

## Тонкая морфология личинок морских пауков (Arthropoda, Pycnogonida) Белого моря

Е.В. Богомолова<sup>1</sup>, В.В. Малахов

Кафедра зоологии беспозвоночных Биологического факультета Московского государственного университета, Москва 119899, Россия.

<sup>1</sup> e-mail: k-bogomol@yandex.ru

**РЕЗЮМЕ:** При помощи сканирующего электронного микроскопа изучена внешняя морфология личинок пикногонид (Arthropoda, Pycnogonida) четырёх видов с разными типами постэмбрионального развития. Первый тип характеризуется вылуплением личинок на стадии протонимфона, средними (100–200 мкм) размерами личинок, живущих сначала на яйценосных ножках самца, затем как эктопаразиты на гидроидах. К нему относятся *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) (семейство Ammotheidae) и *Nymphon longitarse* (Kröyer, 1845) (семейство Nymphonidae). Второй тип характеризуется тем, что личинки вылупляются на стадии протонимфона, имеют мелкие (50 мкм) размеры и сразу покидают самца; в дальнейшем они живут как эндопаразиты гидридов; для них типично отсутствие прядильного аппарата. Ко второму типу относится *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (семейство Phoxichilidiidae). Третий тип развития характеризуется вылуплением личинки с зачатками ходильных ног (первая постэмбриональная стадия не соответствует протонимфону других видов) и лецитотрофным развитием крупных (300 мкм и более) личинок на яйценосных ножках самцов до самых поздних стадий. К этому типу относится *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780) (семейство Callipallenidae). У всех четырёх видов изучена первая постэмбриональная стадия. У личинок описаны следующие структуры: опушение на пальцах клешни, прядильных шипах, терминальных члениках вторых и третьих ножек протонимфона, поры хоботковых и клешневых желез (последние найдены в том числе у *P. spinipes*; ранее клешневые железы не были описаны у личинок пикногонид с развитием третьего типа). У личинок имеются сенсиллы (простые либо разветвлённые на 2–4 опушённых либо гладких волоска). Форма сенсилл может варьировать в пределах вида и даже у одной особи. У протонимфонов сенсиллы располагаются закономерно, а их число коррелирует с размерами протонимфона. В расположении щелевидных пор кожных желез наблюдается двусторонняя симметрия. У личинок более старших стадий (исследованы у *A. borealis* и *P. spinipes*) появляются длинные рецепторные щетинки на конечностях, количество сенсилл и щелевидных пор увеличивается, а симметрия их расположения исчезает. У личинок *A. borealis* на брюшной стороне тела при основаниях I, а затем и II пары ходильных ног появляются парные поры. Высказывается предположение, что это наружные отверстия “вентральных органов”, связанных с формирующимися ганглиями брюшной нервной цепочки.

**КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:** Многоколенчатые, морские пауки, постэмбриональное развитие, личинки, тонкая морфология.

## Fine morphology of larvae of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) from the White Sea

E.V. Bogomolova<sup>1</sup>, V.V. Malakhov

*Department of Invertebrate Zoology, Biology Faculty, Moscow State University, Moscow 119899, Russia.*

<sup>1</sup> e-mail: k-bogomol@yandex.ru

**SUMMARY:** External morphology of pycnogonid larvae (Arthropoda, Pycnogonida) of four species with different types of postembryonic development was studied with scanning electron microscopy. The first type is characterized by the following features: the larvae hatch at the protonymphon stage; larval body length varies between 100 and 200 mm; early larvae stay attached to male's ovigerous legs; later they become ectoparasites of hydrozoans. Two species, *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) (Ammonotheidae) and *Nymphon longitarse* (Krüyer, 1845) (Nymphonidae) belong to the first type. The second type has the following set of characters: the larvae hatch at protonymphon stage; larvae are extremely small (about 50 mm); after hatching, they leave male and start endoparasitic life on hydrozoans; larvae lack spinning spines and web glands. *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (Phoxichilidiidae) belongs to the second type. The third type is characterized by hatching of the big-size (up to 300 mm) lecithotrophic larvae with the buds of the walking legs (i.e. the first postembryonic stage does not correspond to the protonymphon stage of other species) staying attached to the ovigers of male up to late development stages. *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780) (Callipallenidae) belongs to the third type. The newly hatched larvae were studied in all the four species. The following structures are described: elaboration by small denticles on chela fingers, on spinning spines and on terminal segments of second and third legs of protonymphon; pores of proboscidean glands and of chela glands (the latter are described in *P. spinipes* too; for larvae with the third type of development chela glands have not been found before). Larvae have sensilla of different shape (simple or ramified into 2 to 4 hairs, smooth or plumose). The structure of sensilla can vary in different specimens of the same species and even in the same specimen. Protonymphon larvae show regular arrangement of sensilla. Number of sensilla correlates with size of the protonymphon larva. Pycnogonid larvae have bilaterally arranged slit-like pores of integumentary glands. More advanced larvae (investigated in *A. borealis* and *P. spinipes*) bear long setae on the cuticle of legs. The number of sensilla and slit-like pores increases from stage to stage while the regularity of their arrangement disappears. In *A. borealis*, coupled pores appear on ventral side close to bases of the first and (later) second walking legs. They are supposed to be external openings of enigmatic ventral organs associated with developing ventral ganglia.

**KEY WORDS:** Pycnogonida, sea spiders, postembryonic development, larvae, fine morphology.

### Введение

Русногониды, или морские пауки — морские плотоядные (хищные, реже эктопаразитические) членистоногие, которых рассматривают в составе хелицероных, либо выделяют в качестве отдельной ветви Arthropoda (в

ранге класса или подтипа). В составе Русногониды на сегодняшний день насчитывается более 1000 видов (Arnaud, Vamber, 1987). В Белом море встречается около 15 видов пикногонид (Лозина-Лозинский, 1935).

Личинки Русногониды были впервые описаны Крөйером (Kröyer, 1840). За прошед-

шие полтора столетия, морфологию личинок морских пауков изучали многие исследователи (Kröyer, 1845; Hodge, 1862; Dohrn, 1881; Morgan, 1891; Meinert, 1899; Meisenheimer, 1902; Loman, 1907; Dogiel, 1911; Догель, 1913; Jarvis, King, 1972; Nakamura, 1981; Behrens, 1984; и др.). У большинства морских пауков первая постэмбриональная стадия — это так называемая шестиногая личинка, или протонимфон, с тремя парами конечностей, хоботком, несущим рот, и парой глаз; задней кишки и анального отверстия нет. Первая пара конечностей протонимфона соответствует хелифорам взрослого животного, вторая и третья пары личиночных конечностей редуцируются, на их месте развиваются пальпы и яйценосные ножки (если они имеются у взрослых особей). На заднем конце тела некоторое время функционирует зона роста, в которой последовательно формируются сегменты с конечностями IV–VII пар (это четыре пары ходильных ног) и, наконец, брюшко с анальным отверстием.

Самцы вынашивают на своих яйценосных ножках склеенные в комки яйца, а затем — и вылупившихся личинок, которые покидают самцов на разных стадиях развития в зависимости от вида. Количество желтка в яйце определяет особенности дробления и время вылупления, а также характер постэмбрионального периода развития, т.е. образ жизни личинки, способ питания и время перехода к самостоятельной жизни (Догель, 1913). По этим характеристикам было выделено три типа развития морских пауков (Догель, 1951; Богомолова, Малахов, 2003). Было показано, что некоторые особенности морфологии личинок коррелируют с характером развития (Богомолова, Малахов, 2003).

Тонкая морфология личинок морских пауков с применением сканирующего электронного микроскопа до сих пор была изучена мало. В настоящей работе описаны тонкие детали внешнего строения личинок (преимущественно ранних стадий) четырех видов пикногонид, обитающих в Белом море и представляющих все три типа развития.

## Материал и методы

Материалом для настоящей работы служили находящиеся на разных стадиях постэмбрионального развития личинки пикногонид, извлечённые из яйцевых коконов, которые самцы этих животных носят на яйценосных ножках. Самцы были отобраны автором работы из водолазных и траловых сборов в Кандалакшском заливе Белого моря, в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ в июле–августе 1999 г. и в августе 2000 г. Самцов *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) с яйцевыми комками содержали в лаборатории до момента выхода личинок из яиц. Самцы с яйцевыми коконами и вылупившиеся личинки были зафиксированы 4%-ном раствором формалина на морской воде.

Были использованы также фиксированные пробы пикногонид, собранные в 1974 г. в Двинском и в 1975 г. в Кандалакшском заливах Белого моря и хранившиеся в коллекциях Беломорской биостанции МГУ.

Всего в доступном материале было 14 самцов с личинками в яйцевых комках: 4 самца *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799), 3 самца *Nymphon longitarse* (Kröyer, 1845), 3 самца *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895), и 4 самца *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780). Были исследованы: для *Phoxichilidium femoratum* и *Nymphon longitarse* — начальная стадия развития (протонимфон, или шестиногая личинка); для *Achelia borealis* — три стадии развития; для *Pseudopallene spinipes* — две стадии развития.

Фиксированные личинки были отмыты в растворе детергента для удаления налипших крупных посторонних частиц. После высушивания в критической точке в CO<sub>2</sub> на аппарате Hitachi critical point dryer НСР-1 и напыления (на аппарате Eiko IB-3) личинки были исследованы при помощи сканирующего электронного микроскопа Hitachi S-405A.

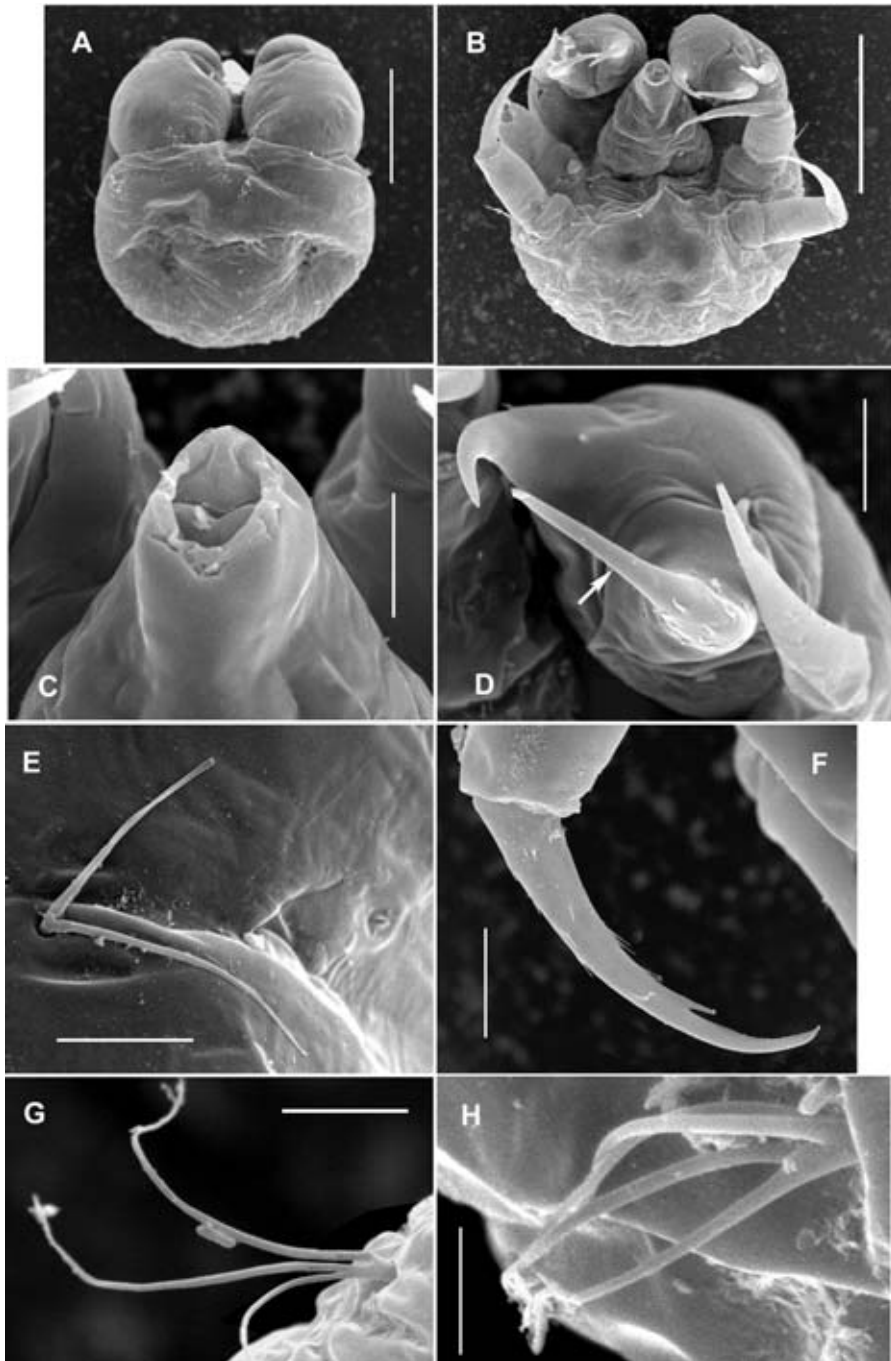


Рис. 1. Протонимф *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895):

А — со спинной стороны; В — с брюшной стороны; С — конец хоботка с ротовым отверстием; D — клешня и прядильный шип, на подвижном пальце клешни (стрелка) имеется опушение из мелких шипиков; E — раздвоенная сенсилла; F — терминальный членик конечности II пары; G — сенсилла, разветвлённая на три волоска; H — сенсилла, разветвлённая на четыре волоска.

Масштаб (мкм): А — 75; В — 100; С — 15; D, F — 20; E — 7.5; G — 5; H — 2.

## Результаты

По особенностям строения и развития личинок изученные нами виды морских пауков Белого моря могут быть разделены на три типа. К первому типу отнесены виды с личинками средних размеров, которые покидают самцов, имея уже 3–5 пар конечностей, и ведут эктопаразитический образ жизни на гидроидных полипах. Второй тип развития характеризуется мелкими личинками, которые сразу после вылупления покидают самца, расселяются в толще воды и впоследствии ведут эндопаразитический образ жизни в гистоваскулярной системе гидроидов. К третьему типу относятся крупные личинки, которые длительное время развиваются на яйценосных ножках самцов, питаются лецитотрофно, и переходят к самостоятельному существованию только после закладки 5–7 пар конечностей. Ниже приводятся описания личинок четырёх видов морских пауков, обитающих в Белом море.

1. *Achelia borealis* (семейство Ammotheidae). Развитие этого вида отнесено к первому типу. Наиболее ранняя из обнаруженных нами стадий (обозначим её как стадию I) представляет собой типичную шестиногую личинку с длиной тела (расстояние от оснований конечностей первой пары до заднего конца тела) около 120 мкм (рис. 1). Туловище закруглённое на заднем конце, широкое и короткое.

Хоботок у личинок, как и у взрослых пикногонид, состоит из трёх антимеров (дорсального и двух субвентральных), что придает ему трирадиальную симметрию, и несёт на конце ротовое отверстие. Ротовое отверстие размером около 10 мкм окружено узким кольцевым кутикулярным валиком, образующим короткую трубку на конце хоботка. Во рту видны дорсальная и две вентральные “губы”, соответствующие трём антимерам хоботка. Просвет между губами

напоминает по форме букву “У”. У некоторых личинок край дорсального антимера хоботка вытянут вперёд, образуя треугольное остриё (рис. 1С).

Все конечности протонимфонов трёхчленистые. Над основанием хоботка от туловища отходят конечности I пары — хелифоры, вооруженные мощными клешнями с двумя изогнутыми пальцами (рис. 1D). Короткий внутренний палец клешни неподвижен, подвижный наружный палец клешни (это видоизменённый когтевидный третий членик) более длинный. Оба пальца клешни сильно изогнутые, короткие, с гладкими внутренними краями. У вершин обоих пальцев клешни имеется по одной небольшой поре (рис. 2A, 3G). На базальном членике хелифоры, рядом с клешней, располагается слегка изогнутый длинный прядильный шип. На наружной поверхности подвижного пальца клешни и у некоторых личинок также на прядильных шипах имеется опушение из редких и тонких треугольных зубчиков длиной 2–2,5 мкм (рис. 1D). На вершине прядильного шипа выделяется паутиная нить, служащая личинке для прикрепления к яйцевому комку после вылупления из яйца. Первые членики личиночных II и III ножек несут по тонкому шипу длиной около 25 мкм (рис. 1B, 2), терминальные членики когтевидные. “Коготь” равен по длине второму членику конечности и несёт на внутреннем крае, на расстоянии 1/3 своей длины от вершины, зубец. По поверхности когтевидного концевой членика ножки разбросаны тонкие шипики длиной 3 мкм (рис. 1F).

На спинной стороне тела, за основаниями вторых ножек, имеются две пары округлых углублений диаметром около 15 мкм, расположенных симметрично слева и справа, и еще одно непарное углубление на срединной линии тела (рис. 1A, 2B). Они сохраняются у личинки на последующих стадиях. По месту расположения углубления соот-

Fig. 1. Protonymphon larva of *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895):

A — dorsal view; B — ventral view; C — top of proboscis with mouth; D — chela and spinning spine, mobile chela finger (arrow) covered with small denticles; E — bifurcated sensillum; F — terminal segment of second appendage; G — three-furcated sensillum; H — four-furcated sensillum.

Scale bar (µm): A — 75; B — 100; C — 15; D, F — 20; E — 7.5; G — 5; H — 2.

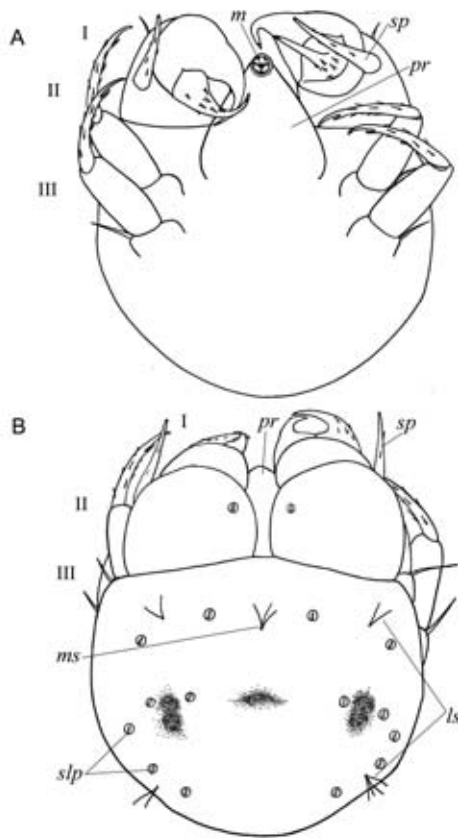


Рис. 2. Внешняя морфология протонимфа *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) (схема на основе данных электронной микроскопии):

A — с брюшной стороны; B — со спинной стороны. *ls* — латеральные сенсиллы; *m* — рот; *ms* — медианная сенсилла; *pr* — хоботок; *slp* — щелевидные поры кожных желез; *sp* — прядильный шип. Масштаб: 100 мкм.

Fig. 2. External morphology of *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) protonymphon larva (based on scanning EM data):

A — ventral view; B — dorsal view. *ls* — lateral sensillum; *m* — mouth; *ms* — median sensillum; *pr* — proboscis; *slp* — slit-like pores of integumentary glands; *sp* — spinning spine. Scale bar: 100  $\mu$ m.

ветствуют точкам прикрепления к кутикуле пучков мышц, управляющих движениями конечностей и хобота.

На медианной линии на спинной стороне тела, где находится единственная пара глаз, находится сенсилла, разветвлённая от основания на два или три (у разных экземпляров) волоска длиной 12–15 мкм. Две пары сенсилл располагаются дорсо-латерально: передняя пара — на уровне оснований II конечностей, а задняя — сразу за основаниями III ножек. Таким образом, всего у протонимфа *A. borealis* обнаружено пять сенсилл (рис. 2B). У некоторых экземпляров личинок встречаются сенсиллы на брюшной стороне туловища, но ни разу не удалось найти в этом положении пару сенсилл, подобную правильным парам дорсальных сенсилл. Сенсиллы, как правило, состоят из двух, реже из трёх или даже четырёх волосков (рис. 1E, 1G, 1H). Чем больше волосков приходится на одну сенсиллу, тем они короче.

На поверхности кутикулы протонимфа имеются щелевидные поры — продолговатые отверстия размером около 2 мкм, с двух сторон ограниченные плоскими, листовидными “губами”; каждая пора находится в центре округлого углубления диаметром около 4 мкм (рис. 3H). В расположении пор выражена двусторонняя симметрия (рис. 2B). Пара щелевидных пор расположена дистально на обращённых к хоботку поверхностях базальных члеников хелифор. На дорсальной поверхности туловища обнаружено семь пар пор, которые располагаются в таком порядке (для одной половины туловища): по одной поре слева и справа от латерального углубления, одна на переднем крае тела между медианной и передней латеральной сенсиллами, три в ряд между передней и задней латеральными сенсиллами и ещё одна — на заднем конце тела, позади задней латеральной сенсиллы. На другой половине тела поры располагаются симметрично. На брюшной стороне тела протонимфа щелевидные поры не найдены.

Fig. 3. Larvae of *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895):

A — stage 2, dorsal view; B — stage 2, ventral view; C — stage 3, mouth; D — stage 3, dorsal view; E — stage 3, ventral view; F — stage 3, terminal segments and claws of fourth limb (first walking leg); G — stage 2, chela fingers bearing pores (arrows) on their tips; H — slit-like pore; I — stage 3, terminal segments of second and third limbs; J — stage 3, pore at the base of walking leg on the ventral body side.

Scale bar ( $\mu$ m): A, D, E — 200; B — 150; C, G — 15; F — 75; H — 2; I — 30; J — 4.

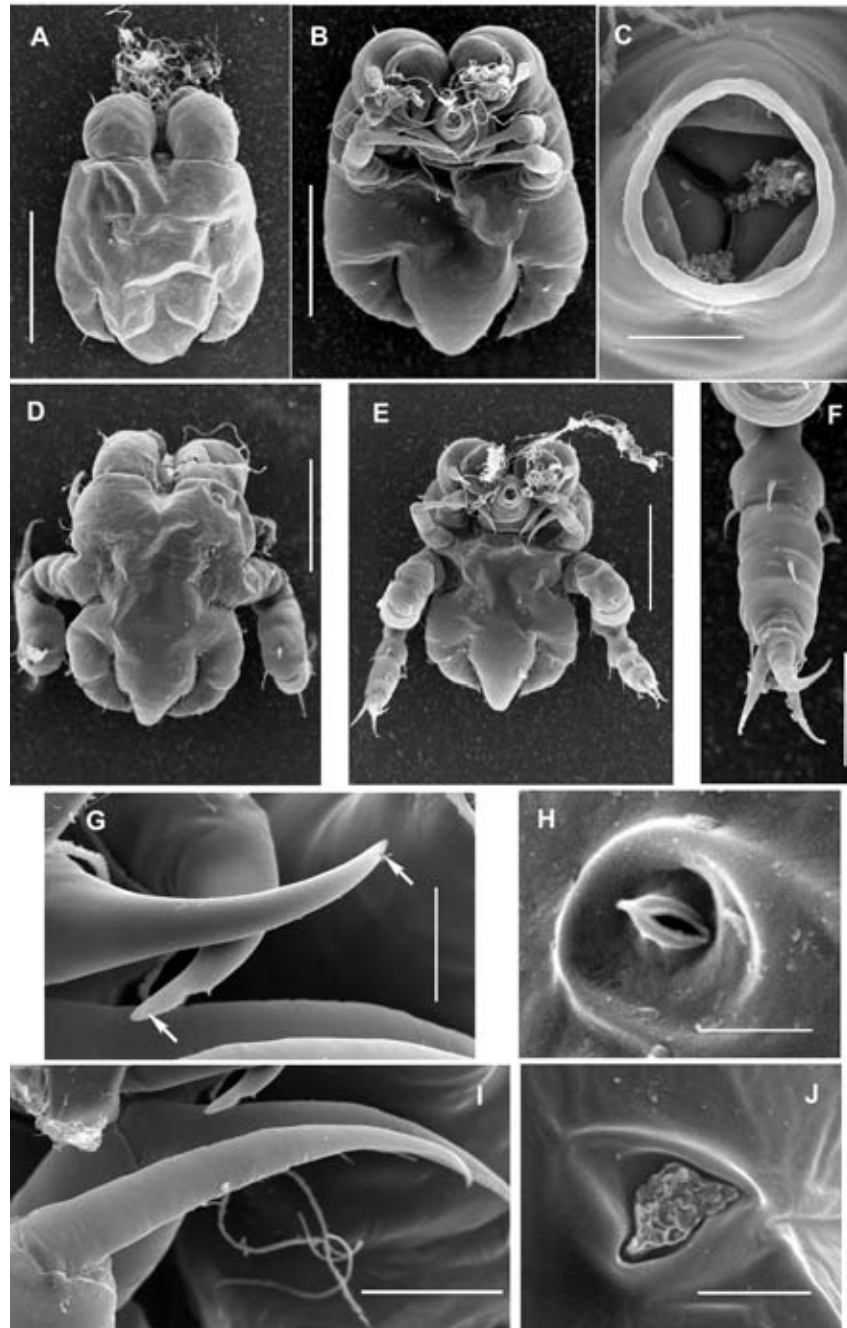


Рис. 3. Личинки *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895):

A — стадия 2, со спинной стороны; B — стадия 2, с брюшной стороны; C — стадия 3, рот; D — стадия 3, со спинной стороны; E — стадия 3, с брюшной стороны; F — стадия 3, терминальные членики и коготки конечности IV пары (первой ходильной ноги); G — стадия 2, пальцы клешни с порами (стрелки) на концах; H — щелевидная пора; I — стадия 3, терминальные членики конечностей II и III пар; J — стадия 3, пора на брюшной стороне туловища, у основания ходильной ноги.

Масштаб (мкм): A, D, E — 200; B — 150; C, G — 15; F — 75; H — 2; I — 30; J — 4.

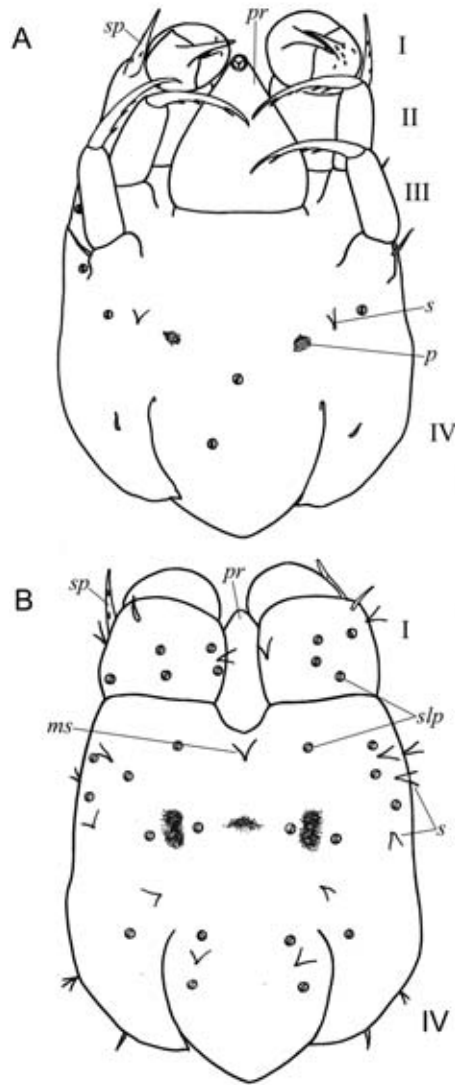


Рис. 4. Внешняя морфология личинки *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) стадии 2 (схема на основе данных электронной микроскопии):

А — с брюшной стороны; В — со спинной стороны. *ms* — медианная сенсилла; *p* — поры (предположительно) вентральных органов; *pr* — хоботок; *s* — сенсиллы; *slp* — щелевидные поры кожных желез; *sp* — прядильный шип. Масштаб: 100 мкм.

Fig. 4. External morphology of *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) larva at stage 2 (based on scanning EM data):

A — ventral view; B — dorsal view. *ms* — median sensillum; *p* — pores of (presumably) ventral organs; *pr* — proboscis; *s* — sensilla; *slp* — slit-like pores of integument glands; *sp* — spinning spine. Scale bar: 100  $\mu$ m.

Личинки следующей стадии (обозначим её как стадию 2) имеют длину 260–280 мкм (рис. 3А, 3В, 4). Позади III личиночных ножек у них появляются зачатки первой пары ходильных ног (IV конечностей), которые представляют собой направленные назад нерасчленённые выросты, заострённые на концах. На брюшной и спинной стороне зачаточных ходильных ног и на дорсальной поверхности базальных члеников хелифор имеется по одному шипу длиной до 27 мкм. Строение II и III конечностей мало изменяется, но от опушения терминальных члеников ножек остаётся всего несколько мелких зубчиков на внутренних краях (рис. 3I).

К пяти сенсиллам, которые имелись у протонимфона, добавляются сенсиллы, расположенные по периферии туловища более-менее симметрично относительно медианной линии тела. Несколько сенсилл или их групп (в группе до трёх сенсилл) располагаются на боковых сторонах туловища и зачатков ходильных ног (рис. 4В). Две пары сенсилл находятся на базальных члениках хелифор. На брюшной стороне тела имеется одна пара сенсилл впереди оснований ходильных ног (рис. 4А).

Число щелевидных пор возрастает по сравнению со стадией шестиногой личинки. На спинной стороне базальных члеников хелифор имеется 4–5 пар пор. На дорсальной поверхности туловища сохраняются все поры, имевшиеся у протонимфона, и добавляются поры на основаниях зачаточных ходильных ног, на нерасчленённом заднем отделе тела и на боках туловища (рис. 4В). Характерны группы из одной сенсиллы и двух щелевидных пор. По одной поре имеется над основаниями II и III ножек, на латеральной поверхности туловища. На брюшной стороне туловища обнаружены две, по-видимому, непарные, щелевидные поры: одна на уровне оснований ходильных ног, и другая на нерасчленённом заднем участке туловища. Латеральнее каждой из двух вентральных сенсилл располагается щелевидная пора, а ближе к срединной линии тела возле сенсиллы находится более крупная непар-



вильной или приблизительно треугольной формы пора размером до 5–6 мкм (рис. 3J, 4A).

На следующей стадии (стадия 3) личинка становится заметно крупнее, достигая 400–420 мкм в длину (рис. 3D, 3E, 5). Конечности IV пары состоят из шести члеников, обособляются соответствующие этим ногам боковые отростки сегментов туловища. Терминальный членик ноги несёт коготки: главный и пару придаточных (рис. 3F). На внутреннем крае главного коготка имеется короткий зубчик. Зачатки V конечностей выглядят так же, как IV пара конечностей у личинки предыдущей стадии 2: выросты, заострённые на концах и направленные назад. У некоторых экземпляров эти выросты нерасчлещённые, у других уже подразделены на три членика, позади них появляются зачатки VI конечностей (третьей пары ходильных ног), а конец туловища разделён слабой перетяжкой на два выступа — закладывается последняя, VII, пара конечностей (четвёртая пара ходильных ног) (рис. 3D, 3E).

Число шипов и волосков на ходильных ногах первой пары увеличивается, располагаются они в таком порядке: один на внешней поверхности третьего членика и по три волоска кругами у дистальных концов 4–6-го члеников (рис. 3F, 5).

Число сенсилл увеличивается, но одновременно нарушается правильный порядок их расположения, хотя еще можно заметить, что в основном сенсиллы распределены по кутикуле симметрично, особенно на переднем конце туловища. Имеется непарная дорсальная сенсилла, пара сенсилл при основаниях хелифор и еще одна пара возле боковых углублений, ближе к медианной линии тела. Более-менее симметрично располагаются 3 или 4 пары сенсилл на спинной стороне первых члеников хелифор, остальные без особого порядка разбросаны по кутикуле спинной стороны туловища (рис. 5B). Сенсиллы имеются и на боковых отростках сегмента первых ходильных ног, и на нерасчлещенной задней части туловища. На брюшной стороне туловища сенсиллы немно-

численны, но располагаются симметрично: по паре сенсилл у оснований первых и вторых ходильных ног и пара на заднем конце тела (рис. 5A). На ходильных ногах сенсиллы расположены довольно беспорядочно, но большая их часть сосредоточена на трех последних члениках ноги, в основном на дорсальной поверхности каждого членика и ближе к его дистальному концу.

Щелевидные поры многочисленны, в их расположении наблюдаются те же закономерности, что были описаны выше для сенсилл: число пор на спинной стороне больше, чем на брюшной, в основном они располагаются на первых члениках хелифор, у оснований хелифор и на боковых отростках туловища (рис. 5). На ходильных ногах пор немного. Симметрия в расположении пор сохраняется только на спинной стороне на переднем конце туловища и на брюшной стороне (две непарные поры на медианной линии тела и по паре пор у оснований первых и вторых ходильных ног). Появляется вторая пара крупных пор возле оснований ходильных ног второй пары, то есть на следующем сегменте тела (рис. 5).

Более поздних стадий развития *A. borealis* в коконах на яйценосных ножках самцов нами обнаружено не было.

**2. *Nymphon longitarse*** (семейство Nymphonidae). Развитие отнесено к первому типу. Шестиногая личинка (рис. 6, 7) имеет длину около 150 мкм и напоминает протонимфону *A. borealis*. Тело овальное, на заднем конце закруглённое.

Длина хоботка 70 мкм, диаметр его основания не превышает 1/3 ширины туловища. Ротовое отверстие с тремя губами, размер рта около 16–17 мкм (рис. 6E). Вокруг рта располагаются шесть мелких пор: по две поры возле каждого угла рта (рис. 7A). Клепши небольшие, подвижный наружный палец клешни длинный, сильно изогнутый, неподвижный внутренний заметно короче, но также крючковидно изогнут. Оба пальца имеют на внешних краях по небольшому тонкому зубцу, а на внутренних краях (в проксимальной части) ряд из 3–4 мелких зубчиков (рис.

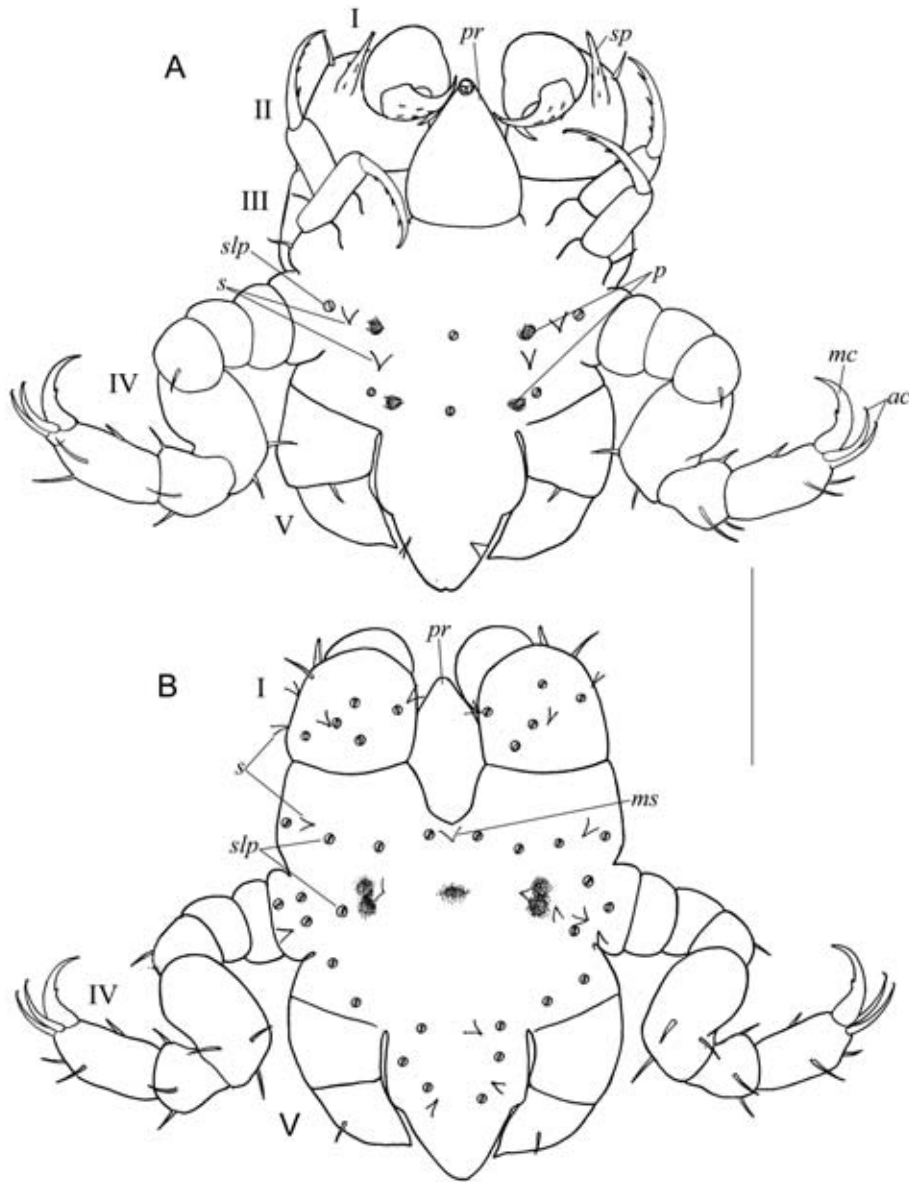


Рис. 5. Внешняя морфология личинки *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) стадии 3 (схема на основе данных электронной микроскопии):

А — с брюшной стороны; В — со спинной стороны. *ac* — придаточные коготки; *mc* — главный коготок; *ms* — медианная сенсилла; *p* — поры (предположительно) вентральных органов; *pr* — хоботок; *s* — сенсиллы; *slp* — щелевидные поры кожных желез; *sp* — прядильный шип. Масштаб: 200 мкм .

Fig. 5. External morphology of *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) larva at stage 3 (based on the scanning EM data):

A — ventral view; B — dorsal view.

*ac* — accessory claws; *mc* — main claw; *ms* — median sensillum; *p* — pores of ventral organs (presumably); *pr* — proboscis; *s* — sensilla; *slp* — slit-like pores of integumentary glands; *sp* — spinning spine. Scale bar: 200  $\mu$ m.

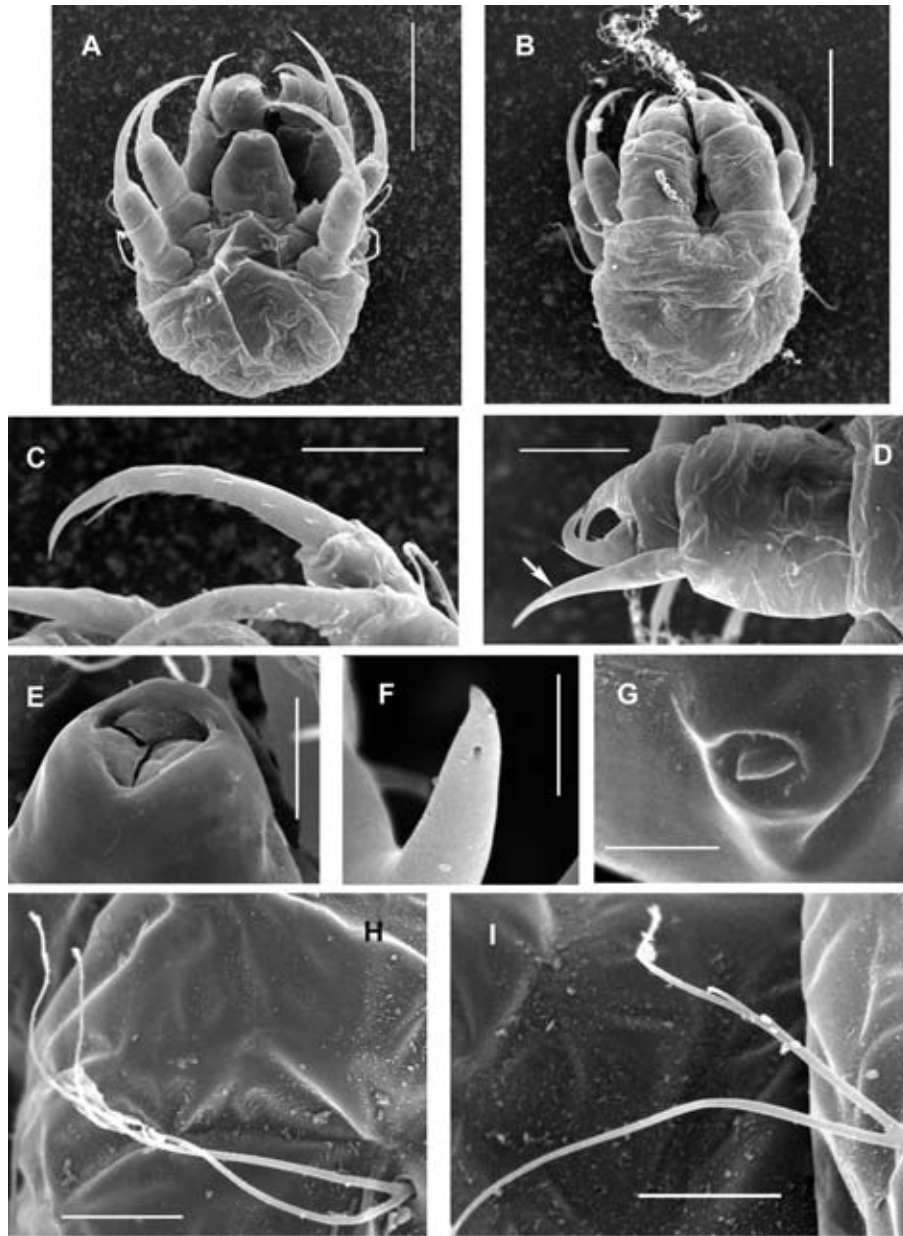


Рис. 6. Протонимфон *Nymphon longitarse* (Kröyer, 1845):

A — со спинной стороны; B — с брюшной стороны; C — терминальный членик конечности II пары; D — хелифора с прядильным шипом (стрелка), вид сбоку; E — рот; F — пора на конце подвижного пальца клешни; G — щелевидная пора первом членике хелифоры; H — гладкая раздвоенная сенсилла; I — раздвоенная сенсилла с отростками на одном из волосков.

Масштаб (мкм): A, B — 100; C — 30; D — 40; E — 20; F — 4; G — 3; H, I — 7.5.

Fig. 6. Protonymphon larva of *Nymphon longitarse* (Kröyer, 1845):

A — dorsally; B — ventrally; C — terminal segment of second limb; D — cheliphore with spinning spine (arrow), side view; E — mouth; F — pore on the tip of movable chela finger; G — slit-like pore on base of cheliphore; H — smooth bifurcated sensillum; I — bifurcated sensillum, one branch has additional processes.

Scale bar ( $\mu\text{m}$ ): A, B — 100; C — 30; D — 40; E — 20; F — 4; G — 3; H, I — 7.5.

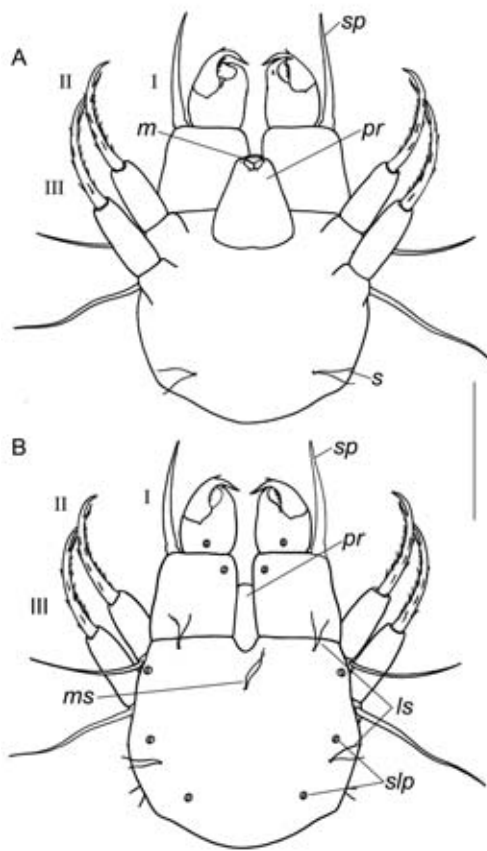


Рис. 7. Внешняя морфология протонимфа *Nymphon longitarse* (Kröyer, 1845) (схема на основе данных электронной микроскопии):

A — с брюшной стороны; B — со спинной стороны. *ls* — латеральные сенсиллы; *m* — рот; *ms* — медианная сенсилла; *pr* — хоботок; *s* — сенсиллы; *slp* — щелевидные поры кожных желез; *sp* — прядильный шип. Масштаб: 100 мкм.

Fig. 7. External morphology of *Nymphon longitarse* (Kröyer, 1845) protonymphon larva (based on the scanning EM data):

A — ventrally; B — dorsally. *ls* — lateral sensilla; *m* — mouth; *ms* — median sensillum; *pr* — proboscis; *s* — sensilla; *slp* — slit-like pores of integumentary glands; *sp* — spinning spine. Scale bar: 100  $\mu$ m.

6D, 7). Возле вершин неподвижного пальцев клешни, на их внешних краях, находятся поры диаметром всего около 0,2 мкм (рис. 6 F). Прядильный шип примерно в полтора раза длиннее клешни, слегка изогнут, без опушения (рис. 6D).

Конечности II и III пар с когтевидными третьими члениками, несущими опушение из тонких шипиков длиной до 6 мкм. На внешней (дорсальной) поверхности терминального членика ножки опушение более редкое, чем на внутренней (вентральной). Густой ряд шипиков на внутреннем крае «когтя» завершается более крупным (длиной 12 мкм) зубцом у конца членика (рис. 6C). Шипы базальных члеников конечностей II, а особенно III пары, очень длинные: до 120 мкм (рис. 6A, B, 7).

На спинной стороне тела пять сенсилл: одна над областью надглоточного ганглия пара на переднем крае туловища у оснований хелифор и еще одна пара позади оснований III пары конечностей (рис. 7B). Еще ближе к заднему концу тела имеется пара сенсилл на брюшной стороне туловища (рис. 7A), то есть всего у протонимфа *N. longitarse* семь сенсилл. Сенсиллы раздвоенные, до 30–35 мкм в длину. Оба волоска обычно гладкие (рис. 6H), но на одной сенсилле удалось наблюдать немногочисленные ответвления волоска (рис. 6I).

У протонимфа *N. longitarse* нам удалось найти пять пар щелевидных пор: по одной на первых и вторых члениках хелифор, две на спинной стороне туловища, на уровне ножек III пары и за задней парой дорсальных сенсилл, последняя пара пор находится над основаниями II личиночных ножек (рис. 7B).

На спинной стороне тела у протонимфа имеются такие же углубления, как и у личинок *A. borealis*.

**3. *Phoxichilidium femoratum*** (семейство Phoxichilidiidae) — единственный изученный нами вид, развитие которого отнесено ко второму типу. Шестиногие личинки *Ph. femoratum* крайне мелки: длина тела всего 50 мкм. Туловище укороченное, длина хоботка почти в два раза меньше диаметра основания; диаметр основания хоботка может превышать 2/3 ширины туловища (рис. 8A, 8B, 9). На конце хоботка расположен рот треугольной формы, края которого окружены

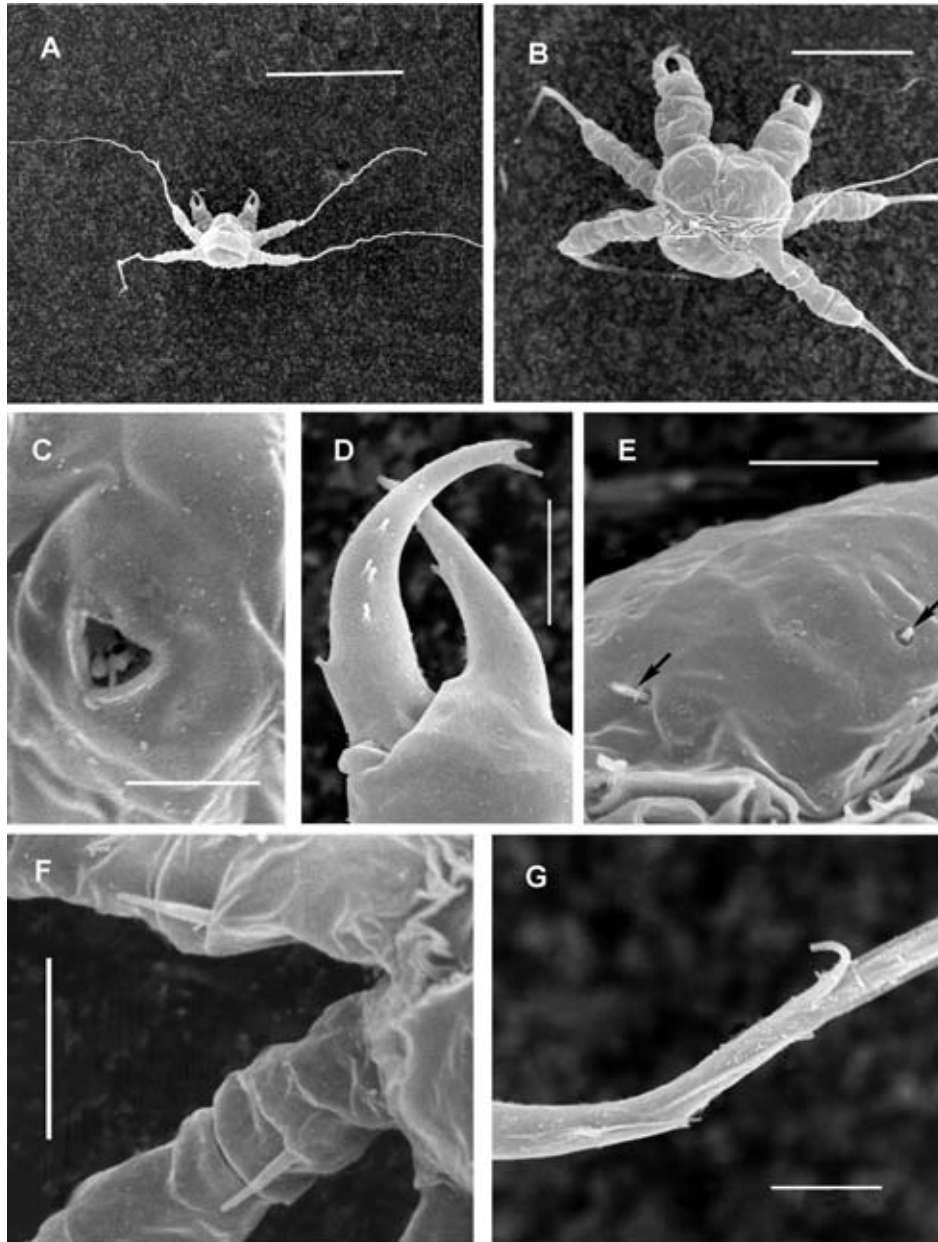


Рис. 8. Протонимфон *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799):

A — с брюшной стороны; B — со спинной стороны; C — рот на конце хоботка; D — пальцы клешни со спинной стороны, с опушением; E — пара простых сенсилл (чёрные стрелки) на спинной стороне на заднем конце туловища; F — основания конечностей II и III пар, со спинной стороны, видны шипы; G — основание терминального членика конечности третьей пары.

Масштаб (мкм): A — 150; B — 50; C — 6; D — 10; E, G — 7.5; F — 15.

Fig. 8. Protonymphon larva of *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799):

A — ventral view; B — dorsal view; C — top of proboscis with mouth; D — chela fingers elaborated with denticles, dorsal view; E — couple of ordinary (non-branched) sensilla (black arrows) at the hind end of body, ventral view; F — bases of the second and third limbs with spines, ventral view; G — proximal part of the terminal segment of the third limb.

Scale bar ( $\mu\text{m}$ ): A — 150; B — 50; C — 6; D — 10; E, G — 7.5; F — 15.

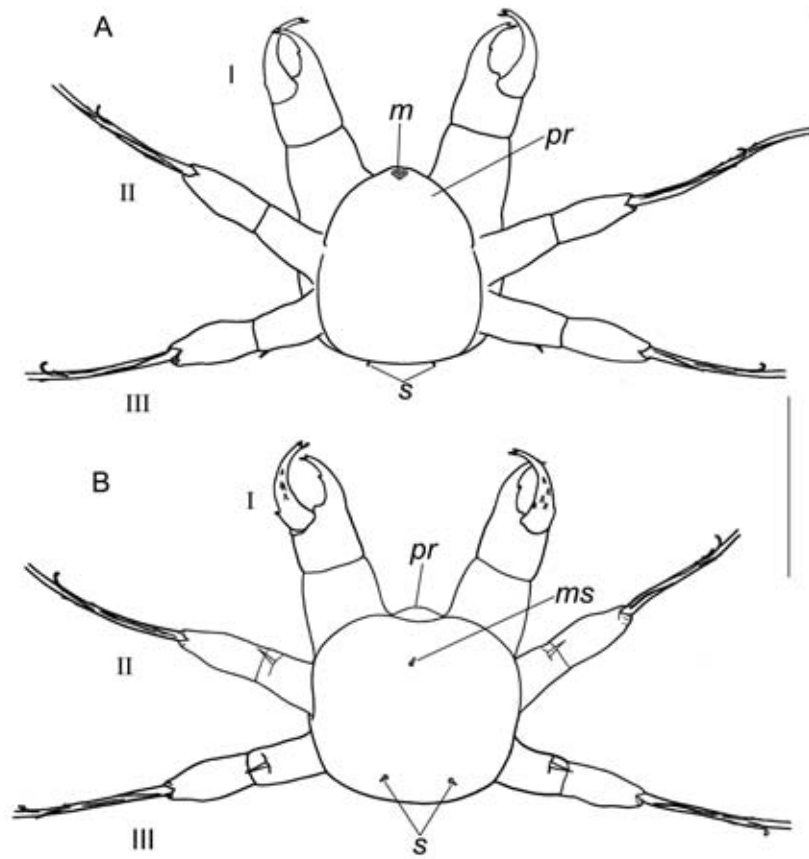


Рис. 9. Внешняя морфология протонимфона *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (схема на основе данных электронной микроскопии):

A — с брюшной стороны; B — со спинной стороны.

*m* — рот; *ms* — медианная сенсилла; *pr* — хоботок; *s* — сенсиллы. Масштаб: 50 мкм.

Fig. 9. External morphology of *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) protonymphon larva (based on the scanning EM data):

A — ventral view; B — dorsal view.

*m* — mouth; *ms* — median sensillum; *pr* — proboscis; *s* — sensilla. Scale bar: 50  $\mu$ m.

узким кутикулярным валиком (рис. 8C). Размер рта — 3–4 мкм.

Оба пальца клешни на внешних краях, ближе к вершине, имеют по зубцу, кроме того, имеется короткий зубец на внутреннем крае неподвижного пальца. На дорсальной поверхности подвижного пальца имеется несколько тонких коротких (1,2–1,5 мкм длиной) выростов, отходящих от ветви клешни под острым углом (рис. 8D). Прядельные шипы у *Ph. femoratum* отсутствуют. Ножки II и III пар имеют одинаковое строение: на

дорсальной стороне первого членика каждой ножки находится шип длиной около 7,5 мкм (рис. 8F, 9A), первый членик по длине примерно равен второму, а третьи членики выглядят необычно: они очень тонкие и длинные, бичевидные (рис. 8A), их длина в пять раз превосходит длину тела и достигает 250 мкм. На расстоянии 30–35 мкм от основания “жгута” имеется крупный зубец, напоминающий отогнутый коготок (рис. 8G, 9).

На спинной стороне тела имеются три простых гладких щетинки длиной 2,5 мкм

(рис. 9B). Одна из них располагается на медианной линии тела там, где у личинки находятся глаза (они не видны при наблюдении на сканирующем электронном микроскопе), и еще две — на заднем конце туловища, симметрично относительно медианной линии тела (рис. 8E).

4. *Pseudopallene spinipes* (семейство Callipallenidae). Развитие этого вида мы отнесли к третьему типу. Самая ранняя из изученных нами стадий не соответствует протонимфону других морских пауков, так как уже имеются расчленённые зачатки двух пар ходильных ног (рис. 10). Длина тела достигает 420 мкм.

Хоботок короткий, на вершине уплощен. Ротовое отверстие треугольное, наружная поверхность губ с радиальными узкими рёбрами, которые постепенно переходят в тонкие зубцы, и край губы напоминает гребёнку. Вокруг рта имеется шесть мелких пор, расположенных попарно по углам рта (рис. 10E), так что на один антимер хоботка приходится по две поры.

Хелифоры массивные, подогнуты на брюшную сторону. Оба пальца крупной клешни в основании очень толстые, но тонкие и круто изогнутые ближе к концам. Подвижный палец гладкий, без зубцов и опушения, с крючковидным, заострённым кончиком. На внутреннем крае неподвижного пальца клешни есть небольшой зубчик, а также более крупный зубец на латеральной поверхности этого пальца (рис. 10C). Обе ветви клешни имеют у вершин, на внешних краях, по одной поре малого диаметра. Прядильный шип представляет собой широкий конический бугорок высотой всего 8–9 мкм, с диаметром основания 20 мкм. На вершине шипа находится отверстие диаметром 10 мкм, из которого выделяется паутиная нить толщиной до 3 мкм. Края отверстия неровные, с неправильными закруглёнными зубцами, слегка загнутыми внутрь. Поверхность прядильного шипа орнаментирована такими же зубцами (рис. 10F). На наружной боковой поверхности базальной части клешни найдено небольшое образование в виде воз-

вышающей на поверхности кутикулы поллой трубочки всего 1,5 мкм длиной, открытой на конце (рис. 10D). Кроме того, на внешней боковой поверхности на первого и второго члеников хелифор имеется по одной сенсилле 15 мкм длиной. Сенсиллы опушённые, с тонкими ответвляющимися от “ствола” под небольшим углом выростами с каплевидными утолщениями на концах. В целом сенсилла напоминает пучок волосков разной длины (рис. 10G). На обращённой к хоботку или дорсальной поверхности первых члеников хелифор находится обычно по одной сенсилле, разветвлённой на три волоска с таким же опушением, но длиной всего 6–7 мкм (рис. 10H, 11). Больше никаких сенсилл или щетинок у личинок не найдено.

Вместо личиночных ножек с когтевидными терминальными члениками у личинки *P. spinipes* имеются длинные трёхчленистые выросты длиной 360–400 мкм, заострённые на концах (рис. 10A, 11), подогнутые на брюшную сторону и вытянутые вдоль тела. Это зачатки двух первых пар ходильных ног (IV и V пар конечностей), позже они становятся трёхчленистыми и намечаются боковые отростки двух первых сегментов тела, от которых отходят ходильные ноги (рис. 10B).

Длина тела личинки на следующей изученной нами стадии (рис. 12, 13) равна 550–600 мкм. Хоботок крупный, на вершине с выступом (у взрослых особей этот выступ выражен лучше), на котором находится ротовое отверстие с тремя губами, окружённое шестью порами, как описано для предыдущей стадии; наружная поверхность губ покрыта мелкими зубцами.

Передний край первого (глазного) сегмента тела выдается вперёд, образуя складку над основанием хоботка. Форма клешни изменяется по сравнению с предыдущей стадией. Пальцы клешни изогнуты у вершин почти под прямым углом, крючковидные (рис. 12D). Хорошо видна пора у вершины подвижного пальца клешни (рис. 12F). Неподвижный палец клешни уплощённый на

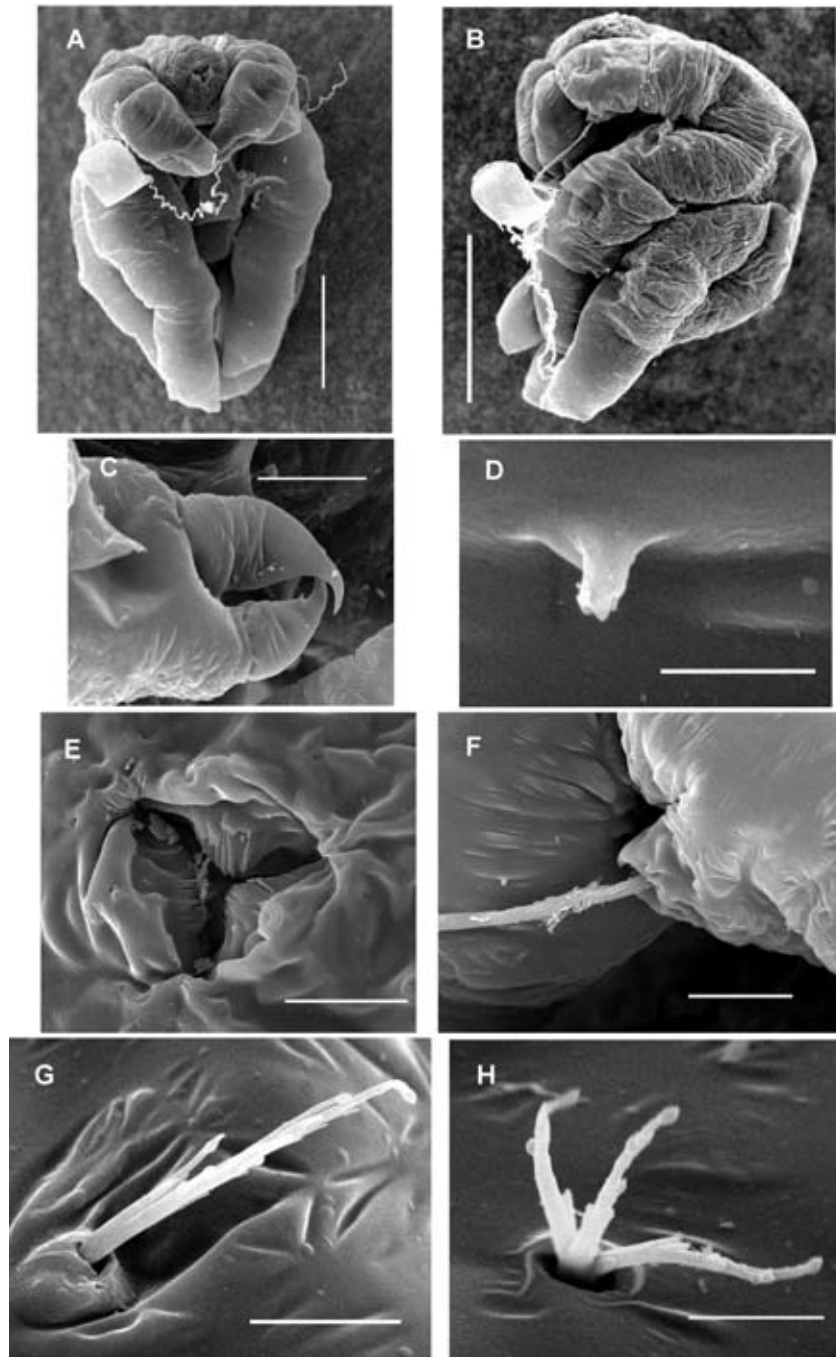


Рис. 10. Личинки *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780):

А — первая постэмбриональная стадия — личинка с нерасчленёнными зачатками двух первых пар ходильных ног, с брюшной стороны; В — стадия с трёхчлениковыми зачатками двух первых пар ходильных ног, сбоку; С — клешня; D — “рецептор” на базальной части клешни; E — рот; F — пряильный шип и выделяющаяся паутиная нить; G — простая опушённая сенсилла; H — опушённая сенсилла, разветвлённая на три волоска.  
 Масштаб (мкм): А — 150; В — 200; С — 40; D — 3; E — 15; F — 20; G — 6; H — 4.



конце, более мощный, чем подвижный, и тоже имеет пору у самой вершины. На боковой поверхности неподвижного пальца клешни имеется желобок, который начинается в месте изгиба пальца и, вначале узкий, расширяется постепенно к его концу. Дно желобка покрыто плоскими чешуевидными выростами (рис. 12E). Внешний край желобка на вершине пальца оттянут в остриё. Внутренний край заканчивается более коротким остриём. Лезвия (вогнутые края пальцев) клешни гладкие.

II пара конечностей отсутствует, но на головном сегменте имеется пара бугорков, по своему местоположению соответствующих яйценосным ножкам (III конечностям) (рис. 13A). Боковые отростки первого и второго сегментов уже вполне развиты, хорошо обособлены от туловищной части сегментов (рис. 12B). Строение IV и V пар конечностей (первой и второй пар ходильных ног) близко к дефинитивному. Ходильные ноги первой пары имеют полное число члеников (восемь), свойственное взрослым пикногонидам. Ходильные ноги второй пары состоят из шести члеников, но встречаются экземпляры и с восьмичлениковыми вторыми ходильными ногами. На вентральной поверхности седьмых и восьмых члеников ходильных ног личинки появляются мощные шипы, характерные и для взрослых *P. spinipes*. Терминальный членик каждой ходильной ноги несёт единственный коготок, равный по длине последнему членнику ноги; придаточные коготки отсутствуют, как и у взрослых особей. Третья пара ходильных ног (VI пара конечностей) сильно отстаёт в развитии от двух первых. Это нерасчленённые короткие зачатки, лежащие в одной плоскости с уже обособившимся абдоменом, на конце которого имеется анальное отверстие в виде продольной щели (рис. 12A, 13).

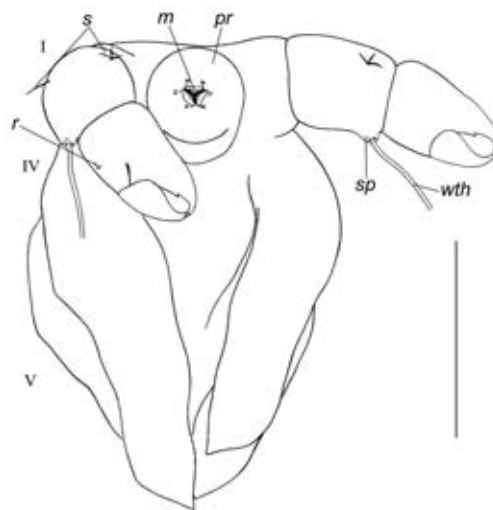


Рис. 11. Внешняя морфология личинки *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780) стадии 1 (схема на основе данных электронной микроскопии), с брюшной стороны.

*m* — рот; *pr* — хоботок; *r* — рецептор; *s* — сенсиллы; *sp* — прядильный шип; *wth* — паутиная нить. Масштаб: 200 мкм.

Fig. 11. External morphology of *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780) larva at stage 1 (based on the scanning EM data), ventral view.

*m* — mouth; *pr* — proboscis; *r* — receptor; *s* — sensilla; *sp* — spinning spine; *wth* — web thread. Scale bar: 200 μm.

По сравнению с предыдущей стадией, на кутикуле личинки довольно много различных структур. Прежде всего, это длинные волоски, щетинки и тонкие шипы. Часть из них, вероятно, представляет собой типичные осязательные волоски членистоногих, подвижно сочленённые с кутикулой. Длина волосков и щетинок может достигать 45–50 мкм. На ходильных ногах волоски располагаются кругами по три дистально на 1-м, 2-м, 3-м и 6-м члениках. На дорсальной поверхности последнего, восьмого, членика имеются четыре щетинки: три вокруг основания коготка (средняя из них наиболее длин-

Fig. 10. Larvae of *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780):

A — first postembryonic stage with non-segmented rudiments of two anterior pairs of appendages, ventral view; B — stage showing three-segmented rudiments of two anterior pairs of limbs, lateral view; C — chela; D — “receptor” on the base of chela; E — mouth; F — spinning spine and web thread excreted; G — non-branched sensillum elaborated with outgrowths; H — three-furcated sensillum.

Scale bar (μm): A — 150; B — 200; C — 40; D — 3; E — 15; F — 20; G — 6; H — 4.

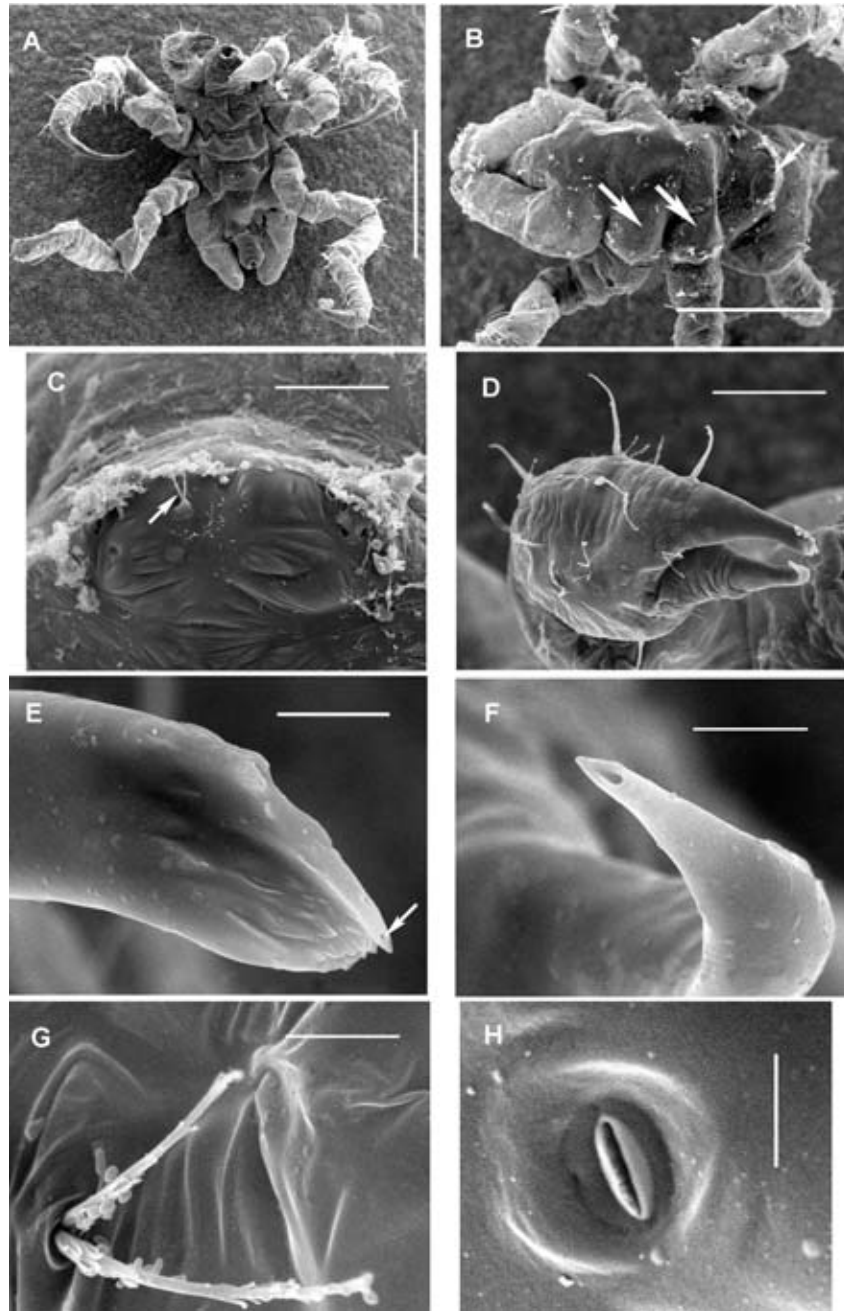


Рис. 12. Личинка *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780), стадия с зачатками третьей пары ходильных ног и брюшком (наиболее поздняя из имевшихся в нашем распоряжении):

A — с брюшной стороны; B — туловище, со спинной стороны, передний конец тела на рисунке справа (маленькой стрелкой показан глазной бугорок, большими стрелками — боковые отростки туловищных сегментов); C — глазной бугорок с раздвоенной сенсилью на нём (стрелка); D — клешня; E — конец неподвижного пальца клешни с порой (стрелка); F — конец подвижного пальца клешни с порой; G — раздвоенная опушённая сенсилья; H — щелевидная пора.

Масштаб (мкм): A — 400; B — 300; C — 40; D — 60; E, F — 7.5; G — 6; H — 2.

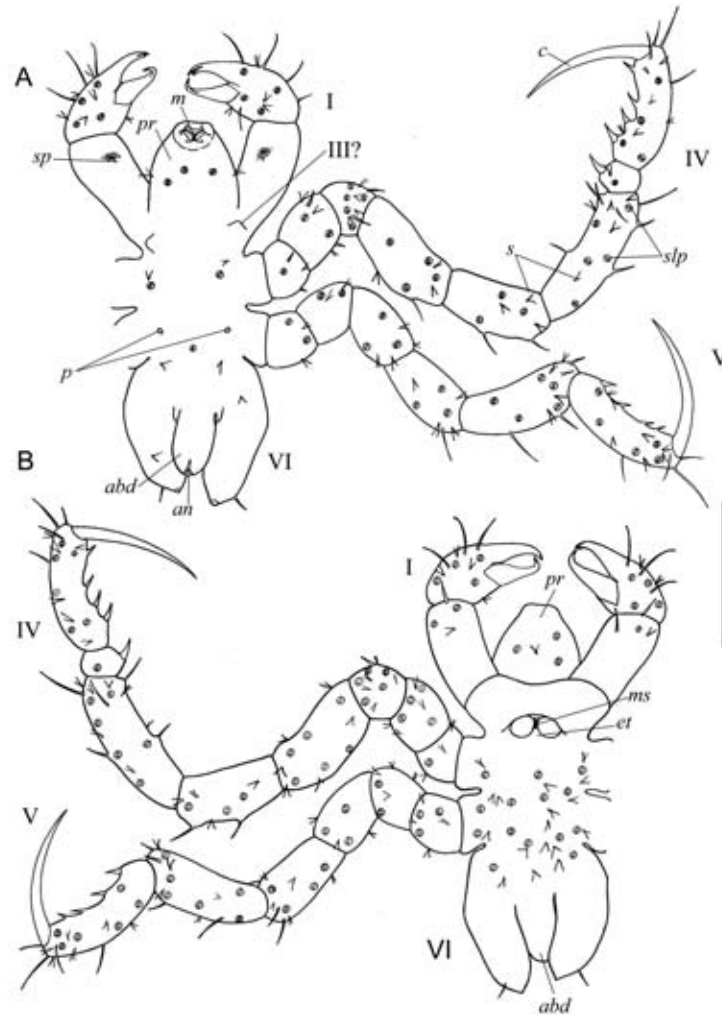


Рис. 13. Внешняя морфология личинки *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780) наиболее поздней из изученных стадии (схема на основе данных электронной микроскопии):

A — с брюшной стороны; B — со спинной стороны.

*abd* — брюшко; *an* — анальное отверстие; *c* — коготок; *et* — глазной бугорок; *m* — рот; *ms* — медианная сенсилла; *p* — поры (предположительно) вентральных органов; *pr* — хоботок; *s* — сенсиллы; *slp* — щелевидные поры кожных желез; *sp* — прядильный шип. Масштаб: 300 мкм .

Fig. 13. External morphology of *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780) larva at the latest examined stage (based on the scanning EM data):

A — ventrally; B — dorsally.

*abd* — abdomen; *an* — anus; *c* — claw; *et* — eye tubercle; *m* — mouth; *ms* — median sensillum; *p* — pores of ventral organs (presumably); *pr* — proboscis; *s* — sensilla; *slp* — slit-like pores of integumentary glands; *sp* — spinning spine. Scale bar: 300  $\mu$ m.

Fig. 12. Larva of *Pseudopallene spinipes* (Fabricius, 1780), stage with the buds of third pair of walking legs and abdomen (the latest stage examined):

A — ventral view; B — dorsal view, anterior end is on the right (small arrow shows eye tubercle, large arrows mark lateral lobes of body segments); C — eye tubercle bearing bifurcated sensillum (arrow); D — chela; E — tip of immobile chela finger with pore (arrow); F — pore on tip of mobile chela finger; G — bifurcated sensillum; H — slit-like pore.

Scale bar ( $\mu$ m): A — 400; B — 300; C — 40; D — 60; E, F — 7.5; G — 6; H — 2.

ная) и ещё одна располагается проксимальнее. Кроме того, на дорсальной и, в меньшем количестве, на вентральной поверхности 5-го и 6-го члеников появляются конические выросты, несущие на вершинах тонкие шипы (рис. 13). У взрослых *P. spinipes* эти выросты более высокие и многочисленные. Зачатки третьей пары ходильных ног имеют всего по одной щетинке рядом с формирующимися коготками (рис. 13).

У личинки много сенсилл, которые представляют собой раздвоенные от самого основания опушённые щетинки длиной 18–22 мкм (рис. 12G). На хоботке располагаются довольно правильным кругом три таких сенсиллы: по одной на каждый антимер. На ходильных ногах сенсиллы сосредоточены в основном ближе к дистальному концу членика вместе с осязательными волосками (рис. 13). На зачатках третьих ходильных ног и на брюшной поверхности туловища двойные сенсиллы единичны. Много сенсилл на базальной части клешни, а также на спинной стороне туловища. Одна раздвоенная сенсилла длиной 10 мкм располагается между двумя глазами личинки, находящимися на спинной стороне головного сегмента. Глазной бугорок плохо выражен (рис. 12B,C).

Имеются многочисленные щелевидные поры такого же строения, как и у личинок *A. borealis* и *N. longitarse* (рис. 12H).

У одного экземпляра были найдены две парные поры на брюшной стороне туловища, у оснований вторых ходильных ног, подобные порам, обнаруженным у *A. borealis*. Размер пор около 5 мкм.

Личинки этой стадии встречаются в большом количестве на остатках яйцевых комков на ножках самца, более поздних стадий развития *P. spinipes* на яйцевых коконах обнаружено не было. Появление брюшка и анального отверстия позволяет предположить, что именно на данной стадии, имея три пары ходильных ног, личинки могут уже покидать самца, вынашивавшего их, и переходить к самостоятельному питанию на гидроидах.

## Обсуждение

Из четырёх исследованных видов морских пауков три проходят в своём развитии типичную для Рупногонид стадию протонимфона, или шестиногой личинки. Шестиноговая личинка пикногонид характеризуется следующими признаками: имеется три пар трёхчленистых конечностей; конечности I пары (хелифоры) вооружены клешнями и развиты даже у личинок тех видов, у которых во взрослом состоянии хелифоры рудиментарны или отсутствуют; на переднем конце тела находится сосательный орган — хоботок; есть пара простых глаз; задней кишки и ануса нет.

Кроме того, для большинства шестиногих личинок характерно наличие прядильного аппарата и выработка паутиной нити. Прядильный аппарат состоит из прядильных желез, и прядильного шипа с порой на конце на первом членике хелифоры (Догель, 1911, 1913). На первых члениках остальных конечностей имеются шипы, которые Мейзенгеймер считал гомологами прядильного шипа (Meisenheimer, 1902). У большинства протонимфонов есть также клешневые железы, протоки которых открываются на концах ветвей клешни, а третьи членики ножек когтевидные (третий членик хелифор превращён в подвижный палец клешни).

Все названные черты свойственны шестиногим личинкам пикногонид с развитием первого типа: *N. longitarse* и *A. borealis*. Длина тела протонимфона у таких видов составляет примерно 100–200 мкм. Шестиногие личинки *Ph. femoratum* — вида с развитием второго типа — отличаются мелкими размерами (50 мкм), укороченным туловищем, отсутствием прядильного аппарата, удлинёнными конечностями (особенно II и III пары с видоизменёнными нитевидными терминальными члениками). Наконец, у видов с развитием третьего типа часто нет типичного протонимфона, как у *P. spinipes*, и личинки выходят из яиц, имея зачатки ходильных ног. Прядильный аппарат у них мощнее, чем у личинок с развитием первого типа, за

счёт увеличения числа железистых клеток (Догель, 1913; Богомолова, Малахов, 2003), а прядильный шип укорочен, иногда до состояния кутикулярного кольца, как, например, у *Pallene*, по данным Дорна (Dohrn, 1869).

Использование сканирующего электронного микроскопа позволило выявить некоторые детали внешней морфологии шестиногих личинок, которые плохо или совсем не видны при наблюдении в световой микроскоп. Эти тонкие детали подтверждают сходство морфологии протонимфонов разных видов пикногонид. Во-первых, у шестиногих личинок *Ph. femoratum* на базальных члениках II и III ножек обнаружены шипы, на отсутствие которых указывалось ранее (Догель, 1913; Малахов, Богомолова, 2001; Богомолова, Малахов, 2003). Предполагалось, что у личинок пикногонид семейства Phoxichilidiidae, кроме протонимфонов *Anoplodactylus petiolatus* (Догель, 1913), они редуцируются полностью вместе с гомологичным прядильным шипом. Размер шипов на вторых и третьих конечностях протонимфонов коррелирует с длиной прядильного шипа: у протонимфона *N. longitarse* все шипы длинные, у *A. borealis* укороченные, а у *Ph. femoratum*, не имеющего прядильных шипов, шипы II и III ножек самые короткие. Третьи членики всех конечностей протонимфона, включая подвижную ветвь клешни, имеют опушение из мелких шипиков, длина которых коррелирует с длиной самих члеников, например, у протонимфона *N. longitarse* когтевидные третьи членики конечностей и шипики на них длиннее, чем у шестиногой личинки *A. borealis*. Опушение из тонких волосков на поверхности терминальных члеников конечностей II и III пар отмечали у протонимфона *Pycnogonum litorale* Дорн (Dohrn, 1869) и Догель, причём второй автор изобразил волоски только на вентральной поверхности члеников (Догель, 1913), где их действительно больше. Характерный элемент вооружения терминального членика конечности протонимфона — крупный зубец на внутреннем (вентральном) крае. У *Nymphon longitarse* и *Achelia borealis* зубец

располагается близ вершины членика. Дистальное зубца опушение отсутствует. У шестиногой личинки *Ph. femoratum* ближе к основаниям жгутовидных члеников ножек также имеется по одному изогнутому крупному зубцу, причём только до уровня этого зубца “жгуты” опушены. Терминальный членик ножки у *Ph. femoratum* удлинён в основном за счёт своей дистальной части, а зубец вентрального края приближен к основанию конечности и приобрёл вид коготка. Такие коготки на третьих члениках личиночных ножек 2-й и 3-й пар изображали Ломан у *Ph. femoratum* (Loman, 1907) и Догель у *Anoplodactylus petiolatus* (Догель, 1913). Длинные жгутовидные терминальные членики 2-й и 3-й пар ног протонимфона *Ph. femoratum* можно рассматривать как адаптацию к поддержанию тела личинки в толще воды, что даёт возможность пелагического расселения (Малахов, Богомолова, 2001). Кроме того, они, вероятно, помогают личинке цепляться за колонии гидроидных полипов — потенциальных хозяев, внутри которых *Ph. femoratum* паразитирует в ходе дальнейшего развития (Hodge, 1862). Подобные приспособления могут развиваться и на основе других структур. Так, Догель (1913), описывая протонимфона *Pycnogonum litorale* (семейство Pycnogonidae), предполагал, что личинки зацепляются за ветви колонии гидроидов, используя свои сильно удлинённые прядильные шипы, а кроме того, способны с их помощью парить в придонном слое воды. Прядильные шипы и шипы первых члеников других конечностей шестиногих личинок *P. litorale* покрыты нежными короткими волосками. Это свойственно и личинкам других пикногонид: мы обнаружили опушение на прядильных шипах протонимфона *A. borealis* и выросты на сильно укороченных прядильных шипах у личинок *P. spinipes* на ранних стадиях. По-видимому, эти структуры помогают личинкам прикрепляться к гидроидам. Так, *P. litorale* на стадии протонимфона становится эктопаразитом гидроида *Clava multicornis*, используя длинные шипы на конечностях для прикрепления к полипу,

но при первой же линьке личинка длинные прядильные шипы исчезают, заменяются более короткими. По мере развития личинки редуцируется опушение шипов базальных члеников конечностей, терминальных члеников конечностей (Behrens, 1984), т. е. наблюдается то же, что мы видели у *A. borealis*.

Отверстия протоков клешневых желез найдены нами у личинок *N. longitarse* и *A. borealis* (виды с развитием первого типа). Поры клешневых желез имеются и у личинок *P. spinipes*, чьё развитие относится к третьему типу. При исследованиях на световом уровне у личинок этого вида не находили клешневых желез (Догель, 1913; Богомолова, Малахов, 2003). Впервые эти железы описал Мейзенгеймер у личинок *Ammonothea (Achelia) echinata*, но только для подвижного пальца клешни; железа находится в основании клешни, то есть во втором членике хелифор (Meisenheimer, 1902). Догель нашёл у *Nymphon stromii* такую же железу для неподвижного пальца клешни (Dogiel, 1911) и описал железы клешней у личинок нескольких видов пикногонид с эндопаразитической (*Phoxichilidium*, *Anoplodactylus*) и эктопаразитической личинкой (*Nymphon*, *Achelia*), но не обнаружил таких желез у личинок с развитием третьего типа (Догель, 1913). Благодаря большим запасам желтка в яйце такие личинки долго остаются на яйценосных ножках самца, питаясь лецитотрофно. Догель предположил, что клешневые железы имеют защитную функцию, поэтому они отсутствуют именно у лецитотрофных личинок, развивающихся в относительной безопасности на яйцевых коконах (Догель, 1913). Обнаруженные нами поры по своему положению точно соответствуют порам клешневых желез личинок других пикногонид. Таким образом, у личинок *P. spinipes* — вида с развитием третьего типа — железы клешней имеются, их функция остаётся неясной.

У взрослых морских пауков каждый антимер хоботка заканчивается хитиновой губой, а вокруг ротового отверстия располагается бахрома из волосков, в том числе чувствительных (Догель, 1951). Из исследован-

ных нами личинок только у *P. spinipes* губы имеют на поверхности скульптуру в виде рёбер и шипов. У *P. spinipes* и *N. longitarse* найдены поры вокруг ротового отверстия. Судя по их числу и положению, они являются отверстиями выводных протоков хоботковых желез, которые имеются и у личинок, и у взрослых пикногонид: в каждом антимере хобота лежат две группы железистых клеток и на каждый антимер приходится по две поры (Догель, 1913). Функция хоботковых желез достоверно неизвестна; предположительно, они могут выделять секрет, способствующий растворению тек или тканей животных, служащих пищей морским паукам. У личинки *A. borealis* мы не обнаружили заострённого треугольного выроста на конце спинного антимера хоботка, только кутикулярное кольцо вокруг ротового отверстия, и лишь у некоторых личинок *A. borealis* край дорсального антимера хоботка вытянут вперёд, так что его можно принять за треугольное острие. По-видимому, форма хоботка просто изменяется при сокращении ретракторов губ, и никакой специальной кутикулярной структуры на его конце нет. Остриё хоботка описывали Мейзенгеймер (Meisenheimer, 1902) у *Achelia echinata* Hodge, 1864 и Догель у *Achelia laevis* (Догель, 1913). Догель изобразил на этом копьевидном острие, представляющем собой выступ на краю короткой трубки, оканчивающей хоботок, медианный гребень (“зуб”). По предположению Догеля, остриё хоботка служит шестиногой личинке *Achelia laevis*, уже приступающей к питанию на гидроидных полипах, для прокалывания хитиновых тек гидрантов, но у личинок бывают и другие приспособления к такому питанию. Так, Догель обнаружил у *Pycnogonum litorale* особую стадию развития, следующую за стадией шестиногой личинки. Эта дополнительная стадия отличается наличием на конце хоботка длинной кутикулярной трубки, служащей, по мнению автора, для прокалывания гидротек при питании на гидроидах снаружи (Догель, 1913).

Чувствительные структуры у протонимфонов представлены мелкими простыми и

разветвлёнными сенсиллами, расположенными закономерно. Одна непарная сенсилла находится на спинной стороне на медианной линии туловища, в области, где располагается у протонимфона надглоточный ганглий и пара простых глазков. Вероятно, эта сенсилла иннервируется от надглоточного ганглия, как и глаза. Кроме медианной сенсиллы, у шестиногой личинки имеется еще несколько сенсилл, расположенных попарно, симметрично относительно медианной линии тела, на периферии туловища, преимущественно на дорсальной стороне. У протонимфона *Ph. femoratum* одна такая пара сенсилл на спинной стороне на заднем конце тела; у *A. borealis* — две пары, также на спинной стороне туловища; у *N. longitarse* — три пары, из которых одна на брюшной стороне. Чем крупнее протонимфон, тем больше у него сенсилл, и тем они длиннее. Сенсиллы располагаются на тех участках тела, которые обращены наружу от яйцевого комка, и максимально сосредоточены по периферии тела. Сенсиллы разнообразны по форме: либо простые (встречаются у протонимфона *Ph. femoratum* и у стадии 4 *P. spinipes*), либо разветвлённые от основания на два (чаще всего) или более волосков (личинки *N. longitarse*, *A. borealis* и *P. spinipes*). У личинок одного вида все сенсиллы могут быть одинаковыми (у *Ph. femoratum* все простые, а у *N. longitarse* раздвоенные), но можно наблюдать и внутривидовое разнообразие формы сенсилл: у разных особей сенсилла, расположенная в определённом месте, может быть, например, двойной или тройной. Даже у одного экземпляра разные сенсиллы могут быть неодинаковой формы. Так, у *P. spinipes* встречаются одинарные, двойные и тройные сенсиллы (чем больше нитей приходится на сенсиллу, тем они короче). У *A. borealis* может быть две, три и даже четыре нити на одну сенсиллу, на одном из протонимфонов *A. borealis* были обнаружены все три варианта. Нити сенсилл, как правило, гладкие, но у *P. spinipes* они покрыты отрезками с утолщениями на концах. У *N. longitarse* нити сенсилл обычно гладкие, но

на одной из них удалось найти такие же отростки, как на сенсиллах *P. spinipes*. Двойные сенсиллы пикногонид были описаны неоднократно, в том числе и для личинок (Догель, 1913). Фаренбах указывает на разнообразие формы сенсилл у взрослых представителей разных родов пикногонид, но не упоминает о вариациях формы сенсилл у одного и того же вида пикногонид (Fahrenbach, 1994).

Щелевидные поры на кутикуле личинок соответствуют описаниям пор кожных желез. Эти железы впервые обнаружил Дорн у взрослых пикногонид. Согласно его описанию, они состоят из четырёх клеток (одна из них отличается от трёх остальных), протоки всех клеток открываются общим отверстием, окружённым двумя губами. Автор предполагал, что железы выделяют липкий секрет (Dorhn, 1881). Хок (Hoek, 1881) и Ломан (Loman, 1907) полагали, что “кожные железы” являются органами дыхания. Догель (1913) отмечал сходство кожных желез с трёхклеточными “Версоновскими железами” насекомых и, в том числе на основании этого сходства, считал их личными железами. При помощи электронного микроскопа изучены кожные железы у разных видов морских пауков (Fahrenbach, 1994; Melzer et al., 1995; Thiry et al., 1995). Они устроены по одинаковому плану у всех исследованных пикногонид и состоят из нескольких клеток. Две или более секреторные клетки содержат многочисленные вакуоли. Имеются два вида таких клеток: с прозрачным и с плотным непрозрачным содержимым вакуолей. Имеются также добавочные клетки и канальцевые клетки, они охватывают концы секреторных и выстилают канал, проходящий в толще кутикулы и открывающийся щелевидной порой. К железам подходят нервные окончания. Кожные железы имеются у пикногонид на всех участках тела, для них часто используют название “slit-organs” (по форме поры). Одна из распространённых гипотез приписывает их секрету защитную функцию. Предполагали также, что они выделяют слизистый секрет, распределяющийся по

поверхности кутикулы и способствующий прилипанию бактерий и других эпобионтов или частиц детрита (Arnaud, Vamber, 1987). Высказывалось мнение, что эти органы у пикногонид — животных, лишённых специализированных органов дыхания — участвуют в поглощении и двустороннем транспорте низкомолекулярных соединений, например, в газообмене.

Нам удалось обнаружить щелевидные поры на кутикуле протонимфонов *A. borealis* и *N. longitarse*, а также старших личинок *P. spinipes*. Расположение пор кожных желез у шестиногих личинок довольно правильное. У *A. borealis* и *N. longitarse* поры располагаются симметрично парами на спинной стороне тела. Характерно наличие одной поры на базальном членике первой конечности, остальные поры располагаются в ряд по периферии туловища, закономерно чередуясь с сенсиллами. Расположение щелевидных пор у протонимфонов двух видов с одинаковым (первым) типом развития (у *A. borealis* и *N. longitarse*) сходно, как и многие другие детали морфологии. К сожалению, нам не удалось сравнить его с характером расположения пор у младших стадий морских пауков с другими типами развития, у которых поры просто не были найдены. Догель с помощью гистологических окрасок нашёл у личинок разных видов пикногонид кожные железы, состоящие из одной (согласно его описанию) железистой клетки, нескольких обкладочных и одной клетки с богатым хроматином ядром, которая, возможно, является предшественницей трёх одинаковых (содержащих прозрачные вакуоли) секреторных клеток кожной железы взрослого животного. Догель указывал на постоянство числа и правильное расположение кожных желез, предлагая даже использовать эти признаки для определения видовой принадлежности личинок. У личинок ранних стадий, паразитирующих снаружи на гидроидных полипах, (*N. stromii*, *P. litorale*, *A. laevis*) по одной кожной железе имеется, по данным Догеля, на первых и вторых члениках всех личиночных ножек, и одна непарная железа

может быть на медианной линии на спинной стороне тела. В расположении остальных желез (их число у личинки видоспецифично) наблюдается строгая двусторонняя симметрия, имеется несколько пар желез на дорсальной стороне тела, на брюшной стороне желез мало. Из протонимфонов пикногонид с эндопаразитическим развитием (*Anoplo-dactylus*, *Phoxichilidium*) Догель обнаружил три пары кожных желез лишь у *A. pygmaeus*: на дистальных краях первых и вторых члеников ножек и на брюшной стороне туловища у оснований ножек третьей пары. У протонимфона *Ch. spinosum* — вида с развитием третьего типа — гистологическая окраска кожных желез не удалась, и они были обнаружены только по наличию пор: шесть пар на первых и вторых члениках конечностей и две пары по бокам туловища (Догель, 1913).

Различия в морфологии личинок разных стадий развития, кроме числа и степени расчленённости конечностей, касаются в основном количества и расположения мелких поверхностных структур (шипов, сенсилл, пор и т. д.). Морфология личинок на стадиях развития старше протонимфона, изучена нами только для двух видов: *A. borealis* и *P. spinipes*.

Хелифоры у *A. borealis* мало увеличиваются в размерах от стадии к стадии, а взрослые особи имеют редуцированные двучлениковые хелифоры с нефункционирующими клешнями (отсутствует подвижный палец клешни), что характерно для семейства Ammotheidae и рода *Achelia*. У *P. spinipes* — представителя семейства Callipallenidae, в котором взрослые животные имеют нормально развитые трёхчлениковые хелифоры с клешнями, у личинок хелифоры растут, и на их кутикуле появляются разнообразные чувствительные структуры. Форма клешней у личинок старшей из найденных нами стадий развития *P. spinipes* отличается от таковой у младших личинок, но ещё имеет мало общего с формой клешни взрослых особей, что может быть связано с новыми функциями клешней, которые возникают по мере роста. У личинок клешни с тонким цилиндричес-



ким первым члеником, сравнительно тонкими пальцами с гладкими лезвиями, немногочисленными волосками служат только для удержания на яйцевых комках. У взрослых *P. spinipes* базальная часть клешни массивная, густо покрытая волосками, пальцы клешней короткие, очень толстые, лезвия их с тупыми короткими зубцами; лезвия их с тупыми короткими зубцами и приспособлены скорее для раздавливания, чем для хватания (Шимкевич, 1930; Догель, 1951).

У личинок *A. borealis* личиночные ножки сохраняются на последующих стадиях развития почти в неизменном виде, за исключением того, что опушение их терминальных члеников постепенно редуцируется. Конечности II и III пар не растут, в то время как личинка увеличивается в размерах и каждая новая стадия характеризуется появлением на заднем конце тела очередного сегмента с парой ходильных ног. И у *A. borealis*, и у *P. spinipes* ходильные ноги проходят в процессе роста стадии нерасчленённых выростов, затем трёх- и шестичлениковых конечностей. У старшей из изученных нами стадии *P. spinipes* седьмой членик ходильной ноги маленький и ещё не имеет “чашевидной” формы, характерной для седьмого членика ноги взрослой особи. Седьмой членик ноги появляется последним, отделяясь от терминального членика, следовательно, тарзальный и проподальный (седьмой и восьмой) членики ноги — результат вторичного подразделения одного членика. Это подтверждается отсутствием в седьмом членике собственной мускулатуры, в отличие от всех других члеников ноги. Зачатки коготков появляются на нерасчленённой ходильной ноге, и ко времени обособления шести члеников ноги коготки уже хорошо развиты.

Количество сенсилл у личинок старших стадий увеличивается по сравнению с первыми постэмбриональными стадиями, а симметрия в их расположении постепенно утрачивается, дольше сохраняясь на брюшной стороне тела, а на спинной стороне — только на переднем конце туловища. Эту закономерность легко проследить при сравнении

трёх последовательных стадий развития *A. borealis*. Спинная сторона тела у личинок более богата сенсиллами, чем брюшная, непарная сенсилла на медианной линии тела сохраняется на поздних стадиях.

По мере увеличения числа щелевидных пор от стадии к стадии правильность и симметрия в их расположении исчезает (изучено в основном на *A. borealis*). Только на брюшной стороне тела, где пор мало, они располагаются симметрично даже у личинок довольно поздних стадий. Поры преимущественно имеются на дорсальной, обращённой от субстрата или яйцевого комка, стороне тела. У старших личинок *A. borealis* и *P. spinipes* щелевидные поры появляются на кутикуле ходильных ног. По данным Догеля, число кожных желез возрастает по мере развития личинки, но закономерный характер их расположения сохраняется (Догель, 1913). В расположении кожных желез взрослых пикногонид Догель тоже находит некую “правильность”, не поясняя, в чём это выражается (Догель, 1951).

Крупные парные поры на брюшной стороне тела, расположенные у оснований развивающихся ходильных ног у личинок *A. borealis* и *P. spinipes*, возможно, являются отверстиями так называемых вентральных органов. Это кажется более вероятным, чем высказанное нами ранее предположение (оно было основано на характере расположения пор и выделении из них секрета), что поры могут быть отверстиями сериальных выделительных органов (Богомолова, Малахов, 2002). Вентральные органы представляют собой округлые впячивания гиподермы, которые развиваются в связи с нервными ганглиями при их закладке и имеют небольшую полость с отверстием наружу (Догель, 1951). Каждой паре ганглиев личинки соответствует пара вентральных органов, которые маркируют также все ганглии, вошедшие в состав какого-либо сложного ганглия, например подглоточного: он имеет две пары вентральных органов и состоит из ганглиев, соответствующих вторым и третьим конечностям. Вентральные органы, по предполо-

жению Моргана (Morgan, 1891), являются скоплениями нейротелобластов, за счёт которых формируется ганглий, либо рудиментами неких органов предков морских пауков. При исследовании на световом уровне именно у личинок *A. borealis* вентральные органы не были видны. В то же время, у старших личинок *P. spinipes* видны в световой микроскоп несколько пар вентральных органов (Богомолова, Малахов, 2003), но найдена только одна пара пор. По-видимому, по мере формирования ганглия отверстия соответствующих ему вентральных органов закрываются. Расположение пор (парное, метамерное) в общем соответствует расположению вентральных органов у личинок пикногонид, а доказательств существования выделительных органов при основаниях ходильных ног нет. У *Nymphopsis spinosissima*, единственного вида, для которого описаны выделительные органы, устроенные по типу целомадуктов, они располагаются в первом членике хелифоры, на котором открывается и нефропор (Fahrenbach, 1994; 2000). Таким образом, поры, скорее всего, соответствуют вентральным органам, функция которых достоверно неизвестна.

## Литература

- Богомолова Е.В., Малахов В.В. 2003. Личинки морских пауков (Arthropoda, Pycnogonida) Белого моря // Зоол. журн. Т.82. Вып.11. С.1–17
- Богомолова Е.В., Малахов В.В. 2002. Тонкая морфология личинок *Achelia borealis* (Ammonoidea, Pycnogonida, Arthropoda) // Тр. Беломорск. биол. станц. Т.8. Мат-лы 6-й межд. конф. 10 августа 2001 г: Сб. статей. М.: Русский ун-т. С.27–37.
- Догель В.А. 1913. Материалы по истории развития Pantopoda. СПб. 229с.
- Догель В.А. 1951. Класс Многоколенчатых (Pantopoda) // Зенкевич Л.А. (ред.). Руководство по зоологии. М.: Сов. наука. Т.3. С.45–106.
- Лозина-Лозинский Л.К. 1935. Pantopoda Арктических морей СССР. // Мат-лы по изучению Арктики. Вып.4. Всес. Арктический ин-т, Главсевморпуть. 140 с.
- Малахов В.В., Богомолова Е.В. 2001. Первая находка планктонной личинки морских пауков (Pantopoda) // Докл. РАН. Т.376. Вып.5. С.13–714.
- Шимкевич В.М. 1930. Многоколенчатые (Pantopoda). Вып.2 // Н.В. Насонов, Д.М. Федотов (ред.). Фауна СССР и сопредельных стран. Л.: Типография АН СССР. С.225–554.
- Arnaud F., Bamber R. N. 1987. The biology of Pycnogonida // Advances in Marine Biology. Vol.24. P.1–96.
- Behrens W. 1984. Larvenentwicklung und Metamorphose von *Pycnogonum littorale* (Chelicerata, Pantopoda) // Zoomorphology. Vol.104. P.266–279.
- Dogiel V.A. 1911. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Pantopoden // Zeitschr. wiss. Zool. Bd.98. S.109–146.
- Dohrn A. 1869. Über Entwicklung und Bau der Pantopoden // Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. Bd.5. S.138–157.
- Dohrn A. 1881. Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Mureabschnitte // Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Leipzig: W. Engelmann — P.3. 252 S.
- Fahrenbach W.H. 1994. Microscopic anatomy of Pycnogonida: I. Cuticle, epidermis, and muscle // J. Morphol. Vol.222. P.33–48.
- Fahrenbach W.H. 2000. Sea Spiders (Pantopoda) Web Page. <http://www-personal.monash.edu.au/~fgodevic/seaspider/> (01.10.2003)
- Hodge G.A. 1862. Observations on a species of pycnogon (*Phoxichilidium coccineum*) with an attempt to explain the order of its development // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.3. Vol.9. P.33–43.
- Hoek. 1881. Nouvelles études sur les Pycnogonides // Archives de Zoologie expér. génér. Vol.9. P.445–542.
- Jarvis J. H., King P.E. 1972. Reproduction and development in pycnogonid *Pycnogonum littorale* // Marine Biology. Vol.13. P.146–155.
- Kröyer H. 1840. Om Pycnogonidernes Forvandlinger // Naturhistorisk Tidsskrift. Bd.3. H.2–3. P.299–306.
- Loman I. 1907. Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden // Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. Deel.10. Nr.3. S.255–284.
- Meinert F. 1899. Pycnogonida // The Danish Ingolf-Expedition. Vol.3. Part 1. P.1–68.
- Meisenheimer J. 1902. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Die Entwicklung von *Ammonothea echinata* Hodge bis zur Ausbildung der Larvenform // Zeitschr. Wiss. Zool. Bd.72. H.2–3. S.191–248.
- Melzer R., Hess M., Dunkel Ch., Ludwig P., Smola U. 1996. Fine structure of the “slit organs” of the pycnogonid *Anoplodactylus petiolatus* (Anoplodactylidae) // Acta Zool. Vol.77. No.2. P.167–171.
- Morgan T. 1891. A contribution to the embryology and phylogeny of the pycnogonids // Studies from Biological Laboratory of John Hopkins University, Baltimore. Vol.5. P.1–76.
- Nakamura K. 1981. Postembryonic development of a pycnogonid, *Propallene longiceps* // J. Nat. Hist. Vol.15. P.49–62.
- Thiry Ph., Compere Ph., Bussers J.-C., Goffinet G. 1995. Ultrastructural organisation of the epidermal glands in the integument of the sea spiders *Nymphon gracile* Leach 1814, *Achelia longipes* Hodges 1864, *Pycnogonum littorale* (Strom, 1762) (Chelicerata, Pycnogonida) // Belg. J. Zool. Vol.125. P.207–213.