas noslēdza ieeju konusā (*Richthofenja*).

Klasifikācija. *Brachiopoda* klase dalās 2 apakšklasēs.

I APAKŠKLAŠE. BEZSLĒDZENPLECKĀJI (*ECARDINES* JEB *INARTICULATA*)

Vissenākie pleckāji, kas pazīstami vēl no pirmskembrija nogulumiem. Vākiem nav slēdzenes savienojuma. Kātiņš dažkārt pārveidojies par kontraktilu kāju, kas noder rakšanai. Zarnu kanāls saliekts un atveras uz āru ar ānusu. Ūdeni peldošais kāpurs ieslēgts divvāku čaulā.

Pārstāvji: racējforma *Lingula* u. c.

II APAKŠKLAŠE. SLĒDŽENPLECKĀJI (TESTICARDINES JEB ARTICULATA)

Filogenētiski jaunāki pleckāji, kas parādījās apakšējā kembrijā. Caudas vāki savienojas ar slēdzenes palīdzību. Gremošanas sistēma akli noslēgta, ānusa nav. Caula parādās tikai metamorfozes procesā pēc tam, kad kāpurs piestiprinājies pie substrāta.

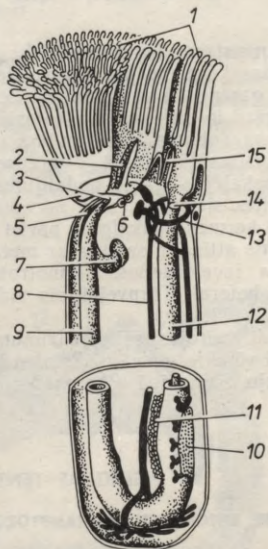
Pārstāvji: *Rhynchonella*, dzīvo Baltajā jūrā; *Magellania* (504., 505. att.); fosilā *Spirifer* (507. att.) u. c.

III KLAŠE. FORONĪDI (PHORONIDEA)

Ļoti maza, tikai no 18 sugām sastāvoša jūras dzīvnieku grupa. Ķermenis izstiepts, desveida. Foronīdi slēpjas pašu izdalītā caurulē, no kuras laukā karājas tikai ķermeņa priekšgals (509. att.), pie kura, tāpat kā sūņņiem, ir pakavveida lofofors ar skropstainu taustekļu vainagu (510. att.), kas dzen barību uz muti. Muti klāj epistoms. Nedaudz aiz mutes atrodas ānuss, līdz ar to zarnu kanāls veido cilpu. Elpošana notiek galvenokārt caur taustekļiem, izvadfunkciju veic pāris cauruļveida orgānu, kuriem ir skropstainas piltuves. Pieņem, ka pēc savas dabas tie ir nefromiksiji (233. lpp.). Caur šiem pašiem orgāniem uz āru tiek izvadīti arī dzimumprodukti.

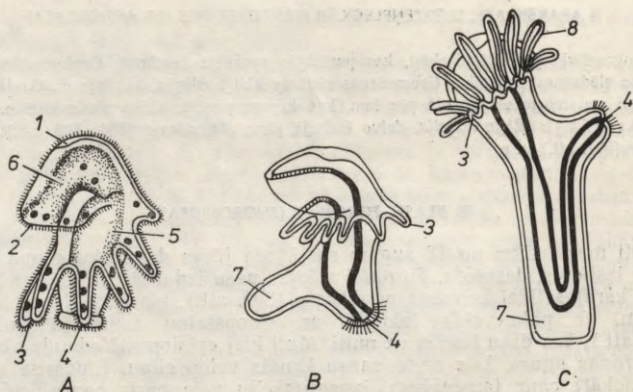


509. att. Smilšu forons (*Phoronis psammophila*) savā caurulītē, kas sastāv no smilšu graudiem (pēc Seli Lonšana).



510. att. *Phoronis* uzbūves shēma (pēc Delāza un Erouara):

1 — lofofora taustekļu iekšējā un ārējā rinda, 2 — lofoforālais orgāns, kas droši vien pilda maņu funkciju, 3 — izvadvere, 4 — nervu gredzens, 5 — ānuss, 6 — nervu ganglijs, 7 — nefromiksījs, 8 — dorsālais asinsvads, 9 — viduszarna, 10 — sēklinieks, 11 — olnīca, 12 — barības vads, 13 — lofoforālais asinsvads, 14 — mute, 15 — epistoms



511. att. *Phoronis attistiba* (pēc Markusa):

A — kāpurs aktinotrohs, no sāniem, B un C — metamorfozes stadijas; 1 — tumšā plātnīte, 2 — mute, 3 — kāpura taustekļi, 4 — ānuss, 5 — viduszarna, 6 — priekšzarna, 7 — ķermeņa ventrālais izaugums — topošais «tārpa» viduklis, 8 — definitīvie taustekļi.

Dzimumsistēma hermafroditiska un sastāv no olnīcas un sēklinieka, kuri atrodas ķermeņa pakalgalā. Nervu sistēma sastāv no apmutes gredzena un gareniskas stiegras, kas iet asimetriski pa ķermeņa kreiso pusi. Maņu orgāni ir mēlesveida lofoforālie orgāni, kuri atrodas aiz epistoma.

Ķermeņa dobums ir sekundārs un sastāv no 3 nodalījumiem: priekšējā — epistomālā, vidējā — gredzenveida, no kura atiet kanāli uz lofoforu, un pakalējā — liela nodalījuma, kas aizņem visu ķermeni.

Asinsrites sistēma sastāv no apmutes gredzena un 2 gareniskiem vadiem, kuri ķermeņa pakalgalā pāriet viens otrā.

Phoronis attistiba saistīta ar metamorfozi un peldoša kāpura — aktinotroha izveidošanos. Aktinotrohs pēc dažām organizācijas pazīmēm līdzīgs trohoforai. Tārpeidīgais viduklis veidojas, augot kāpura ventrālajai pusei (511. att.).

Foronīdi vairojas arī bezdzimumiski, šķērseniski daloties. Izveidojušies īpatņi vēlāk ataudzē trūkstošos ķermeņa rajonus.

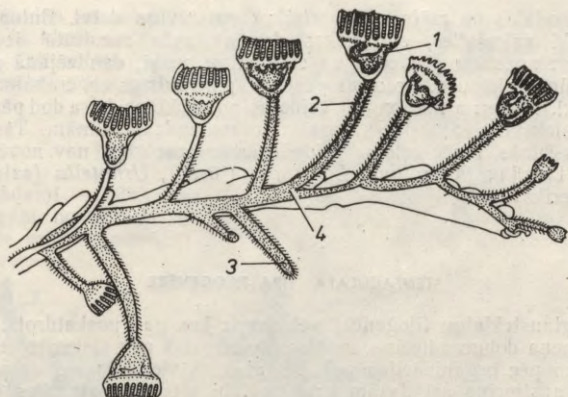
Padomju Savienībā *Phoronidea* atrasti Melnajā un Tālo Austrumu jūrās.

PIELIKUMS TENTACULATA TIPAM

KLASE. ENTOPROKTI JEB KAMPTOZOJI (ENTOPROCTA JEB KAMPTOZOA)

Neliela (60 sugu) sēdošu, galvenokārt jūras dzīvnieku grupa, kuru vēl nesen pieskaitīja pie *Bryozoa* klases un sauca par iekšņausa sūņiem. Mūsdienā autori šīs grupas stāvokli sistēmā uzskata par neskaidru, tāpēc to provizoriski pievienojam kā pielikumu *Tentaculata* tipam.

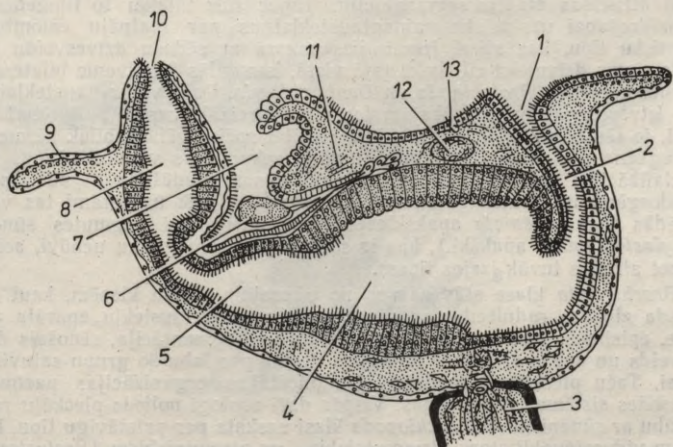
Entoprocta ir sīki dzīvnieki; to garums nepārsniedz 1 mm. Ķermeņa bļodveida, tā vienam polam ir skropstainu taustekļu vainags, kas apņem muti un ānusu (atšķirībā no *Bryozoa*), bet otrs pols turpinās kontraktilā kātiņā, kurā ir gareniskā muskulatūra (512. att.). Zarnu kanāls pakav-



512. att. *Pedicellina cernua* kolonijas daļa (no Abrikosova):

1 — zoida ķermenis — bļodiņa, redzami taustekļi un zarnu kanāls, 2 — kātiņš, 3 — kātiņš, no kura nomesta bļodiņa, 4 — kolonijas stols.

veida. Zarnas tuvumā starp muti un ānusu atrodas ganglijs. Ir viens protonefrīdiju pāris. *Entoprocta* ir vai nu šķirtdzimumiski, vai hermafrodīti, pie tam dzimumdziedzeriem ir mazu pāra maisiņu veids. Ista celomā nav, telpu starp iekšējiem orgāniem aizņem parenhīma. Bez dzimumvairošanās entoproktiem ir arī bezdzimumvairošanās, resp., pumpurošanās. Uz ķermeņa izveidojušies pumpuri lielākoties paliek saistīti ar mātes īpatni — izveidojas *Entoprocta* kolonija (512. att.). *Loxosoma* sugām koloniju nav,



513. att. *Pedicellina cernua* bļodiņas griezumš (no Abrikosova):

1 — mute, 2 — barības vads, 3 — kātiņš, 4 — kuņģis, 5 — viduszarna, 6 — ola, iznākusi no dzimumatveres, 7 — percējamā kamera, 8 — taisnā zarna, 9 — tausteklis, 10 — ānuss, 11 — parenhīma, 12 — nervu mezģis, 13 — izvadpora.

pumpuri nodalās no mātes un pāriet uz patstāvīgu dzīvi. Entoproktiem dzimumiski vairototies, spirāliskas drostalošanās rezultātā izveidojas kāpurs ar skropstiņu gredzenu un skropstiņu pušķi, daudzējādā ziņā atgādinot sūneņu kāpuru. No otras puses, kāpurs līdzīgs arī trohoforai (*Polychaeta* kl.). Kāpura mezoderma veidojas no 4d šūnas, kura dod pāri mezodermlu sloksnišu. Sloksnītes sastāv no nedaudzām šūnām. Tās sairst atsevišķās šūnās, tāpēc celoma veidošanās entoproktiem nav novērojama.

Pārstāvji: *Pedicellina*, *Loxosoma* (jūrās), *Urnatella* (saldūdeņos Ziemeļamerikā).

TENTACULATA TIPA FILOĢENĒZE

Vainagtaustekļaiņu filoģenēzē vēl daudz kas nav noskaidrots. Sekundārā ķermeņa dobums liecina, ka tie stāv augstāk par visiem zemākajiem tārpiem un pēc organizācijas pakāpes atrodas vienā līmenī ar posmtārpiem. To apstiprina arī dažām grupām labi attīstītā asinsrites sistēma, dažkārt pat ar centrālu pulsējošo aparātu (*Brachiopoda* kl.). Radniecīgās attiecības ar posmtārpiem tomēr nevar uzskatīt par īpaši tuvām tāpēc, ka to attīstības galvenajiem momentiem ir cits raksturs: nav spirāliskās drostalošanās, neskaidra ir mezodermas teloblastiskā aizmešanās.

No otras puses, daudziem vainagtaustekļaiņiem ir pazīmes, kuras tos tuvina citam lielam dzīvnieku valsts zaram, proti — otrmutniekiem. Tāda ir nosliece veidot dažādus aizmetņus, nevis nodalot blīvu šūnu masu vai atsevišķas šūnas (teloblastus), bet gan ar epiteliāliem ieliekumiem un padziļinājumiem. Sūneņiem pumpurojoties, gangliji un viduszarna aizmetas kā ektodermas ieliekums, dažiem pleckājiem mezoderma veidojas no viduszarnas sānu izspilējumiem, t. i., pilnīgi tādā pašā veidā kā otrmutniekiem (506. lpp.). Turklāt vainagtaustekļaiņu ķermeņa sadalījums 3 segmentos pilnīgi atgādina adatādaīņu, pushordaiņu un hordaiņu jaunāko attīstības stadiju segmentāciju. Tāpēc līdz tālākai to filoģenēzes noskaidrošanai uzskatīsim vainagtaustekļaiņus par īpatnēju celomisko dzīvnieku tipu, kas stipri izmainījies sakarā ar sēdošu dzīvesveidu un novietojams dzīvnieku ciltskokā tajā vietā, kur dalās 2 galvenie bilaterālo dzīvnieku zari — *Protostomia* un *Deuterostomia*. Paša vainagtaustekļaiņu tipa ietvaros par primitīvākajām formām pareizāk uzskatīt *Phoronidea* klasi, jo tās pārstāvji ir saglabājuši kustību spēju: vēl nenotiek ķermeņa pieaugšana pie substrāta. Sūneņi uzrāda sekundāras vienkāršošanās un specializācijas pazīmes (sekundāra entodermas zaudēšana — 457. lpp.; izvadorgānu un asinsrites sistēmas izzušana). Īpaši uzskatāmi tas viss parādās *Gymnolaemata* apakšklases pārstāvjiem, bet segmutes sūneņi (*Phylactolaemata* apakškl.), kas ir saglabājuši sarežģītāku uzbūvi, acimredzot atrodas tuvāk iezes tipam.

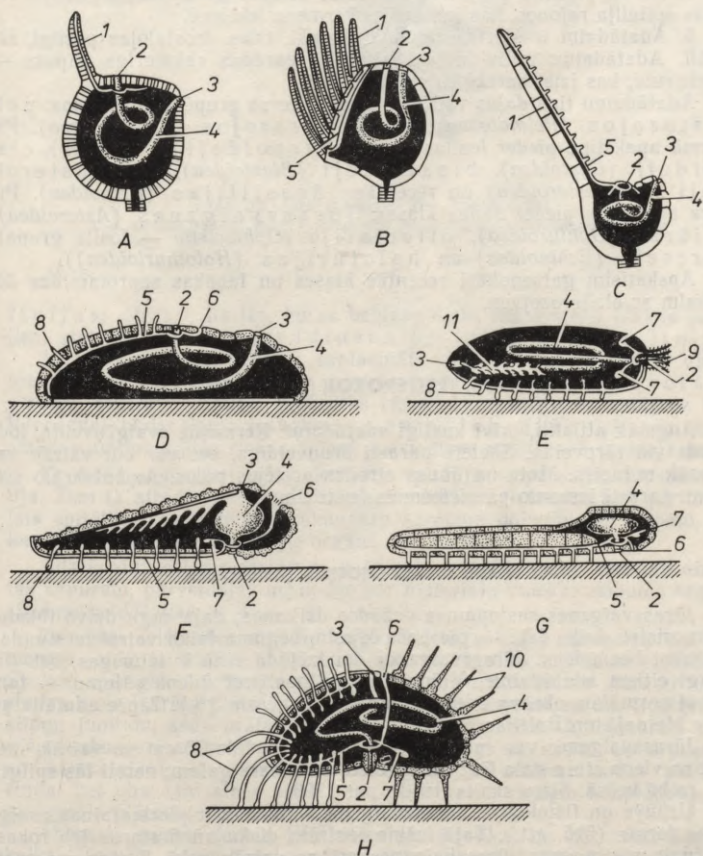
Brachiopoda klase stāv savrup no pirmajām divām klasēm, kaut arī uzrāda zināmu radniecību ar sūneņiem. Apmutes taustekļu aparāta uzbūve, epistoms, ķermeņa dobuma raksturs un segmentācija, sēdošais dzīvesveids un dažas attīstības īpatnības liecina par labu šo grupu satuvināšanai. Taču pleckājiem ir dažas komplicētākas organizācijas pazīmes: asinsrites sistēma, sirds, aknas. Vispār daži zoologi noliedz pleckāju radniecību ar sūneņiem un *Brachiopoda* klasi uzskata par patstāvīgu tipu, kas ieņem vidusstāvokli starp pirmmutniekiem un otrmutniekiem (*Protostomia* un *Deuterostomia*).

Entoprocta klases stāvoklis sistēmā, kā jau teikts, nav īsti skaidrs. Vieni autori pēc dzīvesveida līdzības, taustekļu izveidojuma, kāpuru līdzī-

bas utt. tuvina tos sūņepiem. Tādā gadījumā jāpieņem, ka celoma trūkums *Entoprocta* klasei ir sekundāra parādība, tāpat kā parenhīmas attīstība ķermenī. Citi autori piešķir lielu nozīmi celoma trūkumam un protonefrīdiju esamībai, pieskaitot *Entoprocta* klasi zemākajiem tārpiem.

TIPS. ADATĀDAIŅI (ECHINODERMATA)

Adatādaini — plaša bentisku jūras dzīvnieku grupa ar apmēram 5000 sugām, no kurām vairums ir brīvi kustīgi, retāk ar īpaša kāta palīdzību pie gultnes piestiprinājušies dzīvnieki (514. att.).



514. att. Adatādainu dažādu klašu uzbūves shēma:

A — cistoideji, B — blastoideji, C — jūraslīlijas, D — edrioasteroideji, E — holotūrijas, F — jūraszvaigznes, G — olīūras, H — jūraseži: 1 — rokas, 2 — mute, 3 — ānuss, 4 — zarnu kanāls, 5 — ambulakrālā sistēma, 6 — madreporplātne, 7 — polipšūlītis, 8 — ambulakrālās kājas, 9 — taustekļi, 10 — adatas, 11 — ūdensplaušas.

Echinodermata tipu raksturo šādas pazīmes.

1. Adatādaiņiem ir radiāla un parasti piecstaraina simetrija, taču to priekšteči bija bilaterāli simetriski dzīvnieki.

2. Zemādas saistaudu slāni adatādaiņiem attīstās skelets, kas sastāv no kaļķa plātnītēm. No tām paceļas dzelkņi, adatas u. c.

3. Iekšējie orgāni guļ plašā sekundārā ķermeņa dobumā (celomā). Par vienu no visoriģinālākām adatādaiņu uzbūves īpatnībām jāuzskata celoma diferencēšanās vairākās sistēmās, no tām uz celoma rēķina ir izveidojusies ambulakrālā (ūdenskanālu) sistēma ar kustību orgāniem.

4. Ir asinsrites sistēma; elpošanas orgāni vāji attīstīti vai to pavisam nav; speciālas izvad sistēmas nav.

5. Nervu sistēma primitīva un bieži atrodas tieši ādas epitēlijā vai ādas epitēlija rajonos, kas ieliekušies ķermeņa iekšienē.

6. Adatādaiņi ir šķirdzimumu dzīvnieki. Olas drostalojas pilnīgi, radiāli. Adatādaiņu individuālajā attīstībā parādās raksturīgs kāpurs — dipleirula, kas iziet sarežģītu metamorfozi.

Adatādaiņu tips dalās vairākās klasēs, kuras grupē 2 apakštīpos: pelmatozojos (*Pelmatozoa*) un eleiterozojos (*Eleutherozoa*). Pie pirmā apakštīpa pieder fosilas klases: karmoideji (*Carmoidea*), cistoideji (*Cystoidea*), blastoideji (*Blastoidea*), edrioasteroideji (*Edrioasteroidea*) un recentās jūraslilijas (*Crinoidea*). Pie otra apakštīpa pieder šādas klases: jūraszvaigznes (*Asteroidea*), ofiūras (*Ophiuroidea*), ofiocistiņi (*Ophiocistia* — fosila grupa), jūrasedži (*Echinoidea*) un holotūrijas (*Holothuroidea*).

Apskatīsim galvenokārt recentās klases un labākas saprotamības dēļ sāksim ar eleiterozojiem.

APAKŠTIPS. ELEITEROZOJI (ELEUTHEROZOA)

Augstāk attīstīti, brīvi kustīgi adatādaiņi. Ķermenis zvaigzņveida, lodveida vai tārpveida. Skelets parasti bruņveidīgs, bet var būt vairāk vai mazāk reducēts. Mute un ānuss atrodas pretējos polos. Ambulakrālo sistēmu parasti izmanto pārvietošanās kustībām.

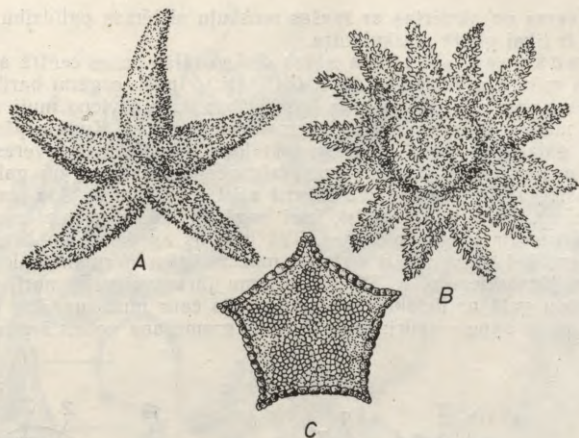
I KLAŠE. JŪRASZVAIGZNES (ASTEROIDEA)

Jūraszvaigznes sastopamas dažādos dziļumos; daļa sugu dzīvo tūkstosiem metru dziļi, daļa — pie paša krasta, bēguma laikā vairākas stundas paliekot bez ūdens. Jūraszvaigznes daudzējādā ziņā ir izturīgas, bet (līdzīgi citiem adatādaiņiem) ārkārtīgi jutīgas pret ūdens sāļumu — tam jābūt normālam okeāna ūdens sāļumam (apmēram 3%). Tāpēc adatādaiņu nav Melnajā un Baltijas jūrās.

Jūraszvaigznes var sasniegt lielus izmērus, līdz 70 cm un vairāk, mērot no viena stara gala līdz tam pretstāvošā stara galam; nereti tās spīlgta un raibā krāsā. Sugu skaits lielāks par 1700.

Uzbūve un fizioloģija. Jūraszvaigzņu ķermenim ir piecstarainas zvaigznes forma (515. att.). Tajā izšķir centrālo disku un 5 starus jeb rokas. Taču ir sastopamas jūraszvaigznes arī ar vairāk nekā 5 stariem: ar 6 (*Hexaster*) vai ar 10, 11, 13 stariem un vairāk. Sevišķi daudz staru (vairāk par 30) ir *Brisingidae* dzimtas jūraszvaigzņiem.

Lai atvieglotu orientēšanos adatādaiņu ķermenī, izšķir, pirmkārt, līnijas, kas iet no centra uz staru galiem, t. i., rādiusus jeb radiālās



515. att. Jūraszvaigznes (no Averinceva):

A — *Asterias rubens*, B, C — *Crossaster papposus*, C — *Ceratomaster granularis*.

līnijas; otrkārt, līnijas, kuras beidzas diska malā starp blakus esošajiem stariem, t. i., interrādiusus jeb interrādiālās līnijas.

Jūraszvaigzņu ķermenis ir saplacināts simetrijas ass virzienā. Vienas plakanās — orālās puses centrā atrodas mute, otras — aborālās puses centrā — ānuss. Dzīvnieks rāpo pa substrātu ar muti uz leju. Rāpošanai noder īpaši izaugumi — ambulakrālās kājas, kuras atrodas ambulakrālās rievās dibenā katra stara apakšpusē (orālajā pusē).

Ķermeņa siena sastāv no vienslāņa epitēlija — parasti skropstīņepitēlija. Zem tā atrodas saistaudu slānis. Savukārt saistaudus klāj peritoneālais epitēlijs, kas norobežo sekundāro ķermeņa dobumu jeb celomu. Celomā izvietojušies visi iekšējie orgāni.

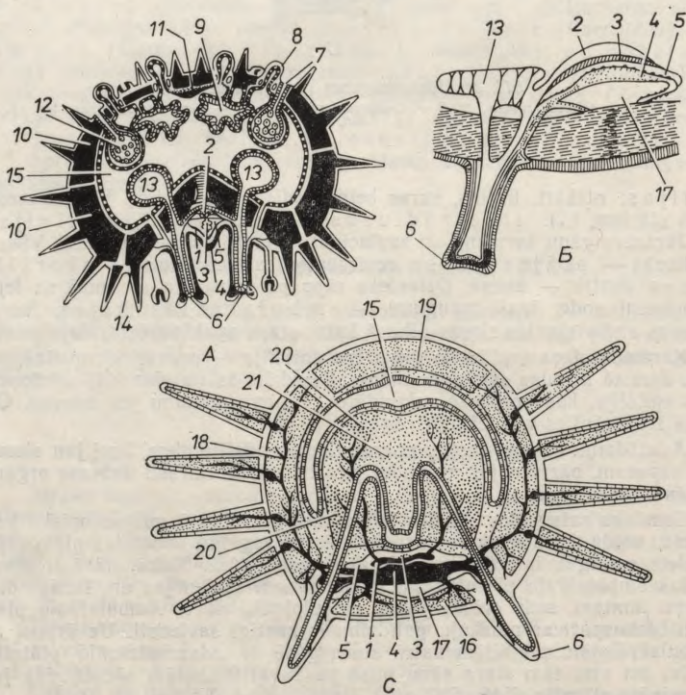
Adatādaļu celoms sastāv no vairākiem nodalījumiem, kuri jau aizmetas kāpuram, pārveidojas un noder par materiālu vairāku dobuma orgānu sistēmu veidošanai.

Zemādas saistaudos attīstās kaļķa skelets, sākumā mikroskopisku ķermeņu veidā, kuri vēlāk saplūst lielākās un regulāri izvietotās plāksnītēs. Skelets spēcīgāk ir attīstīts orālajā ķermeņa pusē. Katrā starā ir divas rindas ambulakrālo plātņu, kuras pa pāriem savienojas un, līdzīgi divslīpņu jumtam, sedz orālās puses ambulakrālo rievu. Ambulakrālo plātņu blakuspāri ar muskuļu palīdzību ir kustīgi savienoti. Uz ārpusi no ambulakrālajām plātņiem katrā stara pusē ir adambulakrālo plātņu rinda, bet virs tām stara sānu pusē pa 1 vai 2 rindām sānplātņu jeb marginālo plātņu (516., 517. att.).

Aborālās puses skelets lielākoties sastāv tikai no daudzām šaurām kaļķa laipiņām. Starp tām vienā no diska interrādiusiem izceļas diezgan liela, sīki caurumota sietņiplātne jeb madreporplātne, kas dažkārt ir citādā krāsā nekā pārējais disks. No skeleta plātņu virsmas atiet dzelkņi, nelielas kaļķa adatas utt. Dažām sugām īsās izliektās kaļķa adatas var savienoties līdzīgi grieznēm un veidot t. s. pedicelārijas. Pedice-

lārijas atveras un aizcērtas ar īpašas muskuļu sistēmas palīdzību. Adatādainiem ir tikai gludā muskulatūra.

Gremošanas sistēma sākas diska orālās puses centrā ar muti, ko apņem miksta gredzeniska lūpa (518. att.). Īpašu orgānu barības satveršanai un sasmalcināšanai nav. Iss barības vads savieno muti ar lielu krokainu maisveida kuņģi, kas aizņem diska iekšpusi. Kuņģis pāriet isā un šaurā galazarnā (bieži ar īpašu rektālo dziedzeri), kas atveras diska aborālās puses centrā. Dažām jūraszvaigznēm ānusa nav, un galazarna ir akli noslēgta. No kuņģa staru celomā atiet 5 pāri garu, aklu izaugumu ar sānzariem. Tie ir aknu maiši, kuri bagātīgi izdala gremošanas sulu. Jūraszvaigznes ir rijīgas plēsoņas. Tās barojas ar dažādiem bezmugurkaulniekiem, bet galvenokārt uzbrūk mazkustīgām formām, piemēram, gliemjiem, jūrasežiem u. c. Siku laupījumu jūraszvaigznes norij veselu, bet, lai tiktu galā ar lielākiem objektiem, tās caur muti uz ārpus izmauc kuņģi un ar to apņem upuri; tādējādi tā sagremošana notiek ārpus plēso-



516. att. Shematizēts jūraszvaigznes stara (A) (no Sedžvika), regulārā jūrasēža rādīsa (B) un ofiūras stara (C) (no Hanštrema) šķērsgriezums:

1 — hiponeirālā stiegra, 2 — radiālais ambulakrālais kanāls, 3 — radiālā asiņrites lākūna, 4 — radiālā ektoceirālā stiegra, 5 — perihemālais kanāls, 6 — ambulakrālā kāja, 7 — dzimummatere, 8 — ādas žaunas, 9 — aknu maiši, 10 — marginālās plātnītes, 11 — aborālā nervu stiegra, 12 — gonāda, 13 — ampula, 14 — ambulakrālā plātnīte, 15 — celoms, 16 — orālā plātnīte, 17 — epineirālais kanāls, 18 — marginālā plātnīte, 19 — aborālā plātnīte, 20 — starpskrīemeļu muskuļi (ofiūrai), 21 — centrālais skelets (ofiūrai).



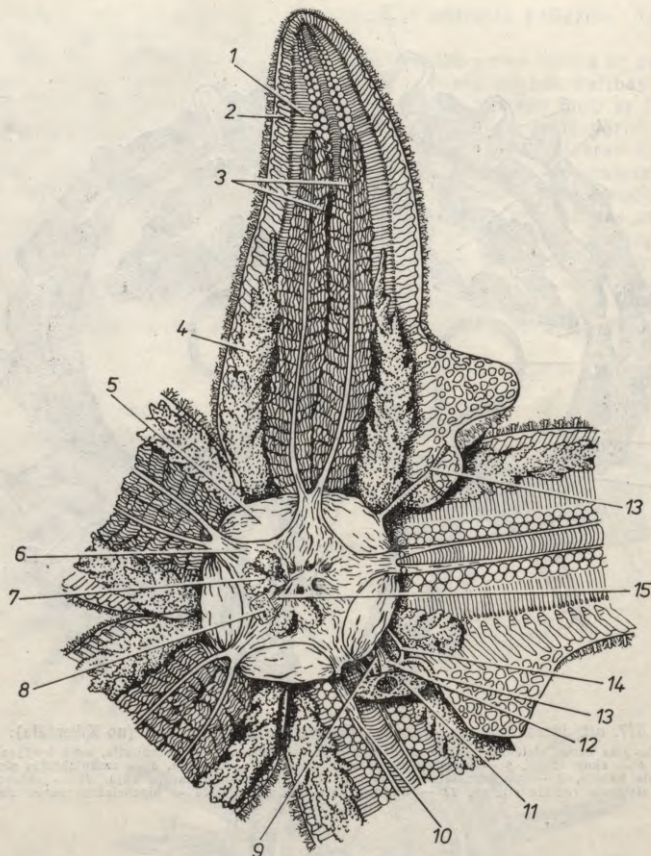
517. att. Jūraszvaigznes *Asterias rubens* stara šķērsgriezums (no Kikentāla):

1 — aborālās nervu sistēmas radiālā stiegra, 2 — ādas žaunas, 3 — mezenterījs, kurā karājas aknu maiss, 4 — aknu maiss, 5 — ķermeņa siena, 6 — celoms, 7 — ampula, 8 — ambulakrālās sistēmas radiālais kanāls, 9 — perihemālais radiālais kanāls, 10 — ambulakrālā kāja, 11 — ektoneirālās nervu sistēmas radiālā stiegra, 12 — adatas, 13 — pedicelārīji, 14 — hiponeirālās nervu sistēmas radiālā stiegra.

ņas ķermeņa. Salasījušās austeru sēkļos, jūraszvaigznes iznīcina šīs gliemenes lielos daudzumos.

Nervu sistēma ir primitīva (516., 517., 519. att.). Tā gandrīz visa atrodas ārējā epitēlijā. Centrālās nervu sistēmas galvenā daļa sastāv no apmutes epitēliāla uzbiezējuma jeb orālā nervu gredzena un no tā atejošiem pieciem¹ radiāliem nerviem, kuri atrodas ambulakrālo rievu dibenā. Nervi aiziet līdz staru galiem. Dziļāk ķermenī virs ektoneirālās nervu sistēmas atrodas analogiski veidota hiponeirālā nervu sistēma, bet diska aborālās puses peritoneālajā epitēlijā guļ aborālās nervu sistēmas centrālā daļa, no kuras pa staru aborālo pusi stiepjas 5 radiāli nervi. Tādējādi jūraszvaigznēm ir viena ārējā — ektoneirālā jeb orālā nervu

¹ Ja dzīvniekam ir vairāk par 5 stariem, tad no nervu gredzena atiet nevis 5 nervi, bet vairāk (atbilstoši staru skaitam). Tas attiecas arī uz citiem staros esošiem orgāniem un veidojumiem.



518. att. Atpreparēta jūraszvaigzne *Asterias rubens* (pēc Ivanova):

1 — ambulakrālās plātnītes, 2 — marginalās plātnītes, 3 — aknu maisi, 4 — gonādas, 5 — kuņģa orālās nodalījums, 6 — kuņģa aborālais nodalījums, 7 — rektālie dziedzeri, 8 — gabalīgs ķermenis dorsālās sienas ar ānusu, 9 — akmenskanālis, 10 — kuņģa muskuļi-retraktori, 11 — ādas gabals ar madreporplātnīti, 12 — ass sinusa siena, 13 — dzimumstolons, 14 — dzimumvads, 15 — galazarna.

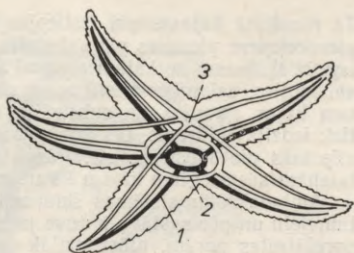
sistēma, kuru uzskata par galveno, un divas ķermenī dziļāk guļošās — hiponeirālā un aborālā jeb endoneirālā nervu sistēma.

Ektoneirālajai nervu sistēmai ir galvenokārt sensorā funkcija, bet abām pārējām — galvenokārt motoriskā funkcija. Apmutes gredzens ir koordinējošs centrs, kas regulē visu staru kustības.

Maņu orgāni. Par taustes orgāniem funkcionē ambulakrālās kājas, kā arī 5 īsi taustekļi staru galos. Pie šo taustekļu pamatnes atrodas pa actiņai; actiņu uzbūve ir vienkārša, bedrišu tipa, un tās spēj noteikt tikai gaismas spilgtuma pakāpi. Jūraszvaigznēm acimredzot ir arī ožas

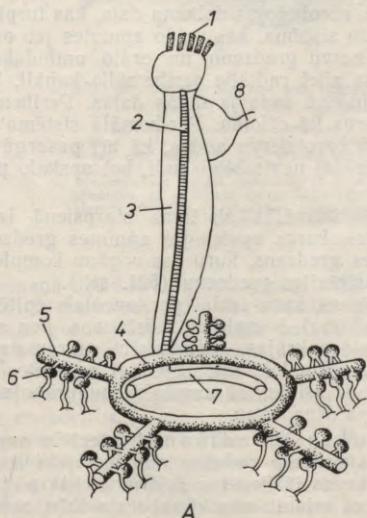
spējas: akvārijā tās rāpo pakaļ pārvietotam gaļas gabalam arī tad, ja izslēgta acu darbība.

Ambulakrālā sistēma. Jūraszvaigznes pārvietošanas ar ambulakrālās sistēmas palīdzību (520. att.). Tā ir ar ūdeņainu šķidrums pildīta kanālu sistēma un sākas diska aborālajā pusē ar madreporplātnīti jeb sietiņplātnīti. Plātnītes poras ved īpašā akmenskanālā, kura sienas satur kaļķi. Kanāls stiepjas līdz ķermeņa orālajai pusei un te beidzas orālajā gredzenkanālā, kas atrodas zem kuņģa. No orālā gredzenkanāla sākas 5 radiāli ambulakrālie kanāli ar atzariem. No katra atzara uz orālo pusi atiet kājas kanāls, kas caur ambulakrālajām plātnītēm nonāk vienā no kājām, bet aborālā virzienā veido nelielu dobu ampulu. Ambulakrālās kājas ir dobi, stipri izstiepties spējīgi muskuļoti izaugumi ar mazu piesūcekņi brīvjaig galā. Kājas izkārtušās 2 vai 4 rindās stara ambulakrālās rievās dibenā. Pārvietošanās notiek šādā veidā. Ambulakrālajā sistēmā šķidrums tiek dzīts tajos radiālajos kanālos, kuri vērsti jūraszvaigznes pārvietošanās virzienā. No radiālā kanāla šķidrums nokļūst ampulās un, tām saraujoties, ieplūst kājās.

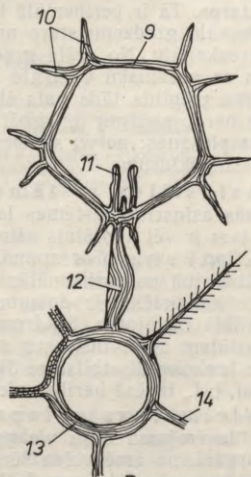


519. att. Jūraszvaigznes trīsstāvu nervu sistēma:

1 — ektoneirāla, 2 — hiponeirāla, 3 — aborālā sistēma.



A



B

520. att. Jūraszvaigznes ambulakrālās (A) (no Kestnera) un asinsrites sistēmas (B) (no Ludviga) shēma:

1 — madreporplātnīte, 2 — akmenskanāls, 3 — ass sinuss, 4 — ambulakrālās sistēmas orālais gredzens, 5 — ambulakrālās sistēmas radiālais kanāls, 6 — ambulakrālo kāju ampulas, 7 — orālais perihemālais gredzens, 8 — dzimumstolons, 9 — aborālais gredzens, 10 — atzari uz dzimumdziedzeriem, 11 — atzars uz zarnu kanālu, 12 — ass orgāns, 13 — orālais gredzens, 14 — radiālie kanāli.

Tā rezultātā kājas stipri izstiepjas kustības virzienā. Izstieptās kājas ar piesūcekņiem piesūcas pie substrāta. Pēc tam kāju muskulatūra saraujas, izgrūž šķidrums no kājām atpakaļ attiecīgajās ampulās. Kājām ievērojami saīsinoties, dzīvnieks kustības virzienā nedaudz pavelkas uz priekšu. Pēc tam kājas atraujas no substrāta, ampulām saraujoties, tajās no jauna tiek iedzīts šķidrums, tās izstiepjas pārvietošanās virzienā, no jauna pietiprinās pie substrāta utt. Pārvietošanās ir iespējama arī, balstoties uz taisnām saspriegtām kājām kā uz krūkiem.

Ambulakrālās sistēmas šķidrums satur tikai niecīgu daudzumu olbaltumvielu un pēc sastāva ir tuvs jūras ūdenim. Ūdens filtrējas caur madreporplātnītes porām, plūst dziļāk ķermenī pa akmenskanālu, kura skropstiņu vibrācijas nosaka tecēšanas virzienu. Ūdens rezervju glabāšanai daudzām jūraszvaigznēm ambulakrālās sistēmas orālā gredzenkanāla interrdziļos ir maisveida izspilējumi — polijpūsliši.

Jūraszvaigzņu pārvietošanās ātrums (tāpat kā citiem adatādaiņiem) ir mazs: jūraszvaigzne norāpo ne vairāk kā 5—8 cm minūtē.

Elpošanas orgāni. Ambulakrālajai sistēmai ir zināma loma arī jūraszvaigzņu gāzu maiņā, taču galvenais elpošanas orgāns ir ādas žaunas — īsi plānsienaini ķermeņa sienas izaugumi, kuros turpinās celoms. Ādas žaunas atrodas galvenokārt dzīvnieka aborālajā pusē, kā arī ambulakrālo rievu sānos.

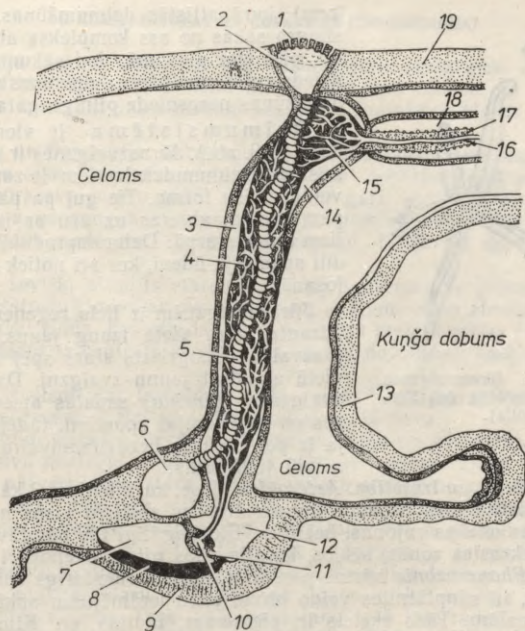
Caur žaunu sienu jūras ūdenī izšķīdušais skābeklis difundē celoma šķidrumā. Šķidrums ir dzidrs, bezkrāsains un satur daudz amēbveida šūnu.

Perihemālā jeb pseidohemālā sistēma. No kopējā celoma, kurā atrodas iekšējie orgāni, norobežojas dobuma daļa, kas turpinās arī staros. Tā ir perihemālā kanālu sistēma, kas veido apmutes jeb orālo perihemālo gredzenu starp orālo nervu gredzenu un orālo ambulakrālo gredzenkanālu. No orālā gredzena atiet radiālie perihemālie kanāli, kuri katrs ar garenisku ventrālu starpsieni sadalās divās daļās. Perihemālo sistēmu piepilda tāds pats šķidrums kā celomu. Perihemālā sistēma pavadā nervu sistēmu un droši vien baro nervu audus, kā arī pasargā tos no saspiešanas: nervu sistēmu pārklāj nevis blīvi audi, bet apskalo perihemālais šķidrums.

Asinsrites sistēma. Perihemālās sistēmas starpsienā izvietojusās asinsrites sistēmas lakūnas, kuras apvienojas apmutes gredzenā. Bez tam ir vēl aborālais asinsrites gredzens, kuru ass orgānu kompleks (483. lpp.) savieno ar apmutes asinsrites gredzenu (521. att.).

Atšķirībā no perihemālās sistēmas, kuru izklāj peritoneālais epitēlijs, asinsrites sistēma ir dobumu (lakūnu) kompleks saistaudos, bez sava epiteliālā izklājuma. Šķidrums tajā sakrājas, galvenokārt sagremotajam materiālam izsūcoties caur zarnu sienu lakūnās. Tādējādi asinsrites sistēma funkcionāli atbilst ne tik daudz asinim, kā augstāko mugurkaulnieku limfai, t. i., iznēsā barības vielas pa organismu.

Vielmaiņas galaproduktu izvadišanai speciālu orgānu nav. Ievērojamu daļu vielmaiņas procesā radušos atkritumvielu izvada no organisma amēbveida šūnas, kuras izkļiedētas šķidrumā, kas piepilda visus ķermeņa dobumus. Iešļircinot celomā smalki saberztu tušu, amebocīti piepildās ar krāsas graudiņiem un caur ķermeņa segu izkļūst laukā, pie tam caur tās plānākajām vietām, resp., ādas žaunām. Caur tām izkļūst veselas amēbveida šūnu grupas, pieblīvētas ar tušu un normāliem vielmaiņas galaproduktiem. Daļa ekskrētu tieši izgulsnējas ādā un citos audos dzeltenu graudiņu veidā. Amēbveida šūnu krājumus organismā nepieciešams pastāvīgi atjaunot. Šim nolūkam kalpo īpaši limfatiski orgāni:



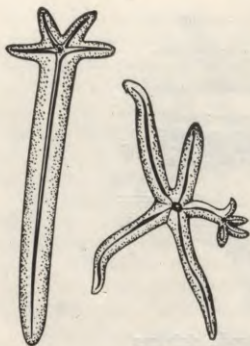
521. att. Jūraszvaigznes ass kompleksa uzbūve. Vertikāls griezumš caur interrādīsus (pēc Streikova):

1 — madreporplātne, 2 — ampula, 3 — kreisais ass sinuss, 4 — ass orgāna orālais nodalījums, 5 — akmenskanāls, 6 — ambulakrālās sistēmas gredzenkanāls, 7 — ārējais perihemālais gredzens, 8 — hiponeirālās sistēmas gredzens, 9 — ektoneirālās sistēmas gredzens, 10 — gredzeniskais orālais asinsvads, 11 — septa, 12 — iekšējais perihemālais gredzens, 13 — kuņģa siena, 14 — labais ass sinuss, 15 — ass orgāna aborālā daļa, 16 — aborālais asinsvads, 17 — dzimumsaite, 18 — dzimumstieņš, 19 — ķermeņa siena.

Tīdemaņa dziedzeri un ass orgāns (521. att.). Tīdemaņa dziedzeri ir nelieli ķermeņi, kas novietojusies pa pāriem ambulakrālās sistēmas orālajā gredzenkanālā blakus polijpūšļiem un akmenskanālam. Ass orgāns pieguļ akmenskanālam gara maisa veidā un sastāv no sūkļveida audiem (pārveidotām asins lakūnām): sūkļveida audu dobumos atrodas daudzas noapaļotas šūnas, kuras aktīvi dalās un tādējādi ražo jaunus amebocītus.

Ass orgānu kompleks. Ass orgāns kopā ar akmenskanālu un celomiskiem veidojumiem arī iet pa jūraszvaigznes diska vertikālo (t. i., orāli-aborālo) asi, veidojot ass orgānu kompleksu (521. att.).

Kompleksa galvenās sastāvdaļas ir dažādu orgānu sistēmu daļas: 1) ambulakrālās sistēmas akmenskanāls un sietņplātne; 2) ass orgāns tajā guļošās asinsrites sistēmas lakūnās; 3) divas norobežotas celoma daļas — kreisais un labais ass sinuss: kreisais sinuss atiet no orālā gredzena, labais — novietojas aborāli (tas spēj sistemātiski sarauties — pulsēt — un tādējādi nodrošina šķidruma kustību ass kompleksa asinsvados); 4) dzimumstieņš — celoma daļa ar dzimumstiegru (dzimumsto-



522. att. Jūraszvaigznes *Linckia* reģenerācija (no Koršelta).

Klasifikācija un izplatība. *Asteroidea* klase, kurā ietilpst 3 kārtas, praktiski ir izplatīta visā pasaulē. Jūraszvaigznes apdzīvo visus normāli sāļos Pasaules okeāna rajonus, bet it sevišķi bagātīgi tās pārstāvētas tropu ūdeņos: piekrastes zonās, sēkļos, koraļļu rifos utt. Galvenokārt tieši te ir sastopami *Phanerozonia* kārtas pārstāvji, kuriem raksturīgs spēcīgi attīstīts skelets, tā sānplātnītes veido blīvu, cietu ierāmējumu apkārt diskam un staru malām. Tāds skelets ir, piemēram, Indijas un Klusā okeāna tropu seklūdeņos izplatītajām *Ceratomaster* sugām (515. att.), spilgti zilajām jūraszvaigznēm *Linckia*, kuras sugām ir pieci gari, gandrīz cilindriski stari (522. att.); vieni no tipiskiem koraļļu rifu biocenožu pārstāvjiem ir lielās *Oreaster* sugas ar cietu, visu ķermeni aptverošu skeletu un lieliem, nekustīgiem dzelkņiem. Koraļļu rifus parasti apdzīvo arī *Spinulosa* kārtas pārstāvji, pie kuriem pieder formas bez pedicelārijām un blīva apmales skeleta. Tā pēdējos gados bēdīgu slavu ieguvušas *Acanthaster* sugas — lielas, daudzstarainas jūraszvaigznes ar indīgām adatām, kuras iznīcina dzīvos koraļļu rifus. Jūraszvaigznes apēd polipus, bet rifu atmirstošās daļas strauji noārdās krasta bangu ietekmē. Šī kārtā diezgan plaši ir pārstāvēta zemeslodes mērenajos un ziemeļu apgabalos, kuros parastas ir *Solasteridae* dzimtas daudzstarainās jūraszvaigznes, piemēram, rožaini violetās *Solaster* sugas — rijīgas plēsones, kas uzbrūk galvenokārt citiem adatādaiņiem. Tālo Austrumu jūrās bieži ir sastopamas *Patiria* sugas, kuras uz sēkļiem veido lielus grupējumus. Tās ir zilās jūraszvaigznes ar oranžiem plankumiem, kuru forma atgādina piecstūri ar viegli ieliektām ģintīm ir *Asterias* (515. att.), kuras sugas ir aktīvas plēsones, kas nodara milzīgus zaudējumus austeru un mitīlu saimniecībām. Barenca un Baltajā jūrā plaši izplatīta sārta asterija (*Asterias rubens*), bet Tālajos Austrumos — *A. amurensis*.

lonu), kurā attīstās dzimumšūnas. Dzimumstiegra sākas no ass kompleksa aborālā pola un, pieaugot plašumā, dod sākumu dzimumdziedzeru aizmetņiem; dzimumstiegrā dzimumšūnas nesasniedz pilnīgu gatavību.

Dzimumsistēma ir vienkārši veidota (519. att.). Jūraszvaigznes ir šķirtdzimumiskas. Dzimumdziedzeriem ir zarotu ķekarveida maisu forma. Tie guļ pa pāriem staru pamatnē un atveras uz āru ar īsiem kanāliem staru starpā. Dzimumprodukti tiek izvadīti apkārtējā ūdenī, kur arī notiek olu apaugļošanās¹.

Jūraszvaigznēm ir liela reģenerētīesspēja. Atrauta stara vietā izaug jauns. Dažu jūraszvaigžņu nogriezts stars spēj ievainotajā vietā ataudzēt jaunu zvaigzni. Dažas jūraszvaigznes (*Linckia*) sadalās atsevišķos staros un reģenerējas spontāni, tādējādi šī spēja ir par pamatu bezdzimumvairošanās procesam (522. att.).

¹ Adatādaiņu embrionālā attīstība sīkāk apskatīta 505. lpp.

Pēc ārējā izskata ofiūras ir ļoti līdzīgas jūraszvaigznēm. Agrāk abas šīs grupas bija apvienotas vienā klasē, kaut gan ofiūras no *Asteroidea* atšķiras ar daudzām anatomiskām pazīmēm. Pie ofiūru klases pieder līdz 1500 sugu.

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis piecstarains, sastāv no centrālā diska un krasi no diska norobežotiem stariem. Stari nepāriet diskā pakāpeniski, kā tas ir jūraszvaigznēm (523. att.). Tie ir gari, tievi, un tajos neiespēžas ne zarna, ne gonādas. Dažkārt stari dihotomiski zarojas. Orālās puses centrā atrodas mute, un, dzīvniekam rāpojot, tā vērsta uz leju. Ānusa nav.

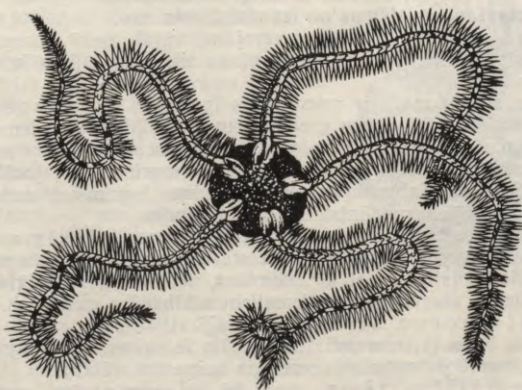
Skelets sevišķi attīstīts staros. Tos klāj 4 gareniskas plātnišu rindas: divas sānplātnišu rindas ar piestiprinātām adatām, viena aborālo un viena orālo plātnišu rinda, kas atrodas jūraszvaigžņu ambulakrālās rievas vietā. Bez tam staros ir centrāls skelets, kas sastāv no masīvu kaļķa skriemeļu virknes.

Ofiūru izcelsmi var izskaidrot šādā veidā. Fosilajām ofiūrām, līdzīgi kā jūraszvaigznēm, ir tipiska vaļēja ambulakrālā rieva.

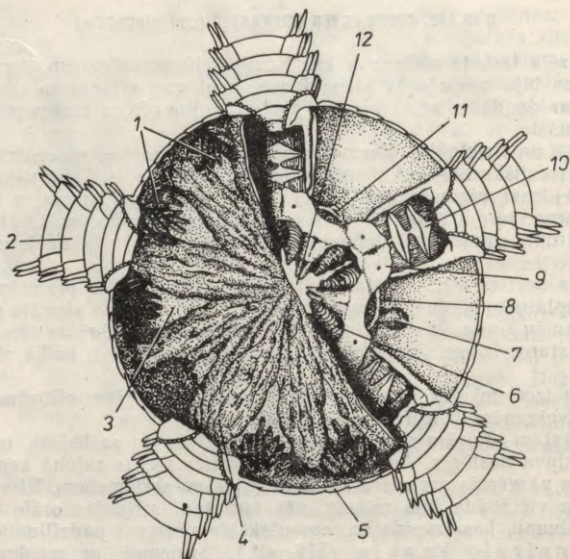
Recentajām ofiūrām rievas malas satuvinājās un saslēdzās, un rievas dobums kļuva noslēgts. Ambulakrālās plātnītes rievas rajonā saplūda pa pāriem un pārvērtās par stara iekšienē guļošiem skriemeļiem. Rievas malu saauguma vietā āda bija miksta, pēc tam tajā attīstījās orālo plātnišu rinda. Dobumu, kas izveidojies, ambulakrālajai rievai padziļinoties, sauc par epineirālo kanālu (516. att.). Skriemeļi ar muskuļu palīdzību savienoti kustīgi, tādēļ stari var čūskveidīgi locīties, galvenokārt horizontālā plaknē. Staru plātnītes iesniedzas diska orālajā pusē, kur veido apmutes skeletu. Tajā īpaši ievērojami ir 5 interradiāli mutes vairogi, no kuriem viens turklāt ir sietiņplātnīte. Ofiūras diska aborālo pusi klāj daudzas sikas kaļķa plātnītes.

Gremošanas sistēma. Mute ved plašā krokotā kuņģī; gala-zarnas, ānusa un aknu piedevu nav (524. att.).

Ambulakrālā sistēma atšķiras no analogiskas sistēmas jūraszvaigznēm ar šādām pazīmēm: 1) sietiņplātnīte atrodas orālajā pusē, un tai ir tikai viena pora, 2) ambulakrālajām kājām nav ne piesūcekņu, ne



523. att. Ofiūra *Ophiura fragilis* (no Brēma).



524. att. Ofiūra *Ophiura sarsi*, atpreparēta no aborālās puses (pēc Strelkova):

1 — dzimumdziedzeri, 2 — stars, 3 — dzimumsoma, 4 — kuogis, 5 — ķermeņa siena, 6 — orālais ambulakrālais tausteklis, 7 — polipuslīša, 8 — ambulakrālās sistēmas gredzenkanāls, 9 — peristomālā skeletplātnīte, 10 — stara skriemeļi, 11 — ass komplekss, 12 — mute.

ampulu; tās veic nevis pārvietošanās, bet elpošanas un daļēji arī tausleklju funkciju.

Ofiūras pārvietojas, tikai čūskveidīgi lokot starus.

Ipašas elpošanas sistēmas un izvadsistēmas nav.

Celoms ofiūrām attīstīts ievērojami vājāk nekā jūraszvaigznēm. Tas ir vienīgi diskā, bet staros turpinās tikai tievu kanālu veidā virs skriemeļiem.

Nervu sistēmai ir raksturīgas īpatnības. Ektoneirālā sistēma sastāv no orālā nervu gredzena un 5 radiāliem nerviem staru orālajā pusē, taču radiālie nervi neieņem vis ārēju stāvokli, bet atrodas epitelijā epineirālo kanālu griestos. Audos iegrīst arī orālais nervu gredzens. Sākotnēji abpusejai nervu sistēmai iegrīstot audos, tā tiek pasargāta no ārējiem mehāniskiem kairinājumiem.

Vēl dziļāk novietotā hiponeirālā nervu sistēma arī sastāv no rīkles nervu gredzena, no kura uz stariem atiet nervu stiegru pāri. Tā kā stari ir ļoti kustīgi un it kā posmaini, nervu šūnas radiālajos nervos salasās nelielos, atsevišķiem skriemeļiem atbilstošos ganglijos.

Aborālā nervu sistēma ir vāji attīstīta un sastāv no neliela gredzena un 5 no tā interradiāli atejošām īsām nervu stiegrām, kuras acīmredzot inervē dzimumdziedzerus un bursu (sk. tālāk).

Perihemālā sistēma, tāpat kā jūraszvaigznēm, sastāv no apmutes gredzena un 5 radiāliem vadiem, kas novietoti starp nervu stiegrām

un ambulakrālās sistēmas radiālajiem kanāliem. Bez tam ir aborālais gredzens, no kura atiet isi vadi uz dzimumdziedzeriem.

Asinsrites sistēma visumā atbilst jūraszvaigžņu asinsrites sistēmai, taču vairumā gadījumu attīstīta ievērojami vajāk un sīkajām formām var reducēties. Viennēr ir apmutes gredzenkanāls, no kura uz stariem atiet radiālas asinsrites lakūnas.

Dzimumsistēma. Ofiūras ir šķirtdzimumiskas. Diska orālajā pusē staru pamatnes malās atrodas 5 šauru plaisu pāri, kuri ved 10 dzimumsomās (bursās) — plašos ādas ieliekumos (524. att.). Somās atveras daudzi sīki dzimumdziedzeri, sakrājas dzimumprodukti un mātītēm tajās nereti notiek arī apaugļoto olu daļēja attīstība.

Ofiūru krāsa bieži ir spilgta, raiba un atsevišķiem ipatņiem stipri variē. Pēc dzīvesveida ofiūras atgādina jūraszvaigznes. Daudzas ofiūras, saņēmums dažādus kairinājumus, spēj atraut starus (autotomija). Attrautās daļas viegli reģenerējas. Dažas ofiūras spēj vairoties bezdzimumiski, diskam ar stariem pāržaudzoties divās daļās. Katra puse ataudzē trūkstošās daļas un starus (*Ophiactis virens*).

Zināmas daudzas mirdzošas formas, kas spēj izstarot spilgtu zaļgan-dzeltenu gaismu.

Melnajā jūrā sastopamas pavisam 3 sīku ofiūru sugas.

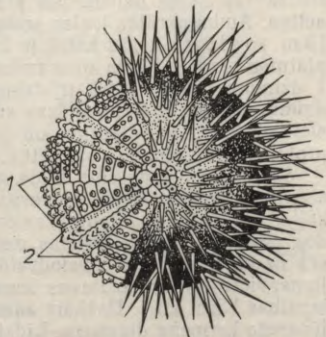
III KLASE. JŪRASEŽI (ECHINOIDEA)

Klasē ietilpst bentiski, visbiežāk lodveidīgi dzīvnieki, kas klāti ar cietām kaļķa adatām. Zināmas apmēram 800 recentas jūrsežu sugas. Tie ir mazkustīgi, uz gultnes mītoši dzīvnieki, no 2—3 cm diametrā līdz bērna galvas lielumam (tropu formas).

Jūrsežiem nepieciešams ļoti saļš ūdens, tāpēc tie nav sastopami ne Kaspijas, ne Melnajā, ne Baltijas jūrā.

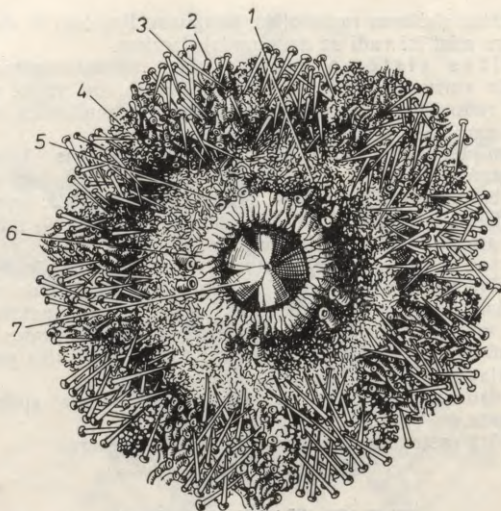
Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis lielākoties lodveidīgs (525. att.), piecstarains. Lodes viens pols (orālais) nedaudz saplacināts. Orālās puses centrā atrodas mute, ar šo pusi uz leju jūras ezis rāpo. Pretējā — aborālā — pola centrā ir ānuss. No mutes uz ānusu pa lodes meridiāniem iet 5 ambulakrālās joslas ar ambulakrālajām kājām.

Atšķirībā no jūraszvaigznēm jūrsežiem nav staru, to aborālā virsma ir vāji attīstīta, bet orālā — stipri palielināta. Skelets jūrsežiem ir spēcīgāk attīstīts nekā pārējām adatādaļu klasēm. Tikai 2 nelieliem laukumiem — ap muti (peristomam; 526. att.) un ap ānusu (periproktam) — nav skeleta, tie ir mīksti; viss pārējais ķermenis ieslēgts blīvās, nekustīgās bruņas, kas sastāv no savstarpēji cieši saliedētām kaļķa plātnītēm. Plātnītes izvietojušās 10 meridionālās joslās, katra ar 2 plātnīšu rindām (527. att.). Joslas ir divējādas un regulāri viena otru nomaina. Piecas joslas sauc par ambulakrālām joslām jeb vienkārši ambulakrālām;



525. att. Regulārais jūrsežis *Echinocidarid* no aborālā pola, daļēji attīrīts no adatām (no Langa):

1 — interambulakrālo plātnīšu rindas, 2 — ambulakrālo plātnīšu rindas.



526. att. Jūrseža *Strongylocentrotus droebachiensis* peristomālais laukums (pēc Strelkova):

1 — peristomālā laukuma āda, 2 — ambulakrālās kājas, 3 — adatas, 4 — adas ūaunas, 5 — peristomālās ambulakrālās kājas, 6 — apmutes valnītis, 7 — mute, no kuras laukā reģojas Aristoteļa luktura zobi.

tās sastāv no 2 samērā nelielu plātnišu rindām ar sikiem pāra caurumiņiem; virs katra pāra novietojusies viena ambulakrālā kāja. Līdz ar to ambulakrālās joslas atbilst jūraszvaigžņu ambulakrālajām plātnītēm un to novietojums uzskatāms par radiālu. Katra josla aborālajā galā noslēdzas ar īpašu nelielu acs plātnīti, virs kuras ķermeņa virsmā guļ actiņa. Ambulakrālās joslas secīgi mainās ar 5 interambulakrālajām joslām, kurās katrā ir 2 ievērojami lielāku, pie tam necaurumotu plātnišu rindas. Katra interambulakrālā josla pie periprokta noslēdzas ar 1 dzimumplātnīti, kurā ir dzimumatvere. Vienā no šīm plātnītēm bez dzimumatveres ir vēl daudzas smalkas poras. Tā ir madreporplātnīte jeb sietiplātnīte. Acu plātnītes un dzimumplātnītes, secīgi mainoties, ap periproktu veido vainagu (527. att.).

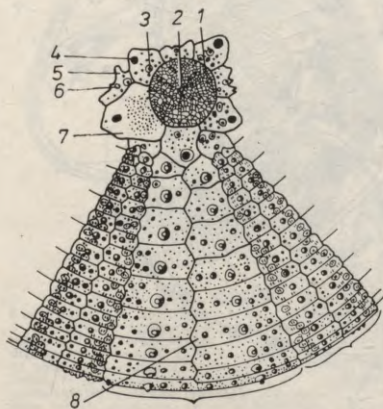
Skeletplātnišu virsma klāta ar daudziem pauguriem, pie kuriem pietiprinās skeleta ārējās piedevas — adatas. Tās ir cilindriskas, blīvas kaļķa nūjiņas, kas kustīgi savienotas ar skeletu un spēj noliekties dažādos virzienos. Katras adatas pamatā ir locitavas bedrīte, ar kuru adata sēž uz skeletplātnītes puslodveida paugura. Adatas un paugura savienojuma vietu apņem locitavas soma ar muskuļu kūlīti, kuri izraisa adatas kustības (528. att.). Dažkārt adatas ir ļoti garas un 2—3 reizes pārsniedz jūrseža ķermeņa diametru. Līdztekus aizsargfunkcijai adatas dažkārt piedalās arī pārvietošanās kustībās. Jūrsežis balstās uz tām kā uz koka kājām.

Starp parastajām adatām izkļiedētas pedicelārijas (529. att.), t. i., par tvērejknaiblēm pārveidojušās adatas. Katra pedicelārija sastāv no kustīga kāta, kurā ir kaļķa balstass, un 3 kustīgiem termināliem veidojumiem, kas

ar īpašu muskuļu palīdzību var saspieties kopā līdzīgi knaiņļu zariem. Pedicelārijām ir dažāda forma un nozīme. Liela to daļa notira ķermeņi no ekskrementiem, kuri sakarā ar ānusa augšēju novietojumu un ķermeņa nelīdzeno virsmu neizbēgami piesārņotu to. Knaibles sasmalcina ekskrementus sīkās daļiņās, kuras aizskalo ūdens. Citām pedicelārijām ir aizsargloma un atbilstoši 3 knaiņļu zariem tās satur 6 indes dziedzerus: 3 kātā un 3 pedicelārijas galvā. To izdalītā inde ir diezgan stipra. Pedicelārijas ir isākas par adatām, tādēļ, aizsargājoties uzbrukuma gadījumā, adatas pašķiras uz dažādām pusēm un indīgās pedicelārijas var funkcionēt. Dažiem tropu jūrsežiem (*Asthenosoma*) arī daļa adatu ir indīgas, jo tās ir saistītas ar speciāliem indes dziedzeriem.

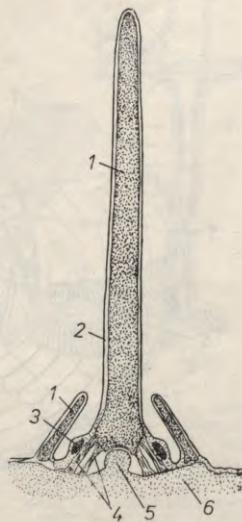
Skelets piedalās īpaša barības sasmalcinātā aparāta — Aristoteļa luktura (530. att.) veidošanā. Tas sastāv no 25 kaļķa laipiņām un plātnītem, kuras ar muskuļu palīdzību savstarpēji kustīgi savienotas. Piecas no šīm plātnītēm, kurām ir garu, asu kalnu formu, vainagveidīgi apņem muti, veidojot piecus zobus. Aristoteļa lukturis ir kustīgi savienots ar apakšējo interambulakrālo plātnīšu īpašiem lokveida izaugumiem — austiņām. Aristoteļa lukturis iesniedzas celomā, kas jūrsežiem ir ļoti plašs, piepildīts ar ūdeņainu šķidrumu un amēbveida šūnām.

Gremošanas sistēma (531. att.). Zarnu kanāls atgādina plānsienainu cauruli, kas ar mezenterija palīdzību piekārtā pie ķermeņa sienas un, būdama ļoti gara, celomā apmet sarežģītu cilpu. Sākumā zarnu kanāls Aristoteļa luktura iekšienē paceļas taisni uz augšu, pēc tam tuvojas ķermeņa sienai un pulksteņa rādītāju kustības virzienā apliec loku. Tālāk zarna pagriežas pretējā virzienā un, pakāpeniski ceļoties uz augšu, apraksta otru loku un pēc tam atveras uz āru



527. att. Daļa no jūrseža *Strongylocentrotus droebachiensis* skeleta; skats no aborālā pola (pēc Strelkova):

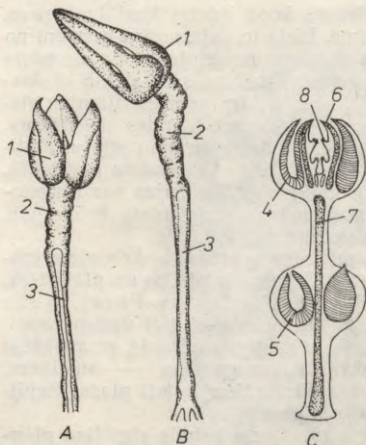
1 — periprokts, 2 — ānuss, 3 — dzimumplātnīte, 4 — dzimumpora, 5 — acs plātnīte, 6 — acs pora, 7 — sietiplātnīte, 8 — šuve starp interambulakrālajām plātnītēm.



528. att. Jūrseža adatas piestiprinājums (no Nikolsa):

1 — adata, 2 — epitēlijs, 3 — nervu gredzens, 4 — adatas kustinātāji (virzītāji) muskuļi, 5 — locītavas galviņa, 6 — skeletplātnīte.

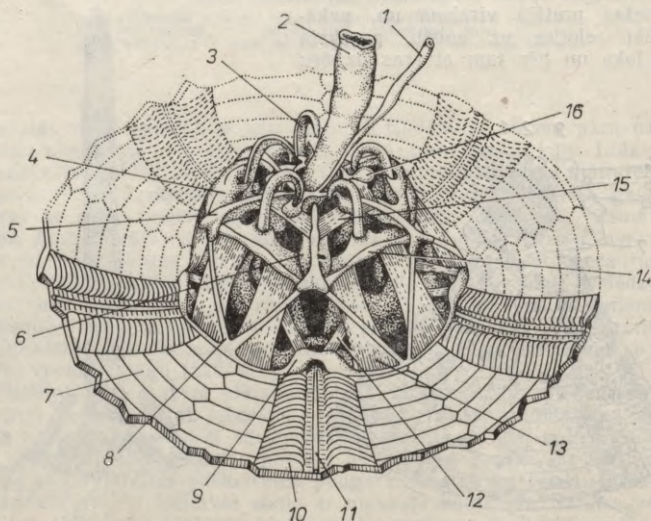
529. att. Jūrsežu pedicelārijas:



A — *Strongylocentrotus* stvērta pedicelārija, B — tā pati ar sakļautiem knaiņļu zariem (pēc Strelkova), C — salixia indiga pedicelārija (no Dogela); 1 — galviņa, 2 — kāta mikstā daļa, 3 — kāta skelets, 4, 5 — indes dziedzeri, izvietojusies divos stāvos, pa trim katrā stāvā, 6 — galviņas un kāta kaula skelets, 8 — tautes orgāni.

ar ānusu periprokta centrā. Zarnu kanāls visā garumā ir apmēram vienāda resnuma, bet pēc sienu izveidojuma to var sadalīt priekšzarnā, viduszarnā un gala-zarnā. Viduszarnas priekšdaļai blakus stiepjas sifons — smalka caurulīte, kuras abi gali nobeidzas zarnā. Caur sifonu aizplūst kopā ar barību noritais ūdens. Tas liek domāt, ka zarna te daļēji pilda elpošanas funkciju.

Jūrseži barojas kā ar jūras dzīvniekiem, tā aļģēm, kuras noskrubina no akmeņainas gultnes ar asajiem zobiem. Sugas, kas dzīvo uz dūņainas gultnes, lielā daudzumā rij dūņas, kuras satur organiskas atliekas.



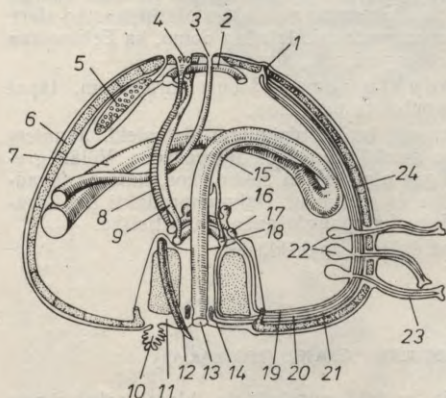
530. att. *Strongylocentrotus* Aristoteļa lukturis un ap to novietotie orgāni; skats skeleta iekšpusē (pēc Strelkova):

1 — ass komplekss, saistīts ar ambulakrālās sistēmas gredzenkanālu, 2 — barības vads, 3 — zoba aborālais kasis, 4 — piramīdas aborālā mala, 5 — lociņš, 6 — skava, 7 — čaulas interrādiālais plātnītes, 8 — muskuļu kūlītis starp lociņu un čaulas orālo polu, 9 — austiņa, 10 — ambulakrālo kāju ampulas, 11 — ambulakrālās sistēmas rādiālais kanāls, 12 — zoba retraktors, 13 — zoba protraktors, 14 — saite starp lociņu galiem, 15 — muskuļi, kuriem saraujoties Aristoteļa lukturis nolaizās uz leju, 16 — polijpūslītis.

Daudziem jūrasežiem ir speciāli elpošanas orgāni — 5 pāri īsu, zartu ādas žaunu mikstajā apmutes laukumā (526. att.). Elpošanā piedalās arī ambulakrālā sistēma, taču tai galvenā loma ir pārvietošanās kustībās.

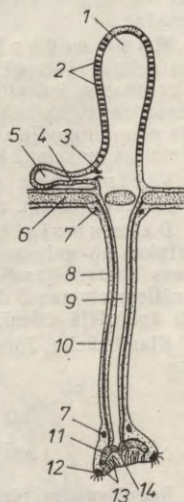
Ambulakrālā sistēma (531., 532. att.) jūrasežiem un jūraszvaigznēm ir līdzīga. No sietņplātnītes uz leju iet akmenskanāls, kas atveras ambulakrālās sistēmas gredzenkanālā Aristoteļa luktura augšgalā. No tā sākas ambulakrālās sistēmas 5 radiālie kanāli, kuri gar Aristoteļa lukturni noliecas uz orālo polu, bet pēc tam gar ambulakrālajām joslām pa lodes meridiāniem paceļas uz augšu gandrīz līdz periproktam. No tiem uz abām pusēm atiet smalki atzari ar vārstuļiem. Katram atzaram virzienā uz ķermeņa dobumu ir ampula, bet no tās virzienā uz ārvidi iet divi smalki kanāli; šie kanāli iziet cauri ambulakrālajām plātnītēm, savienojas kopā un ieiet vienā no ambulakrālajām kājām; atbilstoši šādam kāju kanālu sazarojumam ambulakrālās sistēmas plātnītēs ir poru pāris, nevis viena pora. Jūrasežu ambulakrālās kājas ir ļoti kontraktīlas un saistītas ar piesūcekņiem. Ambulakrālās sistēmas gredzenkanālam bieži ir prāvi interdiāli polijpūsliši.

Perihemālā sistēma sastāv no 5 radiāliem kanāliem, bet orālā perihemālā gredzenkanāla nav.



531. att. Jūrseža anatomija (no Nikolsa):

1 — actīva, 2 — aborālais asinsrites gredzens, 3 — ānuss, 4 — madreporeplātnīte, 5 — dzimumdziedzeris, 6 — skeletplātnīte, 7 — zarnu kanāls, 8 — akmenskanāls, 9 — ass orgāns, 10 — žaunas, 11 — Aristoteļa luktura skelets, 12 — tā zobs, 13 — mute, 14 — ektoneirālās sistēmas orālais gredzens, 15 — zarnas asinsrites sinuss, 16 — polijpūsliši, 17 — ambulakrālās sistēmas orālais gredzenkanāls, 18 — asinsrites orālais gredzens, 19 — ambulakrālās sistēmas radiālais kanāls, 20 — asinsrites radiālais kanāls, 21 — perihemālās sistēmas radiālais kanāls, 22 — ambulakrālo kāju ampulas, 23 — ambulakrālās kājas, 24 — nervu sistēmas radiālā stiegra.



532. att. Jūrseža ambulakrālās kājas shematizēts garengriezums (no Nikolsa):

1 — ampula, 2 — ampulas sienas muskuļi, 3 — vārstuļi, 4 — ambulakrālās sistēmas sāncanāls, 5 — ambulakrālās sistēmas radiālais kanāls, 6 — ķermeņa sienas skeletplātnītes, 7 — nervu gredzeni, 8 — ambulakrālā kāja, 9 — kājas dobums, 10 — kājas sienas muskuļi, 11 — kājas piesūcekņa skeleta gredzens, 12 — tautsies gredzens, 13 — gļotu dziedzeri, kuru sekrets atvieglo piesūcekņa piestiprināšanos, 14 — muskuļi, kas ievieļ piesūcekņa dibenu.

Asinsrites sistēma. Ass orgānam ir tāds pats novietojums un uzbūve kā *Asteroidea* klases pārstāvjiem. Tā augšējais un apakšējais gals kontaktējas ar asinsrites sistēmas 2 gredzeniskām lakūnām — orālo un aborālo. Paralēli ambulakrālās sistēmas gredzenkanālam un nervu gredzenam guļ orālā gredzeniskā lakūna. No tās atzarojas 5 radiālas lakūnas: aborālā lakūna apņem galazarnu un dod 5 interradiālas lakūnas uz dzimumdziedzējiem. Jūrasežiem jāatzīmē ļoti spēcīga zarnu kanāla asinsvadu attīstība. Zarnu kanāla abās pusēs visā tā garumā iet 2 gareniski zarnas asinsrites sinusi, kas savienojas ar orālo gredzenisko lakūnu, un veido ap zarnu bagātīgu blakuszarojumu tīklu.

Nervu sistēma iegrīmusi zem skeleta un šajā ziņā atgādina ofiūru nervu sistēmu. Orālais nervu gredzens novietots zem asinsrites un aborālās sistēmas gredzenkanāliem. No tā atiet 5 radiāli nervi. Pa meridiāniem tie aiziet līdz acu plātnītēm, kur katrs nervs iziet cauri plātnītei un savienojas ar nelielu bedrīšveida aci. Nervu sistēma jūrasežiem, tāpat kā ofiūrām, ir cēlusies no ektodermālās ķermeņa segas un atrodas epineirālā dobuma dibenā. Bez tam, tāpat kā jūraszvaigznēm, dziļāk novietota arī hiponeirālā un aborālā nervu sistēma. Aborālā nervu sistēma sastāv no neliela gredzena un 5 interradiālām stiegrām, kuras inervē gonādas.

Maņu orgāni. Reizē ar 5 ārkārtīgi primitīvām, gredzenā sakārtotām actiņām jūrasežiem par maņu orgāniem uzskata sferidijas. Tās ir ļoti mazas, lodveidīgi vai kniepatatveidīgi uzpūstas pārveidotas adatas. Sferidiju izvietojušās orālajā pusē uz ambulakrālajām plātnītēm. Ap sferidiju pamatu apvijies smalks nervu sistēma. Izteikta doma, ka *Echinoidea* sferidijas funkcionē kā līdzsvara orgāni, t. i., statocistas.

Vielmaiņās galaproduktu izvadīšana jūrasežiem, tāpat kā jūraszvaigznēm, notiek ar amebocītu palīdzību.

Dzimumsistēma. Jūraseži ir šķirdzimumu dzīvnieki. Jauniem īpatņiem ap galazarnu ir blīvs ģenitālais dīgļšūnu gredzens. Vēlāk gredzens diferencējas 5 maisveidīgās olnīcās vai sēkliniekos, kuri ar izvadkanāliem atveras 5 dzimumplātnītēs ap ānusu. Dzimumprodukti tiek izvadīti apkārtējā ūdenī, kur notiek olu apaugļošanās un attīstība.

Klasifikācija. Jūrasežu klase dalās 2 apakšklasēs.

I APAKSKLASE. REGULĀRIE JŪRASEŽI (REGULARIA)

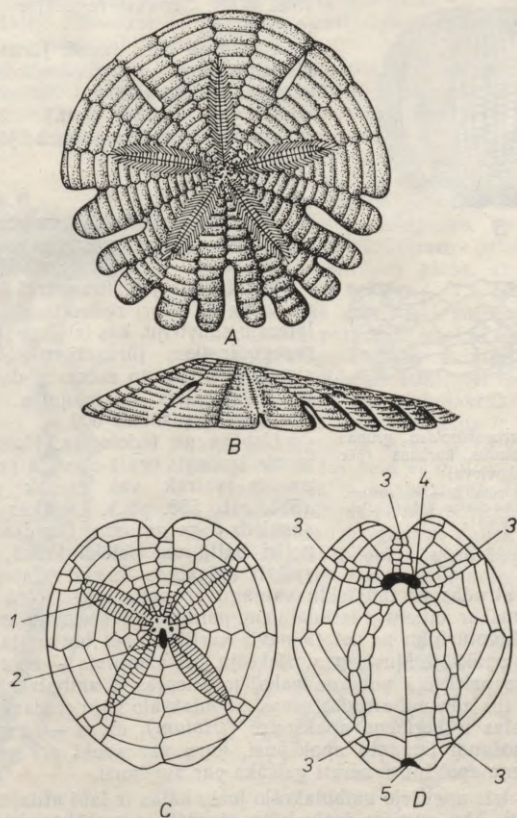
Regulārajiem jūrasežiem ir iepriekš aprakstītais, klasei raksturīgais uzbūves tips. Pie šīs apakšklases pieder sferiskas formas jūraseži ar pilnīgi vienādi attīstītiem rādiusiem. Anuss atrodas aborālā pola centrā (525. att.). Regulārie jūraseži ir vairums plaši izplatīto jūrsežu sugu.

Mūsu ziemeļu un Tālo Austrumu jūrās parasti sastopamas *Strongylocentrotus* sugas, kas dažkārt koncentrējas lielās masās (526. att.). Ziemeļatlantijā bieži sastopamas *Echinus* sugas — lieli, ēdami jūrseži (pārtikā lieto gonādas).

Daudzveidīga regulāro jūrsežu fauna ir tropos. Koraļļu rifos parasti mīt *Heterocentrotus* sugas. Rupjās un resnās adatas palīdz šiem jūrsežiem stingri noturēties plaīs un stāties pretī piekrastes bangām. Tāpat tropos diezgan plaši izplatīti diadēmeži (*Diadema*) ar garām (līdz 30 cm) adatām. Adatas galos ir viegli zobotas, ļoti smalkas un viegli nolūst. So jūrsežu adatu ievainojumi ir ļoti sāpīgi, jo to dobumā ir indīgas vielas.

II APAKŠKLASE. NEREGULĀRIE JŪRASEŽI (IRREGULARIA)

Visiem neregulārajiem jūrsežiem ķermenis ļoti saplacināts vertikālā virzienā, un tam ir diskveida vai sirdsveida forma. Anuss no aborālā pola centra pa vienu no interrādiusiem pārvietojies uz diska malu vai pat uz tā apakšpusi; kā sekas tam ir vairāk vai mazāk izteikta bilaterālā simetrija. Interrādiusu, pa kuru notiek pārvietošanās, sauc par pakaļejo, bet tam pretējo rādiusu — par priekšejo. Bilaterālā simetrija dažkārt pastiprinās tādējādi, ka ānusa pārvietošanos pa pakaļejo interrādiusu pavada mutes novirze pa priekšejo rādiusu, dažkārt pat līdz diska malai. Piecstarainās simetrijas pavājināšanās izpaužas arī pakaļējās gonādas

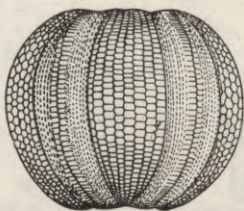


533. att. Neregulārie jūrsežī (adatas noņemtas) (no Kestnera un Fedotova):

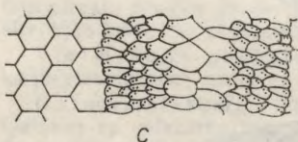
A — plakanais jūrsežis *Rotula augusti* (Clypeastroidea), no aborālās puses, B — tas pats no sāniem, C — sirdsveida jūrsežis *Spatangus* (Spatangoidea), no augšas, D — tas pats no apakšas; 1 — petaloīdi — ambulakrālo joslu rajoni ežā aborālajā polā, 2 — madreporplātnīte, 3 — rādiusi, 4 — mute, 5 — ānuss.



A



B



C

534. att. *Palaeoechinoidea* grupas jūrsezis *Melonites*, karbons (pēc Jakovļeva):

A — no aborālā pola, B — no sāniem, C — ambulakrālās joslas daļa (palielināta).

viņā galā atrodas ar taustekļu vainagu apņemta mute, otrā — ānuss. Salīdzinājums ar citiem adatāņiem parāda, ka ķermeņa galvenā ass rāpojošām holotūrijām novietota nevis vertikāli, bet horizontāli, un orālais pols no apakšējā kļuvis par priekšējo, bet aborālais — no augšējā par pakalējo. No priekšējā pola uz pakalējo stiepjas 5 ambulakrālās joslas, kurās katrā tās garumā atrodas divas ambulakrālo kāju rindas. Trīs ambulakrālās joslas ir ķermeņa apakšpusē (*trivium*), divas — augšpusē (*bivium*). Rāpošanai izmanto apakšpusi, kuru var saukt arī par ventrālo pusi. Ķermeņa apakšpuse nereti gaišāka par augšpusi.

Bez tam trīs apakšējo ambulakrālo joslu kājas ir labi attīstītas, un tām ir piesūcekņi. Abu augšējo joslu kājas parasti ir mazākas, bez piesūcekņiem. Dažām holotūrijām vispār izzūd visas kājas. Šīs formas atbilstoši izdala bezkājholotūriju (*Apoda*) kārtā.

Muti ieskauj taustekļu vainags. Taustekļu skaits parasti dāļās ar 5 (bieži to ir 10). Vienām holotūrijām (*Aspidochirota* kārtai) tie ir vienkārši, īsi, ar pūšļiem galos, citām (*Dendrochirota* kārtai) — gari, za-

zaudēšanā. Paliek tikai 4 (bet dažkārt pat 2) dzimumdziedzeri. Augšpuses ambulakrālās kājas netiek izmantotas par parvielošanās orgāniem un funkcionē kā žaunas.

Neregulārie jūrseži dzīvo galvenokārt uz dūņainas vai smilšainas gultnes.

Pārstāvji: *Clypeaster*, *Spatangus* (533. att.) u. c.

Jūrsežu paleontoloģija. Jāatceras, ka vairums jūrsežu sugu ir pazīstamas izrakteņu veidā (*Echinoidea* klases fosilo sugu skaits sasniedz 2500, bet recento — tikai 800). Senākie regulārie jūrseži atrosti silūrā.

Paleozoja jūru faunā jūrseži spēlēja pieticīgu lomu un bija pārstāvēti galvenokārt ar vissenākajiem *Palaeoechinoidea* pārstāvjiem (534. att.). Neregulārie jūrseži (*Irregularia*) parādījās tikai jūras periodā.

IV KLAŠE. HOLOTŪRIJAS JEB JŪRASGURĶI (HOLOTHURIOIDEA)

Holotūrijas jeb jūrasgurķi ir adatāņu klase ar stipri reducētu skeletu un bilaterālu simetriju, kas izteikta stiprāk nekā neregulārajiem jūrsežiem. Piecstarainā simetrija ir, bet to nomaskē daudzu orgānu bilaterālais novietojums. Holotūriju sugu skaits sasniedz 600.

Uzbūve un fizioloģija. Holotūriju ķermenis izstiepts orālā-aborālā pola virzienā un ir vairāk vai mazāk tārpvēdīgs (535. att., 538. att.). Lielākās holotūrijas sasniedz 1 m garumu. Daudzas ir brūnā, netīri baltā vai pelēkā krāsā, bet ir arī spilgti krāsainas sugas. Gareniskās ass

roti un dzīvnieka priekšgalā veido veselu krūmu (535. att.). Taustekļos iet ambulakrālās sistēmas gredzenkanāla izaugumi. Taustekļiem pie pamata katram ir gara ampula. Tas pierāda, ka taustekļi ir pārveidotas ambulakrālās kājas, kas pielāgojušās barības tveršanai. Holotūrijas ar isiem taustekļiem grābj dūņas vai smiltis ar tajās esošām organiskām atliekām. Krūmtaustekļholotūrijas (*Dendrochirota*) izlaiž ūdeni savus taustekļus un ķer pie tiem pielipušos sikos dzīvniekus.

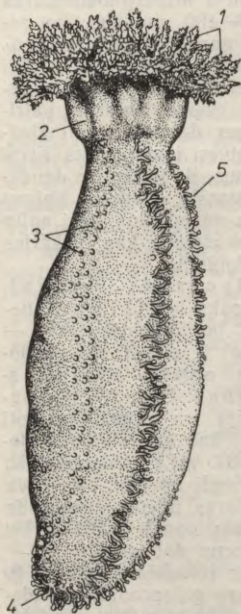
Preteji jūrasežiem holotūrijām skelets attīstīts vājāk nekā visiem pārējiem *Echinodermata*. Blīvu bruņu vietā holotūriju zemādas saistaudos ir tikai daudzi mikroskopiski kaļķa ķermenīši, dažkārt visai graciozas formas nūjiņas, enkuri, caurumotas plātnītes, ritentiņi utt. (536. att.).

Rikli apņēm gredzens, kas sastāv no 10 prāvākām plātnītēm: 5 radiālām un 5 interradiālām. Rikles kaļķa gredzens atrodas dziļi zem ķermeņa segas un daļēji funkcionē kā muskuļu piestiprināšanās vieta, daļēji apmutes nervu gredzena aizsardzībai.

Vājo skeleta attīstību kompensē pastiprināta ķermeņa sienas muskulatūra. Holotūrijām zem ķermeņa segas saistaudu slāņa atrodas vispirms blīvs gredzenisks muskulatūras slānis, bet zem tā atbilstoši 5 rādiusiem iet 5 spēcīgas gareniskās muskulatūras lentes (537. att.). Ķermeņa priekšējā trešdaļā daļa muskuļu atdalās no ķermeņa sienas, šķērso celomu slīpi uz priekšu un mutes malās no jauna piestiprinās pie ķermeņa sienas no iekšpuses. Tie ir ievilcējmuskuļi, kuri ievelk ķermeņa priekšgalu. Zem muskulatūras atrodas plašs, ar peritoneālo epitēliju izklāts celoms.

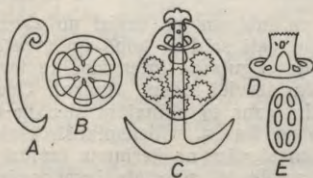
Holotūrijas ir bentiski, rāpojoši dzīvnieki. Tās dažkārt pat dziļi ierokas dūņainā gultnē, bet *Pelagothuriidae* dzimtai ir planktonisks dzīvesveids un atbilstoši tam vērojams pilnīgs skeleta un ambulakrālo kāju trūkums. So holotūriju ķermenī ir stipri saīsināties un atgādina disku ar 13 vai 14 malas izaugumiem; tas peld ar muti uz leju.

Holotūrijas ir mazkustīgas. Dažas krūmtaustekļholotūrijas (*Dendrochirota*) mēnešiem un pat acimredzot gadiem paliek vienā vietā un barojas ar ūdenī izlaisto taustekļu palīdzību. Saņēmušas kairinājumu, holotūrijas



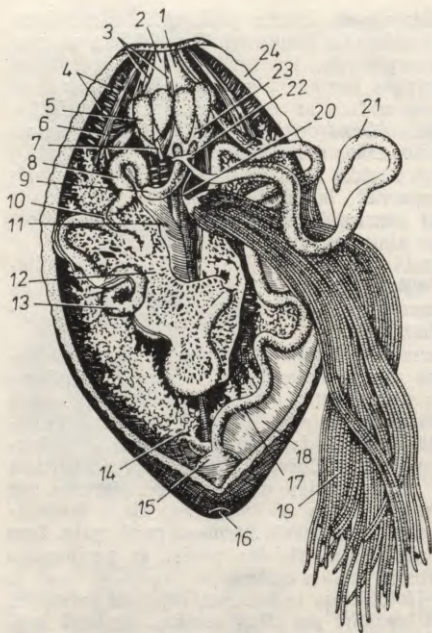
535. att. Holotūrija *Cucumaria*; skats no labās puses (pēc Strelkova):

1 — taustekļi, 2 — taustekļa ampula, 3 — bīviņa ambulakrālās kājas, 4 — kloākas atvere, 5 — triviņa ambulakrālās kājas.



536. att. Holotūrijas skeleta elementi (no Klausā):

A un E — *Holothuria*, B un D — *Chirodota*, C — *Synapta*.



537. att. Atpreparēta holotūrija *Cucumaria*; griezumšs caur ventrālo pusi (pēc Strelkova):

1 — atvere, caur kuru ievilkti taustekļi, 2 — uz iekšu iemaukta ķermeņa siena, 3 — taustekļu izvilkējmuskuli, 4 — ambulakrālo kāju ampulas, 5 — taustekļu ampulas, 6 — gareniskā muskuļu lente, 7 — ķermeņa priekšgala un taustekļu ievilkējmuskulis, 8 — guza, 9 — barības vads, 10 — zarnas asinsvads, 11 — zarnas priekšējā lejupejošā nodalījuma mezenterījs, 12 — asinsrites sistēmas «brinuntiks», 13 — priekšējais lejupejošais zarnas loks, 14 — labā ūdensplauša, 15 — kloāka, 16 — kloākas atvere, 17 — zarnas pakāļējais lejupejošais nodalījums, 18 — tā mezenterījs, 19 — dzimumdziedzera caurulītes, 20 — dzimumvads, 21 — polipūslītis, 22 — ambulakrālās sistēmas gredzenkanāls, 23 — rīkles skeleta gredzens, 24 — ķermeņa siena.

bumā pa labi un pa kreisi no zarnu kanāla (537. att.). Ūdensplaušu pakāļējie gali saplūst kopā un atveras kloākā. Viegli novērot, kā dzīva holotūrija regulārās intervālos te ievēl kloākā jūras ūdens strūklu, te ar spēku izsviež ūdeni atpakaļ. Ūdens no kloākas nonāk plaušās, bet skābeklis caur to plānajām sienām difundē ķermeņa dobumā.

Izvadīšana. Ūdensplaušu blakusfunkcija ir izvadīšana. Cauri to plānajām sienām no ķermeņa izplūst ar vielmaiņas galaproduktiem piebīvēti amebocīti. Speciālu izvadorgānu nav. Tātad holotūrijām izvadīšanas procesi tāpat kā citiem adatādaņņiem notiek difūzi.

Tikai bezkājholotūrijām ir interesanti pielāgojumi ar izvadīšanas nozīmi. Visgarām zarnas mezenterījam peritoneālais epitēlijs veido diezgan lielu skropstainu, pamatā noslēgtu piltuvju rindu. Injicējot ķermeņa dobumā tušu, var novērot, kā piltuves piepildās ar daudzajiem dobuma amebocītiem, kuri piebīvēti ar tušas gredzņiem. Amebocīti neizdalās caur

ievēl ķermeņa priekšgala un taustekļus, izspiež ūdeni no kloākas un saraujas blīvā pikā.

Gremošanas kanāls ir gara, cilindriska caurule (537. att.). Celumā tas veido cilpu un sastāv no lejupejošās daļas un pēc tam uz priekšu pavēršas augšupejošās daļas un, beidzot, no otra lejupejošā nodalījuma, kas sasniedz pakāļējo polu. Te zarna paplašinās, veido diezgan plašu muskuļotu kloāku, kas beidzas ārvidē ar kloākas atveri.

Daudzām holotūrijām (*Aspidochirota*) ar kloāku saistīti īpaši Kivjē orgāni, kuriem ir aizsargnozīme. Tās ir 10—100 smalkas, ne sevišķi garas dziedzerotas caurulītes, kas vienā galā ir akli slēgtas, bet ar otru galu atveras kloākā. Saņēmis kairinājumu, dzīvnieks caur kloākas atveri izmet laukā Kivjē orgānus, tie izstiepjas daudzkārt garāki, veidojot lipīgus baltus pavedienus, kuri aplīp ap priekšmetu, kas saskāries ar holotūriju.

Elpošanas orgāni.

Ar kloāku holotūrijām (izņemot bezkājholotūrijas — *Apoda*) ir saistīti īpaši elpošanas orgāni — ūdensplaušas. Tie ir 2 lieli, plānsienaini un stipri sazaroti maisi, kas guļ ķermeņa dobumā. Ar kloāku holotūrijām (izņemot bezkājholotūrijas — *Apoda*) ir saistīti īpaši elpošanas orgāni — ūdensplaušas. Tie ir 2 lieli, plānsienaini un stipri sazaroti maisi, kas guļ ķermeņa do-

piltuvēm, bet tie ar gļotainiem izdalījumiem tiek salīpināti t. s. pelēkajos ķermeņos, kuri tiek izgrūzti ķermeņa dobumā. Tādējādi piltuves funkcionē galvenokārt kā ķermeņi uzkrāto ekskretu koncentrētājas, atgādinot šai ziņā *Sipunculida* klases urniņas (258. lpp.).

Ambulakrālā sistēma kā vienmēr sastāv no ambulakrālā gredzenkanāla, kas gul' tieši aiz rīkles kaļķa gredzena un atzaro 5 radiālos kanālus. Sākumā kanāli iet gar rikli uz priekšgalu un dod izaugumus uz apmutes taustekļiem, bet pēc tam paliecas atpakaļ un stiepjas pa ambulakrālajām joslām. Tie iegulstas starp gredzeniskajām un gareniskajām muskuļu lentēm.

No radiālajiem kanāliem atiet sānzari ar ambulakrālo kāju ampulām.

Ambulakrālās sistēmas gredzenkanālam ir divējāda rakstura piedevas: akmenskanāls un polijpūslītis. Akmenskanāls var būt viens vai vairāki. Primitīvākajos gadījumos akmenskanāls ar nelielu sietiņplātnīti atveras uz āru dorsālajā interrādiusā. Taču vairumam holotūriju akmenskanāls saīsinās un, nesasniedzis ķermeņa virsmu, ar poraiņu galu vērsās celomā. Polijpūslītis ambulakrālās sistēmas gredzenkanālā ieņem interrādiālu stāvokli un sasniedz lielus izmērus. Polijpūslītis ir viens vai vairāki.

Holotūrijas pārvietojas ar 3 ventrālajos rādiusos novietotām kājām pēc tā paša principa kā jūraseivznes.

Bezķājhlotūrijām (*Apoda*) ir tikai ambulakrālais gredzenkanāls ar apmutes taustekļu kanāliem; radiālo kanālu un ambulakrālo kāju nav. Bezķājhlotūrijas pārvietojas, saraujoties ķermeņa sienas muskuļu kūlīšiem.

Nervu sistēma, tāpat kā ofiūrām un jūrasežiem, iegrīmusi zem ādas. Tā sastāv no gredzenkanāla ap rikli, kur to sargā kaļķa plātnīšu gredzens, un no 5 radiālajiem nerviem. Nervi atrodas epineirālajos kanālos uz āru no ambulakrālās sistēmas radiālajiem kanāliem. Zem šīs ektodermālās nervu sistēmas, tieši tai pieguļot, iet smalkākas hiponeirālās stieģras. Endoneirālās (aborālās) sistēmas acimredzot nav.

Maņu orgāni. Taustes orgāni ir taustekļi. Acu nav. Dažām holotūrijām ķermeņa priekšgalā blakus radiālo nervu pamatdaļām atrastas dažas, visbiežāk 10, statocistas.

Asinsrites sistēma holotūrijām ir spēcīgi attīstīta, it īpaši zarnu kanāla asinsvadi (537. att.).

No apmutes asinsrites gredzenkanāla atzarojas 5 radiālas lakūnas, kas izvietojas starp ambulakrālās sistēmas radiālajiem kanāliem un radiālajiem nerviem. No asinsrites gredzenkanāla bez tam atiet 2 spēcīgi zarnu asinsvadi: dorsālais un ventrālais, kuri pavada zarnu kanālu visā tā garumā. Zarnas pirmās lejupejošās daļas dorsālo sinusu plats savienojums saista ar zarnas augšupejošās daļas ventrālo sinusu. Pie augšupejošā zarnas likuma dorsālā asinsvada lielākā daļa ir piestiprināta ar mezenteriju. Mezenterijā ir bagāts asinsrites lakūnu tīkls, kuru sauc par brīnumtīklu. Daudzām holotūrijām brīnumtīkls blīvi apņem kreiso ūdensplaušu un skābeklis no tās iekļūst nevis celoma šķidrumā, bet asinīs.

Perihemālā sistēma sastāv tikai no radiālajiem kanāliem.

Dzimumsistēma holotūrijām (537. att.) krasi atšķiras no pārējo adatādaiņu dzimumsistēmas ar to, ka ir tikai 1 dzimumdziedzēris. Tas sastāv no garu cauruļu pušķa. Cauruļu iekšējā sienā nobriest dzimumšūnas. Visas caurules saplūst vienā dzimumvadā, kas atveras uz āru dorsālajā interrādiusā, ķermeņa priekšgala tuvumā. Vairums holotūriju ir

šķirtdzimumiskas, bet daļa *Apoda* — hermafrodīti, kuru dzimumcaurulēs attīstās blakus kā olas, tā spermatozoidi. Stipru kairinājumu gadījumos daudzas holotūrijas spējīgas uz visai interesantu autotomiju. Kloākas siena pārplīst, un cauri tai dzīvnieks izmet vai nu tikai zarnu un kreiso plaušu, vai vēl arī labo plaušu un gonādas, t. i., visus iekšējos orgānus. Dzīvnieks, kas izdarījis šādu pašsakropļošanu (pašamputāciju), nenobeidzas, bet pēc īsa laika (dažkārt 9 dienās) reģenerē visas zaudētās daļas. Bezķājhlotūrijas vienkārši atdala ķermeņa pakalpusi, pie tam katra puse reģenerē trūkstošo.

Klasifikācija. *Holothurioidea* klase dalās 5 kārtās.

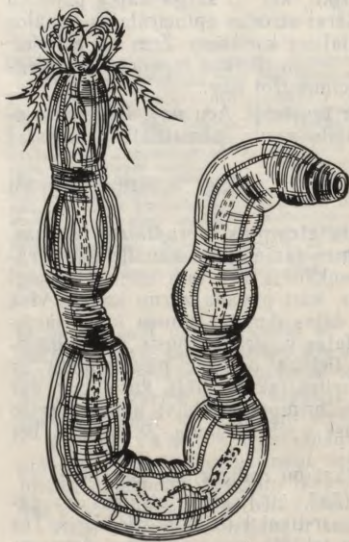
1. kārtā. Krūmtaustek[hlotūrijas (*Dendrochirota*) ir formas ar gariem, zarotiem ievilktiespējīgiem taustekļiem. Tipisks pārstāvis — kukumāriju (*Cucumaria*) ģints. Tie ir lieli (līdz 50 cm gari) jūru piekrastu iemitnieki (piemēram, Atlantijas kukumārija — *C. frondosa* Barenca jūrā). Daudzas no tām ir rūpnieciski objekti.

2. kārtā. Vairogtaustek[hlotūrijas (*Aspidochirota*) ir formas ar nezarotiem, īsiem, ievilktiespējīgiem taustekļiem. Pirmām kārtām tās ir holotūriju (*Holothuria*) sugas — lielas (līdz 50 cm) formas tropu jūru piekrastēs, kuras ievāc pārtikai vietējie iedzīvotāji. Rūpnieciski visvarīgākās ir jūrasgurķu (*Stichopus*) sugas (piemēram, Japānas jūrasgurķis — *S. japonicus*, līdz 20 cm garš, ar mikstām dorsālām papillām), kurām nav skeleta elementu. Šādus lielus jūrasgurķus Ķīnā un Japānā lieto pārtikā. Klusā okeāna piekrastē un tā salās ir izvērsta «trepangu» (tā sauc sagatavotus holotūriju krājumus) rūpniecība. Dzīvniekus savāc, izņem visus iekšējos orgānus, vāra, uzmanīgi kaltē saulē un pēc tam pārdod. Holotūriju rūpniecībai ir zināma nozīme arī pie mums Tālajos Austrumos.

3. kārtā. Sānkājhlotūrijas (*Elasipoda*) — formas ar plakanu vēderpusi un lielām ambulakrālām kājām ķermeņa sānos. Lielāko interesi izraisa okeāna dziļūdens iepaklu apdzīvotājas, sīkās, 2—5 cm garās elpidijas (*Elpidia*) ar caurspīdīgu ķermeni un muguras papillām.

4. kārtā. Astainās holotūrijas (*Molpadonia*) ir raksturīgas, grūti ierakušās holotūrijas ar astes piedevu, bez ambulakrālām kājām (tropu molpādijas — *Molpadia* u. c.).

5. kārtā. Bezķājhlotūrijas (*Apoda*) — neliela bezķājinu holotūriju kārtā. Ambulakrālo kāju trūkums padara tās līdzīgas tārpiem. Tādas, piemēram, ir sinaptas (*Synapta*, 538. att.), kuras sastopamas Vidusjūrā un Melnajā jūrā, hiridotās (*Chiridotha*) — Barenca un Baltajā jūrā u. c.

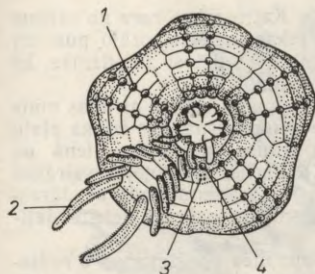


538. att. Holotūrija *Synapta inherens* (pēc Katrīža).

V KLASE. OFIOCISTIJI (OPHIOCISTIA)

Sugu ziņā nelielā fosilā *Ophiocistia* klase ir interesanta ar to, ka apvieno daudzas raksturīgas jaunu ofiūru, jūraszvaigžņu un jūrsežu pazīmes.

Diskveidīgais ofiocietiju ķermenis bija blīvi klāts ar skeletplātnītēm, tam nebija staru. Interesanta ofioci-



539. att. Ofiocištija *Eucladia jonstoni*,
no sānēm (pēc Fedotova):

1 — ambulakrālo kāju atveres, 2 — ambulakrālās kājas, 3 — dzimumporas (?),
4 — madreporplātņite.

tiju īpatnība bija vairāki pāri ļoti lielu ambulakrālo kāju, kas izvietojās katrā interrādiusā (539. att.). Kājām bieži bija regulārs ārējs skelets, un dzīvnieks ar tām pārvietojās. Orālās puses centrā guļošajai mutei bija kustīgs, piecstarainai piramidai līdzīgs mutes skelets. Anuss atradās aborāli, un to sedza anālā piramīda. Madreporplātņite, kas līdzīga jūraszvaigžņu madreporplātņītei, novietojās vienā no interrādiusiem. Ofiocištiji, tāpat kā jūraszvaigznes, ofiūras un jūrseži, rāpoja ar orālo pusi uz leju. Pazīstamas no silūra un devona. Pārstāvji: *Eucladia*, *Volchovia* u. c.

APAKŠTIPS. PELMATOZOJI JEB SĒDOŠIE ADATĀDAIŅI (PELMATOZOA)

Adatādaini, kuri ar kātu vai ar ķermeņa aborālo pusi piestiprinājušies pie substrāta un tikai retumis pieauguša stāvoklī spēj pārvietoties. Ķermenis maisveidīgs, lodveidīgs vai kausveidīgs, klāts ar skeletplātņītēm. Mute un ānuss atrodas polā, kas vērstas prom no substrāta (orālajā pusē). Tajā pašā ķermeņa pusē atveras arī ambulakrālā sistēma un dzimumsistēma. Ambulakrālā sistēma droši vien noder elpošanai. Barība nokļūst mutē pa ambulakrālajām rievām.

I KLAŠE. JŪRASLILIJAS (CRINOIDEA)

Jūraslilijas ir vissenākie recento adatādainu pārstāvji. Vai nu visā savā dzīves laikā, vai zināmā ontogēnēzes periodā tās ir sēdošas. Mūsdienās jūrasliliju klasi var uzskatīt par izmirstošu, bet paleozoja un mezozoja ērās jūraslilijas ieņēma redzamu vietu jūru faunā. *Crinoidea* ir augstākā *Pelmatozoa* klase.

Uzbūve un fizioloģija. Jūraslilijas piestiprinās pie gultnes ar aborālo pusi, no kuras centra atiet garš kāts (540. att.); taču dažām recentajām jūraslilijām kāta nav (541. att.), izņemot tā pašu augšējo daļu, kas ietilpst ķermeņa aborālā skeleta sastāvā. Jūrasliliju ķermenis ir kausveidīgs, un no tā atiet 5 rokas. Rokas pie pamatnes dihotomiski zarojas, tādēļ šķiet, ka to ir 10. Dažām jūraslilijām rokas var arī tālāk dihotomiski zaroties.

Kāts sastāv no kaļķa loceklišu virknes, kurus kustīgi savieno muskuļi. Pie dažiem kāta locekļiem ir kustīgi posmoti izaugumi — sari. Ar pašiem apakšējiem locekļiem sariem — sakņsariem nereti dzīvnieki piestiprinās pie substrāta (540. att.). Bezkāta jūraslilijām aborālajā polā atrodas centrālā plātņite; uz tās ir daudz sakņsaru (541. att.), ar kuriem jūraslilija pieķeras pie grunts.

Kauss ir apmēram konisks, pie tam konusa galotne pāriet kātā, bet pamatne vērstā uz augšu. Kausa aborālo pusi sedz centrālā plātņite un 2 vai 3 gredzenos regulāri izkārtotas plātņites. Daļa no tām ieņem radiālu, daļa — interrādiālu stāvokli; katrā gredzenā ir 5 plātņites.

Pie augšējām radiālajām kausa plātņītēm pieslēdzas pirmās brahiālās jeb roku plātņites. Katras rokas aborālajā pusē ir rinda šādu masīvu brahiālo plātņiņu, kas veido rokas skeleta asi; ar muskuļu palīdzību plātņites

ir kustīgi savienotas, tādēļ rokas spēj locīties. Katru rokas zaru no sāniem apņem rinda sānzaru jeb pinnulu. Pa rokas augšējo, orālo pusi un visiem tās atzarojumiem, ieskaitot pat pinnulas, atbilstoši zarodamās, iet ambulakrālā rievā ar ambulakrālo taustekļu rindu.

Gremošanas sistēma. Kausa orālās puses centrā atrodas mute (542. att.). No tās atejošais barības vads ved viduszarnā, kas izloka platu cilpu, pagriežas uz augšu un iet uz ānusu. Ānuss izvietojies vienā no kausa orālās puses interrādiusiem (543. att.). Zarnai pievienojas vairākas vienkāršas vai zarotas dziedzerotas piedevas — t. s. aknu piedevas. Jūraslilijas barībai noder sīki planktoniski organismi un nelielas detrita daļiņas.

Ambulakrālā sistēma sastāv no apmutes gredzena un 5 radiāliem kanāliem, kuri zarojas atbilstoši roku skaitam. No radiālajiem kanāliem un to zariem sākas sānkanāli, kas ieiet 2 ambulakrālo taustekļu rindās, kuras atrodas roku orālajā pusē, un pinnulās. Taustekļiem nav piesūcekņu, un tie kalpo tausti un elpošanai.



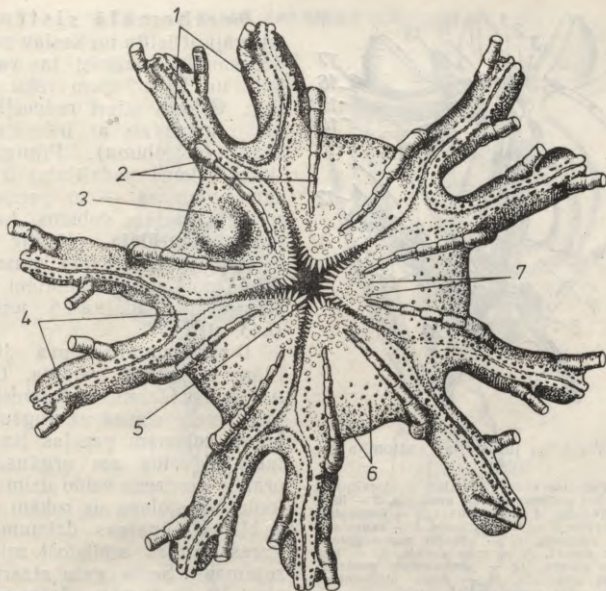
540. att. Fosila, primitīva jūraslilija *Bothryocrinus decadactylus*; rekonstrukcija (pēc Bezera):

1 — pinnulas, 2 — anālāis konuss, 3 — kaus, 4 — rokas, 5 — kāts, 6 — sakņsari.



541. att. Bezkāta jūraslilija *Heliometra glacialis* (pēc Strelkova):

1 — rokas, 2 — pinnulas, 3 — sakņsari, 4 — kaus.



542. att. Jūraslilijas *Heliometra glacialis* orālā puse (pēc Strelkova):

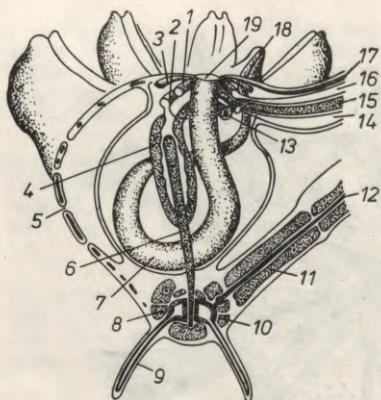
1 — rokas, 2 — pirmais pinnulu pāris, 3 — anālais paugurs, 4 — ambulakrālās rievas, 5 — ar papillām apņemta mute, 6 — ūdensporas, 7 — orālā skeleta rudimentārās plātnītes.

Ar apmutes kanālu ir saistīti daudzi (vai 5) smalki akmeņskanāli, kuri nokarājas ķermeņa dobumā un ar brīvajiem galiem atveras tajā. Bez tam kausa virsmu caururbj simtiem ūdensporu (542. att.), kuras saista celomu ar apkārtējo ūdeni. Ūdensporu kopums līdz zināmai pakāpei atbilst citu adatādaiņu madreporplātnītei.

Nervu sistēma sastāv no 3 nošķirtām daļām — orālās (ektoneirālās), hiponeirālās un aborālās (endoneirālās). No ektoneirālā apmutes gredzena atiet 5 radiāli nervi, kuri stiepjas pa ārējo epitēliju ambulakrālās rievas dibenā līdz roku un to zaru galiem. Šīs sistēmas atrašanās ārējā epitēlijā ir *Crinoidea* klases primitīvisma pazīme. Arī hiponeirālā sistēma sastāv no apmutes gredzena un 5 pāra nervu stiegrām rokās (543. att.). Aborālā nervu sistēma ir ļoti spēcīgi attīstīta un sastāv no aborālās nervu masas, kas atrodas īpašā pieckameru sinusā kāta augšējā plātnītē. No tās atiet 5 radiāli nervi, kuri stiepjas cauri roku brahiālajām plātnītēm un dod atzarus uz pinnulām. Specializētu maņu orgānu jūraslilijām nav.

Speciālas elpošanas sistēmas un izvadsistēmas nav.

Asinsrites sistēmu jūraslilijām veido apmutes gredzens, kas sastāv no asinsrites lakūnu pinuma. To sauc arī par sūkļveida orgānu, un tas, iespējams, pilda limfas dziedzeru funkciju. No gredzena atiet radiālas roku dzimumsaišu un pinnulu lakūnas (sk. tālāk). Asinsrites lakūnas ir attīstītas arī zarnu kanāla un kausa sienās.



543. att. Vispārīga jūraslilijas anatomija (no Nikola):

1 — ambulakrālās sistēmas orālais gredzenkanāls, 2 — asiņsrītes sistēmas orālais gredzens, 3 — hiponeirālais gredzens, 4 — ass sinuss, 5 — ādenspora, 6 — ass orgāns, 7 — zarnu kanāls, 8 — kausa skelets, 9 — sakņsārs, 10 — aborālā nervu sistēma pieckameru sinusā, 11 — roku skelets, 12 — aborālā nervu stiegra, 13 — perihemālais gredzens, 14 — rokas asinsvads, 15 — rokas perihemālais vads, 16 — rokas ambulakrālais kanāls, 17 — rokas hiponeirālā stiegra, 18 — anālais konuss, 19 — mute.

pinnulās attīstās par olšūnām vai spermatozoidiem. Tādējādi katra pinnula satur it kā atsevišķu dzimumdziedzeri. Dzimumprodukti izkļūst no pinnulas caur plisumu īpašā vietā pinnulas sienā.

Paleontoloģija un sistemātika. *Crinoidea* klases pārstāvju atliekas sastopamas, sākot ar kembriju, pie tam dažas no to daudzajām fosilajām kārtām atrodamas tikai paleozoja ēras nogulās. Ari mezozoja ēras slānekļi satur bagātu jūrasliliju faunu. Izraktenformas acimredzot dzīvoja dažādos dziļumos un nereti sasniedza lielus izmērus — kopā ar kātu līdz 2 m.

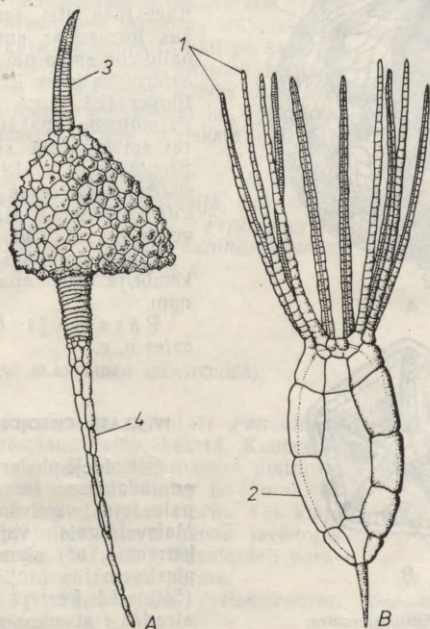
Zināms vairāk nekā 300 fosilu ģinšu. Sākot ar juras periodu, jūraslilijām parādās tendence atrauties no kāta, un tādējādi no mūsdienu jūraslilijām, kas pieder pie *Articulata* (posmliliju) kārtas, ir tikai 70 kātaino un apmēram 600 bezkātaino jūrasliliju sugu. *Crinoidea* kopējais sugu skaits (kopā ar izrakteniem) ir vairāki tūkstoši. No kātainajām jūraslilijām līdz mūsdienām ir saglabājušās pavisam tikai apmēram desmit ģinšu, pie tam vairums to sastopamas tikai lielā dziļumā. Viena neliela forma — *Rhizocrinus lafotensis* mit dziļos Norvēģijas fjordos.

Bez tam skaitās vairāk nekā 10 sugām bagātu bezkāta jūrasliliju ģinšu, kuru vidū visizplatītākie ir *Heliopecta* (Vidusjūrā, Atlantijas un Klusajā okeānā). Sādām formām (541. att.) jaunībā ir kāts, bet pēc tam tas pie galotnes nolūst tā, ka kāta pēdējais loceklis ar savu saru vainadziju paliek pie kausa un izveido centrālo plātnīti, kas noslēdz aborālo polu. *Heliopecta* turas pie gultnes ar centrālās plātnītes sariem, t. i., saglabā savu kātaino senču stāvokli.

Perihemālā sistēma ir ļoti vāji attīstīta un sastāv no gredzenkanāla (dažkārt tas var nebūt) un 5 radiāliem roku kanāliem. Celoms stipri reducējies un daļēji aizaudzis ar iridēniem audiem (celenhīmu). Pilnīgi nošķirts celoma nodalījums ir pieckameru sinuss — ar peritoneālo epitēliju izklāts dobums, kas atrodas centrālajā plātnītē. Centrālā plātnīte izvietota kausa aborālajā polā un ar radiālām starpsienām ir sadalīta 5 iecirkņos (543. att.).

Dzimumsistēma jūraslilijām ir īpatnēji veidota. *Crinoidea* ir šķirtdzimumu dzīvnieki. No pieckameru sinusa uz augšu cauri kausa celomam paceļas limfoidālais sūkļveida ass orgāns, kura orālais gredzens veido dzimumstolonu. No stolona uz rokām virzās 5 blīvas šūnainas dzimumsaites, kuras zarojas atbilstoši roku zarojumam. Saišu galu atzari ieiet pinnulās un te pārveidojas par akli noslēgtiem dzimummaisiem. Dzimumstolona šūnas un arī dzimumsaites neveido dzimumšūnas, turpretī dzimummaisū sienu šūnas

II KLASE. KARPOIDEJI (CARPOIDEA)



544. att. Carpoidea:

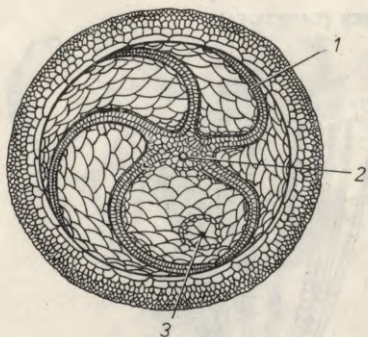
A — *Heckericystis* (ordovīks), B — *Rhipidocystis* (ordovīks); 1 — rokas, 2 — ķauss, 3 — anālais konuss, 4 — kāts.

Vissenākā, izmirusi, sēdošu vai vienkārši uz substrāta guļošu adaptāciju grupa ar vēl neizveidotu piecstarainu simetriju, ķermenis vairāk vai mazāk bilaterāls, klāts ar plātnītēm. Tām bija neliels tukšs kāts. Pazīstamas tikai no visvecākajiem slānekļiem: kembrija, silūra un apakšējā devona.

Pārstāvji: *Dendrocystides*, *Rhipidocystis* (544. att.) u. c.

III KLASE. EDRIOASTEROIDEJI (EDRIOASTEROIDEA)

Izmiruši, bezkātaini, substrātam piestiprināti vai pārvietotiesspējīgi pelmatozoji. Ķermenis bija diskveidīgs vai gandrīz lodveidīgs. Visu ķermeni sedza daudzas plātnītes. Orālajā pusē centrā izvietojās mute, ekscentriski — ānuss, kā arī madreporplātnīte. No mutes pa dzīvnieka ķermeni stiepās 5 taisnas vai liektas radiālas ambulakrālās rievās, kuras atradās starp 2 plātnīšu rindām. Starp katras rindas plātnītēm bija atveres ambulakrālajām kājām. Acīmredzot *Edrioasteroidea* klases pārstāvjiem ambulakrālā sistēma sastāvēja no 5 radiāliem kanāliem un tos savienjoša



A



B

545. att. *Edrioasteroidea*:

A — *Lepidodiscus* (devons), B — *Cyathocystis* (ordoviks); 1 — ambulakrālās plātnītes, 2 — madreporplātnīte, 3 — anāla piramīda.

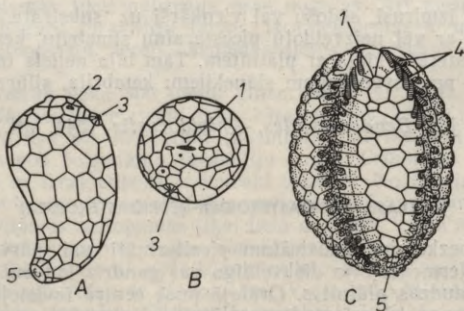
apmutes gredzenkanāla. Ambulakrālās rievās klāja pāra segplātnītes (545. att). Iespējams, ka dažas formas ar ambulakrālo kāju palīdzību spēja pārvietoties. *Edrioasteroidea* klase ir ļoti interesanta filogenētiskā ziņā, jo tā ir vienīgā *Pelmatozoa* apakštipa grupa, kurai ambulakrālā sistēma ir tuva *Eleutherozoa* apakštipa attiecīgajai sistēmai. No otras puses, zemākie *Edrioasteroidea* klases pārstāvji vēl ir ļoti tuvi *Cystoidea* klasei.

Edrioasteroideji pazīstami no kembrija līdz apakšējam karbonam.

Pārstāvji: *Cytaster*, *Edrioaster* u. c.

IV KLAŠE. CISTOIDEJI (CYSTOIDEA)

Cistoideji pieder pie senākajiem adaptācijiem; tie dzīvoja vienīgi paleozojā, galvenokārt silūrā. Maisveidīgais vai lodveidīgais ķermenis ar aizmētņveida kātu piestiprinājās pie substrāta (546. att.). Pretēja (orālajā) polā atradās 4 atveres: mutes, ambulakrālā, ģenitālā un anālā (546. att.). Ķermenis bija klāts ar daudzām



546. att. *Cystoidea*:

A — *Aristocystis* (silūrs), no sāniem, B — tas pats no orālā pola, C — *Proteroblastus* (silūrs) (pēc Jekela); 1 — mute, 2 — dzimumpora, 3 — anālās konuss, 4 — ambulakrālā rievā ar brahiolām, 5 — piestiprināšanās vieta.

neregulārām plātnītēm. Cistoideji ir adatādaini ar asimetrisku vai nenostabilizētu piecstaraini simetrisku uzbūvi. Parasti bija attīstītas ambulakrālās rievas, kuras atgāja no mutes radiāli pa ķermeņa virsmu un turpinājās nelielos ādinos ķermeņa virsmas pauguros — brahiolās. Rievas droši vien kalpoja barības daļiņu savākšanai no ūdens masas. Cistoideju izmēri variēja no rieksta līdz ābola lielumam.

Pārstāvji: *Aristocystis bohemicus* (546. att.) no apakšējā silūra Čehijā, *Sphaeronis globulus* (apakšējais silūrs), *Proteroblastus* (546. att.; apakšējais silūrs), *Echinosphaerites aurantium*, bieži silūra nogulās u. c.

V KLASE. BLASTOIDEJI (BLASTOIDEA)

Blastoideji ir paleozoajā dzīvojuši *Pelmatozoa* ar kātu vai, ievērojami retāk, bez tā. Kausveida ķermeni klāja nedaudzas regulāras plātnītes. Orālās puses centrā atradās mute, no kuras uz ķermeni stiepās 5 ambulakrālās rievas. Tās klāja sīkas, kustīgas plātnītes. Rievu sānos izvietojās daudz posmotu roku (547. att.). Blastoideji parādījās apakšējā silūrā un izmira permā.

Pārstāvji: *Blastocrinus*, *Pentremites*, *Codaster*, *Orophocrinus* u. c.

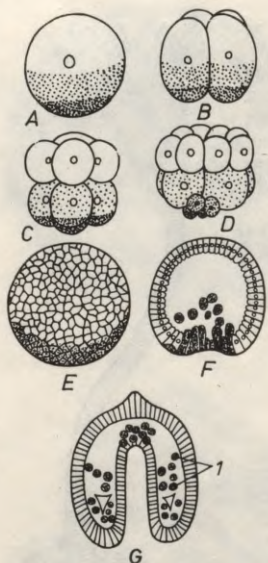


547. att. Blastoidea:
Orophocrinus (karbons) (no
Bezera): 1 — rokas, 2 —
kauss ar plātnītēm, 3 — kāts.

ECHINODERMATA EMBRIONĀLĀ ATTĪSTĪBA

Pirmās attīstības stadijas adatādainu dažādām klasēm ir apmēram līdzīgas, un tām vienmēr raksturīga sarežģīta metamorfoze ar bilaterālu kāpura stadiju.

Olas drostalošanās (548. att.) ir pilnīga, radiāla, biežāk vienmērīga, bet jūrasežiem nevienmērīga, saistīta ar agri iestājušos determināciju. Dotajā gadījumā jau 16 šūnu stadijā var izšķirt 8 veidīgi lielus blastomērus, no kuriem vēlāk attīstās dzīvnieka ektoderma, 4 lielus entodermālus blastomērus un 4 mazas šūnas, kuras veido mezenhimu, t. i., topošā kāpura saistaudus. Visiem adatādainiem drostalošanās rezultāts ir tipiska vicām klāta blastula. Blastulas apakšējā polā veidojas dziļš ieliekums — entodermāls viduszarnas aizmetnis, un blastula pārvēršas par gastrulu. Blastopora atrodas kāpura pakaļgalā. Trešā diglāpa — mezoderma — veidojas no diviem aizmetņiem. Pirmām kārtām sīko šūnu derivāti jau pašā gastrālās ieliekšanās sākumā atdalās no pārējām šūnām, ieiet blastocelā un tur veido irdeni kāpura mezenhīmas šūnu sakopojumu. Taču pieauguša dzīvnieka mezodermas galvenā daļa sākas no gastrulas entodermālās viduszarnas (549. att.). Daļa no zarnas aklā augšējā gala noriešas kā patstāvīgs slēgts pūslītis — tas ir celoma aizmetnis. Pēc tam tas sadalās divos celoma maisos, kuri izvietojas zarnai katrā pusē. Tādu celoma veidošanos — nodalīšanu no viduszarnas — sauc par



548. att. Jūraseža *Strongylocentrotus* olas drostalošanās (pēc Davidova):

A — ola pirms drostalošanās sākuma, B — četru blastomēru stadija, C — astoņu blastomēru stadija, D — sešpadsmit blastomēru stadija, E — blastula, F — mezenhīmas polārā imigrācija, G — gastrula; 1 — mezenhīma.

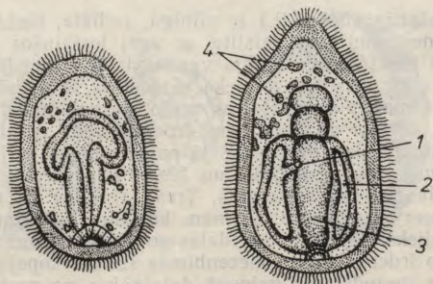
tejs (550. att.). Apmutes vērstu roku pāru malas. Katrai rokai ir kaļķa adatas skelets, kas guļ rokas asī. Roku izmēri palielinās, un līdz ar to palielinās arī apmutes vainaga

enterocelisku. Pa to laiku viduszarnas aizņemta aklais priekšgals noliecas uz vienu pusi, kura tiek apzīmēta par ventrālo; tam pretī gastrulas ķermeņa virsmā veidojas ektodermas ieliekums — priekšzarnas aizmetnis. Sis ieliekums saplūst ar viduszarnas izliekumu. Tā veidojas pilnīgs zarnu kanāls. Blastopora adatādaņiem pārvēršas par ānusu (vai ānuss veidojas blastoporas vietā), bet mute, kā redzējām, veidojas no atsevišķa sekundārā ieliekuma; tā ir pazīme, kas raksturīga *Deuterostomia* grupai.

Pēc tam ānuss pārvietojas uz vēderpusi, un kāpurs kļūst pilnīgi bilaterāli simetrisks, ar izliektu dorsālo un sedļveidīgu ieliektu ventrālo pusi. Skropstiņas saglabājas tikai uz valniša, kas apņem muti, veidojot apmutes vainagu jeb mirgojošo auklu. Tādu vairumam *Echinodermata* kopīgu stadiju sauc par dipleirulu (550. att. A). Dažādās klasēs ar dipleirulu notiek dažādas izmaiņas, kuras īpaši krasi izpaužas ķermeņa ārējā formā un apmutes vainaga novietojumā.

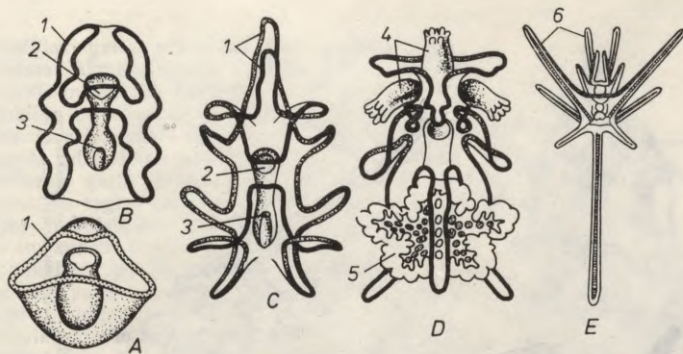
Dipleirulas forma vismazāk izmainās holotūrijām, kurām tā pārvēršas par auriķulārijū. Aurikulārija ķermenis ir ovāls, mute atrodas vēdera ieliekuma dibenā, blīvais, nedalītais apmutes vainags apņem ieliekumu, veidojot izaugumus uz priekšu un atpakaļ, kā arī daudzus likumus virzienā uz mugurpusi (550. att.).

Tieši tāpat viens apmutes vainags ir jūrasežu un ofiūru kāpuriem, kuri ir tik līdzīgi, ka tiek apzīmēti ar kopīgu terminu — plutejs (550. att.). Apmutes vērstu roku pāru malas. Katrai rokai ir kaļķa adatas skelets, kas guļ rokas asī. Roku izmēri palielinās, un līdz ar to palielinās arī apmutes vainaga



549. att. Jūraszvaigznes kāpura divas attīstības stadijas; celoma enteroceliska veidošanās (pēc Mečņikova):

1 — akmenskanāla aizmetnis, 2 — labais celoma maiss, 3 — kāpura zarnu kanāls, 4 — mezenhīmas šūnas.



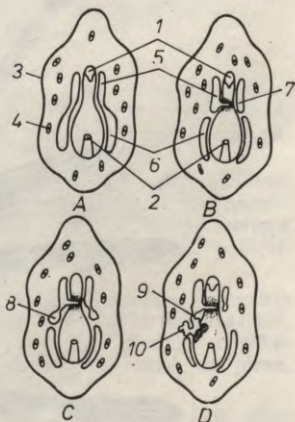
550. att. Adatādaigu kāpuri:

A — dipleirula, B — holotūrijas aurikulārijs, C — jūraszvaigznes bipinārijs, D — jūraszvaigznes brahiolārijs, kura galā veidojas maza jūraszvaigzne, E — jūrasēža chinoplutejs; 1 — apmutes skropstiņu gredzens, 2 — mute, 3 — anuss, 4 — brahiolas, 5 — maza jūraszvaigzne, 6 — rokas.

darba spējas, kas palīdz kāpuram turēties planktonā un nenogrimt.

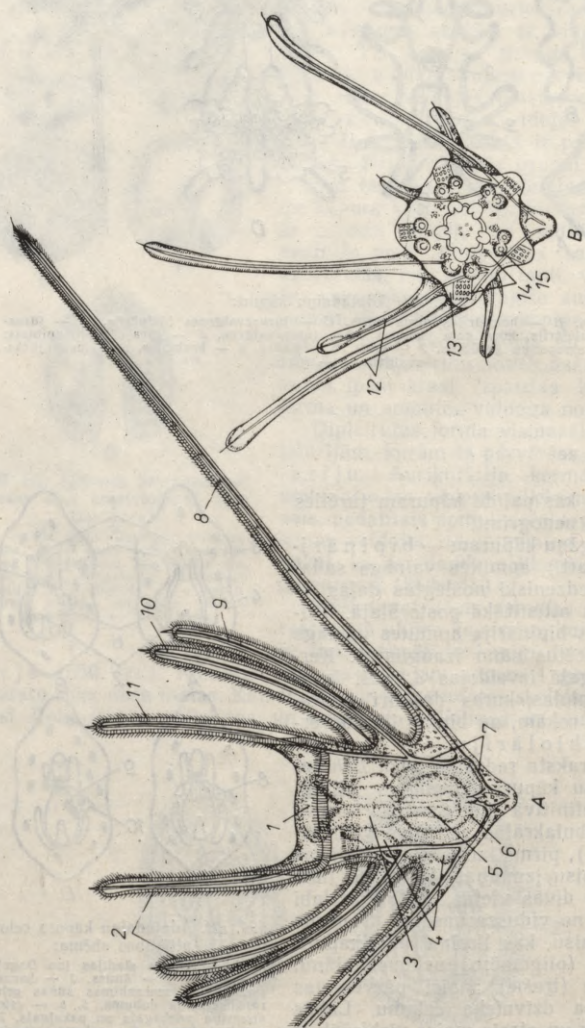
Jūraszvaigžņu kāpuram — bipinārijam (550. att.) apmutes vainags sadalās divās gredzeniski noslēgtās daļās — preorālajā un attistītākā postorālajā. Vairākās stadijās bipinārija apmutes vainags veido komplikētus sānu izaugumus. Ķermēņa priekšgalā izveidojas 3 īpaši izaugumi — brahiolas, kuras dažkārt neprecīzi sauc par rokām, un bipinārijs pārvēršas par brahiolāriju.

Kā no apraksta redzams, visu *Echinodermata* klašu kāpuri sākumā ir pilnīgi bilaterāli. Definitīvā piecstarainā uzbūve sākas ar ambulakrālās sistēmas veidošanos (551. att.), pirms kuras notiek tālākas celomisko maišu izmaiņas. Katrs no tiem pāržmaudzas divās vietās, dodot pa labi un pa kreisi no viduszarnas jau 3 pārus celomisko maišu, kas liecina par kāpura trīsposmaino (oligomēro) uzbūves plānu. Abi pakāļējie (trešie) maiši pārveidojas par pieaugušu dzīvnieka celomu. Labās puses pirmais un otrais maišs visbiežāk ir neatistīti, un galvenās izmaiņas tātad notiek ar 2 kreisajiem priekšējiem celomiskajiem maišiem, starp kuriem saglabājas saistība kanāliņa veidā, kas turpmākā



551. att. Adatādaigu kāpura celoma attīstības shēma:

A—D — secīgas stadijas (no Dogela); 1 — mute, 2 — anuss, 3 — ķermēņa siena, 4 — mezenhīmas sūnas primārajā ķermēņa dobumā, 5, 6 — celoma aizmetņa priekšgals un pakalgals, 7 — porainais kanāls, 8 — celoma vidusdaļas nodalīšanās no priekšdaļas, 9 — akmenskanāla aizmetnis, 10 — celoma vidusdaļas (hidrocela) kreisās puses pārvēršanās par ambulakrālās sistēmas gredzenkanālu; celoma priekšdaļas un vidusdaļas labās puses aizmetņi attīstībā atpaliek un reducējas.



552. att. Otiūras kāpurs un metamorfoze (pēc Ivanova):

A — kāpurs ofiolpīteļš, no mugurpusē, B — jaunas otiūras attīstība plīvējā; 1 — mute, 2 — skropstiņu vainags, 3 — priekšzarna, 4 — celoms, 5 — galzarna, 6 — viuszarna, 7 — vīdūzarna, 8 — otiūras rokas, 9 — jaunas otiūras ķermenis, 10 — skeleta plātimšu atzīmējpi, 11 — ambūakrālie taustēkļi.

attīstības gaitā pārvēršas par ambulakrālās sistēmas akmenskanālu. Pie tam pirmais celomiskais maiss tiek savienots ar ārvidi pa īpašu kanāliņu ar atverēm — nākamo madreporītu; pirmais celomiskais maiss pats vēlāk ieiet pieauguša adatādaīņā ass orgāna sastāvā. Metamorfozes gaitā kreisais vidējais celomiskais maiss, ko tagad sauc par hidrocelu, t. i., visas ambulakrālās sistēmas aizmetni, izstiepjas un aņņem kāpura priekšzarnu. Sākumā tas ir pakavveidīgs ar 5 akliem izaugumiem, bet pēc tam pakavs saslēdzas apmutes gredzenā; akli izaugumi izstiepjas un izveidojas radiālie ambulakrālie kanāli. Tātad visu ambulakrālo sistēmu var uzskatīt par pārveidojušos celomisko maisu, bet akmenskanālu — par šī maisa celomoduktu, kas iegūvis jaunu funkciju.

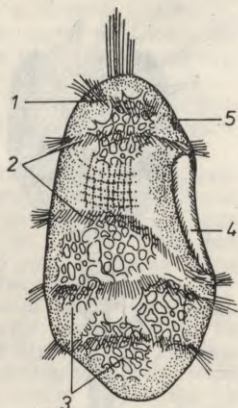
No kāpura celomiskajiem maisiem veidojas arī pieaugušo adatādaīņu pseidohemālā sistēma.

Tālāk kāpuru metamorfoze dažādās klasēs variē. Holotūrijām likumainie ķermeņa izaugumi izlīdzinās, apmutes vainags sadalās 5 gredzenos. Izveidojas mucveida kāpurs, kuru aņņem skropstiņu gredzeni līdzīgi stipām, un kuru sauc par mucīņu. Tās ambulakrālais gredzens dod 5 uz priekšu vērstus izspilējumus, no kuriem veidojas pirmie apmutes taustekļi, un 5 atpakaļ vērstus izspilējumus — radiālo kanālu aizmetņus. Kāpurs nogrimst ūdenstilpes dibenā, zaudē skropstiņas, noguļas uz vieniem sāniem, pāriet uz rāpojošu dzīvesveidu, attīsta ambulakrālās kājas un pilnīgi pārveidojas par jaunu holotūriju.

Jūrasežiem un ofiūrām (552. att.) pieaugušie dzīvnieki veidojas no kāpura centrālās daļas. Pārējais kāpura ķermenis, līdzīgi nemerīnu pilidijām (185. lpp.), attīstībā nepiedalās un atmirst. Pluteja kreisajā pusē veidojas dziļš ektodermas ieliekums. Tā dibenā ektoderma pabiezinās, pārvēršas par topošā dzīvnieka digļa disku.

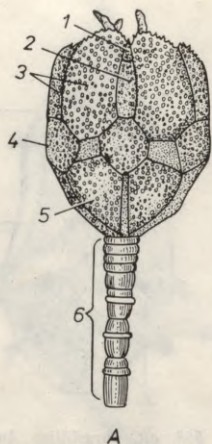
Hidroceli novietojas zem diska un veido tajā 5 ieliekumus, no kuriem attīstās pirmās jūrseža kājas. Izveidojies jaunais dzīvnieks izspiežas ārā, kāpura rokas un skelets atkrit, un jaunais jūrsežis vai ofiūra nosežas uz gultnes. Tādā pašā veidā, bet ar dažām izmaiņām, notiek arī jūraszvaigžņu attīstība.

No jūraslilijām attīstība (553., 554. att.) labi zināma ir tikai to bezkātainajām formām. No olas iznāk holotūriju mucīņai līdzīgs kāpurs, bet ar tumšā skropstiņu pušķi un bez mutes un ānusa. Pēc brīvi peldošā dzīves perioda tas ar ķermeņa priekšgalu piestiprinās pie gultnes. Priekšgals kļūst tievāks un pārvēršas par kātu, bet kāpura brīvais (bijušais pakājējais) gals kniepatatveidīgi paplašinās un kļūst kausveidīgs. Kāta un kausa mezodermā aizmetas skeletplātnītes. Sēdošo kāpura stadiju sauc par pentakrīnu pēc līdzības ar kātaino jūrasliliju *Pentacrinus* ģinti. Kausa malās izveidojas izaugumi, kuri pārvēršas par rokām. Sajā laikā kāpurs atlūst no kāta tā, ka kāta augšējais locekļītis kļūst par centrālo plātnīti (no tās izaug cirri) kausa aborālajā pusē. Ar to metamorfoze beidzas.

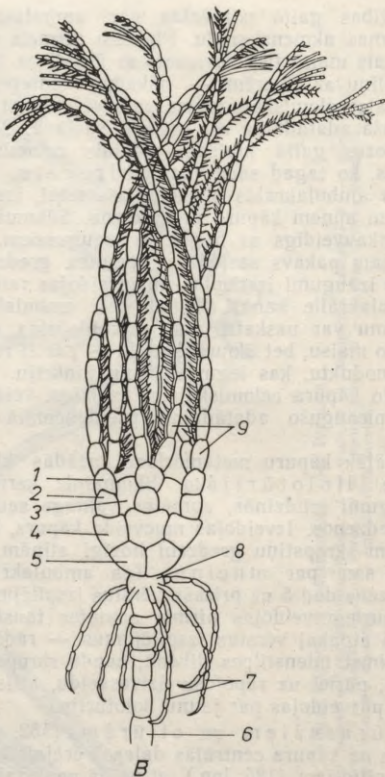


553. att. Jūraslilijas *Antedon rosacea* kāpurs (no Koršelta un Heidera):

1 — priekšējā skropstiņu josla, ventrālā pusē pārtraukta, 2 — nepārtrauktās skropstiņu joslas, 3 — skeletplātnītes, 4 — pirmmutes laukums, 5 — piestiprināšanās bedrīte.



A



B

554. att. Bezkāta jūraslilijas *Heliometa glacialis* pentakrina kāpurs (pēc Ivanova):

A — jauna stadija, B — vēla stadija; 1, 2 — roku pamatlocekļi, 3 — orālā plātnīte, 4 — radiaālās plātnītes, 5 — bazālās plātnītes, 6 — kāts, 7 — cirri, 8 — centrālā plātnīte, 9 — rokas ar pinnulām.

ECHINODERMATA TIPIFIKĀCIJA

Ānusa veidošanās blastoporas vietā, mutes otrreizēja aizmešanās, mezo-dermas enteroceliska izcelsme un trīsposmainais kāpurs ir par pamatu *Echinodermata* tipa pieskaitīšanai pie *Deuterostomia* grupas. Pie tam pieaugušo *Echinodermata* uzbūve ir tik savdabīga, ka to nav iespējams tieši salīdzināt ar citu bezmugurkaulnieku uzbūvi. Taču visiem adatādaiņiem kopīgais kāpurs dipleirula dod priekšstatu par *Echinodermata* senča galvenajām pazīmēm. Tas bija bilaterāli simetrisks, brīvi peldošs, oligomērs dzīvnieks ar 3 celoma maisu pāriem. Mute novietojās ventrālajā pusē tuvāk priekšgalam, ānuss — tuvāk pakalgalam. No šī hipotētiskā organisma cēlās ne tikai zemākie adatādaiņi, bet droši vien tas bija kopīgs visu otrmutnieku priekštecis. Šādam secinājumam par labu runā vairāki fakti. *Hemichordata* un *Pogonophora* tipu pārstāvjiem pieaugušā stāvoklī no senās oligomērijas ir saglabāties trīsposmainis ķermenis (557., 563. att.). Dažu hemihordātu kāpuri ir ļoti tuvi adatādaiņu dipleirulai, un arī tiem

redzams celoma sadalījums 3 segmentos (515. lpp.). Beidzot, pat *Chordata* tipam, un tieši lancetniekam (bezgalvaskausaiņu — *Acrania* apakštīps), ir kāpura stadija, kurai aizmetas tikai 3 primāri segmenti (pieauguša dzīvnieka segmentācija ir celoma pakāļējā maišu para sekundāras segmentēšanās rezultāts).

Pirmo adatādaļu parādīšanās bija saistīta ar to bilaterālo, brīvi kustīgu senča pāreju uz sēdošu dzīvesveidu, kuras rezultātā tas ieguva radiālu simetriju.

Par to, kādas organizācijas izmaiņas pie tam notika, var spriest, salīdzinot dažādu adatādaļu klašu pārstāvju kāpuru metamorfozi. Acimredzot adatādaļu priekštecis piestiprinājās pie substrāta ar ķermeņa pirmsmutes daļu. Sakarā ar to mute pārvietojās uz ķermeņa galu, kas bija vērstā prom no substrāta un kļuva par orālo polu, bet zarna kļuva cilpveidīga. Arī ar celoma maišiem notika ļoti lielas izmaiņas un pārvietošanās, kuras rezultātā bilaterālo simetriju nomainīja asimetrisks orgānu izvietojums. Adā attīstījās ķermeni sargājošas kaļķa skeletplātnītes. Tā droši vien izveidojās *Carpoidea* grupai raksturīgā organizācija. Zemākie *Cystoidea* vēl ir cieši saistīti ar karmoidejiem. Patiešām, primitīvie cistoideji, piemēram, apakšējā silūra *Aristocystis*, bija pilnīgi asimetriski. To orālā pola centrā atradās mute, bet iesāņus no tās asimetriski — ānuss, dzimumatvere un sietiņplātnīte.

Augstākajiem *Cystoidea* klases pārstāvjiem kā sēdošiem dzīvniekiem pielāgojums barības daļiņu savākšanai no ūdens masas ap muti izveidojās radiālas skropstainas ambulakrālās rievās. Sākumā to skaits nebija noteikts, bet vēlāk dabiskās izlases rezultātā nostabilizējās noteikts, acimredzot visizdevīgākais 5 rievu izvietojuma tips. Daudziem cistoidejiem šis no mutes atējošās rievās bija vienīgā radiālas simetrijas izpausme. Pārējie orgāni saglabāja asimetrisku izvietojumu. Vēlāk skeletplātnītes, pa kurām gāja rievās, pārkārtojās, izveidojot 5 regulāras dubultrindas. Tālākā evolūcija notika, radiālajā simetrijā pakāpeniski iesaistot arvien jaunus un jaunus orgānu sistēmas. Skropstaino rievu dibenā attīstījās radiāli nervi, zem tiem novietojās radiāli ambulakrālie kanāli, asinsvadī utt. Rezultātā nostabilizējās pietiekami pilnīga piecstaraina simetrija. Jāņem vērā, ka pēdējā gadījumā starainās simetrijas pareizību vienmēr izjauc ekscentriskais akmenskanāls, ass orgāna un sietiņplātnītes novietojums. Kā pēdējās radiālo uzbūvi ieguva gremošanas sistēma un dzimumsistēma. No recentajiem adatādaļņiem jūrasliliju, jūrsežu un holotūriju zarnu kanāls vēl saglabā caurules formu.

Jādomā, ka no *Cystoidea* klases izcēlās pārējās *Pelmatozoa* klases. *Blastoidea* klasē nostiprinājās piecstarainā simetrija, un to evolūcija noslēdzas akli, speciģi attīstot posmotās piedevas (brahiolas un pat rokas). Tiešu sakaru starp *Crinoidea* un *Cystoidea* klasēm ir grūtāk pierādīt, taču tam par labu runā jūrasliliju bezkātainās formas (notikusi roku redukcija), kas līdzīgas cistoidejiem — parādās atavisms, sekundāra atgriešanās pie priekšteču formām.

Eleutherozoa apakštīpa izcelsmes izpratnē svarīga nozīme ir *Edriasteroidea* klasei (tik tuvai *Cystoidea* klasei, ka sākumā to pat iekļāva šajā klasē), it īpaši tās brīvi peldošajiem pārstāvjiem, kuri tuvi *Ophiocystia* klasei, kas savukārt apvieno jūraszvaigžņu, oīiūru un jūrsežu īpatnības (jautājumā par pēdējo izcelsanos gan skaidrības ir mazāk).

Holotūrijas, saglabājot virkni ļoti primitīvu pazīmju (madreporplātnītes un dzimumatveres novietojums orālajā polā, viens dzimumdziedzeris, cauruļveida zarna), stāv nedaudz savrup no pārējām *Eleutherozoa* apakštīpa klasēm un droši vien cēlušās tieši no *Cystoidea* klases.

Būdami mazkustīgi dzīvnieki, jūraszvaigznes, ofiūras un jūraseži, neskatoties uz rāpojošu dzīvesveidu, pilnīgi ir saglabājuši no sēdošiem seniem mantoto radiālo simetriju. Taču daļai jūrasežu (neregulāriem jūrasežiem — *Irregularia* apakškl.) racēju dzīvesveida ietekmē sekundāri izveidojās bilaterālā simetrija (493. lpp.), kura nosedza senāko — radiālo simetriju.

TIPS. PUSHORDAIŅI (HEMICHORDATA)

Otrmutnieku grupā pushordaiņi (*Hemichordata*) atrodas vienā no zemākajām attīstības pakāpēm. Zināmas apmēram 100 recentas sugas. Visas tās dzīvo jūrās un raksturojas ar racēju vai sēdošu dzīvesveidu. Starp fosilajām formām (graptolītiem) nereti bijušas arī brīvi peldošas kolonijas.

Pushordaiņiem raksturīgas šādas īpatnības.

1. Tie ir divpusīgi simetriski, celomiski, no 3 segmentiem sastāvoši dzīvnieki. Atbilstoši tam ķermeņi izšķirami 3 nodaļumi — snukis (daļai pushordaiņu to sauc par galvas vairogu), apkakle un viduklis. Katrā no tiem ir savi celoma maiši: nepāra — snuki (galvas vairogā) un pa pāriem apkaklē un viduklī. Priekšējais un vidējais celoma maiši atveras uz āru ar celomoduktiem, pakājējie celoma maiši ir slēgti.

2. Raksturīga pushordaiņu pazīme ir notohorda, t. i., neliels akls zarnas izaugums, kas balsta snuķa pamatni.

3. Ar hordaiņiem (*Chordata* tipu) kopīga pazīme ir pāra metamēras žaunu spraugas, cauri kurām zarnu kanāls savienojas ar ārvidi.

4. Nervu sistēma sastāv no vēdera un muguras nervu stiegrām. Tās galvenā daļa izvietojusies dorsālajā pusē, apkaklē.

5. Asinsrites sistēma pamatā sastāv no gareniska dorsālā un gareniska ventrālā asinsvada. Dorsālā asinsvada ipašs paplašinājums snuķa pamatnē veido centrālo lakūnu, kurai piekļaujas pulsējošs perikarda maisiņš.

6. Pushordaiņi ir šķirtdzimumiski. Dzimumdziedzeri attīstās viduklī.

Pie *Hemichordata* pieder divas klases: zarnelpotāji (*Enteropneusta*) un spārnžauņi (*Pterobranchia*). Pēdējā laikā ir pierādīts, ka graptolīti (*Graptolithida*) — liela paleozojiska grupa, kuru ilgu laiku kļūdaini pieskaitīja pie *Coelenterata*, patiesībā ir fosili spārnžauņi (*Pterobranchia*).

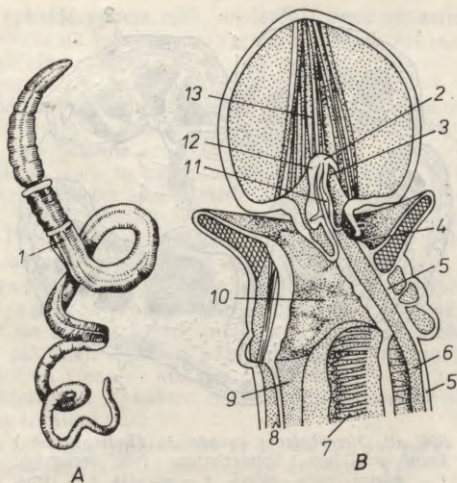
I KLASE. ZARNELPOTĀJI (ENTEROPNEUSTA)

Pie zarnelpotājiem pieder apmēram 70 sugu brīvi kustīgu jūras dzīvnieku, kuri parasti dzīvo nelielā dziļumā un rokas gultnē. Lielākoties *Enteropneusta* ir nelieli, dažus centimetrus gari dzīvnieki, kaut arī starp tiem ir sugas, kuru īpatņu garums sasniedz 2,5 m.

Uzbūve un fizioloģija. Ķermenis garš, tārpveidīgs, ar 3 nodaļumiem: snuki, apkakli un vidukli (555. att.). Snuķim ir īpatnēja zīles forma vai tas ir vairāk vai mazāk izstiepts; snuķa šauru pamatni jeb kaklu apņem nākamais ķermeņa nodaļums — apkakle.

Sekla iežmauga atdala apkakli no vidukļa, kas sastāda ķermeņa lielāko daļu. Vidukļa priekšgalā gar sāniem stiepjas divas šauru šķerssenisku žaunu spraugu rindas.

Visu zarnelpotāju ķermeņi apņem maigs vienslāņa skropstiņepitēlijs (556. att.), kura šūnu pamatnes guļ uz plānas bezstruktūras bazālās plē-



555. att. Zarnelpotāju (*Enteropneusta*) uzbūve (pēc Spengela):

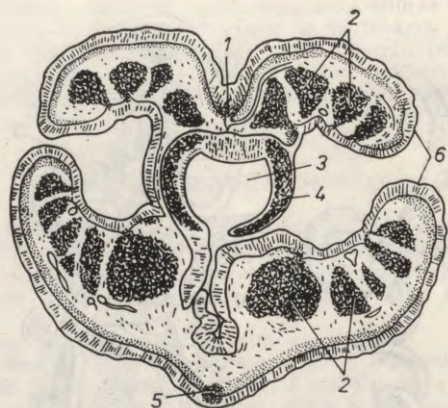
A — *Saccoglossus kowalewskyi*, redzams ķermeņa sadalījums snuki, apkaklē un viduklī, B — *Ptychodera minuta* priekšgala garengriezums; 1 — žaunu spraugas, 2 — asinsvadu pinums, 3 — perikards, 4 — snuka pora, 5 — dorsālā nervu stiegra, 6 — dorsālais asinsvads, 7 — zarnu nodalījums, 8 — ventrālais asinsvads, 9 — barības vadā, 10 — rīkle, 11 — centrālā lakūna, 12 — notohorda, 13 — snuka gareniskā muskulatūra.

ves (membrānas). Uz iekšu no membrānas izvietojusies muskulatūra, kas sastāv no ārējās gredzeniskās un iekšējās gareniskās muskulatūras šķiedrām.

Gremošanas un elpošanas sistēmas. Mute atrodas ķermeņa vēderpusē pie snuka pamata, kur snukis robežojas ar apkakli (555. att.). Mutei seko īsa rīkle, kas stiepjas visā apkakles garumā. No paša rīkles sākuma dorsālajā pusē uz priekšu snukis atiet aklis zarnu kanāla izspilējums, kuru sauc par notohordu. Tās dobums ir šaurs, sienas sastāv no viena ļoti lielu vakuolizētu šūnu slāņa.

Notohordu var salīdzināt ar mugurkaulnieku hordu, balstoties uz līdzības to novietojumā (virs zarnas), uzbūvē (sastāv no lielām vakuolizētām šūnām) un attīstībā. Abi šie orgāni attīstās no daļas entodermālo šūnu, kas veido dīgļa zarnas dorsālo sienu. Notohorda atrodas snuka šaurajā pamatnē, pieguļot tā ventrālajai sienai. Starp snuka ventrālās sienas epitēliju un notohordu veidojas vietējs bazālās membrānas uzbiezīnājums. Tas ir plātņveidīgs, ar diviem izaugumiem, kuri no sāniem apņem rīkli. Šis veidojums kopā ar notohordu piedod snukim zināmu stingrumu un nostiprina tā pamatu.

Rīkle turpinās barības vadā, kas ir zarnu kanāla elpojošā daļa. Barības vada muguras un vēdera sienas ir blīvas, bet sānu sienās atrodas divas rindas šauru žaunu spraugu, kuras savieno barības vada dobumu ar ārvidi (556. att.). Katra žaunu sprauga atgādina pakavu, kura zari vērsti pret ķermeņa mugurpusi, un ir barības vada sienas izspilējumi. Tie pietuvojas ķermeņa sānu sienai un tur atveras uz āru. Caur muti norītais



556. att. *Stereobalanus canadensis* (*Enteropneusta*)
 žaunu nodalījuma šķērsgriezums (pēc Spengela):

1 — muguras nervu stiegra, 2 — gonādas, 3 — zarna,
 4 — žaunu lociņš, 5 — vēdera nervu stiegra, 6 — žaunu
 sprauga.

ūdens pa žaunu spraugām izplūst laukā. Spraugu starpsienās atrodas asinsvadi, kuros no ūdens, kas plūst caur žaunu spraugām, difundē skābeklis. Spraugu starpsienās attīstās komplicēts skelets no dakšveida nūjiņām, kuras ir bazālās membrānas vietēji uzbiezinājumi. Skelets neļauj spraugu sienām saplakt, un tādējādi netiek kavēta ūdens caurtece.

Zarnas žaunu nodalījumam seko aknu nodalījums ar daudzām dziedzerotām sānkabatām. Viduszarnas pārējai daļai ir vienkāršas caurules veids; netālu no ķermeņa pakāļgala viduszarna pāriet galazarnā, kas atveras ar ānusu.

Celoms. Zarnu kanāls atrodas sekundārajā ķermeņa dobumā, kas sadalīts vairākos iecirkņos. Apkalklē un vidukli ir 2 celomisko maišu pāri; kreisās un labās puses maiši savienojas virs un zem zarnu kanāla, veidojot muguras-vēdera mezenteriju. Celoma maiši ar ārējām sienām pieguļ pie ķermeņa sienas, ar iekšējām — pie zarnu kanāla. Snuķa celoms ir viens, diezgan stipri reducēts sakarā ar biezu parenhimatoza saistaudu slāņa attīstību starp celoma sienu un muskulatūru.

Asinsrites sistēma attīstīta diezgan labi un sastāv no gareniskā ventrālā un gareniskā dorsālā asinsvada. Dorsālais asinsvads caur apkakli ieiet snuķī un, sasniedzis snuķa celoma pakāļejo sienu, paplašinās par asinsrites lakūnu. Siena starp lakūnu un snuķa celomu veido daudzas krokas (*glomerulus*), kas palielina difūzijas virsmu starp abiem dobumiem. Asinis uzkrātie vielmaiņas galaprodukti difundē snuķa celomā un no turienes caur snuķa poru izplūst laukā.

Dorsālajā asinsvadā asinis plūst uz ķermeņa priekšgalu un vidukļa žaunu nodalījumā daļēji nokļūst no asinsvada atejošos pāra žaunu pievadasinsvados. Žaunu spraugu sienās žaunu asinsvadi sadalās lakūnu tīklā, kur asinis apskābojas, bet pēc tam pa žaunu aizvadasinsvadiem ieplūst ventrālajā asinsvadā. Liela daļa dorsālā asinsvada asins, sasniedzusi snuķī centrālo lakūnu, plūst atpakaļvirzienā pa diviem rīkles asins-

vadiem, kuri apkaklē apņēm rikli, un ieplūst ventrālā asinsvada sākumā. Pa to asinis virzās uz ķermeņa pakalgalu, kur caur zarnas asinsvadu tiklu atgriežas dorsālajā asinsvadā.

Asinsriti ķermenī nodrošina īpašs pulsējošs orgāns — sirds soma jeb perikards (555. att.), kas pilda sirds funkciju, taču asinis atšķirībā no posmkāju un gliemju asinīm caur to neplūst. Tas ir tukšs, noslēgts, muskuļots maiss, kas guļ pie snuķa dorsālās sienas tā, ka centrālā lakūna novietojusies tieši starp to un notohordu. Maisa sienās ir muskuļu šķiedras, ar kuru palīdzību tas spēj ritmiski sarauties un izplesties. Sirds somai paplašinoties, lakūnā esošās asinis tiek dzītas uz atpakaļejošiem rīkles asinsvadiem. Perikardam saraujoties, lakūnas dobums palielinās un tajā no dorsālā asinsvada ieplūst jauna asins porcija.

Izvad sistēma veidota pēc celomoduktu principa. Primitīvākos gadījumos tā sastāv no 2 pāriem īsu skropstainu caurulīšu, kuras savieno snuķa celomu un abus apkakles celomus ar ārvidi. Spriežot pēc tā, arī snuķa celomi sākotnēji ir bijuši pārskaitā. Vairumam zarnelpotāju snuķi ir saglabājusies tikai viens — kreisais celomodukts — pora, kas atveras uz āru snuķa mugurpusē. Apkakles celomodukti atveras ne tieši ārvidē, bet pirmajā žaunu spraugu pāri.

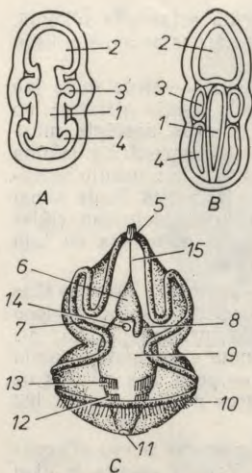
Nervu sistēma interesanta ar to, ka bez muguras nervu stiegras ir arī vēdera stiegra, taču samērā vājāk attīstīta. Vēdera stiegra ir tikai viduklī, muguras stiegra turpinās apkaklē un snuķi. Uz apkakles pakalējās robežas abas stiegras savieno gredzeniska komisūra — apkakles nervu gredzens. Vidukļa nervu stiegru iecirkņi, kā arī apkakles nervu gredzens, atrodoties epitēlijā, ir virspusēji izvietoti. Turpretī apkaklē dorsālā nervu stiegra virspusēji izvietota tikai jaunās attīstības stadijās, vēlāk tā rievveidīgi ieliecas, pēc tam pilnīgi nodalās no ādas un veido biezsienainu nervu cauruli. Caurules dobums vēlāk vietām reducējas. Ši nervu sistēmas daļa ir visdiferencētākā, un daži autori to nosauc pat par «muguras smadzenēm».

Bez centrālās nervu sistēmas ādā izkaisīts blīvs nervu šūnu tīkls. Nervu šūnu izaugumi ir saistīti ar nervu stiegrām.

Maņu orgānu nav. Zarnelpotāju segepitēlijā konstatēts daudz gaismasjutīgu šūnu.

Dzimumsistēma veidota ļoti vienkārši. Tēviņi ārēji nav atšķirami no mātītēm. Dzimumdziedzeri veido vairāk nekā 30 pārus ovālu maisiņu abpus zarnu kanāla vidukļa vidusdaļā. Ar īsiem izvadkanāliem tie atveras uz āru mugurpusē. Dzimumproduktus izvada apkārtēji ūdenī.

Attīstība. Olai pilnīgi, vienmērīgi, radiāli drostalojoties, izveidojas blastula, bet pēc tam — tipiska invaginācijas gastrula. Gastrulas blastoporas pretpols atbilst dzīvnieka nākamajam priekšgalam, bet blastoporas pils — pakalgalam. Tālākajā attīstībā blastoporas vieta attīstās anuss, bet mute aizmetas, vēderpuses ektodermai ieliecoties. Gastrula izstiepjas priekšgalā—pakalgalā virzienā, un sāk norobežoties mezoderma. Tā veidojas pēc enteroceliskā principa, t. i., zarnai veidojot priekšēju nēpāra un divus pārus sānu izspilējumu, kuri noriešas no diģļa entodermas un pārvēršas par snuķi, apkakles un vidukļa celomiskajiem maisiem (pakalējais ir vislielākais sānu izspilējumu pāris; 557. att.). Zarnelpotāju vairumam ir kāpurs tornārijs (557. att.). No kopīgās skropstainās ķermeņa segas diferencējas 2 rupji skropstiņu vainagi: mutes un ānusa. Mutes vainags veido daudzus izliekumus, līdz ar to tornārijs kļūst ļoti līdzīgs adatādaīņu kāpurim. Tornārija priekšējā polā veidojas īpašs ektoderms uzbiezīnājums — tumšā plātnīte ar skropstiņu pušķi un vienu pāri lieliu acu, kuras vēlāk reducējas.



557. att. *Enteropneusta* attīstība:

A, B — *Balanoglossus* celoma enteroceliskā veidošanās (pēc Betsona), C — *Enteropneusta* kápurs tornārijs, no vēderpuses (no Mak-Braida); 1 — zarnu kanāls, 2, 3, 4 — celoma maiši, kas izveidojušies kā zarnas izspilējumi un noriešusies no tās, 2 — snuķa celoms, 3 — apakšes celoms, 4 — vidukļa celoms, 5 — tumšā plātnīte, 6 — priekšējais celoms (snuķa celoms), 7 — skropstiņu vainags, 8 — porainais kanāls, 9 — viduszarna, 10 — skropstiņu josla, 11 — ānusa, 12 — pakalējais (vidukļa) celoms, 13 — vidējais (apakšes) celoms, 14 — mute, 15 — muskuļu šķiedra, kas savieno tumšo plātnīti ar priekšējo celomu.

ādaiņiem un *Enteropneusta* klasei ir līdzīgs olas drostalošanās raksturs, ānusa izveidošanās blastoporas vietā un mutes sekundāra veidošanās, enteroceliska mezodermas aizmešanās. Bez tam adatādaīņiem līdzīgi aizmetas 3 celomu pāri, kaut arī priekšējā pāri pilnīgu attīstību sasniedz tikai viens — kreisais; tas pats ir raksturīgs arī zarnelpotājiem, pie tam snuķa celoma celomoduktu var pielīdzināt *Echinodermata* akmenskanālam. Beidzot, tornārijs kopskatā ir tik līdzīgs adatādaīņu kápuram, ka 1870. gadā to uzskatīja par kādas jūraszvaigznes kápuru.

II KLAŠE. SPĀRNŽAUNĪ (PTEROBRANCHIA)

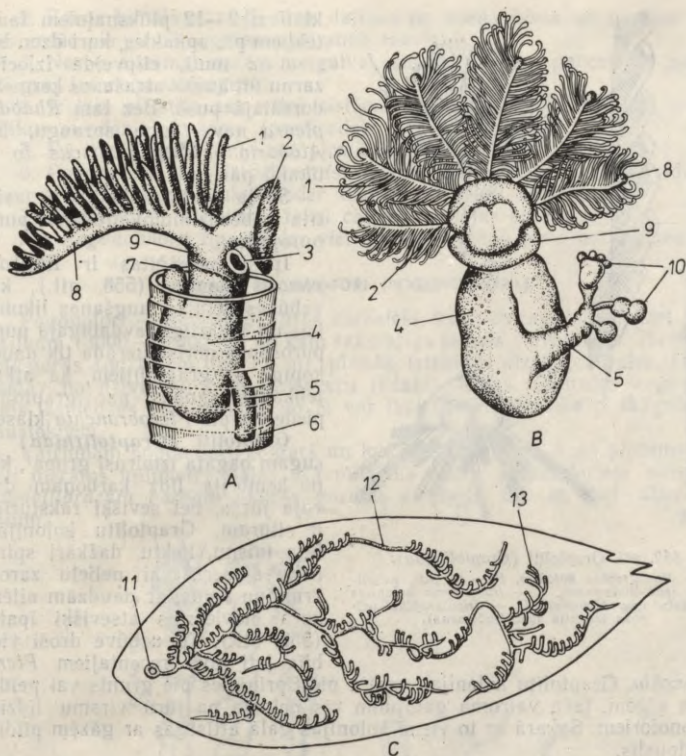
Recento spārnžauņu klasē ietilpst 3 ģintis — *Atubaria*, *Cephalodiscus*, *Rhabdopleura* — kopsummā ar 17 sugām. Tie visi ir sēdoši dzīvnieki. Vairumā gadījumu tās ir sikas, koloniālas formas, kuras veido sazarotas mājiņas un caurulītes; bieži kolonijas ir krūmveidīgas. Tādējādi spārnžauņu kolonija atgādina sūņņus, pie kuriem tos agrāk arī pieskaitīja.

Tālākajā attīstībā kápurs atbilstoši 3 segmentiem sadalās 3 daļās. Divi priekšējie nodalījumi aug samērā vāji, bet pakalējais par vairākām reizēm pagarinās un veido vidukli. Pakāpeniski virziēna no priekšgala uz pakalgalu iešķeļas žaunu spraugas. Jaunie dzīvnieki, kuri līdz šim ar skropstiņu palīdzību peldēja planktonā, nosēžas uz gultnes un pāriet uz racējdzīvesveidu.

Ekoloģija un pārstāvji. Tikai nedaudzi zarnelpotāji dzīvo uz grunts virsmas. Vairums to rok ejas vai veido pastāvīgu alu, kuras sienas nostiprina ar dzīvnieka izdalītām gļotām. Ala parasti ir U veidīga, tās abi gali atveras grunts virsmā. Balanglossam (*Balanoglossus clavigerus*) alas priekšgalā ir vairākas piltuvveida atveres, — galvenā un papildu ieejas, bet alas pakalējā izvadatvere aizbērtā ar desveida ekskrementiem. Zarnelpotāji rij grūti, bet tajā esošos mikroskopiskos organismus (foraminifēras, aļģes u. c.) un detrita daļiņas sagremo zarnas aknu nodalījumā.

Zarnelpotāji dzīvo siltās un aukstās jūrās. PSRS faunā viena suga ir konstatēta Baltajā un Barenca jūrā, dažas citas sastopamas Tālo Austrumu jūrās. Klasē ietilpst vairākas ģintis (*Balanoglossus*, *Ptychodera*, *Saccoglossus*, *Stereobalanus* u. c.).

Zarnelpotāju filogēze. Ilgu laiku *Enteropneusta* klasi pieskaitīja pie tārpiem, un tikai A. Kovaļevska pētījumā (1867) parādīja, ka tie atrodas ievērojami tuvāk hordaiņiem. Vispār var teikt, ka pieaugušo *Enteropneusta* uzbūve uzrāda radniecību ar *Chordata* tipu (žaunu spraugas, muguras nervu caurule, notohorda, sirds soma, kas ir homoloģiska atbilstošam tunikātu veidojumam), bet pēc daudzām attīstības īpatnībām atgādina adatādaīņus. Adat-

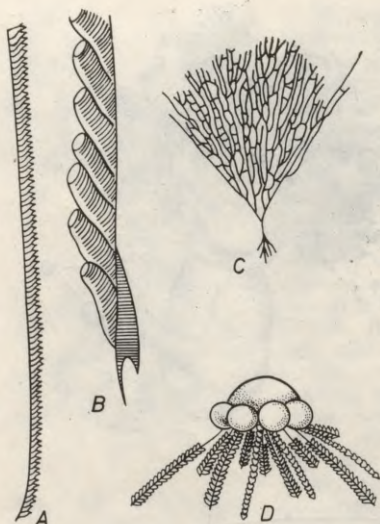


558. att. Spārnžauņi (*Pterobranchia*):

A — *Rhabdopleura* zoolīds, no labās puses (pēc Ščepotjeva), B — *Cephalodiscus dodecalophus*, no vēderpuses (pēc Mak-Intosa), C — *Rhabdopleura* kolonija uz gliemju ēaulas (pēc Ščepotjeva); 1 — taustekļu izaugumi, 2 — galvas vairogs (pirmais segments), 3 — mute, 4 — viduklis, 5 — kāts, 6 — caurule, 7 — āmuss, 8 — tausteklis, 9 — apkakle, 10 — pumpuri uz kāta, 11 — kolonijas sākumdaļa, 12 — stolons, 13 — atsevišķu zoolīdu caurulītes (ailītes).

Izņēmums ir tikai *Atubaria* sugas, kas ir vieninieki bez futlāra un spēj lēnām rāpot pa substrātu.

Atsevišķu īpatņu uzbūve visās galvenajās līnijās atgādina *Enteropneusta* klasi, bet vairums atšķirību ir labi izskaidrojamas ar sēdošo dzīvesveidu. Ķermenis, tāpat kā zarnelpotājiem, sastāv no 3 segmentiem, kuri veido 3 nodalījumus: galvas vairogu, apkakli un vidukli (558. att.). Galvas vairogā ir nepāra celoms, kuru visām formām ar ārēdi savieni divi skropstaini celomodukti. Apkaklē un viduklī ir pāra celomi; ir viens pāris apkakles celomoduktu. Tāpat kā zarnelpotājiem, priekšējā ķermeņa nodalījuma pamatnē iesniedzas notohorda; no dorsālās puses tai piekļaujas sirds soma. Starp sirds somu un notohordu atrodas dorsālā asinsvada centrālā lakūna. Maisveidīgie dzimumdziedzeri izvietoti viduklī. No zarnelpotājiem spārnžauņi atšķiras ar saīsinātu ķermeni, ar skropstiņām



559. att. Graptolīti (*Graptolithida*):

A — *Monograptus* kolonija, B — tā pati, palielināta (pēc Rudemana), C — *Dictyonema* kolonijas kopskats (pēc Vimana), D — *Diplograptus* peldoša kolonija (pēc Rudemana).

branchia. Graptolītu kolonijas varēja piestiprināties pie grunts vai peldošām aļģēm, taču vairumā gadījumu tās peldēja pa jūru virsmu līdzīgi sifonoforiem. Sakarā ar to vienā kolonijas galā attīstījās ar gāzēm pildīts peldpūslis.

TIPS. POGONOFORI (POGONOPHORA)

Pogonofori — celomisku dzīvnieku tips ar nelielu skaitu sugu (apmēram 120), ko zinātne iepazīna tikai šajā gadsimtā. Pirmo pārstāvi — *Siboglinum* — aprakstīja 1914. gadā franču zinātnieks Koleri, otru — *Lamellisabella* — 1933. gadā P. Ušakovs, taču tikai 1937. gadā zviedru zinātnieks Johanessons parādīja, ka šie dzīvnieki pieder pie jaunas klases, kurai viņš deva nosaukumu — *Pogonophora*. Galvenās pogonoforu uzbūves un embrionālās attīstības īpatnības noskaidroja A. Ivanovs (1955, 1960) un konstatēja, ka pogonofori ir patstāvīgs tips.

Pogonoforiem ir raksturīgas šādas uzbūves un attīstības īpatnības.

1. To ķermenis sastāv no 4 primāriem segmentiem, kuriem katram ir savs celoma nodalījums. Trešais segments ir ļoti garš, un vairāki tajā esošie orgāni, starp tiem arī celoma iecirkņi, izvietoti vairāk vai mazāk metamēri, kas dažādās ķermeņa vietās izpaužas dažādi. Ceturtajam segmentam raksturīga pareiza sekundāra segmentācija.

¹ Daļa pētnieku graptolītus uzskata par patstāvīgu klasi (*Graptolitholita*) pushorāiņu tipā, citi tos iekļauj spārņzauņu klasē.

klātiem 2—12 plūksnainiem tautekļiem pie apkakles, kuri dzen bāribu uz muti, cilpveidā izlocītu zarnu un ānusa atrašanos ķermeņa dorsālajā pusē. Bez tam *Rhabdopleura* nav žaunu spraugu, bet *Atubaria* un *Cephalodiscus* to ir tikai 1 pāris.

Spēja veidot kolonijas ir saistīta ar bezdzimumvairošanos pumurojoties.

Ipaši sarežģītas ir *Rhabdopleura* kolonijas (558. att.), kas uzbūves detaļās, augšanas likumbās un ārkārtīgi savdabīgajā pumurošanās norisē uzrāda tik daudz kopīga ar graptolītiem, ka atkrit jebkādas šaubas par graptolītu piederību pie *Pterobranchia* klases.

Graptolīti (*Graptolithida*) ir sugām bagāta izmirusi grupa¹, kas no kembrija līdz karbonam dzīvoja jūrās, bet sevišķi raksturīga ir silūram. Graptolītu kolonijām bija taisnu, liektu, dažkārt spirālisku atspere vai nelielu zarotu krūmiņu veids, ar daudzām ailēm, kurās novietojās atsevišķi īpatņi (559. att.). To uzbūve droši vien bija ļoti tuva recentajiem *Pterobranchia*.

2. Zarnu kanāla nav. Barības daļiņas no ūdens savāc un barības vielas uzsūc pie pirmā segmenta attīstītie taustekļi.

3. Nervu sistēma sastāv no galvas smadzenēm un gareniskas nervu stiegras ķermeņa vēderpusē.

4. Ir labi attīstīta asinsrites sistēma ar dorsāli novietotu sirdi, kurai blakus atrodas sirds soma (perikards).

5. Kā izvadorgāni funkcionē pirmā celoma celomodukti.

6. Pogonofori ir šķirtdzimumiski. Dzimumdziedzeri atrodas vidukļa segmentā. Tā celomodukti noder dzimumproduktu izvadišanai.

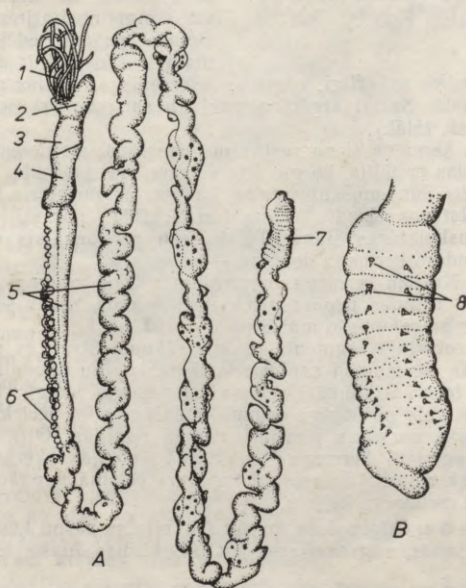
7. Embrionālās attīstības laikā celoms veidojas enteroceliski.

Pie *Pogonophora* tipa pieder viena klase ar tādu pašu nosaukumu.

KLASE. POGONOFORI (POGONOPHORA)

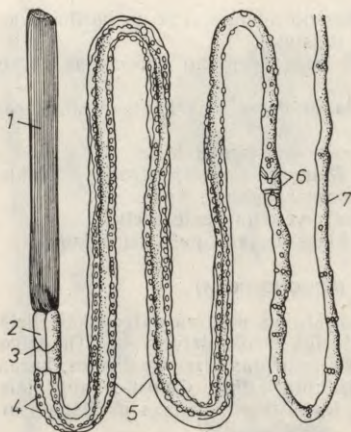
Pogonofori — savdabīgi jūras dzīvnieki, kas uzturas galvenokārt lielā dziļumā (3000—10000 m) un kam raksturīgs sēdošs dzīvesveids. Tie dzīvo ļoti garās (no 15 cm līdz 1,5 m), plānās, izturīgās aizsargcaurulēs, kuras sastāv no dzīvnieku ādas dziedzeru izdalīta hiīna. Caurules augšējais gals izsniedzas virs dūņām, no tā var izvirzīties dzīvnieka priekšgals ar taustekļiem.

Vairumam pogonoforu ir garš un ļoti tievs ķermenis, kura platums reti mērāms milimetra daļās. Kā milzenis starp pogonoforiem minama *Lamellibrachia barhami*, kuras garums sasniedz 0,5 m, bet diametrs 6 mm.



560. att. Pogonofors *Choanophorus indicus* (pēc Bubko):

A — tēvina kopskats, B — ķermeņa pakalējais nodalījums ar sariņiem: 1 — taustekļi, 2 — galvas daiva, 3 — ķermeņa pirmais segments, 4 — ķermeņa otrais segments, 5 — ķermeņa trešais segments, 6 — papillas, 7 — ķermeņa pakalējais segments ar sariņiem, 8 — sariņi uz ķermeņa pakalējā nodalījuma.



561. att. *Spirobrachia beklemischevi*, no mugurpuses (pēc A. Ivanova):

1 — taustekļi, 2 — pirmais un otrs segments, 3 — kutikulas valniņš — iemauktinš, 4 — piesūprināšanās orgāni, 5 — viduklis (trešais segments), 6 — zoboto plātīņu josla, 7 — vidukļa pakalējā daļa.

sariņi izvietojušies nekārtīgi, citām — šķerseniskās rindās pa 4—6 sariņiem katrā rindā. Sariņi atgādina polihetu sariņus; ar tiem dzīvnieks rokas grunti (sk. tālāk).

Pogonoforu ķermeņa siena sastāv no vienslāņa, ar viensūnas dziedzriem bagāta ādas epitēlija, ko gandrīz viscaur klāj kutikula. Zem tā atrodas labi attīstīts ādas-muskuļu maiss, kas sastāv no plāna ārēja gredzeniskās muskulatūras šķiedru slāņa un iekšēja, parasti ļoti spēcīga gareniskās muskulatūras slāņa. Tālāk seko peritoneālais epitēlijs, kas norobežo sekundāro ķermeņa dobumu — celomu.

Celoms. Katram ķermeņa segmentam ir savs celoma iecirknis: pirmajā segmentā atrodas nepāra priekšējais celoms, divos sekojošos segmentos katrā ir pa celomisko maisu pārim (563. att.).

Pēdējā — ceturtajā segmentā celoms sākumā aizmetas pāra maisiņu veidā, bet vēlāk šie maisiņi saplūst, veidojot kopīgu dobumu (564. att.). Pogonoforiem ir arī sekundāri celoma posmojuma iedīgļi. Pirmkārt, vidukļa priekšējā daļā no kopīgā celoma nodalās nelieli iecirkņi, kuri atrodas metamērājos muguras piestiprināšanās papillās. Otrkārt, pakalējā, ar sariņiem apgādātā ķermeņa nodalījumā veidojas šķerssienas, kuras aug no ķermeņa sienas jau esošajā kopīgajā celomā, un tādējādi celoms sadalās virknē metamēru kabatu.

Gremošana. Pogonoforu īpatnība ir pilnīgs zarnu kanāla trūkums. Barības savākšanas, sagremošanas un uzsūkšanas funkcijas pilda taustekļu aparāts.

Taustekļi ir ļoti gari pirmā segmenta izaugumi, kuru iekšienē turpinās tā celoma kanāli (560., 561. att.). Visprimitīvākajam formām (*Oligobrachia dogieli*) ir 6 vai 7 taustekļi, kuri novietojušies uz pakavveida pamatnes (562. att.), citiem pogonoforiem to ir ievērojami vairāk (12—2000). *Siboglinum* ir viens, bet ārkārtīgi garš tausteklis, kas sagriezies atspēr-

Uzbūve un fizioloģija. Ārējā morfoloģija. Pogonoforu ļoti garais, gandrīz pavedienveidīgais cilindriskais ķermenis (560. att.) sastāv no 4 primāriem segmentiem (nodalījumiem): ļoti īsa pirmā, garāka otrā; ļoti gara trešā jeb vidukļa nodalījuma un ceturta nodalījuma. Pie pirmā nodalījuma ir neliela galvas daiva un taustekļu vainags. Otrajam ir divi slīpi kutikulas valniši — iemauktiņi. Viduklim ir ļoti daudz hitinizētu, uz nelieliem paaugstinājumiem — papillām — guļošu plātīņu, ar kurām dzīvnieks balstās pret caurulīti tad, kad pa to pārvietojas. Visumā plātītes izvietojušās neregulāri, taču vidukļa priekšgalā un pakalgalā tām ir vairāk vai mazāk metamērs raksturs. Bez tam vidukļa vidusdaļā attīstās divas smalku, zobotu plātīņu joslas, ar kurām dzīvnieks var stingri nostiprināties caurulītē. Beidzot pašam pēdējam nodalījumam ir sīki sariņi; dažām sugām

veidīgi, turklāt tik cieši, ka cita citai pieguļošās spirāles vitnes veido tukšu cilindru — starptaustekļu dobumu. Starptaustekļu dobums izveidojies arī, daudziem taustekļiem citam ar citu sakļaujoties (dažkārt pat saplūstot). Uz katra taustekļa atrodas ļoti daudz smalku izaugumu — pinnulu, kuras iesniedzas starptaustekļu dobumā un tur savijas blīvā tīklā. Pinnulu pamatnes skropstiņu vibrācijas dzen ūdeni cauri starptaustekļu dobumam, pie tam barības daļiņas (sīki planktona organismi un organisks detrits) iestrēgst starp pinnulām. Tapat starptaustekļu dobumā notiek barības sagremošana un barības vielu uzņemšana caur pinnulām. Katra pinnula ir viena, stipri izstiepta epitēlijsūna ar kodolu un garu, ārkārtīgi smalku kapilāru cilpu. Asinis šajā kapilārā iekļūst no taustekļa pievadasinsvada, bet aizplūst no tā pa aizvadasinsvadu. Tādējādi starptaustekļu dobums pilda savdabīga «zarnas dobuma», pinnulas — «zarnu bārkstiņu» lomu, bet paši pogonofori ir vienīgais brīvi dzīvojošu dzīvnieku piemērs, kur parasto barības sagremošanu zarnās pilnīgi nomainījusi ārēja gremošana.

Asinsrites sistēma slēgta, parasti sastāv no dorsālā un ventrālā asinsvada (563. att.). Dorsālais asinsvads pulsē un dzen asinis no pakaļgala uz priekšgalu; pie taustekļu pamatnes tas paplašinās, veidojot muskuļotu sirdi, kurai dažkārt piekļaujas epitēliāls perikarda pūslītis, atgādinot līdzīgu veidojumu pushordaiņiem. Taustekļu pievadasinsvadi sākas no dorsālā asinsvada, ventrālais asinsvads izveidojas, saplūstot taustekļu aizvadasinsvadiem. Asinis iekrāso sarkanas tajās izšķīdušais hemoglobīns.

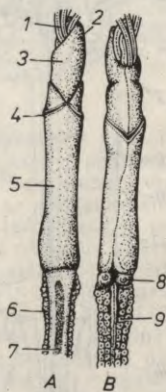
Izvadorgāni ir viens pāris spēcīgi attīstītu nieru, kuras ar iekšējiem galiem atveras priekšējā nepāra celomā; būtībā tās ir pirmā segmenta celomodukti (563. att.). Atšķirībā no pushordaiņiem pogonoforu otrajā segmentā nav celomoduktu. Trešajā jeb vidukļa segmentā ir savs celomoduktu pāris, bet te tie pilda dzimumvadu lomu.

Nervu sistēma ļoti primitīva un pilnīgi atrodas ādas epitēlijā, atgādinot *Hemichordata* nervu sistēmu. Galvas daivas epitēlijā atrodas smadzenes — ventrāls ganglijsūnu sakopojums. No smadzenēm uz ķermeņa pakaļgala stiepjas vēdera nervu stiegra un sākas taustekļu nervi. Vidukļa nodalījuma vēderpusē ir skropstiņepitēlija joslīņa; iespējams, tas ir ķīmiskās maņas orgāns.

Dzimumsistēma. Pogonofori ir šķirtdzimumiski, dzimumu dimorfisma nav. Dzimumsistēma atrodas trešajā segmentā. Tēviņiem vidukļa pakaļējā pusē izvietojies pāris garu desveida sēklinieku maišiņu, kuri ar saviem celomoduktiem — sēklvadiem — atveras uz vidukļa priekšējās robežas. Sēklvados attīstās maisveidīgi spermatorfi ar garu pavedienu. Spermatorfos atrodas spermatozoidi. Mātītēm pāris garu olnīcu izvietots vidukļa priekšējā daļā, bet samērā īsie olvadī atveras vidukļa vidusdaļā.

Attīstība. Mātīte dēj olas savas caurules priekšgalā, kur arī notiek visa attīstība. Olas ir garenas, bagātas ar dzeltenumu.

Olas drostalošanās atgādina spirālisku, determinētu drostalošanos. Taču atšķirībā no posmtārpjiem



562. att. *Oligobrochia dogieli* ķermeņa priekšgals (pēc A. Ivanova):

A — no vēderpusēs, B — no mugurpusēs; 1 — taustekļu pamatne, 2 — galvas daiva, 3 — pirmais segments, 4 — kutikulas valnītis — iemauktinš, 5 — otrs segments, 6 — trešais segments (viduklis), 7 — dorsālā skropstiņu josta, 8 — virsiskā dzimummatere, 9 — caurulītes veidotājdziedzeri.

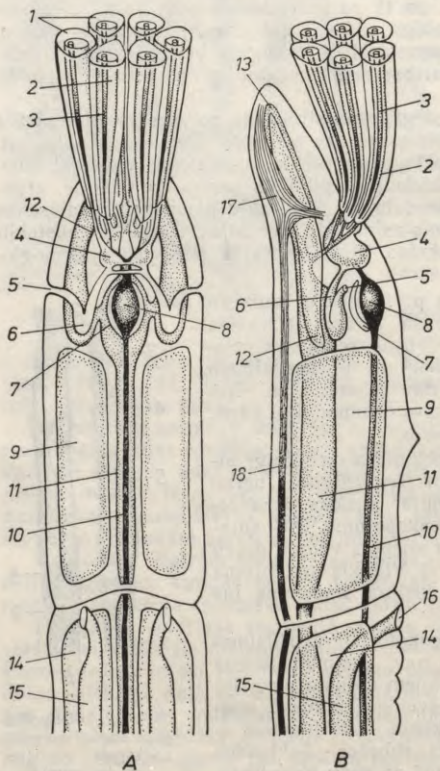
un gliemjiem celomiskā mazoderma pogonoforiem veidojas ne no 4d teloblastiem, bet no priekšējā C makromēra pēcnācējiem. Drostalošanās rezultātā veidojas blīvs diglis. Šīs ektodermas šūnas pakāpeniski aug plaļos entodermas blastomērus, atstājot nākamajā ventrālajā pusē nelielu blastoporas atveri. Entodermas aizmetņi parādās dobums, un tas pārveidojas no visām pusēm noslēgtā pirmatnējā zarnā. No zarnas priekšgala nodalās 1 pāris mezodermālu maišņu — celoma aizmetņu, kuri strauji aug virzienā uz pakalģalu. Pēc tam digļa ķermenis sadalās segmentos, pie tam sākumā norobežojas ceturtais, pats pakalģais primārais segments jeb ķermeņa nodalījums un tajā nonāk celoma pakalģēja daļa (564. att.).

Pēc tam veidojas trešais segments ar tā celoma maišiem, un beidzot parādās robeža starp pirmā un otrā segmenta celomiem.

Sākumā attīstās 1 kreisais tausteklis. Tajā iesniedzdas kreisā priekšējā celoma maisa turpinājums. Pēc tam cits pēc cita izaug pārējie taustekļi. Visi tie ir savienoti ar kreiso priekšējo celomu. Sirds soma (perikards) veidojas no labā priekšējā celoma maisa.

Tātd pogonoforu primāro segmentu celoms veidojas tāpat kā adatādaļiem un zarnelpotājiem, t. i., enteroceliski.

Entodermas šūnu iekšējā masa, kas palikusi pāri pēc celoma nodalīšanās, veido viduszarnas aizmetņi, taču tālāk tās neattīstās un embrionālās attīstības beigās uzsūcas. Turpmākā attīstības gaitā digļa priekšgalā un pakalģalā attīstās skropstiņu joslas, taču tās ir īslaicīgas un pieaugušam dzīvniekam nesaglabājas. Jaunie pogonofori iznāk no mātes caurules un tūlīt pāriet dzīvot bēntosā un veido savu cauruli. Tālākā attīstība saistīta ar pastiprinātu augšanu, piestiprināšanās orgānu, dzimumorgānu un citu orgānu izveidošanos. Brīvi peldoša kāpura stadijā līdz šim embrionālā ziņā izpētīta-



563. att. Pogonophora uzbūves shēma (pēc A. Ivanova):

A — tēviņa ķermeņa priekšgals, no mugurpuses, B — tas pats, no kreisās puses; 1 — taustekļi, 2 — taustekļa celomiskais kanāls, 3 — taustekļa pievadasinšvads un aizvadasinšvads, 4 — pirmā segmenta celoms, 5 — celomodukta ārējā atvere, 6 — pirmā segmenta celomodukts, 7 — perikards, 8 — sirds, 9 — otrā segmenta celoms, 10 — dorsālais asinšvads, 11 — ventrālais asinšvads, 12 — laterālais galvas asinšvads, 13 — vidējais galvas asinšvads, 14 — trešā segmenta celoms, 15 — sēklšvads, 16 — dzimumatvere, 17 — smadzenes, 18 — vēdera nervu stiegra.

jiem pogonoforiem nav konstatēta.

Filogenēze. Pogonoforu dzīvesveids ir līdzīgs sēdošo polihetu dzīvesveidam. Tāpēc arī nav brīnums, ka ārējais izveidojums un pat dažas iekšējās uzbūves detaļas šīm abām grupām parāda daudz kopīga. Pēc konverģentās līdzības daži zooloģi pogonoforus nepareizi uzskatīja par aberantiem *Sedentaria* apakšklases daudzšūnīgiem. Pogonoforu uzbūvē ir daudz raksturīgu īpatnību, kuras ir arī posmtārpiem, ehiūrām, gliemjiem, daļēji arī vainagtaustekļaiņiem un saržokļaiņiem. No vienas puses, tā ir spēja veidot «annelīdu tipa» sariņus un hitīnu. No otras puses, pogonofori līdzinās daļai vainagtaustekļaiņu (pleckājiem), saržokļaiņiem un otrmutniekiem ar enterocelisku sekundārā ķermeņa dobuma veidošanos, asimetrisku priekšējā celoma maisu pāra attīstību, perikarda veidošanos no labā priekšējā celoma.

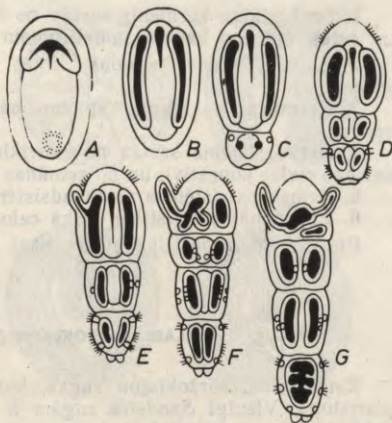
Līdzīgi annelīdiem un hordaiņiem, pogonofori ir segmentēti un polimēri (sastāv no daudz segmentiem) dzīvnieki. Taču šajās 3 grupās segmentācija attīstījās neatkarīgi un pa dažādiem ceļiem. Pogonoforiem viskaidrāk segmentēts ir ķermeņa pakalējais nodalījums, kas izskaidrojams ar to dzīvesveida īpatnībām. Pogonofori savas dzīves laikā gandrīz nepārtraukti ar pakalģalu rokas grūti. Pakalģals tāpēc ir pielāgots aktīvai rakšanai un šajā nolūkā izvirzās caur caurules pakalģeju atveri. Metamērie sariņi un muskuļotās šķērssienu, kas sadala ķermeņa pakalģeju nodalījuma celomu, attīstījās kā nepieciešami pielāgojumi aktīvai rakšanai. Līdz ar dzīvnieka ierakšanos dūņās caurule pakalģalā pakāpeniski pagarinās.

Droši vien pogonoforu attīstība virzīta uz pielāgošanos sēdošam dzīvesveidam aizsargcaurulē, pie tam viens no savdabīgākajiem procesiem bija zarnu kanāla redukcija un tā fizioloģiska aizstāšana ar taustekļu aparātu.

Pogonoforu evolūciju pavadīja daudzu hitīna piestiprināšanās plātnišu aizmešanās un sekundāra to novietojuma pārkārtošanās. Taustekļu aparāts dažos gadījumos pārcieta oligomerizāciju (vienīgais *Siboglinum* taustekklis), citos turpreti taustekļu skaits ievērojami pieauga (*Lamellisabella*, *Spirobrachia* un *Lamellibrachia*).

TIPS. SARŽOKĻAIŅI (CHAETOGNATHA)

Saržokļaiņi ir neliela, no citiem tipiem diezgan krasi norobežota planktonisku jūras dzīvnieku grupa. Visticamākā ir to radniecība ar *Deuterostomia*, uz ko sevišķi norāda saržokļaiņu embrionālā attīstība.



564. att. Pogonoforu celoma attīstības un ķermeņa segmentēšanās shēma (pēc A. Ivanova):

A — zarnu kanāla enterocelisko izspilējumu parādīšanās, B — enterocelisko celomisko maisu augšana, C — pakalģeja celomisko maisu pāra un pakalģeja segmenta (telosomas) nodalīšanās, D — trešā segmenta (metasomas) nodalīšanās no priekšējiem celomiem, E — pirmā taustekļa attīstība un sariņu parādīšanās uz telosomas, F — otrā taustekļa aizmešanās un apkakles celomu (mezoceli) nodalīšanās no priekšējiem celomiem, G — septu veidošanos pakalģejos celomos (telosomā) un nepāra priekšējā celoma (protocela) formēšanās.

1. Saržokļaiņu ķermenis sastāv no 3 nodalījumiem — galvas, vidukļa un astes, pie tam katram nodalījumam ir pašam sava celoma daļa.
 2. Galvas sānos atrodas divas spēcīgu kāšveidīgu tvērejsaru grupas.
 3. Ķermeņa pakajgalu apņem pārskaita sānu un nepāra astes spuras.
 4. Nervu sistēma sastāv no virsrīkles un zemrīkles ganglijiem, kurus savieno rīkles konektīvi, un no zemādas nervu pinuma.
 5. Asinsrites sistēmas un izvadsistēmas nav.
 6. Embrionālās attīstības laikā celoms veidojas enteroceliski.
- Pie *Chaetognatha* tipa pieder tikai 1 klase ar tādu pašu nosaukumu.

KLASE. SARŽOKĻAIŅI (CHAETOGNATHA)

Zināmas 50 saržokļaiņu sugas, kuru vairums visā dzīves laikā mīt planktonā. Vienīgi *Spadella* sugām ir bentisks dzīvesveids. Saržokļaiņi peld strauji, grūdienveidīgi (sakarā ar raksturīgu ķermeņa locīšanos dorsoventrālā virzienā). Tie ir plēsoņas, kuri rīj planktoniskus dzīvniekus un pa laikam uzbrūk laupījumam, kas pārsniedz pašu izmērus.

Saržokļaiņi ir caurspīdīgi kā stikls, pēc spurām un kustību rakstura tie nedaudz atgādina sikas zivtiņas. Ķermeņa izmēri svārstās no viena līdz dažiem centimetriem. *Sagitta gazellae* ir 10 cm gara.

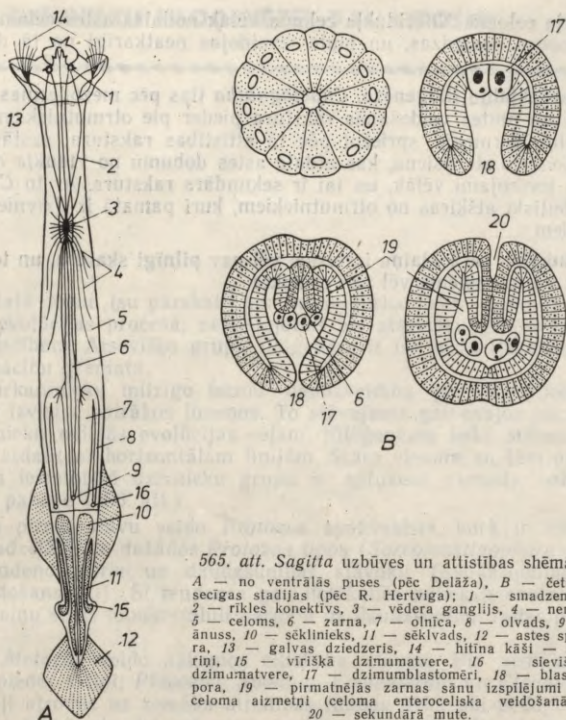
Uzbūve. Garais ķermenis galos nedaudz sašaurinās (565. att.). Tā pakajgalā un sānos āda veido krokas: astes un sānu spuras. Divas šķērs-sienas ķermeni šķaidīti sadala 3 nodalījumos: galvā, viduklī un astē. Galvasgalu no augšas un no sāniem klāj dubulta ādas kroka — kapuce. Ķermeni sedz daudzkārtains ādas epitēlijs (rets gadījums bezmugurkaulniekiem), zem kura ir gareniskas šķērssvītrotās muskulatūras slānis. Muskulatūru ķermeņa iekšpusē pārklāj peritoneāls epitēlijs, kas norobežo plašo celomu.

Zarnu kanāls ir taisnas caurules veidā; tas sākas ar muti ķermeņa priekšgalā un beidzas ar ānusu uz robežas starp viduklī un asti. Muti no sāniem apņem 2 kustīgu hitīna kāšu rindas, kuras daļēji nosedz kapuce. Zarnu kanāls karājas dorsoventrālajā mezenterijā, kas sadala celomu labajā un kreisajā pusē. *Chaetognatha* ir plēsoņas.

Nervu sistēma sastāv no virsrīkles un zemrīkles ganglijiem, kuri veido smadzenes, un no spēcīga vēdera mezgla, kas atrodas viduklī zem zarnas. Smadzenes un vēdera mezgls savieno gari konektīvi; no vēdera ganglija atiet 12 nervu pāri uz ķermeņa sienu, kur tie pievienojas labi attīstītajam zemādas nervu pinumam.

Virsrīkles smadzenēs atrodas viens pāris mazu acu, pie tam katra acs sastāv no 3 kopā saplūdušām actīnām, par ko liecina 3 lēcas. Acis ir invertētas. Aiz acīm, pakausī ir skropstiņepitēlija laukums, kuru uzskata par ožas orgānu. Bez tam ķermenī izkaisīts daudz epitēliālu taustes pauguru, kuru galotnēs ir maņu matiņi.

Dzimumsistēma. *Chaetognatha* — hermafrodīti. Sievišķā dzimumsistēma izvietojusies vidukļa pakajgalā, virišķā — astes nodalījumā. Galazarnas katrā pusē atrodas pa olnīcai, no tām atiet olvadī, kuri atveras uz āru ķermeņa sānos. Interesanti, ka olvadū iekšējie, pret olnīcām vērstie olvadū gali ir akli noslēgti. To savienojums ar olnīcām droši vien izveidojas tikai dzimumperioda laikā.



565. att. *Sagitta* uzbūves un attīstības shēma:
 A — no ventrālās puses (pēc Delāža), B — četras secīgas stadijas (pēc R. Hertviga); 1 — smadzenes, 2 — rīkles konektīvs, 3 — vēdera ganglijs, 4 — nervi, 5 — celoms, 6 — zarna, 7 — olnīca, 8 — olvads, 9 — ānuss, 10 — sēklinieks, 11 — sēklvadis, 12 — astes spura, 13 — galvas dziedzeris, 14 — hīna kāši — sariņi, 15 — vīrišķā dzimumatvere, 16 — sievišķā dzimumatvere, 17 — blastopora, 18 — pirmatnējās zarnas sānu izspilējumi — celoma aizmetņi (celoma enteroceliska veidošanās), 20 — sekundārā mute.

Katrā astes celoma sānu nodalījumā ir pa vienam masīvam šūnu valnītim, sēkliniekam, kas pieguļ pie ķermeņa sienas. Nobriedušās sēklas šūnas nokļūst celomā un tiek izvadītas laukā pa 2 sēklvadim, kuri katrs sākas ar platu piltuvi un atveras uz āru astes nodalījuma sānos. Katrā sēklvadī izveidojas paplašinājums — sēklas pūslītis, kurā uzkrājas spermatozoīdi. Vairošanās ir tikai dzimumiska.

Attīstība ir tieša. Pilnas, vienmērīgas drostalošanās rezultātā izveidojas blastula, bet pēc tam invaginācijas gastrula. Dzimumdziedzeru aizmetņi parādās 32 blastomēru stadijā (565. att.). Jau neapauglota olā ir nelielu īpatnēju graudiņu sakopojums. Tas ir dzimumdeterminants. 32 blastomēru stadijā determinants, izrādās, ir vienā no šūnām. Tālāk šai šūnai dāloties, viena no meitšūnām saņem visu determinantu un kļūst par dzimumaizmetni, bet otrai šūnai determinanta nav, un no tās vēlāk attīstās visa entoderma. Dzimumblastomērs sākumā dalās 2 daļās, bet gastrulā dzimumaizmetnis sastāv no 2 šūnu pāriem, pie tam no viena pāra attīstības gaitā izveidojas olnīcas, no otra — sēklinieki. Tālāk jāatzīmē mezodermas enteroceliskā izveidošanās. Divu sānu izspilējumu veidā tā nopumpurojas no zarnas, pumpuru dobums kļūst par celomu. Rodas 2 celoma mairi. No tiem katrs šķērseniski sadalās mazā galvas un lielā

vidukļa celomā. No vidukļa celoma vēlāk nodalās astes celoms. Gastrulas blastopora noslēdzas, un mute izveidojas neatkarīgi no tā digļa preteja galā.

Saržokļaiņu filogēnēze. *Chaetognatha* tips pēc mezodermas aizmešanās veida un mutes veidošanās rakstura pieder pie otrmutniekiem. Taču saržokļaiņu ķermenis, spriežot pēc tā attīstības rakstura, sastāv no 2 segmentiem, jo starpsiena, kas atdala astes dobumu no vidukļa dobuma, veidojas ievērojami vēlāk, un tai ir sekundārs raksturs. Ar to *Chaetognatha* tips būtiski atšķiras no otrmutniekiem, kuri pamatā ir dzīvnieki ar 3 segmentiem.

Tādējādi saržokļaiņu izcelsme vēl nav pilnīgi skaidra, un to vieta dzīvnieku valsts sistēmā vēl nav noteikta.

Sajā nodaļā dosim īsu pārskatu par bezmugurkaulnieku uzbūves pilnveidošanas evolūcijas procesā, neapstājoties pie atsevišķu grupu radniecīgajām attiecībām. Atsevišķo grupu filogenēze ir īsi apskatīta attiecīgajās vietās mācību grāmatā.

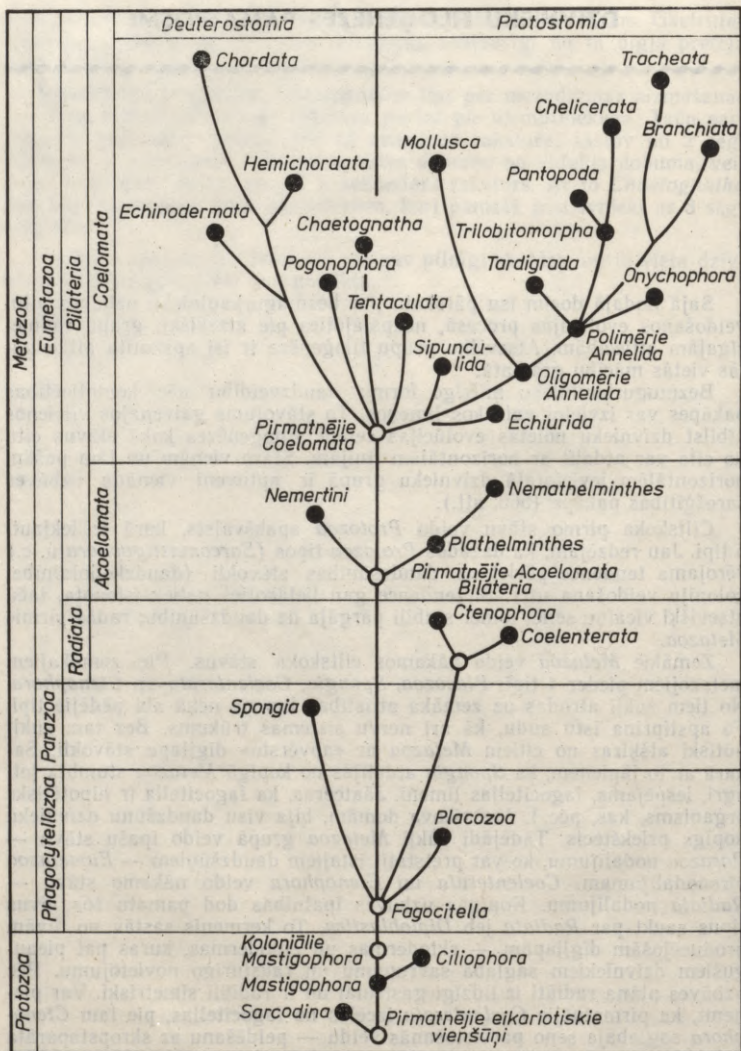
Bezmugurkaulnieku milzīgo formu daudzveidību pēc komplicētības pakāpes var izvietot vairākos līmeņos. To stāvokļi galvenajos vilcienos atbilst dzīvnieku noietās evolūcijas ceļam. Filogenēzes kokā stāvus citu no cita var atdalīt ar horizontālām līnijām. Starp vienām un tām pašām horizontālām ievietotajā dzīvnieku grupā ir aptuveni vienāda uzbūves sarežģītības pakāpe (566. att.).

Ciltškoka pirmo stāvu veido *Protozoa* apakšvalsts, kurā ir iekļauti 5 tipi. Jau redzējām, ka dažādos *Protozoa* tipos (*Sarcomastigophora* u. c.) vērojama tendence pāriet uz daudzšūnības stāvokli (daudzkodolainība, koloniju veidošana utt.). Šī tendence gan lielākoties netiek īstenota, taču atsevišķi vicaīņu senči tomēr stabili pārgāja uz daudzšūnību; radās pirmie *Metazoa*.

Zemākie *Metazoa* veido nākamos ciltškoka stāvus. Pie zemākajiem metazojiem pieder 4 tipi: *Placozoa*, *Spongia*, *Coelenterata* un *Ctenophora*. No tiem sūklī atrodas uz zemāka attīstības līmeņa nekā abi pēdējie tipi. To apstiprina īstu audu, kā arī nervu sistēmas trūkums. Bez tam sūklī būtiski atšķiras no citiem *Metazoa* ar «apvērsto» dīgļlapu stāvokli. Sakarā ar to jāpieņem, ka *Spongia* atdalījās no kopīgā *Metazoa* stumbra ļoti agri, iespējams, fagocitellas līmenī. Jāatceras, ka fagocitella ir hipotētisks organisms, kas, pēc I. Mečņikova domām, bija visu daudzšūnu dzīvnieku kopīgs priekštecis. Tādējādi sūklī *Metazoa* grupā veido īpašu stāvu — *Parazoa* nodalījumu, ko var pretstatīt istajiem daudzšūņiem — *Eumetazoa* virsnodalījumam. *Coelenterata* un *Ctenophora* veido nākamo stāvu — *Radiata* nodalījumu. Kopīgās uzbūves īpatnības dod pamatu šos divus tipus saukt par *Radiata* jeb *Diploblastica*. To ķermenis sastāv no divām producējošām dīgļlapām — ektodermas un entodermas, kuras pat pieaugušiem dzīvniekiem saglabā savrupumu un raksturīgo novietojumu. Pēc uzbūves plāna radiāti ir līdzīgi gastrulai un ir radiāli simetriski. Var pieņemt, ka pirmatnējie *Coelenterata* izcēlās no fagocitellas, pie tam *Ctenophora* saglabāja seno pārvietošanās veidu — peldēšanu ar skropstaparāta palīdzību, bet *Coelenterata* pārgāja uz sēdošu dzīvesveidu. Abos gadījumos ķermenī saglabājas pirmatnējā radiālā simetrija.

Visiem augstākajiem *Eumetozoa* atšķirībā no *Radiata* raksturīga ķermeņa bilaterālā simetrija, un tie tiek apvienoti *Bilateria* nodalījumā. Otrs nosaukums tiem ir *Triploblastica*, jo ontogēnēze to ķermenis veidojas no 3 dīgļlapām — ektodermas, entodermas un mezodermas.

Ne sūklī, ne zarndobumaiņi nedeva sākumu jauniem dzīvnieku tiem, acīmredzot *Bilateria* izcēlās neatkarīgi no tiem, tieši no fagocitellveida



566. att. Dzīvnieku filogēzes koks.

priekštečiem, kuru pāreja uz rāpojošu dzīvesveidu izraisīja bilaterālās simetrijas rašanos. Visprimitīvākie bilaterālie dzīvnieki ir brīvi dzīvojošie plakantiārpi (*Plathelminthes*), resp., skropstiņtārpu (*Turbellaria*) klase. No skropstiņtārpiem visprimitīvākie pārstāvji ir bezzarnas skropstiņtārpi

(*Acoela*). Pēc uzbūves principa bezzarnas skropstīntārpi, kuriem raksturīga centrāla gremojošās parenhīmas (fagocitoblasta) šūnu masa, atgādina vēl fagocitellveidīgus *Metazoa* senšus.

Zemākie *Bilateria*, pirmām kārtām plakantārpi (*Plathelminthes* tips), sastāda dzīvnieku ciltškoka piekto stāvu. Bilaterālā simetrija, nervu sistēmas centralizācija, ko raksturo galvas smadzeņu parādīšanās, osmoregulācijas un izvadstīmas (protonefrīdiju) izveidošanās, skaidri izteikta mezodermas diferencēšanās attīstības laikā nostāda tos augstākā attīstības pakāpē nekā *Radiata*. Bez plakantārpiem pie šī paša stāva pieder vēl *Nemathelminthes* un *Nemertini* tipi. Par vienu no ļoti raksturīgām visu minēto tipu kopīgām pazīmēm jāuzskata sekundārā ķermeņa dobuma trūkums, kas ļauj tos ar nosaukumu *Acoelomata* pretstatīt visiem augstākajiem bilaterālajiem dzīvniekiem (*Coelomata*) ar labi izveidotu celomu. Par *Acoelomata* sinonīmu daži zoologi lieto nosaukumu — *Scolecida* — zemākie tārpi. Skolecidu visas lielās grupas droši vien izcēlas no skropstīntārpiem vai no tiem ļoti tuviem, līdz mūsdienām neizdzīvojušiem turbelārijveida priekštečiem.

Filogenētiskā koka augšējo stāvu sastāda *Coelomata* — dzīvnieki ar sekundāro ķermeņa dobumu. Starp tiem ir kā primāri neseģmentētas formas ar kopīgu nemetamēru celomu (*Echiurida*, *Sipunculida*), tā dzīvnieki, kuru zemākajiem pārstāvjiem ir skaidra ārēja metamērija, bet saglabāties neseģmentēts celoms (*Mollusca* tips). Gliemji, domājams, izcēlas no primitīviem oligomēriem posmtārpiem, kuriem jau bija ārēja metamērija, bet sekundārais ķermeņa dobums vēl bez segmentācijas. Starp recentajiem posmtārpiem tādas kopīgajam *Coelomata* sencim tuvas formas ir. Tādas, piemēram, ir no 5 larvāliem segmentiem sastāvošās *Dinophilus* (240. lpp.) sugas, kurām vēl nav parapodiju un sariņu, kā arī asinsrites sistēmas. Pēc uzbūves plāna *Dinophilus* tuvi metatrofoforai; to celoms vēl nav pakļauts segmentētām sadalījumiem, kas ir raksturīgi arī daudzām metatrofoforām. Taču vairumu *Coelomata* sastāda segmentēti dzīvnieki ar metamēri sadalītu celomu. Starp tiem izšķir mazsegmentētas (*Tentaculata*, *Hemichordata* tipi) un daudzsegmentētas jeb polimēras formas (*Annelida*, *Arthropoda*, *Chordata* tipi).

Jautājums par *Coelomata* izcelšanos ir neskaidrs un strīdīgs. Mums vistīkamāka šķiet hipotēze, pēc kuras par to priekštečiem uzskata turbelārijveida dzīvniekus, kas deva sākumu arī recentajām turbelārijām un nemertīniem.

Galvenā pazīme, kas nosaka *Coelomata* augstāku organizāciju, ir sekundārā ķermeņa dobuma izveidošanās. To evolūciju pavadīja asinsrites sistēmas attīstīšanās, protonefrīdiju pārtapsana par metanefrīdijiem, celomoduktu veidošanās. Dzīvnieku uzbūves plānā, pārejot uz *Coelomata*, tādējādi notika nopietna pārkārtošanās, kurai bija progresīvs aromorfs raksturs.

Taču jāņem vērā, ka dažas jaunizveidotās orgānu sistēmas augstākajiem tārpiem paliek vēl vāji attīstītas. Tā asinsrites sistēmā parasti nav centrālā pulsācijas orgāna — sirds (tikai dažiem pleckājiem ir veidojums, kas atgādina sirdi). Gandrīz to pašu var teikt par elpošanas sistēmu, kuras orgāni ļoti bieži (*Tentaculata* tipam, daļai posmtārpu — *Annelida* pārstāvjiem — daudzartārpiem) līdztekus elpošanai pilda arī citu funkciju (barības tveršana, kairinājumu uzveršana), t. i., nav stingri specializēti.

Arthropoda un *Mollusca* tipi cēlušies no posmtārpiem: pirmie no polimēriem, otrie — no oligomēriem. Abus tipus pārstāv celomiski dzīvnieki, kuriem iepriekšējos evolucionārās attīstības posmos aizmetušies orgāni sasniedz ievērojamu pilnveidošanās pakāpi. Asinsrites sistēma iegūst

sirdi, elpošanas orgāni (vēžiem žaunas, gliemjiem ktenīdijus, kukaiņiem trahejas) ir stingri specializēti un kalpo tikai gāzu maiņai.

Lielu soli uz priekšu sper nervu sistēma: centrālā un perifērā. Daudziem abu tipu pārstāvjiem centrālajā nervu sistēmā, no vienas puses, vērojama stipra gangliju koncentrēšanās, bet, no otras, — smadzeņu relatīvo izmēru palielināšanās. Pārsteidz maņu orgānu, it īpaši acu, spēcīgā attīstība. Galvkājiem, augstākajiem vēžiem un kukaiņiem acis pēc uzbūves komplikācijas neatpaliek no cilvēka redzes orgāniem.

Novietojot gliemjus un posmkājus vienā horizontālā stāvā, rodas zināmas grūtības vērtējot, kurš no abiem tipiņiem ir augstāk attīstīts.

No vienas puses, gliemjiem ir vairāk pilnveidojusies asinsrites sistēma: vienīgajiem no bezmugurkaulniekiem sirds diferencējusies kambari un priekškambari.

No otras puses, posmkājiem ir nesalīdzināmi augstāk attīstīti kustību orgāni: ekstremitātes, kas ir bagātīgi posmotas un spējīgas veikt ļoti komplikētas kustības. Bez tam vēl ir arī spārni. Sis īpašības, tāpat kā augstākās nervu sistēmas darbības attīstība (īpaši sociālajiem kukaiņiem) un gaisa elpošanas orgāni, deva iespēju *Arthropoda* tipa augstākajiem pārstāvjiem, t. i., zirnekļiem un kukaiņiem plaši adaptēties dzīvei uz sauszemes.

Nevienai dzīvnieku grupai, izņemot mugurkaulniekus, nesastopam tik daudz un dažādu pielāgojumu dažādiem eksistences apstākļiem uz sauszemes.

Pāreja uz sauszemes dzīvesveidu gliemjiem novērojama nesalīdzināmi retāk un neizraisa tik bagātīgu formu uzplaukumu, kā tas vērojams uz sauszemi pārgājušiem *Arthropoda* tipa pārstāvjiem, it īpaši kukaiņiem.

Aplūkojot dzīvnieku ciltskoka shēmu, līdz šim runājām tikai par horizontālo dalījumu — stāviem. Taču bez tā var vilkt arī vertikālu līniju, kas sadala *Coelomata* divās lielās grupās: pirmmutniekos (*Protostomia*) un otrmutniekos (*Deuterostomia*). Acimredzot šiem filoģenētiskajiem zariem bija kopīgs sākums kaut kur starp pirmatnējiem *Coelomata*, bet pēc tam tie attīstījās patstāvīgi un paralēli viens otram. Iespējams, ka dažas primitīvas *Coelomata* grupas, pirmām kārtām *Sipuncula* un *Tentaculata*, kaut kādā ziņā ir pirmmutnieku un otrmutnieku starpformas, un mēs tikai nosacīti pieskaitām tās pie *Protostomia*.

Galvenās *Protostomia* un *Deuterostomia* embrioloģiskās atšķirības minējām jau iepriekš (260. lpp.). *Protostomia* evolūcijas gaitu tikko jau apskatījām.

Pēdējo gadu pētījumi parāda, ka bez diviem *Coelomata* filoģenētiskās attīstības pamatceļiem — pirmmutniekiem un otrmutniekiem, ir arī citi patstāvīgi evolūcijas virzieni, kuri, iespējams, sākas no mums nezināmiem *Coelomata* senčiem. Par tādām neatkarīgām attīstības līnijām jāuzskata vainagtaustekļaini (*Tentaculata*), saržokļaini (*Chaetognatha*) un pogonofori (*Pogonophora*) (566. att.). Pogonoforiem ir 4 segmenti (nevis 3, kā domāja agrāk), tādēļ tos nevar pieskaitīt pie otrmutniekiem, ar kuriem tie uzrāda daudz līdzīgu īpašību (starp tām celoma veidošanās enteroceliski). Pogonoforu ķermeņa uzbūvei stingru zīmogu ir uzspiedusi dzīve garās aizsargcaurulēs, kuras pakāļgals iegrimis dūņās.

Deuterostomia evolūcija ir daudz neskaidrāka nekā *Protostomia* evolūcija. *Echinodermata* tips organizācijas ziņā stāv apmēram vienā līmenī ar augstākajiem tārpiem. Patiešām, pēc celoma un asinsrites adatādaiņus var salīdzināt ar posmtārpiem. Adatādaiņiem, tāpat kā augstākajiem tārpiem, elpošanas sistēma nav stingri specializēta, jo to ādas žaunām bieži ir arī cita funkcija, piemēram, caur žaunām notiek izdališanas process (amebocītu izkļūšana) utt. Asinsrites sistēma vēl nav centralizēta, bet

nervu sistēma atrodas pat zemākā centralizācijas līmenī nekā posmtārpiem.

Otrs otrmutnieku tips — pushordaiņi (*Hemichordata*) arī atrodas šī dzīvnieku valsts zara zemākajā pakāpē. Abu tipu organizācija saistīta ar trissegmentētu uzbūvi, kas tik raksturīga dipleirulai, kurā būtībā var sastrādāt visu otrmutnieku kopējā priekšteča rekapitulāciju. Pushordaiņiem vērojama skaidra pāreja uz polimēru uzbūvi, sekundāri metamērējot vidukļa rajonu.

Otrmutniekiem tāpat arī var izšķirt larvālos un postlarvālos segmentus. Taču polimērismu tie sasniedz pavisam citādi nekā pirmmutnieki. Postlarvālie *Deuterostomia* segmenti ir stipri izstieptā pakalējā (jeb trešā larvālā) segmenta daudzi metamēri rajoni, bet pirmmutniekiem tie vienmēr veidojas ķermeņa pakalgalā kā pēdējā larvālā segmenta piedevas. Tādējādi pirmmutnieku un otrmutnieku postlarvālie segmenti nav homoloģiski viens otram.

Beidzot, trešais otrmutnieku tips — *Chordata* atrodas augstāko *Protostomia* līmenī un paceļas pat augstāk. Hordaiņu nervu sistēma sasniedz tādu diferenciācijas pakāpi, kāda bezmugurkaulniekiem nav sastopama. Tas pats jāsaka par dzirdes orgāniem, bet hordaiņu acis nepārsniedz augstāko bezmugurkaulnieku, proti, galvkāju acu sarežģīto uzbūvi. Asinsrites sistēma sasniedz visaugstāko attīstību visā dzīvnieku valstī, kaut arī zemākajiem hordaiņu pārstāvjiem tā ir vienkārši veidota. Izvadsistēmai ir celomoduktu raksturs, taču tā ir ārkārtīgi sarežģīta. Elpošanas sistēma ir stingri specializēta.

Hordaiņu uzbūves sarežģīšanās ir saistīta ar šīs grupas pāreju no ūdens uz sauszemes dzīvesveidu (līdzīgi kā *Arthropoda* tipa *Arachnida* un *Insecta* klasēm). Norādītās pazīmes liecina, ka *Chordata* tips atrodas augstākajā no visiem minētajiem sarežģītības etapiem.

A

- Acantharia* 28, 30
Acanthaster 484
Acanthobdella 247, 249, 250
 — *livanovi* 252
 — *peledina* 252
Acanthobdellida 247, 252
Acanthocephala 16, 85, 220
Acanthocephales 220
Acanthocephalus lucii 221
Acanthochiton disorepans 405
Acanthometra elastica 30
Acari 382
Acephalina 46, 48
Acerentomon 351
Achatina 412
Achteres 286
 acis, apvērstas, 138
 — bedrīšveida 138
 — invertētas 138, 524
 — neapvērstas 138, 235
 — neinvertētas 138, 285
 — pūšļveida 115
 — saliktas 327
 — vienkāršas 326, 328
Aclitellata 225, 226
Acme 425
Acoela 136, 139, 140, 141, 144, 145, 175, 179
Acoelomata 85, 86, 528, 529
Acrania 511
Acropora 122
Actiniaria 125
Actinomma asteracantha 29
Actinomyxidia 59
Actinosphaerium eichhorni 31
 actiņa 34, 36
 adatādatiņi 16, 86, 475, 499
Adenophorea 205, 206
 adoleškārijs 151, 153
Aega 294
Aeolididae 416
Aeolosoma 247
Aequorea 108
Aeschna grandis 353, 354
 afelīns 348
 agameta 25, 26, 29
 agamonts 24—26
Aglantha 111, 112
Agriope 469
Agrotis segetum 358
 airkājveži 209, 284
 airplātnītes 128, 129
 aizsirdsšauņi 412, 417, 428
 akantārija 30
 akmenskanāls 480, 481
 akmeņogļu periods 7
 akrons 261, 362, 365
 aksostils 33, 43, 44
 aksopodija 28, 31
 aktinija 121, 125
 aktinomiksīdi 59
 aktinotrohs 472
 alcionāriji 124
Alciope 234, 235
 — *contrainiu* 233
 — *vanadis* 241
Alciopidae 241
Alcippe lampas 288
Alcyonaria 124
Alcyonidium mamillatum 457, 465
Alcyonium 119
Altolonema 207
 ambulakra 487
 amēba 21
 — mainīgā 19
 amebiāze 22
 amebocīti 87, 90
 amfiblastula 94, 95
 amfida 192, 196, 198, 206, 207
 amfilina, Sibīrijas, 177, 178, 180
Ammodiscus incertus 25
Ammonoidea 454
Ammonites 454
 amnijs 335
Amoeba limax 20
 — *polypodia* 20
 — *proteus* 19—21
 — *radiosa* 20
 — *verrucosa* 20
Amoebina 19
 amonīti 452, 454
Amphilinea foliacea 177, 178
Amphillinea 177
Amphipoda 215, 265, 295, 392
Amphiporus 187
Amphitretus pelagicus 441
Anacanthotermes turkestanicus 352
Analgopsis passerinus 383
 anamorfoze 305
Ancylostoma caninum 194
 — *duodenale* 199, 207
Androctonus 374
Anguillula aceti 196
Anguina tritici 204, 206, 207

- Anisogammarus* 295
Anoplura 347, 357
 anizogamija 39, 45, 48
 ankilostoma, divpadsmīrkstu zarnas, 207
 ankilostomoze 199
Annelida 16, 28, 85, 225
Anodonta 157, 432, 439
 — *celensis* 437
Anomura 298
Anopheles 54, 55, 58, 57, 347—352
Anopla 186
Anoptocephalidae 176
Anoptodactilus 387
Anoplocladus denticulatum 73
Anostraca 271, 280, 391, 392
Anodon rosacea 509
 antenas 263, 264, 265, 266, 391, 394, 396
 antenulas 263, 264, 265, 299, 362, 364, 390, 394
Antipatharia 125
Anthozoa 101, 119, 122, 124, 127
 antropogēns 7
Anurea cochlearis 216
 — f. *tecta* 216
 ānuss 20
 apakšzokļi 266, 391
 apelsinsūklī 99
Aphaniptera 347, 360
Aphelinus mali 348, 349
Aphidinea 357
Aphrodite 241
 apgabals, antarktiskais, 6
 — Austrālijas 6
 — Etiopijas 6
 — holarktiskais 6
 — Indo—Malajas 6
 — neotropikas 6
 — orientālais 6
 apaklepitēlijs 84, 88—90, 119, 105
 apakļvicaīņi 36, 41, 89
Apis mellifera 322, 348
Aplysia 412, 414
Aplysina aerophola 94
Apocrita 360
Apoda 494, 497, 498
 apokriti 360
Arachnida 364, 369, 394
Arachnocorys circumtexta 29
Aranei 370, 381
Araneus diadematus 372
Arca 431, 434
 — *noae* 438
Arcella vulgaris 22
Archaeogastropoda 428
Archannelida 228, 241
Archidesmus 306
Archigetes 177
Archigetes appendiculatus 176
Archihirudinea 247, 252
Architeuthis 435, 454
 arcaulaini 452
 arhitomija 245
Arenicola 227, 231, 232, 241, 242
 arenikola, jūras, 241
Argasidae 384
Argonauta 446, 454
Argulus foliaceus 286, 287
Argyroneta aquatica 381
 arhajs 7
 arheocīts 90
Arion 207, 414
Aristocystis 504, 511
Aristocystis bohemicus 505
 aromorfoze 8
Artemia salina 281
Arthropoda 15, 16, 85, 107, 528—531
Articulata 466, 471, 502
Ascaris lumbricoides 199, 207
Ascidiae 11
 ascidijas 11
Ascomorpha minima 212
Ascon 88
Ascothoracida 284, 289
Ascothorax ophiocentis 290
Asellus aquaticus 294, 295
 asinssporaiņi 48, 53, 54
 asinsuts, ābelu, 341
 askons 88, 89
 askotoracidi 284, 289, 290
Aspidochirotia 494, 496, 498
Aspidogaster conchicola 157
Aspidogastrea 157
 āspidogastreji 157
 āspidogastrejs, bezzobes, 157
Astacura 298
Asterias amurensis 484
 — *rubens* 477, 479, 480, 484
 asterija, sārtā, 484
Asthenosoma 489
Asteroidea 476
Astomata 73
 astopstarkoraļļi 119, 120, 124
Astrorhiza 23
 — *limicola* 25
Atentaculata 131
Athecata 106, 111
 atliekķermenis 47—49, 64
Atolla 117
 atols 122, 123
 attistība, diverģentā, 8
 — monofilētiskā 8
 — paralēlā 9
Atubaria 516—518
 audi, botrioidie, 250, 251
 augšzokļi 266, 391
 augvicaīņi 32, 34, 35, 38, 40
Aulacantha scolymantha 29, 31, 46
Aulospathis variabilis 29
Aurelia 118
 — *aurita* 115, 117
 aurikulārijs 506, 507
 austeres 430, 433
 autogāmija 62, 68, 89
Autolytus 236
 avikulārijs 457, 462
Azygobranchia 428

B

- baktriti 452
Balanoglossus clavigerus 516
Balantidium coli 73
Balanus hammeri 288
 balstfibrilla 43
 balstgredzens 50

baltenis, kālu, 15
 — kapostu 15, 16, 358
 — rāceņu 15
 balteņu dzimta 16
 barjeriis 122, 123
 barošanas, animāla, 34
 — autotrofa 40
 — mikotrofa 40
 — saprofitiska 34, 40
 barotājpolips 113
Basommatophora 429
Bathynomus 294
Belemnitida 454
Belemnites 445, 446, 454
 belemnīts 445, 452, 454
Belemnoides 454
Bellerophonitidae 423, 427
Belosepia 445, 446, 454
Benthoctopus profundorum 441
 bentoss 6
Beroe cucumis 130, 131
 bezčaulveži 392
 bezjostaini 225, 226
 bezgalvaskausaini 511
 bezkājholotūrijas 494, 496, 497, 498
 bezkaļķsūķi 95
 bezmugurkaulnieki 12
 bezslēdzenpleckāji 466, 468, 470
 bezstīletnemertini 186
 beztaustekļktenoforji 130, 131
 bezzobe 157, 431
 bilaterāli 16, 84, 105, 134
Bilateria 16, 84, 85, 86, 131, 527, 528
 biokristalizācija 92
Biorrhiza pallida 361
 biosfēra 5
Bipalium 141
 bipinārijs 507
Birgus latro 298
 bite, mājas, 348, 360
 bites 360
Bithynia 425, 428
 — *leachi* 156
 bitinija, Liča, 156
Bivalcula 61
bivium 494
 blaktis 347, 356, 357
 blakts, gultas, 356
 blastocēls 83, 109
Blastocrinus 505
Blastoidea 476, 505, 511
 blastoideji 475, 476, 505
 blastopora 83, 85, 288, 289
 blastostils 105, 106
 blastula 82, 94, 108, 110
Blatta orientalis 333, 353
Blatella germanica 353
Blattoidea 353
 blusas 347, 360
Bodo 41
Bolinopsis 129
Bonellia 256
 — *viridis* 255
Bombus 310
Bombyx mori 333, 337, 348
 bosmina 283
Bosmina longirostris 283
Bothrioplana 136
Bothryocrinus decadactylus 500

botrija 177
Brachionus 213
Brachiopoda 456, 465, 474
Brachycera 361
Brachyura 298
 brahiola 504, 505, 507
 brahiolarijs 507
Branchellion 249, 253
Branchiata 9, 263
Branchiobdella 247
Branchiocerianthus 111
Branchipus 280, 281
Branchiura 284, 287
 briezvabole 307
 brinuntikls 497
Brisingidae 476
 bruņģerces 177, 383
 bruņublakts 356, 357
 bruņutis 357
 bruņvcaiņi 32, 40
Bryozoa 9, 456, 457, 465, 472
Buccinum undatum 427, 428
Bugula 464
 bulbuss 191, 199
 — kardiālais 194
Bupalus piniarius 358
 burinieks 401, 421, 422, 435, 436
 bursa 199, 487
Bursaria 78
 — *truncatella* 77
Buthus eupeus 369, 379

C

Cabera pusaria 342
Calcarea 98
Calcispongia 98
Callidina 217
Callinectes 296
Callochiton 405
Calopteryx virgo 353
Calotermes dilatatus 315
Campanella umbellaria 75
Campodea plusia 351
Cancer 296, 298
Cancricepon elegans 294
Capitellidae 233, 235
Caponiidae 376
Carchesium polypinum 75
Carcinoscorpius 367
Carcinus maenas 297, 298
Cardiceras cordatum 453
Cardium 439
 — *edule* 430, 439
Carinaria 428
Carpoidea 476, 503, 511
Carybdea 117
Caryophyllaeus 165, 177
 — *laticeps* 176
Caryophyllidae 177
Cassia 415
Catriona 414, 429
 cece muša 42
 — Rietumāfrikas 41
 cefalokaridi 280, 283, 392
 cellularizācija 84
 celomodukts 85, 232, 233, 398, 399, 401,
 407, 410, 435
 celoms 85, 229, 230, 231, 240

- celoplana, Mečņikova, 144
 centriola 44
Centrophorella fasciolata 70
 — *grandis* 70
 cenurs 169, 172
Cephalina 46, 48
Cephalobaena tetrapoda 389
Cephalocarida 280, 283
Cephalodiscus 516—518
 — *dodecalophus* 517
Cerambycidae 359
Ceratium 40
 — *hirundinella* 32
 — *tripes* 32
Ceratomaster 477, 484
Ceratomyxa appendiculata 60
 — *drepanopsittae* 60
 — *obtusa* 61
 — *ramosa* 60
Cerebratulus 183, 186
Ceriantharia 125
 cerkarijs 150—153
 cerki 316, 353
 cerkomērs 158, 159, 168, 171, 177
 cērme 191—195
 — cilvēka 199, 200, 207
Cestoda 9, 132, 162, 180, 218
Cestodaria 132, 177, 178, 180
 cestodāriji 132, 177—179
 cestodi 162, 164, 165, 179
Cestus veneris 130, 131
Chaetoderma nitidulum 408
Chaetognatha 16, 86, 523—526, 528
Chaetonotus maximus 188
Chaetopterus 242
Charonia 413
Chelicerata 9, 263, 364
Chelifer cancroides 370, 380
Chilodonella 74
Chiridota 495, 498
Chironomidae 362
Chiropsalmus 117
Chlamydomonas 41
Chloromyxum leydigi 60
Choanoflagellata 36, 41, 89
Choanoforus indicus 519
Chondrophora 111, 112
Chordata 16, 86, 511, 512, 528
Chromydrimus abiatanus 30
Chrysonomadina 40, 81
Chrysosphaerella longispina 37
Cicadinea 357
 ciftonauts 463, 464
 cikādes 357
 ciklisms 18
 ciklomorfoze 216
 ciklops 201, 203, 278, 285, 286
Ciliata 63, 64
 ciliatūra, apmutes, 65
Ciliophora 16, 19, 63, 528
Cimex lectularius 356, 357
 circeņi 352
Cirripectia 284, 287
Cirrothauma murrayi 441
 cirrs 64, 226, 228, 229
 — frontālais 78
 — kaudālais 78
 cirrus 215
 cista 44, 47, 60, 67
 — vairošanās 67
 cisticerks 169, 172
 cistids 457—460
 cistoideji 475, 476, 504, 505
 cistozoidi 53, 54
 citoplazma 17
 — arpuskapsulārā 27, 28, 30
 — iekškapsulārā 27, 28, 30
 — graudaina 27, 28
 — putaina 27, 28
 — tīklotā 27, 28
 citostoma 43
Cladocera 281, 282, 392
Cliona 97
Clione limacina 413, 428
Clionidae 99
Clitellata 225, 242, 247
 clitellum 242
Clypeaster 494
Clypeastroidea 493
Cnidaria 16, 99
Cnidiosporidia 16, 19, 59, 81
Coccidiida 48
Coccidiomorpha 45, 48
Coccinea 348, 357
Coccus cacti 348
Codaster 505
Codosiga 37, 41
 — *botrytis* 36
Coelenterata 16, 85, 99, 126, 131, 145,
 527, 528
Coelomata 85, 528, 529
Coeloplana 130
 — *metschnikovi* 144
Coenobita 298
Colembola 350
Coleoptera 359
Collozoum 30
Colpidium 71
Colpoda 71
Conchostraca 281, 392
Condylostoma remanei 80
Conus 427, 428
Convoluta 136, 141, 142
Copepoda 267, 271, 284, 285
Corallium rubrum 125
Cornacuspongida 99
Cornuspira involvens 25
Coronata 117
Corycella armata 46
Corynosoma strumosum 223, 224
Cossus cossus 358
Cranchia scabra 441
Crangon 296, 298
Crania 466
Craspedacusta 111, 138
Criconema georgiensis 198
Crinoidea 476, 499, 511
Crisia 464, 465
 — *eburnea* 457
Cristatella 464, 465
 — *mucedo* 462, 465
Crossaster papposus 476
Cryptocercus 44
Cryptochiton 401, 402
Cryptoplax 402
Ctenophora 16, 85, 127, 527, 528
Ctenoplana dubovsqui V tabula
Cubomedusae 117

Cucumaria 495, 496, 498
 — *irondosa* 498
Culex 347, 362
Cumacea 293
Cumopsis 293
Cunina 112
Curculionidae 359
Cyanea capillata 115, 117
Cyamidae 295
Cyathocystis 504
Cyclophorus 425
Cyclophyllidea 164, 167, 173, 177
Cycloposthium bipalmatum 69
Cydidippe 130
Cyclops strenuus 285
Cylichna 428
Cymothoa 294
Cynipidae 348
Cypraea 413, 428
Cypris pubera 291
Cygrothauma 453
 — *murrayi* 441
Cyrtoceras 452
Cystoidea 476, 504, 511
Cytaster 504

C

čaula, deksiotropa, 413
 — lejtropa 413
 — involūta 413
 čaulamēbas 19, 22, 23
 četrstarkora||i 126
 čūla, austrumu, 43
 — pendinas 42, 43
 čūskastes 485

D

Dactylogyridae 159, 162
Dactylogyrys 159
 — *vastator* 158
 dafnija, dīka, 267, 283
 dakšņa 188
 dališanās 51
 — meiotiska 68
 — palintomiska 37, 38
 — reduktīva 26
Dalyella viridis 142
 daudzace, tumsā, 141
Daphnia pulex 267, 283
Dasyleptus 349
Daudebardia rufa 421
 daudzkāji 299, 300, 305
 daudzkāši 162
 daudzstārpi 226, 227, 230
 — klejosiē 241
 — sedosiē 242
 daudzšūņi 16, 82
 daudzvicaini 43
 dažādsķropstaini 77, 78
Decapoda 265, 266, 271, 272, 296, 442, 454
 deitocerebrums 272, 320
 deitomerīts 46, 48
 dejekļi 316
 dēle, medicīnas, 249, 250, 251, 252, 253
 dēles 242, 247
Demodex folliculorum 383, 384

Demospongia 99
Dendrobaenia 465
 — *ilustroides* 457
Dendrochirota 494, 495, 498
Dendrocoelum lacteum 133, 141
Dendrocometes paradoxum 79
Dendrocystides 503
Dendrogaster dichotomus 290
Dendronotus 429
Dentalium 259
 — *entale* 441
Dermancerator 384
Deroceles reticulatus 427
Derocheilocaris remanei 284, 285
 desmitkājvēži 296
 detorsija 424
Deuterostomia 3, 85, 86, 260, 506, 523
deutocerebrum 272, 320, 374
 devons 7
Diadema 492
 diademeži 492
Diastylis goodsiri 293
Dicrocoelium dendriticum 147, 148, 155
 — *lancaetum* 155
Dictyonema 518
Dicyema 182
 — *macrocephalum* 182
Dicyemenea 182
 — *clododes* 182
Dicyemida 181, 182
diciemidi 181
 dievlūdzejvēzis 292
Didacna 8
Didinium 71, 74
 — *nassutum* 71
Didymozoidae 146
 diferenciācija 10
Difflugia 22
 difflubotorija 177
Digenea 156
 dig|kamera 24
 dig|lapas 101, 131
 dig|sloksnīte 334
 dikrocēlijs, lancetveida, 147, 191
 dikgliemēzis 412
 — lielais 429
 — mazais 151, 153
Dileptus 74
Dinobryon 36, 40
 — *sertularia* 37
Dinoflagellata 32, 34, 40, 81
Dinophilus 226, 232, 240, 241, 529
Diectophyme renale 206, 207
Diotocardia 413, 428
Diphyllbothriidae 177
Diphyllobotrium 164, 167
 — *latum* 168, 171
 dipleirula 476, 506, 507, 510
Diploblastida 84, 101, 527
Diplostomatidae 156
 diplozons, divainais, 159, 160
Diplozoon paradoxum 159, 160, 162
Diplura 350
diplūras 350, 351
Diprion pini 360
Diptera 347, 360
Dipylidium caninum 167
Discorhis vesicularis 25
 disepiments 229

diski, imaginalie, 339
 diskmedūzas 117
Ditylenchus 194
 — *destructor* 206
 divergence 8
 divpārkāji 305
 divpriekškambaraiņi 428
 divslāpāiņi 84
 divspārņi 347, 360
 dižkāšgalvis 221
 — cūku 224
 dižsliemas 242, 247
 dobums, gastrālais, 102, 104
 — gremošanas 104
 — ķermeņa 85
 — — jauktais 9
 — — primārais 85, 190, 240
 — — sekundārais 85, 225
 — mantijas 400, 402, 413, 440
 — paragastrālais 89, 91
 dobumzauņi 438
Docoglossa 428
Dodecalopoda mawsoni 386
Doratopsis sagitta 441
Dracunculus medinesis 201, 207
Dreissena 439
 — *polymorpha* 430, 436, 438
 drostalošanās 88, 334
 — daļēja 332
 — determinēta 237
 — pilnīga 88
 — spirāliska 88, 237
 — viermēriģa 88
 — virspuseja 332
Drymonema 117
 dunduri 561
 dūrējsnuķis 310
 dzelkņtausteklis 113
 dzelkņapsula 40, 61, 62, 103
 dzelkņpavediens 40, 61, 62, 63, 103
 dzelkņsporaiņi 16, 19, 59
 dzelkņšūna 102, 103
 dziedzeri, aizkuņģa, 447
 — antenālie, 275
 — astes 206
 — cukura 403
 — indes 372
 — hipodermālie 206, 207
 — kakla 192, 197, 206, 207
 — koksālie 263, 367, 369, 373, 374
 — limfātiskie 303
 — maksilārie 275, 280
 — nīdamentālie 451
 — novilkšanas 317
 — perikardialie 435
 — rektālie 318
 — siekalu 302, 303, 317, 373, 447
 — sinusa 275
 — Tīdemaņa 483
 — timekļa 372
 dziedzerēce 384
 dzimumkloāka 166, 167
 dzimumstolons 481, 483, 484
 dzintargliemezis 152, 154
 dzīvnieki, apvērste, 95
 — celomiskie 85
 — necelomiskie 85
 dzīvniekvaiņi 32, 41
Dytiscus marginalis 331

E

Ecardines 466, 468, 470
Echinobothrium 170
Echinocidaris 487
Echinococcus granulosus 174, 175
Echinodermata 16, 86, 475, 505, 510, 528, 530
Echinoidea 476, 487
Echinorhynchus salmonis 224
Echinosphearites aurantium 505
Echinostomulidae 156
Echinus 492
Echiurida 253
Echiurus 255
 — *echiurus* 254
Ectognatha 15
Edrioaster 504
Edrioasteroidea 476, 503, 504, 511
 edrioasteroideji 475, 476, 503, 504
 efiņpijs 283
 efira 116, 118
 eņģlēna 34—36
 eņģlēņveidigie 40
 eņņokoks 170, 172, 176, 180
 — graudainais 174, 175
 eņņiņplutejs 507
 eņņiuri 253
 eņņikarioti 81
Eimeria 49—51
 — *carpelli* 51
 — *intestinalis* 51
 — *magna* 51
 — *smithi* 51
 — *tenella* 51
 — *zūrņi* 51
 eimetaņoņi 99
 eņņice, zaļa, 235
Eisenia 247
 eņņiņoņģiņa 13, 15
 eņņkonjugaņts 68, 69
 eņņsopodīts 265, 266
 eņņsumbrella 106, 116
 eņņtoderma 84, 89, 101
 eņņtoplazma 17, 20, 64, 65, 84
 eņņzuvijis 279
Elasipoda 498
 eļeņfantiņoņe 204
 eļeņterozoņi 476
Eleutherozoa 476, 504, 511
 eļitri 227, 314
Elpidia 498
 eļpidiņas 498
 eņņbriņģeņe, somatiska, 96
Emyda vittata 36
Enantiozoa 95
Enchytraeus 245—247
 eņņdēms 6
Endoceras 452
 eņņdodiņģeņiņa 48, 52, 53
 eņņdomitoņe 67
 eņņdoplazma 17, 20, 64
Enopla 187
 eņņdopodīts 362
 eņņtamēba, dizentēriņas, 21—23
 — kōli 21—23
 — zaruņ 22
Entamoeba coli 21, 22
 — *histolytica* 21, 22

Enterobius vermicularis 199, 200, 207
Enteroprocta 472, 474
Enteropneusta 512—514, 516
Entocolax 426
entoderma 84, 89, 101, 102, 104
Entodiniomorpha 71—74
Entodinium 5
— *simplex* 73
entomologija 14
Entoprocta 472
entoprokti 472
Eosentomon 351
Ephelota gemmipara 79
Ephemera vulgata 354
Ephemeroptera 354
Ephydatia 90
Epidinum ecaudatum 73
epifragma 425
epimerits 9, 46, 48
Epiphanes senta 216
epipodits 262, 263, 265
epistoms 456, 458, 459, 465, 467, 470
epitēlija-muskulšūnas 102
epitēlijs, celomiskais, 85
— iegrimušais 86, 133, 135
— peritoneālais 85, 229
— vienslāņa 85
Erannis aurantiaria 333
— *defoliaria* 333
era, arhaja, 7
— kainozoja 7
— mezozoja 7
— paleozoja 7
— proterozoja 7
ērceš 382
Ergates spiculatus 324
Ergasilus peregrinus 286
Eriophyidae 385
Eriophyes 383
Eriosoma lanigerum 349, 356
Errantia 241
esteti 404
— megalosteti 405
— mikroesteti 405
Euhirudinea 252
Eucladia jonstoni 499
Eudiplodinium neglectum 73
Eudorina 37—39, 82
Euglena 40
— *oxyurus* 36
— *viridis* 36
Euglenoidea 40, 81
Euglypha alveolata 22, 23
Eugregarinida 46
Eulamellibranchia 434, 435, 438
Eumetozoa 16, 84, 99, 100, 527
Eunice 229
— *gigantea* 241
— *viridis* 235, 241
Eunicidae 235
Eunictes 241
Euperipatus weldoni 397
Euphausia pellucida 296
— *superba* 296
Euphausiacea 295
Euphoberia 306
Euplectella 93, 98
— *aspergillum* 98
Euplotes eurystomus II tabulā

Eurygaster integriceps 356
Euryptera 368
Eurypterus fisheri 368
Euscolopendriidae 306
evolūcija, regresīva, 8

F

fagocitella 83, 84, 88, 89, 145, 527, 528
fagocitellozji 16, 86
fagocitelloblasts 83, 145
fagocitoze 20, 83
falanga 380
fascioli, aknu, 146, 149, 151, 153, 155, 180
Fasciola hepatica 146, 149, 151, 153, 155
fasetacs 325, 328
fauna, psammofila, 70
fazmida 205, 207
foodijs 29, 31
fibrilla 67
— centrālā 33, 34
— perifēriska 33, 34
Filaria 191
Filibranchia 434, 435, 438
filogēnēze 12
finna 168—170, 172, 174
Fissurella 417, 421, 427, 428
flagelācija 56
Floresca parthenia V tabulā
Floscularia 212
— *ringens* 213
florikoma 92
Flustra 457
Fontaria 302
Foraminifera 19, 23
foraminiferas 19, 23—25, 80
Forcipulata 484
foronoidi 456, 471
forons, smilšu, 471
fragmokons 445, 446
Frenata 16
Fruticola 155
furka 264

G

Galeodes araneoides 370, 380
Galumna mucronata 383
galvkūrtis 364, 369
Gamasoidea 382
gameta 39, 48
gametocīts 48
gametogonija 45, 47, 49
Gammarus lacustris 295
gamonts 24—26, 45, 48, 50, 54
gangliji 115
— cerebrālie 418
— parietālie 419
— pedālie 418
— pleirālie 419
— smadzeņu 136, 143, 233, 234
— virsrīkles 189
— viscerālie 420
Garella variegata 374
garkājodi 361
garneles 296, 297
gastreja 83
Gastrotricha 187—189, 212

gastrozoids 113
 gastrula 82, 95, 101, 110
 — neistä 95
 gastralacija 108
 gemmula 94, 95, 463
Geodia 99
 geodijas 99
Geophilus 306
Gersemia 124, 125
 girodaktili 159
 girokotili 177, 178
 gliemgnemerini 187
 gliemņevēzi 267, 272, 280, 290, 292
 gliemji 16, 85, 180, 400, 530
Globigerina 25, 26
 glohidiji 436, 437
glomerulus 514
Glossina morsitans 42, 362
 — palpalis 41, 42
Glossiphonia 251, 253
Glyceridae 232
 glotsporaiņi 59—62
Gnathobdellida 248, 250, 253
gnathochilariūm 300
Gnathostomula 141, 142
Gnathostomulida 141, 142
 gnatostomulidi 141
 gnatohilarijs 300, 306
Gonionemus 111, 112
Gonium 35
 gonocits 87
 gonofors 110, 113
 gonopodiji 305
 gonotēka 105
 gonozoids 457, 462
Gordiacea 187, 210
Gordius 209
 — aquaticus 211
Gorgonaria 124
 gorgonāriji 124, 125
 granula, aksiālā, 33, 34
Graptolithida 512, 518
Graptolitholitina 518
 graptoliti 512, 518
 gredzenskropstaiņi 71, 73, 75, 76, 94
 gregarinas 9, 45—48
Gregarinina 45
Gromia oviformis 24
Gryllotalpa gryllotalpa 352
Gymnolaemata 457, 458, 461, 463, 465
Gymnostomata 74
Gyratryx hermaphroditus 138
Gyrinus notator 321
Gyrocotyle 179, 180
 — urna 178
Gyrocotylidea 177
Gyrodactylidae 160, 162
Gyrodactylus 159
 — *elegans* 158

H

Haemadipsa ceylonica 253
Haemanteria 251, 253
 — *costata* 253
Haemopsis sanguisuga 251, 253
Haemosporidia 48, 53
Halicystus 117, 118

Halicryptus spinulosus 209, 218
Halioles 414, 417, 427, 428
Halistemma 113
Hamingia 256
Haplophragmoides canariensis 25
Heckericystis 503
 hektokotils 446
 heliceras 364, 369, 371
 helicerati 9, 263, 364
Helicina 425
Helicoprodoxon multinucleatum 80
 helifori 386, 394
Heliolitidae 126
 heliolitidi 126
Heliometra 502
 — *glacialis* 500, 501, 510
Heliozoa 19, 31
Helix pomatia 414, 426
 helmintologija 14
Hemiaspis limuloides 367, 368
Hemichordata 16, 86, 510, 512, 528
Hemijusus proboscidiiferus 412
 hemihordāti 510, 512
Hemiptera 347, 356, 357
 hemolimfa 262
Henneguya zikaweiensis 61
Heptatela kimurai 370
Herpobdella 253
Hesionidae 226
Heterocentrotus 492
Heterocypris reptans 268, 291
Heterodera schachtii 203, 205, 206
 heterogonija 153, 154, 180, 181, 341
Heteropoda 425, 428
Heterotricha 77, 78
Hexacapsula neothum 61
Hexacorallia 119, 120, 125, 126
Hexaster 476
 hidra 102—105
 — kätainā 102
 hidrants 105
 hidrocels 509
 hidroīdi 102, 110
 hidromedūza 101, 106—108
 hidropolips 101, 102, 105, 107, 126
 hidroskelets 85, 190
 hidrotēka 105, 106
 hidrozoji 101, 126, 127
 hilāriji 365
 hipoderma 190, 192
 hipolarinkss 309, 310, 312
Hippurites 430, 431
Hirmocystis ventricosa 46
Hirudinea 242, 247
 hirudins 248
Hirudo medicinalis 247—253
 hitoni 401
 hoanocits 88—91
Holophrya 65, 66, 74
Holothuria 495, 498
Holothuriodea 476, 494
Holotricha 74
 holotūrijas 475, 476, 494—496, 498, 509, 511
 — astainās 498
Homarus 296, 298
Homoptera 354
Hoptolaimus tylenchiformis 194
 hordaiņi 16, 86, 512

hromatins 17
 hromatofors 34, 36
 hromosomas 17, III tabulā
Hutchinsoniella 283, 284
Hyalonema 96
 — *elegans* 97
Hyalospongia 91, 98
Hyalostylus 96
 — *dives* 97
Hydra 102, 127
 — *oligactis* 102, 104
Hydrachnellae 383
Hydrarachna geographica 383
Hydrida 112
Hydrobia 5
Hydrocorallia 111, 112, 124
Hydroidea 102, 110
Hydrozoa 101, 126
Hyalobius abietis 359
Hymenolepis 164
 — *nana* 174, 175
Hymenoptera 347, 360
Hymenostomata 74
Hyperammina 23
 — *elongata* 25
Hypermastigina 33, 44, 82
hypopharynx 309
Hypostomata 74
hypostracum 432
Hypotricha 78

I

Ibla 287
Iceria purchasi 349
Ichthyophthirius 73, 75
 — *multifiliis* 72
 idioadaptācija 8
Idmona tumida 457
 iekššcaulaiņi 452
 iekškamera 120, 121
 iemauktiņi 520, 521
 ievadpora 89
 ihtiofīriuss 72
Ikeda tenioides 256
ilgola 215
Inarticulata 470
 infuzorijas 19, 64
Insecta 15, 299, 306
 integrācija 10
Ipidae 359
Irregularia 493, 511
Ischnochiton magdalensis 407
Isopoda 294, 392
Isoptera 352
istmus 194
 izdalītājpolips 113
 izogāmija 39, 45, 48
 izvadpora 89, 91
Ixodes ricinus 372, 384
 — *persulcatus* 384
Ixodidae 384

J

jāntārpiņš 319
 jātnieciņi 347, 348, 360
Joenia annectens 35
Joida 438

josta, Venēras, 130
 jostiņa 225, 242, 244
Julus 305
 jura 7
 jūrasaustiņa 428
 jūraseģēlītis 428
 jūraseži 476, 478, 487—491, 505
 — neregulārie 493, 511
 — regulārie 492, 509—511
 jūrasgurki 494, 498
 jūrasgurkis, Japānas, 498
 jūraslilijas 475, 476, 499, 500, 501, 502,
 509
 — bezkātainās 490, 500, 502, 510
 — kātainās 502
 jūraspērlene 437, 438
 jūraspīlīte 287, 288
 jūraspalva 124, 125
 jūraszaķis 412
 jūraszīles 288
 jūraszvaigzne, daudzstaru, VIII tabulā
 jūraszvaigznes 475—479, 511, 512

K

kailamēbas 19
 kailgliemeži 413, 414, 427
 kailmutes 458, 465
 kailžaungliemeži 415, 428
 kailžokļaiņi 15
 kainozojs 7
 kaļķsūklī 91, 94, 95, 98
 kalmārs 446, 449, 454
 kamenes 360
Kamptozoa 472
 kamptozoji 472
 kāpurmušas 361
 kāpurs, ciprisveida, 281
 — Millera 140
 — mizidveida 279, 296
 — neotēniskis 145
 «trilobīta» 367
 kārakurts 382
 karapakss 265
 karbons 7
 kardiālie ķermeņi 322
 kariofilejs 176, 177
 kariosomatika 13
 karpoideji 476, 503, 511
 karputis 284, 287
 kāšgalvjī 220—225
 kāšgalvis, lašu, 224
 — lidaku 221
 kāšgalvjtārpi 16, 85, 220
 kašķerce 383
 kaulene 306
 kauri 306
 kembrijs 7
Kentrophoros I tabulā
 — *latum* I tabulā
Keratella quadrata 215
 kinetoblasts 96
Kinetofragminophora 74
 kinetodesma 64, 65, I tabulā
Kinetoplastida 41
 kinetoplastidi 41
 kinetoplasts 34, 36, 41
 kinetosoma 33—36, 44, 64, 65
Kinorhynchta 187, 208—210

kinorinhi 187, 208, 209
 kladoceras 255, 281, 282, 392
 klaidonitis 72, 80, 87
 knidocils 103, 137
 knišļi 347, 361, 362
 kodolaparāts 66, 69
 kodoliņš 17, 69
 kodols 17, 18, 22
 — diploidāls 62
 — ģeneratīvais 18, 60, 62, 63
 — haploidāls 62
 — migrējošais 68
 — stacionārais 68
 — veģetatīvais 18, 60, 62, 63
 kokcidijas 45, 48, 49, 50, 51, 53
 kokcidioze 51
 kokonvērpējs 358
 koksngrauži 359
 kolembolas 350, 351
 kollenciti 90
 kolonija, monomorfa, 101
 — monotomiska 37
 — palintomiska 37
 — polimorfa 101
 komisūra 234
 konektīvs 234
 konhostraki 281, 282
 konjugācija 68, 69, 79
 konjuganti 68
 konoids 50, 51, 72
 koracidijs 168, 170, 171
 korallis, sarkanais, 125
 koralli 119
 — fosilie 126
 korelācija 9—12
 korķsūkļi 99
 kormidija 113
 kortekss 64
 krabis, Kamēatkas, 296
 krabji 296, 297
 krājniere 193
 kramragsūkļi 96, 99
 kristālstaņiņš 433
 krits 7
 krūmtaustekļholotūrijas 495, 498
 krustmedūzas 111
 krustzirnekļis 372
 ktenidiji 401, 409, 417, 429, 433, 435, 443, 449
 ktenofori 16, 85, 128—131, 143
 kubmedūzas 117
Kudoa 62
 kuģatārps 430
 kuģītis 442, 454
 kuģurbis 430
 kukaiņi 15, 299, 306
 kukumārija, Atlantijas, 498
 kumacejvēži 293
 kvartirantisms 179, 180
 kvartirants 179, 180
 ķermenis 33, 64
 — bazālais 33, 43, 44
 — melisa 147
 — parabazālais 33, 35, 43, 44
 ķīlķāgliemeži 412, 428

L

Lagena plurigera 25
Lambtia 35

— *intestinalis* 43
 lamblīja, zarnu, 43, 44
Lamelibrachia barhami 519, 523
Lamellisabella 518, 523
Lamproglena compacta 286
Lamprops corroensis 293
Lampyrus noctiluca 319
 lancetnieks 511
 langusts 296
 lapkājvēži 266, 280, 289, 392
 lapkukainis, Ceilonas, 342
 lapsenes 360
 lapstkājgliemji 259
 lapubsluņģas 357
 laputis 357
 lapžauņi 438
Lasius brevicornis 321
Latrodictus tredecimguttatus 371, 382
 laupitājkrabis 298
 laupitājmušas 361
 leikohloridijs, divainais, 151
 leikons 88—90
Leishmania 42
 — *donovani* 42, 43
 — *tropica* 42, 43
 leišmanija 42
 — *Donovana* 42
 — *tropu* 43
 leišmanioze, ādas, 43
 — *vischeralā* 43
 lemniski 220
 lentenis, apbrunotais, 173
 — *cūkas* 167, 169, 170, 173—175
 — *neapbrunotais* 165, 173
 — *platais* 168, 170, 171
 — *versā* 163, 165—167, 174
 lenteņi 9, 132, 162, 174
 — *nedalītie* 176
Lepas 287, 288
Lepidodiscus 504
Lepidonotus 227, 241
Lepidoptera 15, 358
Lepidurus apsis 282
Lepisma saccharina 352
Leptinotarsa decemlineata 359
Leptogorgia 124
Leptolida 111, 116
Leptoplana 141
 — *alcinoi* 133, 176
Leptostraca 291, 392
Leptotheca agilis 60
Lernaocera branchialis 286
Leucochloridium paradoxum 151, 152, 154
Leucon 112
Leuconia 91, 98
 — *aspera* 90
Leucosolenia 98
Licosidae 370
 ligula 165, 171, 173, 177
 — *karpu* 171
Ligula 208
 — *intestinalis* 171, 173
Ligulidae 177
 likofora 177, 178
 likums, biogenētiskais, 10
 — korelācijas 9
 — neatgriezeniskās evolūcijas 10
 liķerce 383
Limax 414

Limnadia lacustris 282
Limnadiidae 282
Limnaea 427
 — *stagnalis* 412
 — *truncatula* 151
Limnomedusae 111, 112
Limnophilus 357
Limulus polyphemus 367
 limšūnas 127—129
Linckia 484
Lineus geniculatus VI tabulā
 — *longissimus* 182, 186
Linguatula serrata 389, 390
Linguatulida 389, 394
Lingula 466, 470
 linnejnemertins, dižais, 186
Liphistius malayanus 370
Lithobius forficatus 300, 301, 303, 306
Lithophaga 437, 439
Littorina 427, 428
Livoneca 294
Locusta migratoria 352
 lolofors 456, 458, 459
Lotigo 446, 449
 — *edulis* 441, 454
Loligopsis 445
Lophomonas 44
Lophorhynchus insignis 46
Loxodes magnus I, III tabulā
Loxosoma 473, 474
Lybomirskidae 99
Lucanus cervus 307
Lucernaria 117
Lumbricomorpha 245—247, 252
Lumbricus 242, 246, 247
 — *terrestris* 243—245
 — *variegatus* 245
Lycosa singoriensis 382
Lycoteuthis diadema 441, 449
Lygistorpterus sanguineus 321

M

Machilis 352
Macracanthorhynchus hirudinaceus 221, 224
Macrobiotus hufelandi 388
Macrospironympha 44
Macrostomida 134, 140, 141
Macrostomum 141
Madreporaria 125
 madreporkora||i 122, 125
 madreporplātnie 477, 481, 483
Magellania flavescens 466, 467
 — *venosa* 465
 maijvabole 359
 makrogameta 38, 39, 44, 48—50, 53, 55, 56
 makrogamonts 50, 54, 56
 makromēri 94, 131, 236
 makronuklejs 63, 64, 66—69, 77—80
 makrosklēra 98
 makrostomidi 141
 makrozoids 76
 maksilas 391
 maksilopodi 280, 284, 392
 makstenes 357, 358
Malacobdella 183, 186, 187

Malacosoma neustria 358
 malārija 54, 55
 — cētrdienu 54
 — trisdienu 57
 — tropu 58
 malpigijvadi 263, 303, 318, 335, 369, 373, 388
Manaiunkia 241
 mandibulas 391
 mānkājiņas 19
 mānškorpions, grāmatu, 380
 mantija 400, 402, 403, 413, 430, 442
 mānzirneklis 380
Margaritifera 437, 438
Margaritana margaritifera 437
 marita 148, 150, 151, 153, 154
Mastigamoeba aspera 32
Mastigophora 19, 31, 35, 80, 81, 528
 matgalvis, cilvēka, 196, 207
 mātkolonija 38
 matoni 187, 210, 211
Maxillopoda 269, 280, 284, 392
 mazkāši 162
 mazsartāri 59, 177, 242
 mazskropstaini 70, 74, 78
Medusetta craspedita 31
 medūza 101, 126
 — sakņmutes 117, 118
 meduzoids 110
 megalooesteti 405
 meitkolonija 38
 mejoze 26
Melasoma 336
 mēleģi 389
Meloidogyne incognita 203, 205, 207
Melolontha hippocastani 359
Melonites 494
 membrāna 64, 74
 — arēja 17
 — bazālā 86, 102, 133, 135
 — peritrofiskā 318
 — vīļpojošā 33, 36
Megascolides australis 242, 247
 membranella 64, 74
 — adorālā 76, 77
 merozoits 49—51, 54, 56
Mesocypris terrestris 291
Mesogastropoda 428
Mesorhabditiis spiculigera 194
Mesostoma 136
 — *ehrenbergi* 133
 metacerkārijs 151, 152
 metāģenēze 110, 116, 169
 metamorfoze, nepilnīga, 336
 — pilnīga 336, 337
 metanauplijs 278, 279
 metanefridijs 232, 233, 243, 244
 metatrofofora 238
Melazoa 16, 81, 82, 84, 86, 145, 181, 527, 528
 mezenhima 186, 238
 mezentērijs 229
 mezoblasts, primārais, 238
 mezoderma 85, 131, 505
 mezogleja 89, 99, 101, 104, 106, 107, 127
Mezozoa 181
 mezozojs 7
 mežaprusaki 44
Miastor 341

Microphallus 150
Microsporidia 16, 19, 62, 81
Microstomum 140, 141
 mikrobārktinās 103
 mikrocaurulīte 51
 — subpellikulārā 50
 mikrocitostoma 51
 mikroesteti 405
 mikrofilārijs 203
 — nakts 204
 mikrogameta 38, 39, 44, 49, 50, 55, 56
 mikrogamonts 50, 55, 56
 mikromēri 94, 131, 236
 mikronēmas 50, 51
 mikronuklejs 63, 64, 66—69, 79, 80
 mikropora 50, 51
 mikrosklēra 98
 mikrotrihi 163, 164
 miksocels 9, 261, 262, 267, 277, 303, 390,
 395, 398, 399
 mikstkorāļi 124
 milzsliekā, Austrālijas, 242, 247
 miociti 91
 mionema 46, 47, 64, 69
 miracidijs 149, 152, 153
 mitili 430, 433
 mitohondrijs 65, 68
 mitoze 18
 mitrenes 266, 295
 mistakokarīdi 284
Mixopterus kiaeri 368
 mizgrauži 359
 mizidi 292
Mobilis 75, 78
Moerisia 114
Mollusca 16, 85, 400, 528—530
Molpadia 498
Molpadonia 498
Monchistera subfiliiformis 198
Monetaria moneta 427
Moniezia expansa 177
 monogeneji 132, 157—159
 — augstākie 162
 — zemākie 162
Monogenoidea 132, 157, 179, 180
Mononchus 194
Monotocardia 428
 monotomija 37
 moskiti 347, 361, 362
 moskīts 42, 43
 mucīna 509
 mugurkaulnieki 16
 mugurpelde 356
Multiceps multiceps 176
Multivalvulea 61, 62
Murex 427, 428
Musca domestica 312
 muskulībrillās 69
 muskuļsporaiņi 54
 muša 312
 — cece 361
 — mājas 347
 — Volfarta 361
 mute, definitīvā, 85
 — pirinatnējā 85
 mutes lēveris 114
Myrianida 235
Myriapoda 299
Mysidacea 292

Mysis relicta 292, 293
Mystacocarida 284, 391
Mytilidae 438
Mytilus 430, 433, 436, 437, 438
 — *edulis* 437
Myxidium lieberkühni 60
 — *obscurum* 61
Myxilla 96
Myxobolus karelicus 61
 — *peijfferi* 59
Myxoproteus caudatus 60
Myxosoma cerebrealis 62
Myxosporidia 59, 82
Myxotheca arenilega 24, 25
Myzostomida 241
Myzostomum 226, 232, 240

N

Naidomorpha 245, 246, 247, 252
Nasselaria 29, 30
Nassula 74
 — *ornata* 71
Natantia 298
 nauplijs 278
Nautiloidea 452, 454
 nautiloīdi 454
Nautilus 423, 444, 448, 449, 451, 454
 — *pompilius* 442
 Nearktika 6
Nebalia geoffroyi 291
 nebālija 291
Nectonemertes 183, 187
 nefridiji 233
 — jaukti 233
 nefromiksījs 233, 256, 471
 neiropodija 226
 neurosekreti 273
 nektofors 112, 113
 nektons 6
Nemathelminthes 16, 85, 187, 189, 528,
 529
Nematoda 187, 189
 nematode, biešu, 203, 205
 — etiķa 196
 — kartupeļu bumbulu 206
 — kviešu 204, 206, 207
 nematodes 187, 189, 190, 199, 201
Nematocera 361
Nematomorpha 210
Nemertini 16, 85, 182, 528, 529
 nemertīni 182, 183, 184, 186
 nemertintārpi 16, 85, 182
Neobursaria gigas I tabulā
 neogēns 7, 8
Neomenia carinata 408
Neopilina 455
 — *galathea* 408—411
Neorhabdocoela 142
Neorhynchus 223
 neotēnija 145
Nepa 357
Nereidae 235
Nereis 227, 229
 — *diversicolor* 241
 — *pelagica* 228, 229, 239, 241
 nervu sistēma, aborāla, 479, 481
 — ektoneirālā 424
 — ektoneirālā 479—481

— endoneirālā 480
 — hiastoneirālā 419, 423, 427
 — hiponeirālā 479
 — kārpņveida 234, 481
 — orālā 479
 ničija, sturu, 160
 nieres 420, 435
Nitschia sturionis 160
Noctiluca miliaris 40
Nodosaria hispida 25
 noktiluka, mirdzoša, 40
 nomenklatūra 11
 — binārā 12
Nonion umbilicatus 25
Nosema apis 63
 — *bombycis* 63
Notholca 216
 notohorda 512, 513
Notommatidae 212
Notonecta glauca 356, 357
 notopodija 226
Notostraca 281, 282, 392
 novilkšanās 10
 nozēma, bišu, 63
 — zidverpēju 63
Nucula 431, 438
Nudibranchia 413, 414, 428
 nūjiņaparāts 65, 74
Nyctotherus ovalis 77, 78
Nymphon rubrum 386, 387

O

Obelia 105, 109
Octocorallia 119, 120, 121, 124
Octopoda 442, 454
Octopus 454
Ocythoe catenulata 453
 odi 347, 361
Odonata 353
 ods, malārijas, 54, 55
 oēcijš 459, 461, 462
 ofiocietijji 476, 498
 ofiopluteijs 508
 ofiūras 475, 476, 478, 485, 508, 509
Oligobranchia dogieli 520, 521
Oligochaeta 242
Oligohymenophora 74
 oligomerizācija 10, 136, 146
Oligonchoinea 162
Oligotricha 74, 78
 omatidija 274
 omārs 296
Ommastrephes 445
Omphium 126
 onihofori 16, 85, 395
Oniscus 295
 onkosfēra 167, 170, 174
 ontogēze 12
Onychophora 16, 85
 occista 45, 47, 48—50, 55, 56
 oogāmija 40, 48
 ookinēta 55, 56
 ootēka 205
 ootlips 147, 148, 167, 168, 178
Opalina 35, 60
 — *ranarum* 44
 opalinas 44, 45
Opalinina 33, 44

Operophtera brumata 333, 358
Ophiactis virens 487
Ophiocistia 476, 498, 511
Ophiopholis aculeata VIII tabulā
Ophiura fragilis 485
 — *sarsi* 486
Ophiuroidea 476, 485
Ophryoscolecidae 73
Ophryoscolex caudatus 73
Opiliones 380
Opisthorchis felinus 155, 156
 opistorhs, kaķa, 155, 156
 — Sibīrijas 155
 ordoviks 7
Oreaster 484
 orgāni, cerebrālie, 185
 — fagocitārie 193, 319
 — homologiskie 10
 — hordotonālie 323, 324
 — Kebera 435
 — Kivjē 496
 — lirveidīgjie 374
 — Temešvara 304
 — timpanālie 323, 324
 organoidi 17
 orgāns, aborālais, 128, 129
 — bumbierveida 463, 464
 — kausveida 249
 — lofoforālais 471
Oribatida 6, 177, 382
Ornithocercus 32
Ornithodoros papillipes 384
 — *tolorani* 382
Orophocrinus 505
Orthoceras 452, 454
Ortholinea divergens 60
Orthonectida 181
Orthoptera 352
 ortogons 136, 147, 164
 ortonektidi 181
 ostrājdijji 404, 417, 419, 433
osculum 89
 oskuls 91, 93
Ostracoda 267, 269, 272, 280, 290, 392
Ostracoteuthis 445
ostracum 432
Ostrea 430, 433, 436, 437
 otrmutnieki 4, 85, 86, 510

P

Pachimerium ferrugineum 300
Pachydiscus 452
Pagurus 298
 — *bernhardus* 297
Palaeodictyoptera 349
Palaeochoinoidea 494
Palaeophonus 394
 Palearktika 6
 paleogēns 7, 8
 paleozojs 7
 paleozoologija 12
 palintomija 35, 39, 67, 72, 83
Palinura 298
Palinurus 296, 298
 palolo, Klusā okeāna, 235
 palpi 386, 390, 394
 palponi 113
 pamatmembrāna 133

- Pandalus* 296, 298
 — *borealis* 297
Pandorina 37, 38, 39
 — *morum* 38
 pangërce 383
 panglapsesnes 360
 — sakņu 361
 pangnematode, dienvidu, 203, 205, 207
 pangodiņi 361
 pansporoblasts 61, 62
 papildķermeņi 322
 papilla 192, 519, 520
Paralithodes camtschatica 296, 298
Paramacium 64, 74
 — *aurelia* 69
 — *caudatum* 64
Paramenia 408
 parapodijas 226, 228—230, 390
 paratomija 245
Parazoa 16, 84, 88, 527, 528
 parenhima 132, 134, 156
 — gremošanas 135
 parenhimula 83, 88, 96, 99, 109, 145
Parenteroxenos 426
 — *dogieli* 428
Parmacella 427
 partenogēze 341
Patella 415, 427, 428
 — *rota* 420
Patiria 484
 — *pectiniifera* VIII tabulā
Pauropoda 299, 300, 306
Pauropus silvaticus 300, 306
 pavediennematodes 191
 pavedienzauņi 438
Pecten 434, 438
 — *yesoensis* 437
Pedalion 216
 pedicelārija 477, 479, 488, 489, 490
Pedicellina cernua 473
Pediculus capitis 357
 — *vestimenti* 357
Pedipalpi 370, 379
 pedipalpi 364, 369, 371, 379
 pedogēze 341
Pelagia 117
Pelagonemertes 186, 187
Pelagothuriidae 495
 peldzvans 112, 113
 pellikula 32, 46, 50, 64
Pelmatozoa 476, 499, 511
 pelmatozoji 476, 499
Pelodera teres 196
Pelomyxa binucleata 20
Peltogaster 288
 pendina 42, 43
Pennatula 124
Pennatularia 124, 125
Pentacrinus 509
 pentakrins 509, 510
Pentremites 505
Peridinea 40
Peridinium 32, 40
 perikards 515, 522
 periods, akmenoglu, 7
 — antropogēna 7
 — devona 7
 — juras 7
 — karbona 7
 — kembrija 7
 — krita 7
 — neogēna 7
 — ordovika 7
 — paleogēna 7
 — perma 7
 — silūra 7
 — triasa 7
periostracum 432
Peripatoides *zealandiae* 397, 398
Peripatopsis capensis 396, 397, 400
Peripatus torquatus 400
Periphylla 117
Periplaneta 44
 periproks 487, 489
 peristomijs 226, 228
 peristoms 65
Peritricha 74, 75
 petaloidi 493
Phaeodaria 29, 31
Phagocitellozoa 16, 84, 86, 528
Phalangium opilio 380, 381
Phanerozonia 484
Phascolion strombi 259
Phascolosoma margaritacea 257, 258, 259
Phlebotomus 43, 347
 — *papatasi* 42
Pholas 437, 439
Phoronidea 456, 471, 474
Phoronis 471, 472
 — *psammophila* 471
Phylactolaemata 458, 459, 461, 463, 464, 465
Phyllobothrium 164
Phyllococe 227, 229, 232
Phyllocodidae 233
Phyllopoda 266, 280, 281, 392
Phryganea striata 357, 358
Phihirus pubis 357
Phyllium crurifolium 342
Physalia 113
Phytomastigina 32, 34, 35, 40
Phytomonadina 41, 81
 piedekļi, piloriskie, 317
Pieridae 16
Pieris brassicae 15, 16, 358
 — *napi* 15
 — *rapae* 15
 piesūcekņi 146
 pigidijs 225, 226, 228, 238, 242
 piliidijs 185, 186, 509
 piltuve 443, 444
Pinclada 436, 437
 — *margaritifera* 439
Pinna 436
 pinnula 500, 502, 521
 pinocitoze 20, 34
 pirmdobumaigņi 16, 85, 187
 pirmgliemenes 438
 pirmmutnieki 3, 85, 86
 pirmtraheāti 395
Piroplasma 58
 — *bigeminum* 58
Piroplasmida 58
 piroplazmidi 58, 59
 piroplazma 58
 piroplazmoze 58
Piscicola 250, 253
Placentonema gigantissima 196

Placozoa 16, 84, 86, 88, 527, 528
 plakandēle, bruņurupuču, 253
 plakantārpi 16, 85, 131, 178
 plakožoji 16
 planārija, baltā, 141
 planēcaulvēži 392
 planktons 6
Planocera 136
 planula 99, 108, 109, 113, 118, 122, 145
Plasmodium 54, 57, 58, 59
 — *fulciparum* 57
 — *malariae* 57
 — *ovale* 58
 — *vivax* 57
Plathelminthes 16, 85, 131, 132, 178, 181, 528
Platodes 131
 plātņktenofori 131
Platyctenidae 131
 plaušas 417
 plazmodijs, gļotsporaīņi, 60, 62
 — malārijas 54, 56
 pleckāji 456, 465, 471
 plerocerkoids 169—173
Pleurotomaria 427, 428
 plēvīte, mirgojošā, 64
 plēvspārņi 360
Plumatella 464, 465
 — *repens* 458
 plutejs 506, 507, 509
 pneimatofors 112, 113, 114
Podarke latifrons 233
Poecilochirus necrophori 383
Poecilotheria regalis 380
Pogonites crinitus 46
 pogonofori 9, 13, 16, 86, 518, 519, 523
Pogonophora 9, 16, 86, 510, 518, 522
 poliembrionija 341, 462, 463
 polijpūslīti 482, 491
 polimerizācija 10
 polipīds 457, 458, 459
 poliploidija 18
 polips 101
 polistoma, varžu, 158, 159, 160, 179
 pols, aborālais, 158
 — orālais 158
Polyartha 216
Polycelis nigra 141
Polychaeta 9, 228, 231, 232, 234, 236
Polycladida 133, 134, 135, 136, 137, 139, 140, 141, 143, 144
Polydesmus complanatus 300, 306
Polygordius 241
Polyhymenophora 74, 78
Polymastigina 43
Polymorphus 223, 224
Polyonchoinea 162
Polyphemus 392
Polyplastron multivesiculatum 73
Polypodium hydriforme 112
Polystoma 179
 — *integerrimum* 158, 159
Polystomidae 162
Polytoma wolla 39
Polyzonium rosalbum 302
Pomphorhynchus laevis 224
Pontoporea 224
Porcellio 294

Porella 465
 — *sacata* 457
Porifera 16, 88
Porocephalus clavatus 389
 porociti 89
Porpita 111
 posmkāji 16, 85
 posmlilijas 502
 posmtārpi 16, 85, 225
Potamobius 296, 298
 — *astacus* 264
Priapulida 187, 217, 224
Priapulus caudatus 218
Pristocephalus 218
 procerkoids 168, 169, 170, 171, 177
Procerodes lobata 141
 progrotids 162, 163, 165, 166, 168, 169, 170, 172, 173
 pronuklejs 68, 69
prostracum 445
 propeltidijs 369
Protrhipidoglossa 455
Prorodon 65, 74
 prostomijs 225, 226, 228, 238, 242
 protaspis 363
Proteroblastus 504, 505
Protobranchia 429, 433, 435, 438
 protocefalīns 391, 393
protocerebrum 320, 372, 374
Protociliata 45
Protolepis 253
Protodrilus 228, 241
 protomerīts 46, 48
 protonefrīdiji 132, 138, 144, 150, 164, 189, 232, 233
 protonimfons 387
 protopodīts 265, 266
Protostomia 3, 85, 86, 260
 prototrohs 237, 238, 239, 255
Protozoa 16, 17, 80, 84, 527
Protula protula IV tab.
Protura 315, 316, 350
 prusaki 44, 353
 — melnie 353
 — sarkanie 353
 psammofīli 70, 71
 pseidogastrula 95
 pseidopodija 19, 20, 87
Pseudophyllidea 164, 168, 177
Pseudoprorodon arenicola 70
Pseudoscorpiones 370, 380
Psillinea 357
Pteridae 438
Pterobranchia 9, 512, 516, 517
Pteropoda 425, 428
Pterotrachea 414, 420, 421, 428
 — *coronata* 412
Ptychodera minuta 513, 516
Pulex irritans 359, 360
Pulmonata 9, 429
 pumpurošanās 79, 94, 104
 — ārējā 79
 — iekšējā 94
Puncturella noachina 421
 pundurlentenis, cilvēka, 174, 175
 puscietspārņi 357
 pushordaiņi 16, 86, 512
 pūcite, ziemāju, 358
Pyxidium ventriosa 75

Q

Quincqueloculina seminulum 25

R

rabbits 133, 135
 rabbomers 326
 rabdoms 326
 radiācija, adaptīvā, 9
Radiata 16, 84, 99, 527, 528
Radiolaria 19, 26
 radiolārijas 26, 28, 29, 30, 31, 80
 radula 401, 402, 408, 415
 radzene 115
 ragastes 350
 ragkorāļi 124, 125
 redija 150, 151, 152, 153
 redukcija, gametiskā, 40
 — zigotiskā 40, 45, 48, 62
Regularia 492
 rekapitulācija 11
Remanella caudata 70
Replantia 298
Requienia 431, 438
Reticulitermes lucifugus 352, 353
Rhabdammina 23
 — *linearis* 25
Rhabdias bufonis 196, 207, 208
Rhabdoceola 133, 134, 137, 140, 142, 179, 188
Rhabdopleura 516, 517, 518
Rheophax nodulosus 25
Rhipidocystis 503
Rhizocrinus lafotensis 502
Rhizomastigina 41
Rhizopoda 19
Rhizostoma pulmo 117, 118
Rhizostomida 114, 117
Rhopalura 181
 — *ophiocomae* 181
Rhynchobdellidae 248—250, 253
Rhynchonympha 44
Richthofenia 470
 rievverderaiņi 407
 rīfi, korāļu, 122—126
 rišta, Medinas, 201—203, 207
 rivite 401, 402, 408, 415
 rizo-plasts 33
 rizo-podijas 24
Rodolia 349
 ropāļi 115—117
 roptrijs 50, 51
 rostrums 44, 445
Rotatoria 187, 212
Rotula augusti 493
Rugosa 124
Rynilla 349

S

Saccamina sphaerica 25
Saccoglossus kozaleskyi 513, 516
Sacculina 288
Sagartia 125
Sagitta 525
 — *gazellae* 524
 saimnieks, definitīvais, 151
 — starpsaimnieks 151

sakņgalvjvēži 288
Salticidae 375
 salnsprīžmeši 333
 sakņkāji 19
 sakņvicaiņi 41
 sankājholotūrijas 498
 sānpeldvēži 178, 224, 295
Sarcocystis 49
 — *cruzi* 55
Sarcodina 19, 80, 528
Sarcophaga carnaria 321
Sarcoptes scabiei 383, 384
Sarcomastigophora 19
Sarcosporidia 53
 sarīņdeles 247, 252
 sarkodinas 19, 80
 sarkodinvicaiņi 19
 sarkosporidoze 53
Sarsia 107
 sarskropstaiņi 78
 sarzokļaiņi 4, 16, 86, 523, 524—526
 saulenites 19, 31
Scaphander 428
Schistosoma haematobium 155, 156
Schistocerca gregaria 352
 — *peregrina* 341
Schizophyllum sabulosum 302, 306
 scifomēdža 114, 115, 116, 117, 118, 127
 — sakņmutes 114, 118
 scifopolips 116, 118
 scifostoms 116, 118, 127, 170
 scifozoji 101, 114, 117, 118
Scolecida 85, 529
Scolopendra 302
 — *morsitans* 306
Scolopendrella immaculata 300, 306
Scutigera 304
Scyphozoa 101, 114, 127
Secernentea 205, 207
Sedentaria 242
 segmutes 458, 465
 segžaugliemeži 428
Selenium II tabulā
Semaeostomeae 117
 sendeles 247, 252
 sengliemji 428
 sensila 137, 322, 323, 325
Sepia 445—446, 448, 450, 452
 — *officinalis* 443, 445, 447, 449, 454
 sēpija 443, 445, 449
 septa 119, 120, 121, 229
Septibranchia 434, 435, 438
 seroza 334
Serpula 227, 242
Serpulidae 229
Sessilia 75
 sešstarkorāļi 120, 121, 125
 sferidija 492
 sfings, cēriņu, 331
Siboglinum 518, 520
Sida 392
 sienāži 352
 sietinplātnite 477
 sifonofori 112, 113, 127
 sifonoglife 119, 120
 sifons 88, 89, 90
 siksliekas 246
 siksporaiņi 16, 19, 62, 63
 simetrija, astongstarainā, 127

- bilaterālā 101, 145, 146, 163
- cetrstarainā 100
- divpusejā 99, 101, 131, 163
- divstarainā 127
- radiālā 101
- starainā 100, 101, 145
- sešstarainā 101
- simfīti 360
- Symphyta* 360
- Simulium* 347
- Sinagoga* 290
- sinaptas 498
- sincītijs 190
- sinkarions 68, 69
- Sinuolinea dimorpha* 60
- Siphodontalium lobatum* 441
- Siphonomecus multinctus* 257, 259
- Siphonophora* 112
- Sipunculida* 256, 259, 528, 530
- Sipunculus nudus* 259
- sipunkulīdi 256
- sisenis 341, 343, 352
- sistēma, ambulakrālā, 476, 481
 - dabiskā 15
 - dzīvnieku valsts 15
 - gastrovaskulārā 106, 114, 115, 127
- sistemātika 15
- sizīgija 46, 47, 48
- skleroblasti 89, 90, 92, 120
- skleroseptas 120, 121, 126
- skolekss 162, 164, 166, 169, 174, 176
- skolopendras 302
- skolpofori 322
- skorpions 369
 - raibais 379
- skropstaini 16, 19, 63, 81
- skropstīnparārts 65
- skropstīņas 63, 64
- skropstīnēpītelījs 132, 135, 137
- skropstīnārpī 178
 - bezzarnas 135, 136, 140—142, 145, 179, 528
 - daudzaruarnas 135, 139, 141, 144
 - taisnzarnas 137, 141, 142, 178, 180
 - trīszaruarnas 134, 135, 137, 139, 141
- skudras 360
- skutigeras 304
- slēdzene, heterodontā, 431, 432
 - taksodontā 431
- slēdzenpleckāji 468, 471
- Slimonia acuminata* 368
- smadzenes, pakalējās, 320
 - priekšējās 320
 - vidus 320
- smecernieks, priēžu, 359
- sminturs, zaļais, 351
- Sminturus viridis* 351
- snukdēlis 248, 253
- Solaster* 484
- Solasteridae* 484
- solenocīti 232
- Solifugae* 370, 379
- solpugas 369, 379
- Spadella* 524
- spalītis, cilvēka, 199, 200, 207
- spāres 353, 354
- spāngliemeži 428
- spārnzaņņi 512, 516, 517
- Spatangoidea* 493
- Spatangus* 493, 494
- Sphaeroeca* 41
 - volvox 37
- Sphaeronis globulus* 505
- Sphaerophrya* 79
- Sphaerospora irregularis* 60
- Sphaerularia bombi* 202, 204
- Sphinx ligustri* 331
- spīdvēži 295
- spīkula 89, 92, 96, 120, 121
- spindeles 347, 361
- Spinulosa* 484
- spirālskropstaini 74
- Spirifer* 467, 468
- Spirobolus* 302
- Spirobrachia beklemischevi* 520, 523
- Spiroculina depressa* 25
- Spirorbis* 227, 242
- Spirostomum* 64, 71, 78
 - ambiguum 77
- Spirotricha* 74
- Spirula* 444, 445, 454
- Spirulirostra* 445, 454
- spolīte 413
- Spongia* 16, 84, 88, 527, 528
- Spongilla* 95, 99
- Spongillidae* 99
- spongīns 92, 93
- spongiņsūkļi 94, 97, 99
- spora 48, 50, 59—63
- sporaini 19, 45, 80, 81
- sporoblasts 49, 50
- sporocista 50, 55, 150, 153, 154
- sporonija 45, 48, 49, 50
- sporoplazma 62, 63
- Sporozoa* 16, 19, 45, 58, 81
- sporoziots 45, 47—50, 54, 56
- sprižmetis 342
 - priēžu 358
- sprogakājvēži 284, 287
- Spumellaria* 29, 30
- Squilla oratoria* 292
- staraini 16, 84, 99
- starītes 19, 26
- starpkāmera 120, 121
- starpšūna 102
- statoblasts 458, 459, 462, 463
- statocista 107, 108, 115, 117, 137, 411, 419, 420, 433
- statolīts 108, 115, 117, 128, 129
- Stauromedusae* 117
- stauromēdusas 118
- Steinera mirabilis* 198
- Stenoglossa* 428
- Stenor* 64, 68, 78
 - polymorphus 77
- stentors 68
- Stephanoceros* 212
 - jimbriatus 213
- Stephanosphaera* 39
- Stereobalanus canadensis* 514, 516
- sternīts 261, 262
- Sticholonche* 31
- Sticholonchea* 31
- Stichopus japonicus* 498
- Stichostemma* 187
- stigma 34, 36, 327
- stiķlsūkļi 91—93, 98
- stiļrija, bedrgalvas, 246

Stilbocrocis heeri 350
 stiletnemertini 187
Stocharthrum 181
 stolons 473
 stoma 191
 stomatopodi 292
Strabops thackeri 368
 strobila 116, 162, 166, 172, 174
 strobilācija 116, 118
Strogilidium arenicolus 80
Stromatoporoidea 124
Strongylocentrotus droebachiensis 488, 489
Stychnopus japonicus VIII tabulā
Stylaria lacustris 246, 247
Stylocephalus longicollis 47
Stylommatophora 429
Stylonichia mytilus 78
Suberitidae 99
 subumbrella 106
Succinea 152, 154
 sūcējskropstaini 78, 79
 sūcējtārpi 132, 146, 180
 — dīgenētiskie 147, 156
 sūcējtausteklis 78, 79
Suctorja 63, 78
 sūkļi 16, 84, 88, 89, 91, 92, 99
 — četrasu 93, 99
 — dziļūdēns 97, 98
 — saldūdēns 90, 99
 — tualetes 97, 99
 sūneņi 9, 456, 457
 sūnērces 177
Sycon 98
 — *raphanus* 89, 91, 95
Synapta 495, 498
Syncrypta volvox 37
Synura 40
 — *uvella* 37

S

šistosoma, z.sins, 155, 156
 šistosomoze 156
 šizocēls 259
 šizogonija 45, 48, 49, 52, 54, 56
 šizonts 49, 50, 54, 56, 63
 šķeltkājvēži 178, 292, 293
 šķersvica 40
 šūna, amēbveida, 87
 — apkāļepitēlija 88
 — hloragogēna 233, 250
 — intersticiālā 102
 — parenhimas 87
 — terminālā 138
 — vārpstveida 87
 — zvaigzņveida 89, 90, 138, 139

T

tabula, ģeohronoloģiskā, 7
Tabulata 124, 126
Tachypleus 367
Taenia solium 167, 168, 173, 175
Taentarhynchus saginatus 165—167, 170, 173
Taeniidae 177
 tagma 261
 tainspārņi 352
 taksonomija 16

talses 348
 tarantuls 382
 tauriņi 15, 358
 — dažādspārņu 16
 taukķermenis 303, 319, 332
 taustekļktenofori 130, 131
Tectibranchia 428
 teguments 146, 165
 teļerijas 58, 59
 tēka 105, 120
Telepas 227
 teloblasts 238
 telsons 261, 264, 370
Telyphonus caudatus 380
 temnocefalidi 142
Tendipes 331
 tēnijas 177
Tentaculata 16, 86, 131, 456, 472, 474, 528—530
 teorija, Beklemiševa, 144
 — cellularizācijas 84
 — enteroceliskā 260
 — fagocitellas 83
 — gastrejas 82, 83
 — gonoceliskā 260
 — Graffa 144, 145
 — koloniālā 169
 — Langa 143
 — mioceliskā 260
 — monozoiskā 170
 — polizoiskā 169
 — šizoceliskā 259
Teredo 430, 439
 — *navalis* 437
 tergits 261, 262
 termīti 44, 352
Testacea 19, 23
Testicardines 468—471
Tethya 99
Tetracorallia 126
Tetracyllidea 164
 tetrahimena 74
Tetrahymena pyriformis 64, 74
Tetrarhynchus 156, 159, 162, 164
Tetraxonia 99
Textularia sagittula 25
Thalassema 256
Thalassicola muleala 30
Thalassophysa pelagica 27
Thalesa lunator 348
Thecaphora 106, 111, 112
Theileria 58
Themnocephala 144
Themnocephalida 142
Theodoxus fluviatilis 428
Thysanoesia raschii 296
Thysanura 315, 351, 393
 timeļkārpiņas 371
 tinējs, ozolu lapu, 358
Tintinnidae 70, 78
Tintinnopsis beroidea 74
 tizanūras 351, 352
Tjalfiella 130, 131
Tokophrya cycloppum 79
 toksoplazma 51, 52, 53
 toksoplazmoze 51, 53
 tomīti 72
Tonicella marmorea 402—404

Tonna 415
 tornarijs 515, 516
 torsija, fizioloģiska, 423
Tortrix viridana 358
Toxoplasma 49
 — *gondii* 51, 52
Tracheata 9, 263, 299
Trachelonema grassei 70
 — *sulcata* II tabulā
Tracheloraphis caudatus I tabulā
Trachylida 110, 112
 traheāti 16, 263, 299
 trahejas 262, 304, 327, 330, 375
 trahejzaunas 329, 331, 354, 393
 trahimedūza 111
 trejslāgaņi 84
Trematoda 132, 146
 trematodes 148, 150, 152, 155, 157, 180, 182
Tremotus 413, 427
 trepangs 498
Triatoma 357
Trichinella spiralis 200, 201, 207
Trichocephalus trichiurus 196, 199, 207
Trichodina 78
 — *domerguei* 76
 — *pediculus* 76
Trichogramma evanescens 348
Trichomonas 33
 — *angusta* 43
 — *hominis* 43
 — *vaginalis* 43
Trichonympha 44
Trichoplax 84
 — *adherens* 86, 87
 — *reptans* 86
Trichoptera 357, 358
Tricladida 133, 134, 137, 139, 141
Tridacna 439
 — *gigas* 429
 trihinella 191, 201, 207
 trihinelloze 201
 trihobotriji 374
 trihocistas 64, 65
 trihogramma 348
 trihonimfa 44
 trihoplaks 86, 87
Trilobitomorpha 9, 263, 362
Trilocularia 170, 172
Triops cancriformis 282
 tripanosoma 36, 41, 42
 — Rodēzijas 41
Tripiloides vulgaris 196
Triploblastica 84, 527
 trisulodi 361, 362
Trithyreus cambridgei 370
tritocerebrum 320, 374
trivium 494
Trochilium apiforme 343
Trochosphaera 212
 — *solstitialis* 213
Trochus 427, 428
 trohofora 225, 226, 229, 237, 238, 255, 401, 421, 435, 436
Trombidiformes 382
Trypanorhyncha 164
Trypanosoma 33, 41
 — *brucei* 42
 — *equiperdum* 42

— *evansi* 42
 — *rhodesiense* 41
 — *vittatae* 35
Tubifex 246, 247
Tubularia 111
 — *larynx* 110
 tūkstoškāji 299
 tupelīte 64, 65, 66
 — *astainā* 64
Turbellaria 132, 133, 178, 528
 turbelārijas 132—146
 — *bezzarnas* 145
 — *daudzazarnas* 143
 — *taisnzarnas* 142
Turbo 414, 427
Turrilites calentatus 453, 454
Tuscarilla nationalis 29

U

ūdensērcē 383
 ūdensēzelītis 270, 295
 ūdensplaušas 496
 ūdenszirnēklis 381
 udoneliādi 143
Udonellida 143, 144
 ultracitostoma 54
Unio 439
 — *pictorum* 437
 — *tumidus* 437
Unionidae 436, 437
 upespērlene, ziemeļu, 437
 upesvēzis 258, 260, 261, 264, 296
 urbējs, vītoli, 358
 urbējsūkli 97, 99
Urnatella 474
 urniņa 258
Urogenopsis americana 37
Uroleptus rattulus 80
 ūsaiņi 359
 utis 347, 357

V

vaboles 359
 vabole, Kolorado, 359
 vainagtaustekļaiņi 4, 16, 86, 456, 498
 vainagmedūzas 117
 vairōgvēži 281, 392
 vakuola, centrālā, 66
 — *gremošanas* 20, 64, 66
 — *pinocitozā* 21
 — *pulsejošā* 21, 64, 66
Vanadis formosa 233
 vēdekļgliemeņi 434, 438
 vēderskropstaiņi 187, 188
Veleva 112
 — *veleva* V tabulā
 veligers 401, 421, 422, 435, 436
 veltnārpī 85, 187
velum 106, 435
Vertebrata 16
Vespa crabro 343
vestibulum 75
 vēžskorpioni 364, 368
 vibrākulis 462
 vica 19, 34, 36
 vicaīņi 19, 31—37, 80
 vielmaiņa, autotrofa, 35, 41
 — heterotrofa 35, 41

119	Klase. Sporulējošie (Sporozoa)	119
121	Apakšklase. Tipa filogēnēze	121
<hr/>		
122	IV makšķlase. Radiāri (Radiolaria)	122
123	V makšķlase. Helioīti (Heliozoa)	123
124	VI makšķlase. Mastigofori (Mastigophora)	124
125	VII makšķlase. Sporozoi (Sporozoa)	125
126	VIII makšķlase. Dzelsporaiņi (Cnidosporidia)	126
127	IX makšķlase. Mikrosporaiņi (Microsporidia)	127
128	X makšķlase. Skropstaiņi (Ciliophora)	128
129	XI makšķlase. Skropstaiņi jeb infuzorijas (Ciliata)	129
130	XII makšķlase. Sūcējskropstaiņi (Suctoria)	130
131	XIII makšķlase. Sūkļi (Spongia jeb Porifera)	131
132	XIV makšķlase. Kalksūkļi (Calcarea jeb Calcispongia)	132
133	XV makšķlase. Stiklsūkļi (Hyalospongia)	133
134	XVI makšķlase. Sponginsūkļi (Demospongia)	134
135	XVII makšķlase. Spongia tipa filogēnēze	135
136	XVIII makšķlase. Eimetazoi (Eumetazoa)	136
137	XIX makšķlase. Starraiņi (Radiata)	137
138	XX makšķlase. Zarnodubumaiņi (Coelenterata jeb Cnidaria)	138
139	XXI makšķlase. Hidrozoi (Hydrozoa)	139
140	XXII makšķlase. Hidroīdi (Hydroidea)	140
141	XXIII makšķlase. Sifonofori (Siphonophora)	141
142	XXIV makšķlase. Scifozoi (Scyphozoa)	142

143	Apakšvalsts. Vienšūņi (Protozoa)	143
144	I. Tips. Sarkodinvicaiņi (Sarcostomastigophora)	144
145	I klase. Sarkodinas (Sarcodina)	145
146	I apakšklase. Sakņkāji (Rhizopoda)	146
147	II apakšklase. Starītes (Radiolaria)	147
148	III apakšklase. Saulenītes (Heliozoa)	148
149	II klase. Vicaiņi (Mastigophora)	149
150	I apakšklase. Augvicaiņi (Phytomastigina)	150
151	II apakšklase. Dzīvniekvicaiņi (Zoomastigina)	151
152	I. Tips. Sporaīņi (Sporozoa)	152
153	I klase. Gregarīnas (Gregarinina)	153
154	II klase. Kokcīdijas (Coccidiomorpha)	154
155	Pielikums Sporozoa tipam	155
156	II. Tips. Dzelsporaiņi (Cnidosporidia)	156
157	III. Tips. Siksporaiņi (Microsporidia)	157
158	IV. Tips. Skropstaiņi (Ciliophora)	158
159	V. I klase. Skropstaiņi jeb infuzorijas (Ciliata)	159
160	VI. II klase. Sūcējskropstaiņi (Suctoria)	160
161	VII. Vienšūņu (Protozoa) apakšvalsts filogēnēze	161

162	Apakšvalsts. Daudzšūņi (Metazoa)	162
163	Virsnodalījums. Fagocitellozoi (Phagocytellozoa)	163
164	I. Tips. Plakozoi (Placozoa)	164
165	II. Placozoa tipa filogēnēze	165
166	Virsnodalījums. Parazoi (Parazoa)	166
167	I. Tips. Sūkļi (Spongia jeb Porifera)	167
168	I klase. Kalksūkļi (Calcarea jeb Calcispongia)	168
169	II klase. Stiklsūkļi (Hyalospongia)	169
170	III klase. Sponginsūkļi (Demospongia)	170
171	IV. Spongia tipa filogēnēze	171
172	II. Virsnodalījums. Eimetazoi (Eumetazoa)	172
173	I. Nodalījums. Starraiņi (Radiata)	173
174	I. Tips. Zarnodubumaiņi (Coelenterata jeb Cnidaria)	174
175	I klase. Hidrozoi (Hydrozoa)	175
176	II apakšklase. Hidroīdi (Hydroidea)	176
177	III apakšklase. Sifonofori (Siphonophora)	177
178	IV. II klase. Scifozoi (Scyphozoa)	178

III klase. Koraļļi (<i>Anthozoa</i>)	119
I apakšklase. Astonstarkoraļļi (<i>Octocorallia</i>)	124
II apakšklase. Sešstarkoraļļi (<i>Hexacorallia</i>)	125
III apakšklase. Cetrstarkoraļļi (<i>Tetracorallia</i> jeb <i>Rugosa</i>)	126
IV apakšklase. Tabulāti (<i>Tabulata</i>)	126
V apakšklase. Heliolīti (<i>Heliolitidae</i>)	126
<i>Coelenterata</i> tipa filogēnēze	126
Tip s. Ktenofori (<i>Ctenophora</i>)	127
Klase. Ktenofori (<i>Ctenophora</i>)	127
Nodalijums. Bilatēraļi (<i>Bilateria</i>)	131
Tip s. Plakantārpi (<i>Plathelminthes</i> jeb <i>Platodes</i>)	131
I klase. Skropstīgtārpi jeb turbelārijas (<i>Turbellaria</i>)	132
II klase. Trematodes jeb sūcējtarpi (<i>Trematoda</i>)	146
I apakšklase. Dīgenētiskie sūcējtarpi (<i>Digenea</i>)	156
II apakšklase. Aspidogastreji (<i>Aspidogastrea</i>)	157
III klase. Monogēneji (<i>Monogenoidea</i>)	157
I apakšklase. Zemākie monogēneji jeb daudzkāši (<i>Polyonchoinea</i>)	162
II apakšklase. Augstākie monogēneji jeb mazkāši (<i>Oligonchoinea</i>)	162
IV klase. Lenteņi jeb cestodi (<i>Cestoda</i>)	162
V klase. Cestodāriji (<i>Cestodaria</i>)	177
<i>Plathelminthes</i> tipa filogēnēze un jautājums par parazitisma izcelšanos	178
Pielikums <i>Plathelminthes</i> tipam. <i>Mesozoa</i>	181
I klase. Ortonektīdi (<i>Orthonectida</i>)	181
II klase. Dīciemīdi (<i>Dicymida</i>)	181
Tip s. Nemertintārpi (<i>Nemertini</i>)	182
Klase. Nemertini (<i>Nemertini</i>)	182
I apakšklase. Bezstīletnemertini (<i>Anopla</i>)	186
II apakšklase. Stīletnemertini (<i>Enopla</i>)	187
Tip s. Veltīgtārpi jeb pirmdobumtārpi (<i>Nemathelminthes</i>)	187
I klase. Vēderskropstāņi (<i>Gastrotricha</i>)	187
II klase. Nematodes (<i>Nematoda</i>)	189
I apakšklase. Adenoforas (<i>Adenophorea</i>)	206
II apakšklase. Secernentea (<i>Secernentea</i>)	207
Nematodes un jautājums par parazitisma izcelšanos	207
III klase. Kinorinhī (<i>Kinorhyncha</i>)	208
IV klase. Matoņi (<i>Nematomorpha</i>)	210
V klase. Virpotāji (<i>Rotatoria</i>)	212
Pielikums <i>Nemathelminthes</i> tipam	217
Klase. Priapulīdi (<i>Priapulida</i>)	217
<i>Nemathelminthes</i> tipa filogēnēze	219
Tip s. Kāšgalvjtārpi (<i>Acanthocephales</i>)	220
Klase. Kāšgalvji (<i>Acanthocephala</i>)	220
Tip s. Posmtārpi (<i>Annelida</i>)	225
I apakštīps. Bezjostaiņi (<i>Aclitellata</i>)	226
Klase. Daudzšartārpi (<i>Polychaeta</i>)	226
I apakšklase. Klejojošie daudzšartārpi (<i>Errantia</i>)	241
II apakšklase. Sēdošie daudzšartārpi (<i>Sedentaria</i>)	242
II apakštīps. Jostaiņi (<i>Clitellata</i>)	242
I klase. Mazšartārpi (<i>Oligochaeta</i>)	242
II klase. Dēles (<i>Hirudinea</i>)	247
I apakšklase. Sendēles (<i>Archihirudinea</i>)	252
II apakšklase. Dēles (<i>Euhirudinea</i>)	252
Pielikums <i>Annelida</i> tipam	253
Klase. Ehiūri (<i>Echiurida</i>)	253

874	Klase. Sipunkuli (<i>Stipunculida</i>)	256
874	<i>Annelida</i> tipa filogēnēze	259
874	T i p s. Posmkāji (<i>Arthropoda</i>) (tulk. A. Volkova)	261
874	Apakštīps. Zaunaiņi (<i>Branchiata</i>)	263
874	Klase. Vēžveidīgie (<i>Crustacea</i>)	263
874	I apakšklase. Zaunkājvēži (<i>Branchiopoda</i>)	280
874	II apakšklase. Cefalokarīdi (<i>Cephalocarida</i>)	283
874	III apakšklase. Maksilopodi (<i>Maxillopoda</i>)	284
874	IV apakšklase. Gliemenvēži (<i>Ostracoda</i>)	290
874	V apakšklase. Augstākie vēži (<i>Malacostraca</i>)	291
874	Apakštīps. Traheāti (<i>Tracheata</i>)	299
874	I klase. Daudzkāji (<i>Myriapoda</i>)	299
874	I apakšklase. Simfili (<i>Symphyla</i>)	306
874	II apakšklase. Pauropodi (<i>Pauropoda</i>)	306
874	III apakšklase. Diplopodi jeb tūkstoškāji (<i>Diptopoda</i>)	306
874	IV apakšklase. Hilopodi jeb simtkāji (<i>Chilopoda</i>)	306
874	II klase. Kukaiņi (<i>Insecta</i>)	306
874	I apakšklase. Sežžokļaiņi (<i>Entognatha</i>)	350
874	II apakšklase. Kailžokļaiņi (<i>Ectognatha</i>)	351
874	Apakštīps. Trilobitveidīgie (<i>Trilobitomorpha</i>)	362
874	Klase. Trilobīti (<i>Trilobita</i>)	362
874	Apakštīps. Helicerāti (<i>Chelicerata</i>)	364
874	I klase. Zobenastes (<i>Xiphosura</i>)	364
874	II klase. Vēžskorpioni (<i>Eurypterida</i> jeb <i>Gigantostroma</i>)	368
874	III klase. Zirnekļveidīgie (<i>Arachnida</i>)	369
874	Pielikums <i>Arthropoda</i> tipam	385
874	I klase. Pantopodi (<i>Pantopoda</i>)	385
874	II klase. Tardigrādi (<i>Tardigrada</i>)	388
874	III klase. Mēleņi (<i>Linguatulida</i>)	389
874	<i>Arthropoda</i> tipa filogēnēze	390
874	T i p s. Onihofori (<i>Onychophora</i>)	395
874	Klase. Pirmtraheāti (<i>Protracheata</i>)	396
874	T i p s. Gliemji jeb moluski (<i>Mollusca</i>)	400
874	Apakštīps. Sānervaiņi (<i>Amphineura</i>)	401
874	I klase. Brūngliemeži jeb hitoni (<i>Loricata</i> jeb <i>Polyplacophora</i>)	401
874	II klase. Rievvēderaiņi jeb bezčaulaiņi (<i>Solenogastres</i> jeb <i>Aplacophora</i>)	407
874	Apakštīps. Caulaiņi (<i>Conchifera</i>)	408
874	I klase. Monoplakofori (<i>Monoplacophora</i>)	408
874	II klase. Vēderkāji jeb gliemeži (<i>Gastropoda</i>)	411
874	I apakšklase. Priekšžauņi (<i>Prosobranchia</i>)	427
874	II apakšklase. Aizsirdsžauņi (<i>Opisthobranchia</i>)	428
874	III apakšklase. Plaušgliemeži (<i>Pulmonata</i>)	429
874	III klase. Gliemenes (<i>Lamellibranchia</i> jeb <i>Bivalvia</i>)	429
874	IV klase. Lāpstkāji (<i>Scaphopoda</i>)	439
874	V klase. Galvkāji (<i>Cephalopoda</i>)	441
874	I apakšklase. Cetržauņi (<i>Tetrabranchia</i>)	454
874	II apakšklase. Divžauņi (<i>Dibranchia</i>)	454
874	<i>Mollusca</i> tipa filogēnēze	454
874	T i p s. Vainagtaustekļaiņi (<i>Tentaculata</i>) (tulk. N. Sloka)	456
874	I klase. Sūneņi (<i>Bryozoa</i>)	457
874	II klase. Pleckāji (<i>Brachiopoda</i>)	465
874	I apakšklase. Bezslēdzepleckāji (<i>Ecardines</i> jeb <i>Inarticulata</i>)	470
874	II apakšklase. Slēdzepleckāji (<i>Testicardines</i> jeb <i>Articulata</i>)	471
874	III klase. Foronīdi (<i>Phoronidea</i>)	471
874	Pielikums <i>Tentaculata</i> tipam	472

472	Klase. Entoprokti jeb kamptozoji (<i>Entoprocta</i> jeb <i>Kamptozoa</i>)
474	<i>Tentaculata</i> tipa filogēnēze
475	Tip s. Adatādaņi (<i>Echinodermata</i>)
476	Apakštīps. Eleiterozoji (<i>Eleutherozoa</i>)
476	I klase. Jūraszvaigznes (<i>Asteroidea</i>)
485	II klase. Ofiūras jeb čuskastes (<i>Ophiuroidea</i>)
487	III klase. Jūrseži (<i>Echinoidea</i>)
492	I apakšklase. Regulārie jūrseži (<i>Regularia</i>)
493	II apakšklase. Neregulārie jūrseži (<i>Irregularia</i>)
494	IV klase. Holotūrijas jeb jūrasgurķi (<i>Holothurioidea</i>)
498	V klase. Ofiocistiji (<i>Ophiocistia</i>)
499	Apakštīps. Pelmatozoji jeb sēdošie adatādaņi (<i>Pelmatozoa</i>)
499	I klase. Jūraslilijas (<i>Crinoidea</i>)
503	II klase. Karpoideji (<i>Carpoidea</i>)
503	III klase. Edrioasteroideji (<i>Edrioasteroidea</i>)
504	IV klase. Cistoideji (<i>Cystoidea</i>)
505	V klase. Blastoideji (<i>Blastoidea</i>)
505	<i>Echinodermata</i> embrionālā attīstība
510	<i>Echinodermata</i> tipa filogēnēze
512	Tip s. Pushordaiņi (<i>Hemichordata</i>)
512	I klase. Zarnepotāji (<i>Enteropneusta</i>)
516	II klase. Spārņzauņi (<i>Pterobranchia</i>)
518	Tip s. Pogonofori (<i>Pogonophora</i>)
519	Klase. Pogonofori (<i>Pogonophora</i>)
523	Tip s. Saržokļaiņi (<i>Chaetognatha</i>)
524	Klase. Saržokļaiņi (<i>Chaetognatha</i>)
527	Dzīvnieku filogēnēzes pamatposmi
532	Alfabētiskais rādītājs

Валентин Александрович Догель

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Под общей редакцией чл.-кор. АН СССР
Ю. И. Полянского

Допущено Министерством высшего
и среднего специального образования СССР
в качестве учебника для студентов
биологических специальностей университетов

Рига «Звайгане» 1986

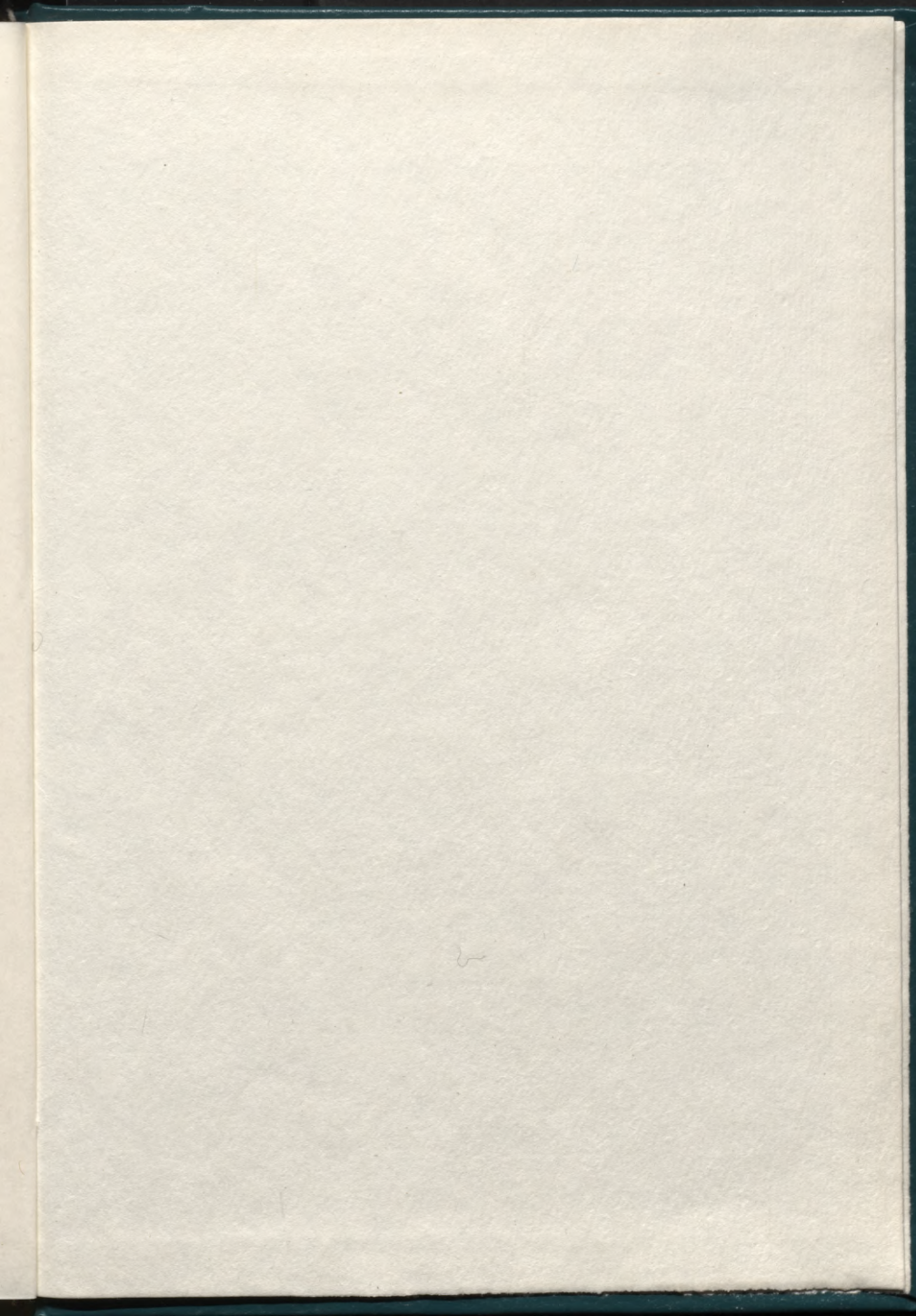
На латышском языке

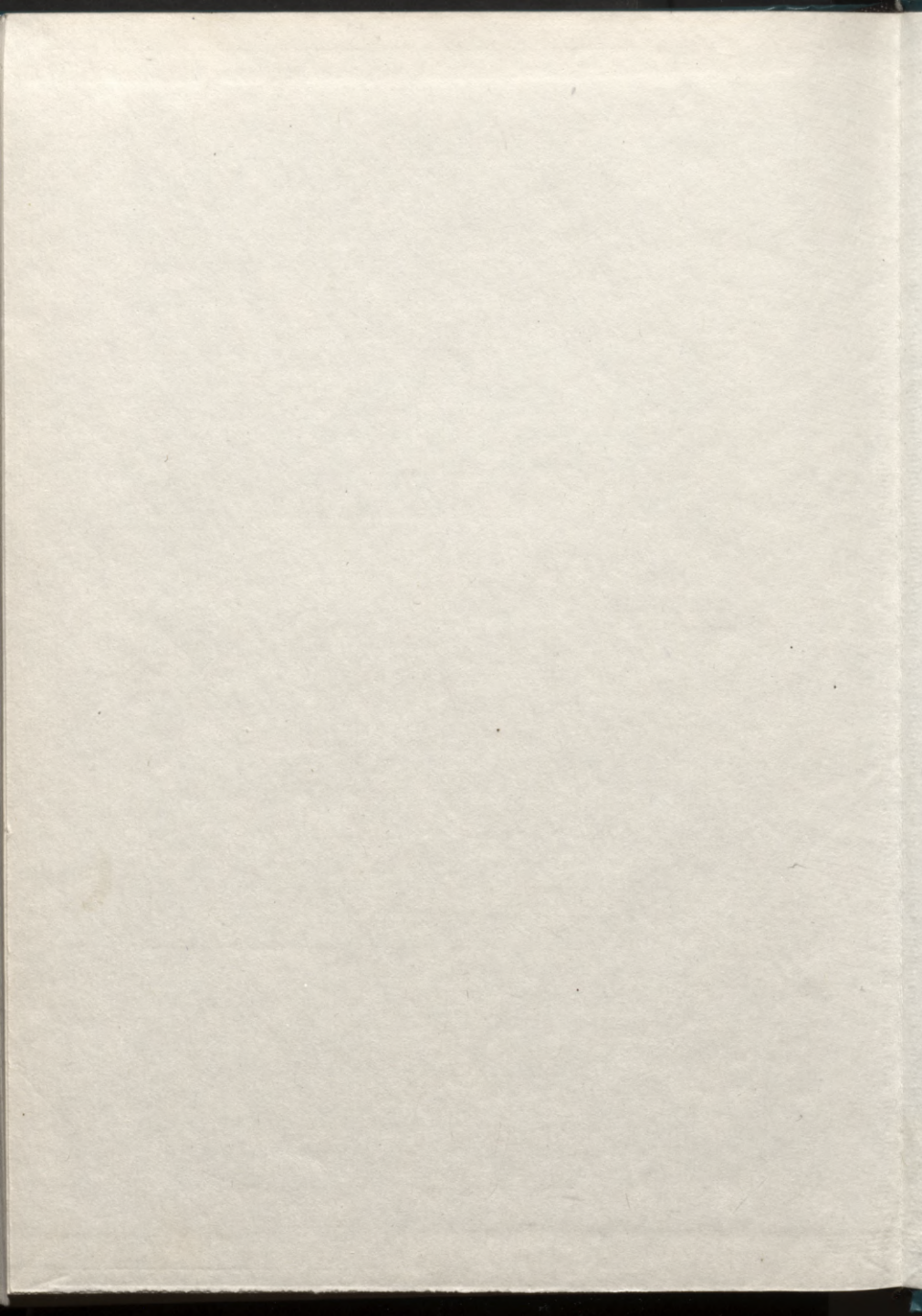
Перевод с русского Н. Слоки и А. Волковой

Valentins Aleksandra d. Dogels	473
BEZMUGURKAULNIEKU ZOOLOGIJA	
Vāku zīm. U. Gulbis	474
Redaktore Sk. Kondratoviča	475
Māksl. redaktore A. Meiere	476
Tehn. redaktore I. Bledava	477
Korektore T. Magone	478
Alfabētiskā sadalība	479

ИБ № 2536

Nodota salikšanai 18.02.86. Parakstīta iespiešanai 05.11.86. Formāts 70×100/16. Tipogr. papīrs Nr. 1. Literatūras garnitūra. Augstspiedums. 45,79 uzsk. iespiedl., 47,71 uzsk. krāsu novilk., 53,0 izdevn. I. Metiens 2000 eks. Pasūt. Nr. 102822. Cena 2 rbl. 10 kap. Izdevniecība «Zvaigzne», 226013, Rīgā, Gorkija ielā 105. Izdevn. Nr. 6869/D-70. Iespiesta Latvijas PSR Valsts izdevniecību, poligrāfijas un grāmatu tirdzniecības lietu komitejas Rīgas Paraugtipogrāfijā, 226004, Rīgā, Vienības gatvē 11.





LATVIJAS NACIONĀLA BIBLIOTEKA



0304056230

