

*Рекомендовано Ученым и Учебно-методическим советами
биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова в
качестве учебно-методического пособия для студентов
биологического факультета МГУ*

К.Г. Михайлов. ОБЩАЯ АРАХНОЛОГИЯ. Краткий курс.
Часть 1. Введение. Малые отряды. Москва: Товарищество
научных изданий КМК. 2011. 65 с.

*Курс лекций «Общая арахнология» читается на кафедре эн-
томологии Московского государственного университета им.
М.В. Ломоносова с 2000 г., первоначально на 5-м курсе, в на-
стоящее время на 3-м курсе.*

*Первая часть краткого курса лекций включает вводные разде-
лы, общие обзоры трилобитов, хелицеровых, меростомовых,
паукообразных, а также малых отрядов арахнид — скорпио-
нов, телифонов (жгутохвостых), тартарид (схизопельтидий),
фринов (жгутоногих пауков), кенений (щупальцеходных), лож-
носкорпионов, сольпуг, сенокосцев и рицинулей. Во второй час-
ти предполагается дать обзор отряда пауков.*

Рецензент д.б.н., проф. К.В. Макаров (МПГУ)

© Московский государственный
университет им. М.В. Ломоно-
сова, 2011

© Товарищество научных изданий
КМК, издание, 2011

ISBN 978-5-87317-749-3

© Михайлов К.Г., текст, 2011

Введение

Система животного мира до сих пор подвергается изменениям. Причина этого — как развитие новых молекулярных, так и расширение традиционно-зоологических исследований. К сожалению результаты, получаемые молекулярными методами, часто взаимно противоречивы и зависят от точного соблюдения очень многих условий. Поэтому и они не могут считаться истиной в последней инстанции. То же относится и к другим методам, считавшимся «самыми современными» 20-30-40-50 лет назад: кладистической систематике, кариосистематике, феноетике и прочим.

Однако, одно из главных изменений системы животного царства — подразделение билатерально-симметричных животных на четыре большие группы типов, первоначально основанное на молекулярных данных, получило теперь и традиционно-биологические основания (см. Малахов, 2009). В настоящее время выделяют трохофорных, щупальцевых, линяющих и вторичноротых животных. Группа линяющих (Ecdysozoa) объединяет типы членистоногих и первичнополостных червей (нематод, головохоботных и некоторых других).

Подтип Хелицеровые (Chelicerata) относится к типу Членистоногих (Arthropoda). Ближайшими родственниками хелицеровых принято считать ископаемую группу Трилобитов (Trilobita), которые составляют еще один подтип членистоногих.

В настоящем курсе принята следующая система таксонов высокого ранга (у хелицеровых перечислены только рецентные группы):

- †Подтип Трилобиты (Trilobita).

- Подтип Хелицеровые (Chelicerata).

- Класс Меростомовые (Merostomata).

- Класс Паукообразные, или Арахниды (Arachnida).

- Отряд Скорпионы (Scorpiones).

- Отряд Телифоны, или Жгутохвостые (Uropygi).

- Отряд Тартариды, или Схизопельтидии (Tartarides, или Schizomida).

- Отряд Фрины, или Жгутоногие пауки (Amblypygi).

- Отряд Кенении, или Щупальцеходные (Palpigradi).

- Отряд Ложноскорпионы (Pseudoscorpiones).

- Отряд Сольпуги (Solifugae).

Отряд Сенокосцы (Opiliones, или Phalangida).
Отряд Рицинулеи (Ricinulei).
Отряд Пауки (Aranei).
Отряд Акариформные клещи (Acariformes).
Отряд Паразитиформные клещи (Parasitiformes).
Отряд Голотировые клещи (Holothyrida).
Отряд Клещи-сенокосцы (Opilioacarina).

Арахнология — наука о паукообразных животных — изучает хелицеровых в целом и первые десять отрядов арахнид, а акарология — наука о клещах — изучает четыре отряда клещей. Такое подразделение возникло исторически — вследствие большого практического значения клещей в медицине, ветеринарии и сельском хозяйстве. В данном курсе лекций вопросы акарологии не рассматриваются.

В тексте пособия термины (в основном морфологические), которые полезно запомнить, выделены *полужирным курсивом*.

Рекомендуемая литература по хелицеровым на русском языке немногочисленна. Это, в первую очередь, разделы по хелицеровым в «Жизни животных» (Ланге, 1969, 1984), отличающиеся от многих других очерков того же издания высокой квалификацией и оригинальностью изложения. Самые современные сведения о морфологии и сравнительной анатомии хелицеровых можно найти в учебнике «Зоология беспозвоночных» под редакцией В. Вестхайде и Р. Ригера (2008, с.462–512). В меньшей степени я рекомендую снабжённый многочисленными комментариями редакторов перевода учебник «Зоология беспозвоночных» Э. Рупперта и др. (2008, т.3., с.93–210); в этом руководстве больший упор сделан на функциональную морфологию и биологию. Обзор различных вариантов систем хелицеровых см. Еськов (1984). Анатомия скорпионов и пауков подробно разобрана в соответствующем выпуске «Большого практикума по зоологии беспозвоночных» (последнее издание — Иванов и др., 1983). Работы по отдельным отрядам см. в очерках соответствующих отрядов.

ТРИЛОБИТЫ

Трилобиты — вымершие морские членистоногие, особенно обильные в первой половине палеозойской эры и полностью исчезнувшие к её концу. Они особенно многочисленны в кембрийском периоде (570–500 млн. лет назад) и окончательно вымирают к концу перского периода (250 млн. лет назад). Трилобиты — одни из древнейших и наиболее примитивных членистоногих, отличающиеся однородностью (гомомонностью конечностей) и первичным метаморфозом. Их изучение позволяет понять организацию и развитие вышестоящих групп, в особенности родственных им хелицеровых.

Длина тела трилобитов 2–10 см, но встречаются как более мелкие (около 1 см), так и значительно более крупные формы — до 80 см длиной.

МОРФОЛОГИЯ

У примитивных форм тело состоит из двух отделов: слитной головы и расчленённого многосегментного туловища. Максимальное число сегментов туловища, известное у трилобитов — 42! При этом у трилобитов наблюдается очень примитивное свойство, не характерное для современных членистоногих — изменчивость числа сегментов тела, даже внутривидовая! Тело заканчивается небольшой анальной лопастью (*тельсоном*). У большинства трилобитов анальная лопасть и несколько задних сегментов сливаются, образуя третий, хвостовой отдел — *пигидий*. Тело делится продольными спинными бороздами на выпуклую срединную часть (*ось*, или *рахис*) и уплощённые боковые (*плевры*). Именно с тройным продольным и поперечным делением дела связано название «трилобиты», что означает трёхдольчатые. Покров спинной стороны очень плотный, а брюшной — тонкий перепончатый. Голова и пигидий были покрыты щитами, сегменты тела соединялись подвижно, что позволяло трилобиту сворачиваться на брюшную сторону. Но изредка встречались трилобиты, вообще лишённые свободных туловищных сегментов!

В состав головы входит головная лопасть — *акрон* и 5 после-ротовых сегмента. На дорсальной стороне головного щита акрону принадлежит пара сложных фасеточных глаз и пара простых глаз, а на вентральной стороне — пара нитевидных членистых усиков — антеннул, прикреплённых перед ртом. Позади рта рас-

положены 4 пары конечностей сегментов головы, которые по строению подобны друг другу и следующим за ними многочисленным ножкам туловища. У трилобитов мы наблюдаем очень примитивное свойство — полное отсутствие дифференциации туловищных конечностей. Они *гомономны*, и каждая конечность выполняет все три исходные функции: движения, питания и дыхания. Выраженные стерниты у трилобитов фактически отсутствуют, на их месте расположена *пищевая борозда*, аналогичная таковой у ракообразных.

Все конечности трилобитов двуветвисты, состоят из основания и двух членистых ветвей.. Помимо прочих функций, конечности трилобитов гнали воду по брюшной стороне тела вперед, к ротовому отверстию, доставляя туда органические частицы и мелких донных организмов. Пища дополнительно измельчалась с помощью жевательных отростков тазиков (кокс) ног — (*кокс*)*эндитов*. Эндиты каждой пары ног обращены друг к другу.

РАЗВИТИЕ

Развитие трилобитов представляло примитивный метаморфоз. Из яйца вылуплялась очень мелкая (до 1 мм длиной) личинка — *протаспис*. Самые ранние известные стадии личинки имеют цельное тело. Далее оно сразу делится на головную и анальную лопасти (акрон и тельсон) и 4 сегмента между ними, которые являются сегментами головы трилобита и, в отличие от остальных сегментов, образуются все одновременно и называются личиночными, или *ларвальными*. Новые, послеличиночные, или постларвальные сегменты один за другим обособлялись вперед от зоны роста, расположенной у переднего края анальной лопасти, т.е. путем *анаморфоза*. Достигнув полносегментного состояния, трилобит продолжал расти и линять, но новых сегментов обычно уже не появлялось, т.е. начинался период развития, называемый *эпиморфозом*.

В эмбриональном развитии водных хелицеровых — мечехвостов — также обнаружено 4 ларвальных сегмента, что служит одним из оснований сближения хелицеровых с трилобитами.

БИОЛОГИЯ

Трилобиты были исключительно морскими животными. В основном они обитали на мелководных участках моря и были донными животными, медленно ползающими и плавающими у дна. Очевидно, многие могли зарываться в ил, особенно формы с ост-

рым краем головного щита. Обитателями толщи ила считаются также некоторые формы с торчащими шипами и стебельчатыми глазами. Некоторые формы с длинными шипами на голове считаются плавающими. Утрата глаз некоторыми группами трилобитов в одних случаях может быть связана с жизнью в иле, в других — с жизнью в темноте на больших глубинах. Расселение трилобитов, вероятно, происходило на ранних личиночных стадиях. Мелкие личинки — протасписы — очевидно, были планктонными организмами и могли далеко переноситься течениями, способствуя широкому распространению, которое характерно для многих видов трилобитов.

Трилобиты были *сапрофагами* и немного хищниками. В одном из отложений обнаружен след какого-то донного животного, пересекающийся со следом трилобита. В месте пересечения след животного исчезает, что можно трактовать как поедание этого животного трилобитом.

СИСТЕМАТИКА

В настоящее время описано около 10 000 видов трилобитов. Трилобиты были очень многочисленны в кембрийский и ордовикский периоды, в силуре, девоне число видов постепенно, но неуклонно сокращается, и в перми они полностью исчезают. Отчетливое изменение морфологических признаков во времени, обилие видов и хорошая сохранность панцирей сделали трилобитов важнейшей группой руководящих ископаемых при изучении раннепалеозойских геологических систем.

ХЕЛИЦЕРОВЫЕ. Общий обзор

Хелицеровые — обширный и разнообразный подтип членистоногих. В современной фауне они представлены почти исключительно наземными формами, которых объединяют в класс паукообразных (Arachnida). Однако по происхождению хелицеровые — водные членистоногие, первоначально населявшие море. Водные формы, объединяемые в класс меростомовых (Merostomata), в основном вымерли. Из них до нашего времени дожили только несколько видов мечехвостов (отряд Xiphosura) — удивительным образом сохранившиеся «живые ископаемые». Вероятны предки хелицеровых — примитивные трилобиты.

Диагностические признаки хелицеровых — исчезновение усиков (антеннул), редукция и исчезновение сложных глаз и своеобразный способ объединения сегментов тела в отделы (*тагмозис*), что связано с функциональными особенностями конечностей. Тело хелицеровых исходно подразделено на 19 сегментов (в отличие от трилобитов!), при этом задние сегменты склонны к полной или частичной редукции.

1. У всех хелицеровых отсутствуют антенны (характерна также атрофия отдела мозга, иннервирующего усики — *дейтоцеребрума*), и их место занимает 1-я пара послеротовых конечностей, которые обычно имеют на конце клешни и получили особое название:

2. *Хелицеры* гомологичны 2-й паре антенн ракообразных (так считает большинство исследователей). Отсюда и название подтипа, что буквально означает «клешнеусые».

3. Тело делится на головогрудь (*просому*) и брюшко (*опистосому*). Конечности головогрудки служат для захвата и пережевывания пищи и для передвижения, а конечности брюшка выполняют дыхательную, половую и другие специальные функции. В состав головогрудки входят элементы головной лопасти — *акрона*, и последующие 6 сегментов. Акрону принадлежат глаза, расположенные на щите, покрывающем головогрудь, и срединный надротовой вырост — *эпистом* с верхней губой. 1-й сегмент несет клешневидные хелицеры, которые функционально не заменяют усики, а служат для захвата пищи.

За ними следует 2-я пара ротовых конечностей:

4. *Педипальпы*, или ногощупальца. Они состоят из основного членика — *коксы*, снабженного жевательным отростком — *кок-сэндитом*, и членистого щупальца. Среди конечностей головогрудки функции педипальп наиболее разнообразны. Коксы с коксэндитами почти всегда так или иначе участвуют в приеме пищи, а щупальца в основном служат органами осязания, но могут участвовать в передвижении или захвате добычи. Например, у мечехвостов педипальпы не отличаются от остальных 4 пар ног.

5. Конечности остальных четырех сегментов головогрудки — ноги — служат для передвижения. Но у ряда форм на тазиках I–III пар ног сохраняются жевательные отростки, и они также участвуют в пережевывании пищи.

6. Головогрудь и брюшко соединены посредством VII, так называемого предполового, сегмента, который лишен конечностей (у мечехвостов они имеются) и в той или иной степени недоразвит.

В составе опистосомы объединяются две группы сегментов.

7. Шесть передних, т.е. с VIII по XIII, имеют в той или иной степени недоразвитые видоизмененные конечности и образуют передний отдел брюшка — *мезосому*.

8. Следующие за ними шесть сегментов всегда лишены конечностей и образуют задний отдел брюшка — *метасому*, которая оканчивается хвостовым придатком (тельсон). В пределах подтипа наблюдается постепенная редукция метасомы и укорачивание брюшка.

I-й брюшной сегмент, по общему счету VIII — половой, на нем всегда расположено половое отверстие, а его конечности у ряда форм образуют половые крышки. Конечности следующих пяти сегментов у первичноводных форм представлены жаберными ножками, а у наземных превращаются в парные легкие, число которых различно и которые могут частично или полностью исчезать, заменяясь дыхательными трубками — трахеями.

Во внутреннем строении для хелицеровых характерна сложная система выростов кишечника — так называемая печень, клетки которой выделяют ферменты и способны к внутриклеточному перевариванию пищи (фагоцитозу).

В подавляющем большинстве хелицеровые откладывают яйца, но есть и живородящие формы. Яйца богаты желтком, и поэтому вылупляющаяся особь по своей организации сходна с взрослой, а послезародышевое развитие, как правило, протекает без превращений (метаморфоза), сопровождаясь ростом и линьками. Те стадии развития, которые у трилобитов были свободными, послезародышевыми и развивались путем длительного метаморфоза, у хелицеровых стали проходить в яйце в сокращенном виде. Такое явление известно у разных групп животных и называется *эмбрионизацией*.

Размеры тела: длина от десятков микрон до 90 см, у ископаемых — до 2 м.

Хелицеровые — очень древняя группа, первые морские представители подтипа известны уже из отложений кембрийского периода. Родство хелицеровых с трилобитами проявляется во многих признаках:

— гомология частей двуветвистых конечностей трилобитов и жаберных ножек водных хелицеровых. У тех и других конечность состоит из основания и двух ветвей: внутренней — собственно

членистой ножки и наружной — членистого придатка с жаберными листьями;

— у водных хелицеровых, как у трилобитов, рот расположен вентрально, в виде продольной щели между коксэндитами ног;

— четыре передних сегмента головогруды хелицеровых соответствует сегментам головы трилобитов и представляют ларвальные сегменты. Одновременное появление ларвальных сегментов описано у зародыша мечехвоста П.П. Ивановым и у примитивных клещей А.Б. Ланге. У некоторых хелицеровых (сольпуг, схизомид/тартарид, кенений) и во взрослом состоянии четыре передних сегмента головогруды объединены в отдел, соответствующий голове трилобита, а сегменты III и IV пар ног расчленены. Дальнейшее формирование постларвальных сегментов у трилобитов и хелицеровых происходит за счет деятельности околоанальной зоны роста. У трилобитов этот процесс происходит в послезародышевом развитии, а у хелицеровых — в эмбриогенезе.

Прототип хелицеровых наиболее полно олицетворяют древние морские меростомовые — эвриптериды (отряд Eurypterida), организация которых может быть выведена из трилобитообразной. При этом имели место два процесса: (1) атрофия органов чувств головы — усиков и затем сложных глаз, (2) подразделение однородных трилобитных конечностей на двигательно-жевательные и дыхательные и соответственное объединение сегментов тела в отделы.

1. От усиков, по крайней мере внешне, ни у кого из хелицеровых не осталось и следов. Сложные глаза атрофировались более постепенно, у большинства водных форм они имеются, но становятся меньше, чем у трилобитов, и в конце концов на их месте остается несколько простых глазков.

2а. Первая пара конечностей превратилась в хватательные хелицеры, следующие пять пар стали двигательно-жевательными, окружив укоротившуюся ротовую щель своими коксэндитами. В результате всех этих изменений голова как обособленный сегмент исчезла, а все шесть передних сегментов и акрон объединились в передний отдел тела — просому.

2б. Остальные сегменты образовали брюшко (опистосому), причем конечности его переднего отдела — мезосомы — в большей своей части сохранили дыхательную функцию жабр, а конечности заднего отдела — метасомы — атрофировались.

2в. Общее число сегментов тела сократилось до 19; функцию соединения головогруды и брюшка выполняет VII сегмент, за которым всегда следует сегмент с половым отверстием.

По В.Н. Беклемишеву, эволюция *метамерии* в ряду от трилобитов к высшим хелицерным сводилась к следующим изменениям:

- дифференцировка отделов тела (*тагм*), характеризующихся специализацией и/или редукцией их конечностей;
- фиксация числа сегментов в каждой из тагм;
- постепенная редукция сегментов метасомы, ведущая к укорочению тела;
- дифференцировка и постепенная редукция конечностей мезосомы;
- рудиментация или полная редукция VII сегмента, лежащего на сгибе между просомой и опистосомой;
- интеграция просомы: прежде всего, последовательное слияние тергитов просомы, ведущая во многих отрядах к образованию единого просомального щита — *карапакса*;
- S-образное изгибание оси тела, ведущее к (1) смещению головной лопасти вдоль дорсальной стороны назад и всего сегмента хелицер на дорсальную сторону тела и (2) смещению тергитов последних сегментов опистосомы на вентральную сторону со сдвигом анального отверстия по вентральной стороне вперед и с редукцией соответствующих сегментов;
- в ряде случаев — далеко идущая общая интеграция тела.

Итак, характерная черта организации хелицерных — это отсутствие *головы* как обособленного отдела. У других членистоногих, например, насекомых, голова — это подвижные передний отдел тела, на котором расположены основные органы чувств — усики и сложные глаза — и набор ротовых конечностей, специально приспособленных для приема пищи (*мандибулы*, *максиллы*). Ни один из этих компонентов головы у хелицерных не выражен. Усики у них исчезли, зрение ослабло, а ротовые конечности в собственном смысле (челюсти) так и не образовались — большинство конечностей просомы одновременно жевательные и двигательные. Дело в том, что первичноводные хелицерные — крупные формы с щитовидной головогрудью, тяжелым панцирем и ограниченными возможностями движения. Они обитали — и от-

части обитают — на мелководных участках моря и в опресненных водоемах. По способу добывания пищи это роющие бентоядные хищники — потребители малоподвижных беспозвоночных. Они отыскивают добычу «на ощупь» у себя под ногами, схватывают хелицерами и измельчают жевательными отростками ног. Ил роют передним острым краем головогрудного щита, а упором при рытье служит последняя пара ног и крепкая хвостовая нить, характерная для большинства меростомовых. При таком образе жизни необходимость совершенствования глаз как органов предметного зрения отпадает, а длинные нитевидные усики у переднего края тела становятся помехой при описанном способе рытья. Напротив, развитие клешневидных хелицер и сохранение жевательных эндитов близ рта на вентральной стороне весьма существенны при таком способе лова и поедания добычи.

Историческая судьба хелицеровых сложилась иначе, чем судьба двух других подтипов членистоногих — жабродышащих (ракообразных) и трахейнодышащих. Родина ракообразных — море или, по другим данным, пресноводные водоемы, здесь они возникли, и вся их длительная эволюция, за немногими исключениями, связана с водной средой. Родина трахейнодышащих, в первую очередь насекомых — суша, здесь они сформировались, достигли невиданного расцвета и господствуют по сей день. Родиной хелицеровых была водная среда — мелководье морей и, может быть, пресные воды. Здесь сложились основные черты организации этих животных. Но в дальнейшем, будучи уже водными членистоногими с целым комплексом приспособлений к водной среде обитания и, по-видимому, даже к довольно узкой форме жизни бентоядных хищников, хелицеровые начали выходить на сушу, и это происходило не раз и в различные эпохи. В море они не удержались и в большинстве вымерли.

Переход к жизни на суше требует многих специальных приспособлений. По типу индивидуального развития хелицеровые были подготовлены к этому. Путем эмбрионизации они избавились от архаического водного метаморфоза — наследия трилобитов. Однако по своей организации хелицеровые были типично водными членистоногими, для которых переход к сухопутной жизни был нелегкой задачей. Подробнее об этом см. в общем очерке паукообразных.

Традиционно хелицеровых подразделяют на два класса — Меростомовые (Merostomata) и Паукообразные (Arachnida). По сути, меростомовые — это собрание всех первичноводных хелицеровых, а паукообразные — наземных. За небольшими исключениями, филогенетические взаимоотношения между отрядами хелицеровых остаются неясными.

Класс МЕРОСТОМОВЫЕ (Merostomata)

Меростомовые — это древнейшие морские хелицеровые, дышащие жабрами. Сюда относятся вымершие палеозойские **Эвриптериды**, или Ракоскорпионы (Отряд Eurypterida), и **Мечехвосты** (Отряд Xiphosura), известные с силура и частью дошедшие до нашего времени.

Эвриптериды известны уже в кембрийском периоде; очевидно, их обособление от исходных трилобитообразных форм произошло еще раньше. Среди них были крупные, иногда гигантские формы, около 2 м в длину, т.е. самые крупные из членистоногих, когда-либо живших на нашей планете.

Строение эвриптерид наиболее полно олицетворяет прототип хелицеровых. Головогрудь (просома) покрыта щитом с простыми срединными и сложными боковыми глазами и несет 6 пар конечностей, из которых передние — хелицеры — служат для схватывания добычи, а остальные для передвижения и измельчения пищи с помощью жевательных отростков — коксэндитов. У мечехвостов присутствуют также *хилирии* — нерасчлененные придатки VII сегмента. Ни в одной другой группе хелицеровых этот сегмент не несет конечностей.

Брюшко (опистосома) состоит из 12 сегментов: 6 передних (мезосома) имеют конечности — половые крышки на VIII сегменте и жаберные ножки на остальных (обычно кроме IX); 6 задних сегментов (метасома) были лишены конечностей. Тело заканчивается **хвостовым члеником** с иглой, шипом или пластинчатым расширением на конце.

Эти чудовища, похожие на гигантских скорпионов, жили в солоноватых и пресных водах, реже на мелководье морей, ползая или медленно плавая у дна. Эвриптериды существовали в течение почти всей палеозойской эры. В силурийском периоде от них

обособляются водяные скорпионы, от которых в каменноугольном периоде уже возникают сухопутными формами.

Мечехвосты представляют большой эволюционный интерес как единственная сохранившаяся группа первичноводных хелицеровых. Их облик напоминает о чем-то древнем. Среди современных хелицеровых это гиганты, достигающие 50–90 см в длину.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

Тело мечехвоста состоит из массивной щитовидной головогруды (просомы) и слитного брюшка (мезосомы), несущего на конце твердую иглу (хвостовой шип), причлененную подвижно. Головогрудь и брюшко также соединены подвижно. На головогрудном щите имеются простые срединные глаза и сложные боковые. Последние состоят из многих глазков, напоминая фасеточные глаза трилобитов, но покрыты общей роговицей, не подразделенной на фасетки. Конечности головогруды группируются вокруг щелевидного рта, расположенного вентрально. Хелицеры более короткие, 3-члениковые; педипальпы и ноги длиннее, 7-члениковые; все они, кроме последней пары ног, имеют на конце клешни, а на основных члениках — жевательные отростки. Конечности головогруды выполняют разнообразные функции: схватывания и измельчения пищи, передвижения по грунту; задние ноги служат упорами при зарывании в песок или ил. Мечехвост, перегибаясь в месте сочленения головогруды и брюшка, упирается в грунт также хвостовой иглой и зарывается передним острым краем щита. С помощью задних ног самка выкапывает ямку в песке, куда откладывает яйца.

Мезосома имеет 6 пар конечностей, на VIII сегменте — половые крышки, на IX–XIII — жаберные ножки, которые, как у трилобитов, состоят из основания и двух ветвей — внутренней узкой, собственно ножки, и плоской наружной, несущей жаберные листочки. Первая пара жаберных ножек преобразована в защитные пластинки, так называемые *жаберные крышки*. Помимо дыхания, жаберные ножки служат для плавания. Мечехвост плавает, перевернувшись вентральной стороной тела вверх. В состав хвостового шипа, кроме тельсона, входят зачатки трех последних сегментов.

Прототипические черты сохранились и во внутреннем строении мечехвостов. Крупная печень состоит из многих железистых долек, открывающихся своими протоками в среднюю кишку. Органом выделения служит пара коксальных желез, расположенные

в головогрудь. Каждая железа состоит из сильно извитого протока, соединяющего четыре следующих друг за другом мешковидных выпячивания. Эти целомические мешочки представляют собой остатки **целома**, сильно редуцированного у линяющих животных. Коксальные железы похожи на целомодукты кольчатых червей, но это сходство не свидетельствует о близком родстве хелицеровых (членистоногих) и кольчатых червей; оно коренится в общем дальнем предке всех билатеральных животных, к которым относятся и трохофорные животные (в т.ч. кольчатые черви), и линяющие (в т.ч. членистоногие). В связи с жаберным дыханием хорошо развита кровеносная система. Сердце длинное, трубчатое, с 8 парами щелевидных отверстий — **остий**, передней и несколькими парами боковых артерий, которые сливаются в боковые стволы. Кровь (гемолимфа) через артерии изливается в полости между органами, собирается в систему полостей — синусов, поступает к жабрам, возвращается в окологердечный синус — **перикардий** — и оттуда поступает через остии в сердце. Гемолимфа содержит дыхательный пигмент — **гемоцианин**, придающий ей синеватый оттенок.

Центральная нервная система представлена надглоточным ганглием (мозгом) и связанной с ним нервной цепочкой, состоящей из 5 отдельных (головогрудных) и далее 6 попарно слившихся (брюшных) пар ганглиев. От мозга отходят глазные и антеннальные нервы, причем последние у хелицеровых сохранились только у мечехвостов, указывая на когда-то бывшие усики.

Половые железы парные, с многочисленными разветвлениями. Половые отверстия также парные, расположены в основании половых крышек.

БИОЛОГИЯ

Мечехвосты преимущественно хищники и сапрофаги, но известны случаи поедания водорослей. При содержании в аквариуме они охотно поедают мясо. В отличие от паукообразных, к внекишечному пищеварению мечехвосты не способны.

Живут мечехвосты в мелководных участках моря, обычно на глубине 4–40 м, могут проникать в пресные воды и устья рек.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Во время размножения мечехвосты выходят на берег и иногда массами скапливаются у берегов. Самцы удерживаются на спине самок клешнями 1-й пары ног, и так пары выползают на песок в

полосе прилива. Самка выкапывает задними ногами ямку около 15 см глубиной и откладывает в нее яйца, число которых у разных видов различно, от 200 до 1 000. У мечехвостов сохранился наружный способ осеменения: Самка роет ямки и кладет яйца повторно, обычно до 10–15 раз, располагая кладки в ряд вдоль берега.

Яйца округлые, 1,5–3,3 мм в диаметре, богаты желтком. Они развиваются в песке, периодически увлажняемом приливами. Эмбриональное развитие длится около 6 недель. Зародыш мечехвостов проходит четырехсегментную стадию, соответствующую личинке трилобитов — протаспису. Последующие сегменты образуются один за одним из преданальной зоны роста. В отличие от трилобитов процесс сегментации происходит не в послезародышевом развитии, а в яйце. Вылупляющаяся личинка мечехвоста называется трилобитной вследствие ее внешнего сходства с трилобитами. Задние сегменты брюшка еще недоразвиты и лишены пока конечностей, а само брюшко вместо хвостового шипа заканчивается небольшим щитком. Послезародышевое развитие сопровождается длительным ростом и линьками. Мечехвосты долговечны, не теряют способности линять в течение всей жизни и многократно периодически размножаются.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

В современной фауне известно 4 (или 5, с точки зрения других исследователей) видов мечехвостов, относимых к 3 родам семейства *Xiphosuridae*. Распространены у атлантических берегов Америки, у берегов Юго-Восточной Азии, Китая и Японии.

Один из ныне живущих видов известен в ископаемом состоянии начиная с миоцена.

Класс ПАУКООБРАЗНЫЕ, или Арахниды (Arachnida)

Паукообразные, или Арахниды — это собрание всех наземных хелицеровых. Их насчитывается около 100 000 видов, и они очень разнообразны по облику. Различают 14 отрядов современных арахнид и несколько ископаемых.

(«Арахна» — по-гречески «паук». В древнегреческих мифах это имя девушки, которая, по преданию, достигла такой высоты в ткацком искусстве, что осмелилась вызвать на состязание саму

богиню Афины. Арахна выткала ткань не хуже Афины, но та в наказание за дерзость состязаться с богами не признала ее достоинств. В отчаянии Арахна хотела повеситься, и тогда Афина превратила ее в паука, вечно ткущего свою паутину.)

При большом разнообразии арахнид основные признаки хелицевых свойственны им всем. Тело состоит из головогруды (просомы) и брюшка (опистосомы), соединенных в области VII, предполового, сегмента. Усиков нет, глаза простые. Конечности головогруды — хелицеры, педипальпы и четыре пары ног — служат для захвата пищи и передвижения, конечности брюшка видоизменены, выполняют дыхательную и другие специальные функции и в значительной степени атрофированы. Отличия арахнид от первичноводных хелицевых обусловлены приспособлениями к жизни на суше. Главные из них:

- превращение жаберных ножек в легкие и далее замена их дыхательными трубками — трахеями;
- дальнейшая концентрация отделов тела, укорочение опистосомы; во многих случаях редукция VII (предполового) сегмента;
- приспособление ног для передвижения по суше, а околоротовых конечностей для питания полужидкой пищей — содержащим жертвы, предварительно растворенным пищеварительными соками, т.е. образование предротовой полости и переход к внекишечному пищеварению;
- ротовое отверстие сдвигается вперед;
- ряд изменений жизненного цикла;
- общее уменьшение размеров.

МОРФОЛОГИЯ

Строение **головогруды** (просомы) в общем однотипно. Обычно все 6 сегментов просомы слиты и она покрыта цельным головогрудным щитом. Но у сольпуг, тартарид (схизомид), кенений и части клещей слиты только четыре передних сегмента, отвечающие сегментам головы трилобитов. Они покрыты головным щитом (*пропельтидием*), а сегменты III и IV пар ног имеют свои тергиты, — состояние, более примитивное, чем даже у меростомовых.

Подавляющее большинство арахнид — хищники, питающиеся живой добычей, главным образом насекомыми. При этом покровы жертвы разрываются и внутрь вводятся пищеварительные соки, которые растворяют белки. Затем разжиженное содержи-

мое жертвы всасывается. Питание полужидкой пищей послужило одной из причин того, что у арахнид околоротовые конечности не приобрели характера челюстей в таком виде, как у насекомых. А сдвиг ротового отверстия вперед, возможно, как-то коррелирует со способом охоты арахнид — ведь добыча в большинстве случаев находится перед наземным животным, а не под ним.

Хелицеры служат для схватывания и разрывания добычи. Для пережевывания их используют скорпионы, сольпуги сенокосцы, ложноскорпионы и некоторые клещи. Хелицеры обычно короткие, клешневидные, иногда их концевой членик имеет вид когтя, на конце которого открывается проток ядовитой железы (например, у пауков), или же они колющие, игловидные (у многих клещей). Тазики **педипальп** имеют отростки — эндиты, но они обычно не служат для пережевывания пищи, а ограничивают ***предротовую полость***, на дне которой расположено ротовое отверстие. Верхняя стенка этой полости образована эпистомом с верхней губой. Изнутри на эндитах педипальп и в глотке имеются волоски, через которые фильтруется полужидкая пища. После питания твердые частички очищаются с волосков другими конечностями и выбрасываются.

Щупальца педипальп служат органами осязания, но иногда они участвуют в передвижении (сольпуги, кенении) или они хватательные, с клешнями (скорпионы, ложноскорпионы) или когтевидными выростами (жгутоногие).

В строении ног характерно образование членистой ***лапки*** с коготками — приспособление к хождению на суше. Жевательная функция ног у арахнид утрачена, но коксэндиты у примитивных форм частично сохраняются. Ноги, особенно передние, богато оснащены осязательными волосками и наряду с щупальцами педипальп имитируют исчезнувшие усики.

Наибольшее разнообразие наблюдается в строении **брюшка**. Число сегментов его заднего отдела — ***метасомы*** — постепенно сокращается, и брюшко укорачивается. Только у скорпионов метасома («хвост») состоит, как у эвриптерид, из 6 сегментов и концевого членика, а общее число сегментов тела равно 19. У жгутоногих и пауков в метасоме 5 сегментов, у сольпуг, кенений, сенокосцев и рицинулей — 4, у ложноскорпионов — 3, у примитивных клещей — 1–2, у некоторых паразитических клещей исчезает не только метасома, но и несколько сегментов ***мезосомы***. У не-

которых отрядов оставшиеся сегменты метасомы имеют вид маленького стебелька (*постабдомена*), иногда с членистой хвостовой нитью. Степень развития соединительного предполового сегмента различна. У скорпионов, сенокосцев и рицинулей он не выражен, у ложноскорпионов и части клещей он, напротив, развит как соседние. В обоих случаях брюшко широким основанием примыкает к головогрудь. У других арахнид этот сегмент меньше остальных и иногда представлен узким стебельком, подвижно соединяющим головогрудь и брюшко. Степень слияния сегментов брюшка различна. Обычно их границы хорошо различимы, но у большинства пауков и клещей границы сегментов исчезают. У многих клещей и головогрудь с брюшком сливаются в одно целое.

Конечности брюшка у арахнид превращены в легкие и другие специальные образования. Они имеются только на сегментах метасомы. Наиболее полный набор видоизмененных брюшных конечностей сохранился у скорпионов: половые крышки на VIII сегменте, гребневидные органы на IX, четыре пары легких на X–XIII сегментах. У жугохвостых, жугоногих и четырехлегочных пауков по паре легких расположены на VIII и IX сегментах, у схизомид (тартарид) и двулегочных пауков — только одна пара легких на VIII сегменте. У всех пауков конечности X и XI сегментов превращены в паутинные бородавки. Рудиментами конечностей брюшка являются и коксальные органы, имеющиеся на VIII–X сегментах у кенений и части клещей, у которых на брюшке нет органов дыхания. Они имеют вид маленьких выпячивающихся мешочков, наполняемых гемолимфой, и, по-видимому, служат органами чувств, определяющими влажность — гигрорецепторами.

Покровы арахнид образованы хитинизированной кутикулой со слоем подстилающих плоских клеток — гиподермой. Щитки и членики конечностей образованы твердой кутикулой, а в сочленениях между ними кутикула более тонкая, эластичная. Наиболее тверда кутикула коготков ног и пальцев хелицер. Строение наружного скелета арахнид различно и в той или иной мере отражает степень слияния сегментов. Головогрудь чаще всего защищена сверху твердым щитом (карапаксом), между тазиками ног иногда имеется грудная пластинка (стернум). Тергиты и стерниты брюшка обычно посегментно расчленены. Но у части сенокосцев и многих клещей тергиты срастаются друг с другом и с головогрудным щитом, образуя цельный спинной щит, а иногда к ним примыкает

и часть стернитов брюшка, так что тело заковано в панцирь. В других случаях, например у пауков, щиты имеются на головогрудях, а брюшко покрыто эластичной кутикулой. Среди низших почвенных и эндопаразитических клещей есть формы с очень тонким покровом, лишенные щитков.

АНАТОМИЯ

Будучи хищниками, арахниды принуждены справляться подчас с сильной добычей. Мускулатура хорошо развита, особенно мышцы головогруды, приводящие в движение конечности. Но разгибание конечностей осуществляется за счет гидравлики, т.е. давления гемолимфы — по крайней мере у форм, головогрудь и брюшко которых соединены стебельком.

Разнообразны **железы** покровного (гиподермального) происхождения: железы предротовой полости пауков, лобные и анальные железы жгутоногих, пахучие железы сенокосцев и проч. К этой же категории относятся ядовитые и паутинные железы. Первые имеются у скорпионов в концевом членике брюшка, у пауков (открываются на крючках хелицер), а также у ложноскорпионов и некоторых клещей. Ядовитый аппарат скорпионов и пауков служит весьма эффективным способом нападения и защиты. Паутинные железы имеются у ложноскорпионов, некоторых клещей и пауков. У последних они особенно развиты и открываются многочисленными отверстиями на брюшных паутинных бородавках.

Органы чувств образуются путем дифференциации клеток покровного эпителия.

Глаза имеются на просоме в разном числе: до 5 пар у скорпионов, обычно 4 пары у пауков и жгутоногих, 1–2 пары у большинства других; многие клещи и рикцидулеи слепы. Глаза паукообразных построены по типу простых глазков. В глазу имеется диоптрический аппарат — хрусталик, образованный прозрачным утолщением кутикулы, и стекловидное тело, а под ним слой чувствительных клеток, связанных волокнами зрительного нерва с мозгом. Пара срединных глаз и боковые различаются в деталях строения. Зрительные возможности большинства арахнид ограничены, они воспринимают вариации освещенности и движение. Лучше других видят сольпуги и бродячие пауки. Среди последних пауки-скакунчики обладают предметным зрением, но различают форму на сравнительно близком расстоянии.

Слабое зрение компенсируется **осязанием**, играющим перво-степенную роль в поведении арахнид. На теле и конечностях имеются многочисленные осозательные волоски, к основаниям которых подходят нервные окончания чувствительных клеток. По величине и форме эти волоски у арахнид чрезвычайно разнообразны. Кроме того, имеются специальные клетки, воспринимающие колебания — **трихоботрии**. Эти своеобразные органы развиты на педипальпах и ногах, иногда на туловище (у части клещей). Длинный торчащий волосок, иногда утолщенный на конце, прикрепляется тонкой мембраной на дне воронковидного углубления. Малейшее сотрясение или дуновение воздуха приводит его в колебания, которые воспринимаются группой чувствительных клеток.

Специализированные механорецепторы — лировидные органы — воспринимают степень натяжения кутикулы. Они расположены преимущественно на туловище и конечностях. Это микроскопические щели в кутикуле, затянутые тонкой мембраной, к которой подходит окончание чувствительной клетки.

У арахнид имеются и органы химического чувства, обонятельные и вкусовые. Сложно устроенные обонятельные **тарзальные органы** располагаются на лапках передних ног. Чувствительные вкусовые клетки найдены в стенках глотки у пауков.

Нервная система концентрированная. Отсутствие обособленной головы, усиков и сложных глаз привело к тому, что надглоточный ганглий (головной мозг), иннервирующий у членистоногих эти органы, в той или иной степени объединяется с головогрудной нервной массой. У скорпионов имеется парный надглоточный ганглий, связанный тяжами с подглоточным ганглиозным скоплением, и 7 ганглиев брюшной нервной цепочки. У сольпуг, кроме общей нервной массы, остается один брюшной узел; у большинства арахнид вся нервная цепочка сливается в головогрудную массу.

Кишечник подразделяется на переднюю, среднюю и заднюю кишку. Как и у всех членистоногих, передняя и задняя кишка имеют эктодермальное происхождение, а средняя кишка — энтодермальное. Ротовое отверстие арахнид ведет в расширение — снабженную мышцами глотку, которая служит для насыщения полужидкой пищи. Глотка переходит в тонкий пищевод, который у некоторых форм, например пауков, имеет еще расширение — сосательный желудок. Средняя кишка обычно образует несколько

пар слепых выростов, увеличивающих ее вместительность и всасывающую поверхность. В брюшке слепые выросты кишечника хорошо развиты и образуют крупный железистый орган — **печень**. Клетки печени выделяют пищеварительные ферменты, и в них происходит внутриклеточное переваривание пищи. Задний отдел средней кишки образует клоаку, в которой скапливаются экскременты и экскрет выделительных мальпигиевых сосудов. Эти отбросы выводятся через короткую заднюю кишку и анальное отверстие.

В кишечник арахнид в большинстве случаев попадает только жидкая пища, все крупные частички задерживаются фильтрами предротовой полости и глотки. Будучи прожорливыми хищниками, арахниды способны принимать большое количество пищи и потом долго голодать. Последнее возможно благодаря накоплению питательных веществ в запасной ткани, подобной жировому телу насекомых.

Выделительными органами служат коксальные железы и мальпигиевы сосуды. **Коксальные железы** состоят из экскреторного мешочка, извитого протока (лабиринта) и выводного канала и сохраняются обычно в числе 1–2 пар, открываясь у оснований ног. Подробнее о них см. выше в разделе о меростомовых. **Мальпигиевы сосуды** у арахнид имеют энтодермальное происхождение, а у насекомых — эктодермальное! Это 1–2 пары слепо замкнутых, иногда ветвящихся трубочек, которые открываются в кишечник близ клоаки. В клетках их стенок накапливаются экскреты, выводимые затем в клоаку. Выделительную функцию выполняют, кроме того, кишечник, печень, клоака и особые клетки — нефроциты, имеющиеся в полостях между органами. Главный продукт выделения арахнид — гуанин. Это вещество в организме находится в определенных биохимических отношениях с черным пигментом меланином, вместе с ним обуславливая окраску покровов.

Строение дыхательной и кровеносной систем тесно связано.

Дыхательная система. Органы дыхания арахнид двойственны по природе. Это органы локализованного дыхания — легкие, образовавшиеся из брюшных жаберных ножек водных форм, и органы диффузного дыхания — трахеи, возникающие вновь, как более совершенно приспособление для дыхания атмосферным воздухом.

Каждый легочный мешок (легочная книжка) вдаётся внутрь от щелевидной стигмы. От его внутренней стенки отходят многочисленные листовидные карманы, сложенные подобно страницам книги. В карманах циркулирует гемолимфа, а между ними проникает воздух. Гемолимфа, обогащенная кислородом, разносит его к органам и тканям. Очевидно, лёгкие возникали у паукообразных несколько раз параллельно — так как они расположены на различных сегментах брюшка у разных отрядов (см. выше, о придатках мезосомы).

Трахеи представляют собой трубки, неветвистые или ветвящиеся, которые доставляют воздух непосредственно к органам и тканям. Их стенки образованы продолжением наружного покрова и выстланы кутикулой, обычно имеющей опорные утолщения: трахеи легко изгибаются, и стенки их не спадаются.

Число пар легких различно, и в ряде случаев они отсутствуют, заменяясь трахеями, а у некоторых мелких форм нет ни легких ни трахей и дыхание кожное (кенении, часть клещей). Число трахейных стволов также различно, причем они могут открываться стигмами в разных местах: на сегментах брюшка, по бокам головогруды, у оснований хелицер, что указывает на их независимое происхождение у разных арахнид. В некоторых случаях трахеи занимают место легких (у сольпуг и двулегочных пауков) и, по-видимому, возникли из них. В целом у арахнид трахейная система гораздо менее развита, чем у насекомых; дыхательные сокращения брюшка, которые так характерны для крупных насекомых (у ос, например), у паукообразных мало известны.

Кровеносная система хорошо развита у крупных форм, дышащих легкими. Имеется пульсирующий спинной сосуд — сердце с несколькими парами боковых отверстий — *остий*, снабженных клапанами. От сердца отходят передняя и задняя аорты и несколько посегментных пар артерий, которые ветвятся. Гемолимфа (кровь) из сердца через артерии изливается в систему лакун — пространств между органами, собирается в легочные синусы, обогащается кислородом в легочных карманах, по легочным венам возвращается в околосердечное пространство и через остии — в сердце. По мере перехода от легочного дыхания к трахейному кровеносная система становится менее развитой, уменьшается число артерий и остий сердца. Так, у скорпионов и большинства жгутоногих остий 7 пар, у сольпуг — 6, у пауков — от 5 до 2, у

сенокосцев — 2 пары, у клещей сердце в виде маленького мешочка парой остий или оно отсутствует. Гемолимфа обычно бесцветна, в ней имеются кровяные клетки нескольких типов.

Арахниды раздельнополы. **Половые железы** — яичники и семенники — расположены в брюшке и в исходном состоянии парны. В ряде случаев наблюдается объединение правой и левой гонад. Так, у самцов скорпионов семенники парные, каждый состоит из двух трубок, связанных перемычками; у самок яичник один и состоит из трех трубок, из которых средняя есть результат слияния двух трубок. У многих арахнид парные гонады срастаются концами в кольцо. Парные яйцеводы и семяпроводы открываются непарным половым отверстием на VIII сегменте. Устройство выводной части половой системы и совокупительные приспособления разнообразны. У самок обычно имеется расширение яйцеводов — матка и семяприемники, в которых и сохраняется сперма.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Биология размножения разнообразна. Наружное осеменение, свойственное водным хелицеровым, сменяется на суше внутренним, сначала свободным сперматофорным, а далее различными способами копуляции. При сперматофорном осеменении сперматозоиды заключены в специальный мешочек — ***сперматофор***, выделяемый самцом и защищающий сперму от высыхания. В наиболее примитивных случаях, у многих клещей, живущих во влажной почве, ложноскорпионов, самцы оставляют сперматофоры на субстрате, а самки захватывают их наружными половыми органами. При этом особи совершают характерные взаимные движения — брачные танцы. У многих арахнид самец тем или иным способом переносит сперматофор в половое отверстие самки, что чаще делается с помощью хелицер, имеющих для этого особые приспособления. Наконец, у ряда форм сперматофоров нет и сперма вводится с помощью специальных копулятивных органов. Последние образуются либо в составе собственно наружного полового аппарата (у сенокосцев), либо для копуляции служат совсем иные органы, например концевые членики щупалец педипальп у пауков, членики третьей пары ног у ризинулей. Копуляция сопровождается подчас очень сложным поведением партнеров и проявлением целой цепи инстинктов, особенно у пауков. Эволюция

способов осеменения у членистоногих, в т.ч. у хелицеровых детально рассмотрена М.С. Гиляровым (1970).

У некоторых клещей наблюдается **партеногенез**, т.е. развитие неоплодотворенных яиц. Иногда самцы появляются периодически, а в остальное время развитие партеногенетическое.

Арахниды в большинстве откладывают яйца, но есть и живородящие формы (часть скорпионов, некоторые клещи и др.). Плодовитость очень различна. Чаще она составляет несколько сотен яиц, но есть некоторые паразитические клещи, у которых самка откладывает до 30 000 яиц. Обычно яйца откладываются общей кладкой по несколько десятков или сотен. В течение жизни бывает одна или несколько кладок, что зависит от биологии вида и длительности жизни самки. Среди мелких арахнид есть формы, у которых яйца созревают и откладываются по одному; общая плодовитость при этом невелика.

Яйца арахнид, как правило, богаты желтком. В связи с этим основные процессы формирования организма протекают в эмбриональный период, и из яйца вылупляется особь, похожая на взрослую, только меньшего размера. Послезародышевое развитие прямое, без метаморфоза, сопровождается ростом и линьками. Этот тип развития унаследован арахнидами от водных хелицеровых, у которых произошла **эмбрионизация** первичного метаморфоза. Только у клещей в связи с малыми размерами и меньшим запасом желтка в яйце послезародышевое развитие представляет своеобразный метаморфоз.

В связи с большим запасом желтка дробление яйца в большинстве случаев поверхностное: ядра, делясь, выходят на поверхность желтка, где образуется слой клеток (бластодерма). Желток при этом обычно не делится. Зародышевые листки арахнид были впервые открыты у скорпионов в 1870 г. И.И. Мечниковым и в дальнейшем найдены у многих форм. Изучение эмбрионального развития позволяет лучше понять строение взрослых форм. Например, в тех случаях, когда у взрослых исчезает сегментация, она бывает выражена у эмбрионов (пауки и др.). В эмбриональном развитии удастся проследить, как зачатки конечностей брюшка превращаются в легкие и другие органы и т.д.

У многих арахнид наблюдается **охрана потомства**. Самка откладывает яйца в специально вырытую норку и остается при них. У пауков яйца оплетаются паутиным коконом, который самка

обычно охраняет в гнезде или носит при себе. Вылупившиеся молодые особи обычно в первое время не питаются активно, пищей им служит эмбриональный желток, остающийся в кишечнике. Молодь в этот период держится в гнезде или на теле матери (у скорпионов, жгутохвостых, ряда бродячих пауков и др.) и, только перелиняв, переходит к самостоятельной жизни.

По общему характеру **жизненного цикла** арахниды весьма различны. В этом отношении можно наметить два типа, между которыми имеются переходы. Один крайний тип представляют крупные долговечные формы, живущие по много лет и периодически размножающиеся. Таковы, например, некоторые тропические скорпионы, жгутоногие. Некоторые виды живут до 25 лет и всю жизнь не теряют способности линять. При этом типе жизненного цикла индивидуальное развитие длительное и половая зрелость достигается после долгого роста. Особи обычно не образуют массовых скоплений, и вообще численность таких форм в природе относительно невелика. Этот долговечный способ жизни, связанный с крупными размерами или даже гигантизмом и многократным периодическим размножением, очевидно, унаследован арахнидами от водных хелицеровых и вообще не характерен для наземных членистоногих. Среди водных форм меростомовые, а также многие крупные ракообразные по жизненному циклу именно таковы. На суше этот тип удержался только у некоторых арахнид, живущих во влажных тропиках, где условия жизни, так сказать, тепличные. Среди трахейнодышащих известную аналогию представляют некоторые гигантские тропические многоножки-кивсяки.

Для большинства арахнид характерен другой, противоположный жизненный тип, который в своих крайних вариантах представлен у многих клещей. Эти мелкие арахниды недолговечны, но зато развиваются очень быстро, причем поколения следуют друг за другом, пока есть подходящие условия. Как только условия становятся неблагоприятными, все активные особи погибают, но остаются покоящиеся яйца или специальные формы (молодые или взрослые), способные переносить неблагоприятные условия (высыхание, низкую температуру, отсутствие пищи и т.п.). При наступлении подходящих условий покоящиеся формы пробуждаются, начинается активная жизнь, размножение и в короткий срок

численность восстанавливается. Этот эфемерный тип жизни, связанный с малыми размерами, высокой скоростью развития и обычно с наличием специальных переживающих стадий, очень характерен для наземных членистоногих вообще, в частности для насекомых. Он, несомненно, есть важнейшее биологическое приспособление к жизни на суше, где условия гораздо более изменчивы, чем в море. Помимо всякого рода случайных изменений среды, на выработку этого жизненного типа оказываются влияние периодические сезонные явления, особенно резкие в умеренном климате.

Большинство арахнид, например пауков, подобно многим насекомым, представлено односезонными формами, которые в течение лета успевают проделать одну генерацию. Зимуют обычно яйца или молодь, которая размножается в следующем году. Реже у арахнид бывает 2–3 генерации в год, и только некоторые клещи успевают пройти за год много генераций.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ

Не вызывает сомнений, что все арахниды произошли от водных хелицерных. Как мы видели, переход к жизни на суше сопровождался выработкой многих приспособлений:

- жаберное дыхание сменилось легочным, а далее стало дополняться и заменяться трахейным;
- число сегментов тела сократилось, брюшко концентрировалось как монолитный отдел;
- произошла дальнейшая специализация конечностей головогруды. Ноги потеряли жевательную функцию, лапки расчленились, и возникло стопохождение;
- ротовое отверстие сдвинулось вперед;
- широкое распространение получило внекишечное разжижение пищи, и окологротовые конечности приспособились к этому своеобразному способу питания;
- дифференцировалась сложная система кожных органов чувств, особенно осязательных;
- изменения произошли и во внутреннем строении: концентрация нервной системы, дополнение и замена выделительных коксальных желез мальпигиевыми сосудами, сокращение кровеносной системы в связи с переходом к трахейному и кожному дыханию, особенно у мелких форм и др.;

– изменение биологии размножения: водный тип наружного осеменения сменился внутренним — сначала свободным сперматорфорным, а далее разнообразными способами копуляции; в ряде случаев возникло живорождение, охрана потомства;

– выработался эфемерный тип жизни, свойственный наземным членистоногим: способность заканчивать развитие в ограниченный срок, недолговечность и сравнительно малые размеры взрослой формы, наличие переживающих стадий.

Так была решена задача перехода к сухопутной жизни.

Но предки арахнид были достаточно специализированными водными хелицеровыми, и при выходе на сушу новые приспособления могли развиваться лишь на основе уже сложившейся, весьма своеобразной организации водных форм, что создало ряд ограничений. Рассмотрим те ограничения и трудности, которые пришлось преодолевать и обходить арахнидам, с сравнением с насекомыми — трахейнодышащими членистоногими, наземными по своей природе.

1. Так, дыхание с помощью легких, образовавшихся из жаберных ножек, у членистоногих с их незамкнутой кровеносной системой представляет гораздо менее совершенный способ газообмена, чем трахейное дыхание. Защита от пересыхания — главной опасности на суше — при локализованном легочном дыхании несовершенна, и действительно большинство арахнид при дыхании нуждается в сильно увлажненном воздухе. Поскольку арахниды встали на путь легочного дыхания, трахейная система не развилась у них в должной степени. Только сольпуги и сенокосцы по степени развития трахей напоминают насекомых. Мелкие тонкокожие арахниды (многие клещи, кенении), живущие во влажном почвенном воздухе, вообще избавлены от противоречивого по природе легочно-трахейного аппарата и дышат через покровы.

2. Многие ограничения в жизни на суше создались благодаря отсутствию обособленной подвижной головы с усиками и челюстями и в особенности атрофии сложных глаз. Арахниды были вынуждены пойти по пути совершенствования в основном осязания, имитируя усики конечностями. Ориентация в окружающем мире «на ощупь», помимо прочих неудобств, ограничивает эффективность охоты бродячего хищника. Вместо питания с помощью набора специальных ротовых конечностей — челюстей, приспособляемых для приема разнообразной пищи, что свойственно насекомым, у арахнид выработался очень однотипный способ

питания разжиженным содержимым жертвы, т.е. почти поголовное хищничество. Только часть клещей сумела выбраться из этого однообразия.

3. Прямое укороченное послезародышевое развитие, связанное с обилием желтка в яйце и поздним вылуплением, при всех преимуществах имело ту отрицательную сторону, что на его основе не могли возникнуть сложные формы метаморфоза, какие свойственны насекомым и открыли перед ними широчайшие возможности приспособления к различным условиям жизни. Только клещи с их своеобразным метаморфозом в этом отношении стали соперничать с насекомыми.

В том, как и в какой степени преодолевались эти исторически сложившиеся ограничения, отряды арахнид различны. Эволюционные возможности арахнид наглядно обнаруживаются при сопоставлении видового разнообразия и распространения отрядов. Из общего числа видов (свыше 95 000, см. приложение) львиная доля приходится на пауков (свыше 41 000 видов) и клещей (чуть менее 40 000 видов в 4 отрядах). Из остальных чуть менее 6 500 видов составляют сенокосцы, около 3 400 — ложноскорпионы. Прочие отряды насчитывают по несколько стоен или даже десятков видов. Такие соотношения не случайны. Маловидовые отряды — это как раз арахниды, в образе жизни и распространении которых отчетливо проявляются вышеуказанные ограничения. Все эти арахниды теснейшим образом связаны с почвой и различными укрытиями, где воздух достаточно влажен. Это бродячие хищники, в большинстве ночные, которые ловят добычу «на ощупь» и прячутся днем в трещинах почвы, под камнями, в норах или постоянно живут под пологом растительности, в лесной подстилке, древесной трухе и т.п. В своем распространении эти отряды ограничены теплыми странами. Лишь небольшое число видов сенокосцев и ложноскорпионов встречается в умеренных широтах.

Иную картину представляют пауки и клещи. Среди арахнид по существу только они сумели вполне преодолеть или, вернее сказать, обойти историческую ограниченность своего класса. Немногочисленные примитивные представители этих групп — низшие норовые и бродячие пауки и примитивные клещи — по экологическому облику еще стоят в одном ряду с другими арахнидами, но дальнейшая судьба пауков и клещей совсем иная.

Решающее значение в эволюции **пауков** имела паутина, которая первоначально использовалась для устройства яйцевых коконов и выстилания убежищ, а далее стала применяться и для постройки ловчих сетей. В жизни высших тенетных пауков паутина — это всё. Это убежище для паука и ловушка для его добычи. В убежище создается благоприятный микроклимат, особенно важный для дыхания, здесь паук подстерегает добычу, укрывается от врагов и непогоды. Добыча попадает в ловчую сеть, схватывается «на ощупь» при минимальном участии зрения и убивается с помощью хелицер, которыми впрыскивается яд. На паутине происходит спаривание, из нее сплетается яйцевой кокон, в ней укрывается неокрепшая молодь, на паутинках молодые паучки разносятся ветром и т.д. Пауки со своими паутинными приспособлениями проникли во всевозможные места обитания, широко заселили сушу и достигли небывалого расцвета. При довольно стереотипном общем облике высшие тенетные пауки исключительно разнообразны по местам обитания, форме и окраске, конструкциям ловчих сетей и повадкам. По сложности поведения и совершенству инстинктов пауки напоминают насекомых.

Совсем иным путем обошли затруднения **клещи**. Решающее значение в их эволюции имели микроскопически малые размеры. Клещи буквально «пролезли во все щели» и освоили разнообразнейшие биотопы (Беклемишев К.В, 1979, с.157). Прежде всего клещи заселили почву и гниющую растительную подстилку. Временные укрытия и норы клещам не нужны. Они так малы, что для них пространства между частичками почвы — это готовая система пещер и галерей. И условия жизни здесь весьма подходящи: воздух влажен, пища — мелкие беспозвоночные и микрофлора — всегда в изобилии. Выход из почвы происходил по нескольким направлениям. Одни клещи устремились на растения, другие на животных в качестве паразитов, третьи заселили пресные воды и море. Паразитизм получил очень широкое распространение, и по своеобразию его форм клещи превосходили даже насекомых. Малые размеры и тут сыграли решающую роль. Наряду с наружными паразитами, сосущими кровь животных или сок растений, возникли такие своеобразные микроскопические формы, как чесоточные зудни, живущие в коже, железницы, живущие в волосяных сумках млекопитающих, паразиты трахей насекомых и многие другие.

Существенное значение в эволюции клещей имело разнообразие питания, возникшее уже на почвенной стадии их жизни. В почве клещам представился неограниченный выбор пищи: разнообразнейшая микрофлора, бактерии, дрожжи, низшие грибы, водоросли, всевозможные мелкие беспозвоночные. Для более крупных арахнид вся эта «мелкота» не представляла бы ценности, но клещам пришлось по вкусу. Разнообразие способов питания привело к специализации ротовых органов, возникли грызущие и колюще-сосущие формы. У большинства клещей хелицеры и педипальпы объединились в особый отдел — головку, или гнатосому (гнатему), чем была обеспечена подвижность ротового аппарата как целого и в какой-то мере компенсировалось отсутствие подвижной головы, столь характерное для хелицеровых.

Благодаря малым размерам яиц клещи развиваются с метаморфозом. По мере приспособления к новым условиям изменялась не только взрослая форма, но и способы метаморфоза, и что значительно расширило эволюционные возможности. В частности, возникли чрезвычайно быстро размножающиеся формы, способные в кратчайший срок достигать колоссальной численности, выработались специальные переживающие и расселительные стадии и т.п. По разнообразию и обилию в природе клещи превзошли пауков и сравнялись с ними по числу известных видов.

Таким образом, большинство отрядов арахнид оказалось ограниченным в освоении суши, и только пауки и клещи пошли значительно дальше и из бедных поселенцев превратились в завоевателей суши. Кратко охарактеризуем малые отряды арахнид с точки зрения их приспособлений к жизни на суше.

Так, **скорпионы** — это древнейшие арахниды, по существу вышедшие на сушу эвриптериды. Минимум приспособлений к жизни на суше (лёгочное дыхание, стопохождение, арахнидный тип хищничества) сочетается у них с очень своеобразными чертами (ядовитый аппарат на конце метасомы, переход к живорождению, вынашивание молоди на себе и т.д.). По образу жизни и примитивности несколько напоминаю скорпионов **телифоны** (т.е. жгутохвостые и схизомиды/тартариды) и **фрины**, но эти очень бедные видами отряды более узко приурочены к влажным тёплым местам обитания, в основном к тропическим лесам, и отличаются по строению (иное число и положение лёгких, отсутствие ядовитого аппарата на метасоме и др.).

Два отряда — **сольпуги и сенокосцы** — настолько выделяют-ся по степени развития трахейной системы, что их можно назвать трахейнодышащими арахнидами. Главные трахейные стволы открываются стигмами на брюшке там, где у других арахнид бывают лёгкие, и весьма вероятно, что трахеи здесь возникли как раз из лёгких, и именно это послужило причиной такого мощного их развития. В остальном сольпуги и сенокосцы очень различны и далеки друг от друга. У **сольпуг** мощная трахейная система сочетается с примитивностью организации (полнота сегментации туловища, расчленённая просома, педипальпы, подобные ногам, и т.д.). Подобно большинству арахнид, сольпуги — ночные хищники, прячущиеся днём в укрытиях. Распространены они в основном в сухих и жарких районах, чрезвычайно подвижны, и даже есть несколько видов, бегающих по песку в дневное время. Всё это указывает на совершенство регуляции дыхания и водного обмена. Однако сама по себе трахейная система при прочих примитивных арахнидных свойствах, видимо, недостаточна для перехода к более совершенным формам открытой наземной жизни, и видовое разнообразие сольпуг невелико (см. приложение); среди «средневидовых» отрядов (сенокосцы, ложноскорпионы, скорпионы) они занимают последнее место.

Сенокосцы по своему жизненному облику — это самые, если можно так выразиться, насекомоподобные арахниды. Компактное тельце защищено кожистым или очень твёрдым панцирным покровом. Сегменты брюшка сомкнуты, а у многих форм их тергиты срастаются с головогрудным щитом в общий спинной щит. В то же время тело большинства сенокосцев как бы подвешено на длинных ногах, которые при невысокой частоте движений обеспечивают большую скорость перемещения: шаг сенокосцев очень велик. Наряду с ночными хищниками среди сенокосцев много видов, активных днём, свободно разгуливающих на ярком солнце, даже и в сухих местностях. Не имея тех преимуществ, которые свойственны богатым видами отрядам, сенокосцы тем не менее широко распространены и достигли значительного разнообразия, заняв по числу видов третье место после пауков и клещей (см. Приложение).

Несколько мелких отрядов арахнид — **кенении, ложноскорпионы, ричинулеи** — приспособились к скрытой жизни в естественных полостях и трещинах почвы, в лесной подстилке, древесных остатках и т.п. В этом отношении они напоминают кле-

щей. Однако все они крупнее и не перешагнули ту ступень измельчания, за которой возникла микроскопическая жизненная форма клещей с её эволюционными возможностями. Кенении и ричинулеи представлены немногими редкими, в основном тропическими видами, ложноскорпионов известно довольно много (см. приложение) и распространены они шире. Кенении — это типичные обитатели скважин почвы, одни из примитивнейших арахнид, напоминающие, с одной стороны, сольпуг в миниатюре, с другой — некоторых низших клещей. Ложноскорпионы также весьма примитивны, но имеют некоторые очень своеобразные черты: хватательные педипальпы с клешнями, как у скорпионов, оригинальный способ живорождения и др. Они живут скрыто в лесной подстилке, древесной трухе, под оставшей корой, под камнями и могут расселяться, прикрепившись к насекомым. Такой образ жизни способствует довольно широкому распространению ложноскорпионов, хотя и они явно преобладают в тропиках. Об образе жизни ричинулей известно мало. Это медлительные формы с очень твёрдым покровом замечательны тем, что в их развитии, как у клещей, имеется шестиногая личинка.

Смена мест обитания в эволюции арахнид происходила следующим образом. Выходя на сушу, арахниды были вынуждены ограничиться влажными местами обитания. Важнейшим условием выхода на сушу была наземная растительность. Многие нашли приют под её пологом, другие, в особенности мелкие, заселили продукты разложения растений, органическую подстилку и воду. Выработавшаяся у арахнид способность устраивать логова и норки для себя и своего потомства в сочетании с ночной активностью заметно расширила возможности освоения суши и позволила выйти из-под покрова влажной растительности.

Прямое освоение открытой дневной поверхности суши у арахнид явление редкое и связано с выработкой надёжной защиты от высыхания, трахейным дыханием, уплотнением покровов (часть сенокосцев и немногие другие). Иными, обходными способами порывают связь с почвой высшие пауки и клещи. Первые уходят от почвы со своими паутинными устройствами, причём наиболее широко заселяют растительность. Вторые благодаря микроскопическим размерам и разнообразию, достигнутому уже в почве, заселяют буквально все мыслимые места обитания, в том числе рас-

тения и животных в качестве их паразитов, а также вторично проникают в водоёмы. Не имея крыльев, пауки и клещи проникают и в воздушную среду: молодь пауков на паутине разносится ветром, мелкие клещи поднимаются токами воздуха на огромные высоты, а будучи паразитами птиц, совершают с ними дальние перелёты.

Отряды арахнид очень различны. Характерные признаки отрядов таковы, что их невозможно свести к одним только приспособлениям к сухопутной жизни, они ведут глубже и заставляют думать, что разные арахниды более или менее независимо произошли от различных водных хелицеровых. Непосредственные предки большинства отрядов не обнаружены. Исключение составляют скорпионы: ряд ископаемых переходных форм связывает их с некоторыми силурийскими эвриптеридами.

Но в целом, класс *Arachnida* в его традиционном составе приходится считать искусственным. Как уже говорилось, это просто собрание всех сухопутных хелицеровых.

Общая картина эволюции хелицеровых выглядит примерно так. В истоках подтипа — первичноводные меростомовые. Выход на сушу и формирование отрядов арахнид в основном происходило независимо, чему есть прямое доказательство. При выходе на сушу жаберные ножки мезосомы превращаются в различные органы. Известно пять вариантов: лёгкие, половые крышки, гребневидные органы скорпионов, паутинные бородавки пауков, коксальные органы кенений и акариформных клещей; шестой вариант — полная атрофия. Формирование производных жаберных ножек происходило в самом процессе выхода на сушу — т.е. на амфибиотической стадии возникновения каждого отряда. Прямым доказательством независимого выхода на сушу предков ряда отрядов служит уникальность сегментных наборов мезосоматических конечностей и чисто морфогенетическая невозможность превращения, например, лёгкого в гребневидный орган или паутинную бородавку, и наоборот.

Архаичные признаки кажутся равномерно рассеянными среди представителей разных отрядов:

- мечехвосты имеют жевательные отростки на всех парах ходильных конечностей (зато просома полностью интегрирована);
- скорпионы имеют полный набор мезосоматических конечностей (зато редуцирован VII сегмент);

– акариформные клещи имеют 4–5-члениковые хелицеры; им свойственно полное спирально дробление яйца.

Мы можем с определённой уверенностью судить о независимом выходе на сушу скорпионов, телифонов, фринов, тартарид, пауков, кенений и акариформных клещей, а также некоторых палеозойских арахнидов, к которым близки сенокосцы и паразитиформные клещи.

По типам дыхания можно выделить три основных яруса-градации: водный (жаберное дыхание), нижний наземный (лёгочное дыхание) и верхний наземный (трахейное дыхание).

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ арахнидов неоднозначно. Действительно большое медицинское и хозяйственное значение имеют только клещи. Среди них есть многочисленные паразиты, передающие человеку и животным возбудителей опасных инфекционных заболеваний. Многие виды повреждают культурные растения, запасы зерна, муки и других пищевых продуктов. Многообразное практическое значение клещей вызвало к жизни самостоятельную отрасль знания — **акарологию**, которая по своим задачам параллельна энтомологии. Наряду с общими разделами эта наука включает и прикладные — медицинскую, ветеринарную и сельскохозяйственную акарологию. В последние десятилетия акарология развивается особенно интенсивно. Выходит в свет ряд международных специализированных журналов. Регулярно проводят Международные акарологические конгрессы, последний, 13-й, состоялся в Бразилии в 2010 г. В мире насчитывают около 1 000 акарологов. В России выпущены важные монографии по различным аспектам акарологии, а с 1993 г. издаётся специализированный журнал “*Acarina. Russian Journal of Acarology*”.

Остальные отряды наземных хелицеровых, и в первую очередь пауков изучает **арахнология**. Для человека и сельскохозяйственных животных опасность представляют ядовитые скорпионы и пауки. Об этом и других аспектах взаимодействия человека и паукообразных рассказано в очерках отдельных отрядов.

В 1963–1998 г. в Париже работал Международный центр арахнологической документации, который издавал ежегодные каталоги литературы, а раз в три года — указатели специалистов. С 1960 г. регулярно проводятся международные арахнологические конгрессы, в последнее время — раз в три года. Последний, 18-й конгресс состоялся в Седльце, Польша летом 2010 г. В работе последних

4–5 конгрессов участвует около 200–300 арахнологов. Для сравнения можно указать, что на первом конгрессе присутствовало лишь около десятка специалистов из Германии и Голландии! В США, Великобритании, Франции, Германии, Японии, Китае и некоторых других странах издаются специализированные арахнологические журналы. В России журнал подобного профиля — “*Arthropoda Selecta*” — основан в 1992 г.; работы по паукообразным в настоящее время составляют более 80% его объёма. Выпущены каталоги мировой фауны пауков, скорпионов, ложноскорпионов и других отрядов. В 1998 г. создано Международное арахнологическое общество, которое объединяет усилия арахнологов всех стран и продолжает деятельность, начатую Центром документации.

В последние годы стало модным содержать дома и разводить крупных пауков, скорпионов и сольпуг. Интерес к паукообразным постоянно возрастает, и параллельно всё время возрастает объём наших знаний о них, об их строении, образе жизни и поведении.

Отряд СКОРПИОНЫ (Scorpiones)

Скорпионы — древнейший отряд не только среди арахнид, но и среди наземных членистоногих вообще. Они представляют потомков палеозойских эвриптерид, и это редкий пример среди членистоногих, где по палеонтологическим материалам довольно полно прослеживается переход от водного образа жизни к сухопутному.

Уже в силурийском периоде водные скорпионы, очень похожие на эвриптерид, жили в воде и дышали с помощью брюшных жаберных ножек. Возможно, эти существа вели и амфибиотический образ жизни, подобно современным крабам. Ряд ископаемых находок относится не к морским, а к лагунным отложениям.

У наземных скорпионов жаберные ножки превратились в лёгкие. Изменилось также строение ходильных ног. У водных форм, подобно ракообразным, они заканчивались остроконечным члеником, у наземных скорпионов ноги стали длиннее, и их концевые части превратились в членистые лапки, приспособленные к хождению по суше. Наземные формы, в общем подобные современным скорпионам, представлены уже в отложениях девонского периода.

Скорпионы — средних размеров или крупные формы, длиной обычно 5–10 см, некоторые до 20 см. Известны ископаемые формы длиной до 70–80 см (карбон).

МОРФОЛОГИЯ

Во внешнем облике наиболее характерны крупные педипальпы с клешнями и членистая гибкая метасома («хвост») с ядовитым аппаратом на конце. По строению скорпионы наиболее близки к прототипу хелицеровых.

1. Три отдела тела — про-, мезо- и метасома — хорошо выражены, каждый состоит из 6 сегментов.

2. Головогрудной щит цельный, на нём имеется пара более крупных срединных глаз и до 5 пар мелких боковых.

3. Хелицеры небольшие, клешневидные, педипальпы очень крупные, с массивными клешнями.

4. На тазаках педипальп и двух передних пар ног имеются жевательные отростки, направленные ко рту.

5. Вентральная сторона головогруды почти целиком занята тазиками ног и педипальп. Стернальный щит редуцирован и представлен небольшой треугольной пластинкой.

6. Брюшко широким основанием примыкает к головогруды, предполовой (7-й) сегмент редуцирован.

7. Передний отдел брюшка (мезосома) более широкий, его сегменты имеют обособленные тергиты и стерниты; видоизменённые брюшные конечности представлены полным набором: половые крышечки на VIII сегменте, гребневидные органы на IX, лёгочные мешки на X–XIII.

8. Сегменты заднего отдела (метасомы) узкие цилиндрические, тергит и стернит каждого сегмента слиты в цельное склеритное кольцо; 1-й сегмент метасомы конический.

9. Метасома заканчивается вздутым хвостовым члеником, в нём помещается ядовитая железа, проток которой открывается на конце кривого острого жала.

10. Щитки туловища и членики конечностей образованы очень твёрдой кутикулой, часто имеющей ребристую или бугорчатую структуру.

БИОЛОГИЯ

Скорпионы живут в странах с тёплым или жарким климатом, причём встречаются в самых различных местах обитания, от влажных лесов и литорали морских побережий до бесплодных каменистых местностей и песчаных пустынь. Некоторые виды найдены в горах на высоте 3–4 тыс. м над уровнем моря. Многие виды, распространённые в сухих местностях, обитают в расселинах скал

и под камнями — в полостях, где влажность воздуха гораздо выше, чем в открытом пространстве. Некоторые скорпионы периодически приподнимаются на своих ножках над субстратом. Такое поведение, называемое «проветриванием», позволяет воздуху обдувать тело со всех сторон, в том числе и вентральную поверхность. С одной стороны, это улучшает теплоотдачу, а с другой — минимизирует поступление тепла из сильно прогретого грунта. Большинство видов теплолюбиво, но некоторые, живущие высоко в горах, а также у северных и южных границ области распространения скорпионов, хорошо переносят холодные сухие зимы в неактивном состоянии.

Несколько видов найдены в пещерах. Один из пещерных скорпионов, *Belisarius xambeui*, обитающий в Пиренеях, лишён не только глаз, но даже и глазных нервов! Есть сведения о том, что этот скорпион способен зарываться в почву на глубину до 50 см и ведёт чисто подземный образ жизни. В тропиках скорпионы заселяют не только подстилку, но и стволы и кроны деревьев. Наконец, есть виды, живущие в термитниках.

Скорпионы активны ночью (в сухих местах иногда лишь в течение 2-3 часов), а днём прячутся в укрытиях, под камнями, под отставшей корой, в норах других животных или зарываются в почву.

Интересно, что скорпионы обладают способностью светиться ярко-зелёным светом в ультрафиолетовом свете, и их легко можно видеть ночью, используя ультрафиолетовую лампу.

Выходя на ночную охоту, скорпион медленно идёт с поднятым «хвостом», выставив вперёд полусогнутые педипальпы с приоткрытыми клешнями. Он передвигается ощупью, главную роль при этом играют торчащие осязательные волоски (трихоботрии) педипальп. Скорпион очень чутко реагирует на прикосновение к подвижному объекту и либо схватывает его, если это подходящая добыча, либо отступает, принимая угрожающую позу: он круто загибает «хвост» над головогрудью и размахивает им из стороны в сторону. Добыча схватывается клешнями педипальп и подносится к хелицерам. Если она невелика, то сразу же разминается хелицерами и содержимое поглощается. Если добыча оказывает сопротивление, скорпион жалит её один или несколько раз, обездвиживая и убивая ядом. Многие скорпионы подкарауливают добычу, принимая при этом особую позу ожидания. Роющие виды

поджидают добычу у входа в свою норку. Скорпионы питаются живой добычей, объекты охоты очень разнообразны: пауки, сенокосцы, многоножки, различные насекомые и их личинки, известны случаи поедания мелких ящериц и даже мышат.

Скорпионы могут очень долго голодать, их можно сохранять без пищи по несколько месяцев, известны случаи голодания до года и даже полутора лет. Большинство видов, вероятно, всю жизнь обходится без воды, но некоторые обитатели влажных тропических лесов пьют воду. В целом, уровень метаболизма у скорпионов один из самых низких среди всех изученных в этом отношении животных.

При совместном содержании в небольших садках скорпионы проявляют каннибализм — поедают друг друга.

Враги скорпионов — поедатели их крупные хищные многоножки, сольпуги, некоторые пауки, богомолы, ящерицы, змеи, птицы.

Укол скорпиона — средство нападения и защиты. На мелких беспозвоночных яд действует почти мгновенно. Но более крупные многоножки и насекомые умирают не сразу и после укула живут день-два. Некоторые скорпионы способны к выбрызгиванию яда. Для мелких млекопитающих яд скорпионов большей частью смертелен. Ядовитость разных видов скорпионов очень различна. Для человека укол скорпиона, как правило, не смертелен. При уколе появляются боль, опухоль, затем наступает сонливость, озноб, иногда температурная реакция.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Биология размножения своеобразна. Спариванию предшествует «брачная прогулка». Самец и самка сцепляются клешнями и, подняв вертикально «хвосты», в течение многих минут и даже часов ходят вместе. Обычно самец, пятясь, влечёт за собой более пассивную самку. Иногда самец даже кормит самку отрываемой пищей. Осеменение *сперматофорное*. Самец откладывает сперматофор (имеющий довольно сложное строение) на субстрат и протаскивает над ним самку, так что сперматофор оказывается под её половым отверстием. Самка отрывается от самца, её половые крышки раскрываются, охватывают сперматофор, и два пакета спермы выдавливаются в преддверие матки. Выведение сперматофора во внешнюю среду — элемент наружного осеменения; поступление спермы из отложенного сперматофора в половые

органы (матку) самки — элемент внутреннего осеменения. Такое осеменение М.С. Гиляров назвал *наружно-внутренним*. При осеменении определённую роль играют гребневидные органы с многочисленными наборами органов чувств. Ими ощупываются сперматофор и субстрат. Они оттопыриваются при движении скорпиона. Им приписывают также роль органов равновесия и некоторые другие функции (хемо-, механорецепция). Интересно, что при удалении гребневидных органов скорпионы теряют способность откладывать сперматофоры.

Скорпионы в большинстве живородящи, некоторые виды откладывают яйца, в которых зародыши уже развиты, так что вскоре вылупляется молодь. Это явление называется *яйцеживорождением*. Развитие эмбрионов в теле матери длительное: от нескольких месяцев до года и более. Маленькие скорпиончики (числом от 1 до 95) рождаются обёрнутыми эмбриональной оболочкой, которая вскоре сбрасывается. Они взбираются на тело матери и держатся на ней обычно дней 7–10. Скорпионы 1-го возраста не питаются активно, они беловатые, с гладким покровом и редкими волосками, лапки лишены коготков и имеют на конце присоски. Оставаясь на теле самки, они линяют, а через некоторое время покидают мать и начинают самостоятельно искать пищу. После линьки покровы твердеют и окрашиваются, на лапках появляются коготки. Достижение половой зрелости занимает от 6 месяцев до 6 лет, при этом скорпионы линяют 4–7 раз. Срок жизни некоторых видов достигает 25 лет.

Встречаются интересные случаи *аномалий*, возникающих в эмбриональном развитии скорпионов, например удвоение или даже утроение «хвоста», причём особи жизнеспособны и достигают до взрослого состояния.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Известно свыше 1900 видов скорпионов, относящихся к 187 родам 14 семейств (см. Приложение).

В настоящее время область распространения скорпионов опоясывает земной шар между примерно 50° северной и южной широты.

На территории бывшего СССР отмечено 15 видов скорпионов, в России — 3 вида.

Отряд ТЕЛИФОНЫ (Uropygi)

Телефоны (жгутохвостые) — средних размеров паукообразные, до 75 мм длиной, с твёрдыми тёмноокрашенными покровами.

МОРФОЛОГИЯ

1. Удлинённая головогрудь покрыта цельным щитом, на котором имеются медиальные глаза и 3 пары боковых.

2. Короткие хелицеры имеют на конце когтевидные членики.

3. Педипальпы очень крупные, хватательные, их концевые заострённые членики образуют с выростами предыдущих члеников подобие клешни.

4. Вентральная сторона головогруды почти целиком занята тазиками ног и педипальп. Стернальный щит редуцирован и представлен несколькими небольшими пластинками.

5. Ноги длинные, лапки полно расчленены, с 2 коготками, передние ноги длиннее и тоньше остальных, без коготков, выполняют роль усиков.

6. Брюшко продолговатое, полно расчленено, три последних сегмента (16–18-й) образуют маленький стебелёк (постабдомен) с длинной членистой хвостовой нитью на конце, состоящей из 17–33 вторичных члеников.

7. Имеются две пары лёгких на VIII и IX сегментах.

БИОЛОГИЯ

Телефоны живут в тёплых странах и особенно характерны для влажных тропических лесов, под пологом которых жарко, сыро и всегда царит полумрак. Они прячутся под лежащими стволами деревьев, под камнями и т.п. Есть виды, встречающиеся в муравейниках. Обычно телефоны в тех местах, где они скрываются, роют с помощью педипальп норки, иногда до полуметра глубиной, в которых прячутся в засушливое время года. Наиболее активны телефоны в период дождей. Это ночные хищники, выходящие на охоту в сумерки.

Телефоны передвигаются на трёх парах ног, выставив вперёд педипальпы и передние ноги. Последними они поочередно прикасаются к субстрату, ощупывая дорогу. Питаются телефоны главным образом насекомыми, взрослыми и личинками, а также многоножками, червями, слизнями, некоторые виды нападают на мелких лягушек. Добыча схватывается педипальпами. В общем телефоны довольно пугливы и на крупных сильных насекомых не нападают. Пьют воду.

Своеобразным средством защиты от врагов служат едкие выделения анальных желёз, открывающихся близ анального отверстия. Убегая, телифон поднимает хвостовую нить и с силой выбрызгивает секрет, мелкие капли которого образуют небольшое облако. Некоторые крупные формы «выстреливают» едкую жидкость на расстояние до 30 см. Секрет содержит кислоты, муравьиную, уксусную, у некоторых видов он пахнет хлором. У человека едкие выделения телифонов могут вызывать сильное раздражение слизистых оболочек, особенно при попадании в глаза.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

По биологии размножения телифоны напоминают скорпионов. Сперматофорному осеменению предшествует «брачная прогулка». Самец держится хелицерами за перекрещенные передние ноги самки и, пытаясь, влечёт её за собой. Затем положение меняется: самец становится впереди самки, обернувшись к ней хвостовым концом, удерживая её осязательные ноги хелицерами, а самка держится педипальпами за опистосому самца.

Сперматофоры имеют сложную структуру и видоспецифичны. Возможно, это помогает предотвращать спаривание между близкими видами. Самец заталкивает сперматофор в половые пути самки с помощью педипальп либо самка захватывает крюк сперматофора половым отверстием.

Оплодотворённая самка роет глубокую норку с расширением на дне. Здесь самка откладывает несколько десятков яиц. Яйца помещаются в клейком секрете внутри тонкой мешковидной оболочки-сумки, прикреплённой близ полового отверстия. Несколько недель самка остаётся в норке, охраняя кладку.

Вылупляющиеся маленькие телифончики беловатые с тонким покровом, малоподвижны и не могут активно питаться. Они взбираются на самку и держатся на её брюшке. Дважды перелиняв, детёныши покидают мать, выбираются из норки и начинают самостоятельно охотиться.

Дальнейшее развитие длительное, половая зрелость наступает обычно только на третий год. За это время телифон вырастает, линяя несколько раз.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Известно свыше 100 видов телифонов, относящихся к 18 родам единственного семейства Thelyphonidae (см. Приложение). Большинство из них приурочено к Юго-Восточной Азии, Индии

и Центральной Америке. В Австралии и Африке местных телефонов нет, но некоторые виды завезены в Западную Африку. Один вид — амурский телефон (*Typopeltis amurensis*) — найден в Приморье (бухта Ольги), но единственная находка, сделанная в 1880-е годы, до сих пор не подтверждена новыми данными и поэтому подвергается сомнению. Экземпляры, по которым был описан амурский телефон, утеряны. Возможно, само название является синонимом одного из китайских видов, а сам телефон был завезен в порт бухты Ольги из Китая.

Отряд ТАРТАРИДЫ, или схизопельтидии (Tartarides, или Schizopeltidia)

Небольшой отряд мелких арахнид (длина тела 8–13 мм).

МОРФОЛОГИЯ

1. Головогрудной щит разделён, выражен пропельтидий, а V и VI сегменты имеют свои тергиты.
2. Педипальпы утолщены, с крючковидными концевыми члениками, без клешней.
3. Передние ноги длиннее и тоньше других, играют роль усиков.
4. Глаз нет (обычно).
5. Брюшко веретеновидное с маленьким постабдоменом (у самца расширенным на конце).
6. Лёгких одна пара на VIII сегменте.

БИОЛОГИЯ

Тартариды — тропические формы, живущие в почве, в скоплениях растительных остатков, под камнями. Они очень влаголюбивы и активны в дождливое время. Питаются мелкими насекомыми и другими беспозвоночными, обитающими в почве и лесной подстилке.

РАЗМНОЖЕНИЕ

При ухаживании наблюдаются элементы танца. При осеменении происходит непрямая передача сперматофора. Самка хватается самца за расширение постабдомена, и самец тащит самку за собой. Когда самка проходит над сперматофором, вершина его зацепляется за опистосому самки и отгибается, а выступающая из капсулы сперматофора капля спермы прилипает снаружи к генитальным стернитам самки.

Перед откладкой яиц самка вырывает в почве на глубине около 15 см небольшую камеру, стенки которой покрыты сцементированными частичками почвы. В камере самка откладывает несколько яиц, которые бывают прикреплены под основанием брюшка. До вылупления молоди самка находится в камере в своеобразной позе с вертикально поднятым брюшком.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Описано 258 видов этих арахнид, относящихся к 46 родам двух семейств. Они широко распространены в экваториальном поясе. Также встречаются в пещерах.

Распространены в Северной Америке (юг), Центральной и Южной Америке, в Японии, на Тайване и островах Тихого океана, в Юго-Восточной Азии, Индии, Западной Африке, Анголе, Мозамбике, Австралии.

Отряд ФРИНЫ, или жгутоногие пауки (*Amblypygi*)

Небольшой отряд тропических паукообразных средней величины или крупных (от 4 до 45 мм). Окраска тёмная, красноватая или желтоватая.

МОРФОЛОГИЯ

1. Головогрудь покрыта цельным щитом, более или менее округлым по очертанию, с парой медиальных и 2–3 парами боковых глаз.

2. Членистое брюшко компактное, без постабдомена и хвостовой нити. Оно подвижно соединено с головогрудью предполовым сегментом, суженным в стебелёк (как у пауков).

3. Лёгких 2 пары, на VIII и IX сегментах.

4. Хелицеры короткие, с крючковидным концевым члеником, сгибающимся книзу.

5. Педипальпы крупные, хватательные, вооружённые шипами, их концевые членики когтевидные.

6. Ноги длинные, плоско расположенные, с расчленёнными тонкими лапками. У некоторых форм, помимо пары коготков, на конце лапок развиты присоски, позволяющие передвигаться по гладким вертикальным поверхностям.

7. Особенно длинны передние ноги, их лапки имеют вид очень длинных гибких многочлениковых жгутов, подобных антеннам насекомых (число вторичных члеников достигает 75 и выше!). Эти

ноги несут многочисленные органы чувств (осязания и др.). Передние ноги способны к регенерации.

Фрины имеют много общих признаков с пауками: расчленение тела, строение брюшка, устройство хелицер, число и положение лёгких. Особенно похожа на паука личинка фриина. Но у фринов нет ни ядовитых, ни паутинных желёз, и этот бедный видами отряд арахнид в известной степени даёт нам представление о том, чем были бы пауки, не имей они яда и особенно паутины.

БИОЛОГИЯ

Типичные места обитания фринов — влажные тропические леса. Эти ночные хищники днём скрываются под лежащими стволами деревьев, под отставшей корой, в трещинах скал и т.п., предпочитая в качестве укрытий разного рода плоские полости. Попадая под яркий свет, фрин замирает, распластавшись на субстрате, но, если его тронуть, поспешно убегает. Передвигаются фрины обычно вкось или боком, напоподобие крабов. При этом передними ногами они непрерывно ощупывают дорогу в направлении движения. При угрозе способны издавать звуки: скребут хелицерами.

На последнем членике педипальп выражена структура, которая выполняет функции чистильной щётки (два и более рядов параллельных щетинок).

Пищей фринам служат главным образом насекомые, некоторые виды питаются в основном термитами, обильными в тропических лесах. Добыча захватывается резким броском, схватывается педипальпами и разрывается когтевидными члениками хелицер и педипальп. Фрины не слишком прожорливы и могут долго голодать. Замечено, что они ищут и охотно пьют воду.

Самцы некоторых видов используют свои удлинённые педипальпы для ритуальных поединков.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Самец ухаживает за самкой при помощи передних ног. При спаривании нет тесного контакта партнёров, самец постепенно передвигает самку к отложенному им сперматофору. В ответ на постукивание осязательными ногами самца по осязательным ногам самки она направляется к медленно отступающему самцу, пока не оказывается над сперматофором, который и захватывает своим генитальным отверстием.

Самки разных видов откладывают от нескольких до 60 яиц, которые носят под брюшком в пергаментоподобной оболочке, обра-

зующейся из особых выделений половых путей. Брюшко самки при этом уплощается и в виде свода покрывает сверху яйцевой пакет.

Молодь малоподвижна, с прозрачными покровами, несколько дней остаётся под брюшком самки или на дорсальной стороне, линяет и затем расходится. Половая зрелость наступает обычно только на 3-й год жизни, после 5–8 линек.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Описано 158 видов фринов, принадлежащих к 17 родам пяти семейств. Они распространены в основном в тропических лесах. Есть формы, встречающиеся в пещерах или термитниках. Некоторые виды могут поселяться в жилых помещениях.

Фрины распространены в тропической Африке (на север до Сомали и Эфиопии), в Юго-Восточной Азии и в Южной и Центральной Америке. Один вид — *Charinus ioanniticus* — встречается на крайнем юго-востоке Европы (некоторые средиземноморские острова), а также в Израиле.

Отряд КЕНЕНИИ, или щупальцеходные (Palpigradi)

Небольшой отряд мелких почвенных арахнид, описанный лишь в 1885 г. Это очень своеобразные формы, и не случайно типичных — и первый из описанных — представитель отряда назван кенения удивительная (*Koenenia mirabilis*). Среди паукообразных кенении демонстрируют примитивный биологический тип мелкого обитателя скважин почвы, приспособленного к жизни в насыщенном влагой почвенном воздухе, — тип, свойственный также низшим почвенным клещам. Возможно, благодаря такому образу жизни в организации кенений сохранились многие архаичные черты, чем они представляют немалый интерес для понимания эволюции арахнид. Согласно другой точке зрения, особенности кенений — это скорее вторичные адаптации к не очень характерному для арахнид образу жизни в узких пространствах.

МОРФОЛОГИЯ

Тело кенении удлинённое, всего 0,5–2 мм длиной, очень полно расчленено.

1. Сегменты хелицер, педипаль и двух передних пар ног покрыты сверху головным щитом (пропельтидием), а сегменты двух задних пар ног расчленены и имеют самостоятельные тергиты (*мезопельтидий* и *метапельтидий*).

2. Расчленена и грудина (стернум).
3. Веретеновидное брюшко состоит из 12 сегментов, предполовой сегмент хорошо выражен.
4. Концевые сегменты брюшка постепенно уменьшаются и заканчиваются длинной гибкой членистой нитью, играющей роль осязательного церка при передвижении в скажинах почвы.
5. Хелицеры длинные, 3-члениковые, с клешнями.
6. Тонкие длинные педипальпы подобны ногам и участвуют в хождении, откуда и пошло название отряда «щупальцеходные».
7. Жевательных отростков на тазиках педипальп нет, а рот расположен на вершине небольшого сосочка между основаниями хелицер — особенность, несвойственная другим арахнидам и, по-видимому, вторичная.

Туловище и придатки богато оснащены чувствительными волосками, причём осязание чрезвычайно развито, что, очевидно, очень важно при передвижениях между частичками почвы.

Ряд примитивных черт сохранился и во внутреннем строении кенений. Ясно выражена метамерия мускулатуры туловища, а также кишечника; выделительными органами служат коксальные железы.

Оформленных органов дыхания нет, кенении дышат через покровы, что связано с жизнью во влажном воздухе. Лишь у некоторых видов имеются зачаточные трахеи. Замечательная особенность кенений состоит в том, что на сегментах брюшка у них сохранился набор коксальных органов, представляющих собой рудименты брюшных конечностей. Это парные выпячивающиеся мешочки на X–XII сегментах, хорошо выраженные у молодых особей и, по-видимому, играющие роль органов чувств, воспринимающих влажность — *сигрорецепторов*.

БИОЛОГИЯ

Кенений находят в почве, некоторые виды обнаружены в пещерах. Есть несколько литоральных форм, они обитают в *интерстициали* — между песчинками в приливной зоне Красного моря, побережий Мадагаскара и Конго. Вне моря кенении предпочитают воздух, насыщенный водяными парами. Капельная влага для них губительна, так как покровы легко смачиваются.

Во влажное время года они могут появляться на поверхности почвы, но большую часть времени проводят скрыто, а по мере просыхания почвы уходят вглубь.

Будучи слепы, кенении тем не менее резко отрицательно относятся к свету и поспешно убегают в затенённые укрытия.

Питание кенений изучено недостаточно. Известно, что они могут высасывать яйца мелких членистоногих: ногохвосток, камподей, многоножек-сколопендрелл, которые также обитают в скважинах почвы. В условиях неволи описано питание взрослыми ногохвостками. Своеобразие ротового аппарата кенений указывает на какой-то особый тип питания, и, быть может, они действительно представляют собой специфических «яйцеедов», тем более что в их кишечнике неоднократно находили желток.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Кладка яиц не сезонна и многократна, яйца откладываются по одному, причём в теле самки обычно видно только два зрелых яйца. Вылупляющаяся молодь похожа на взрослое животное, послезародышевое развитие непродолжительное, сопровождается незначительным ростом, 1–3 линьками и изменениями в деталях строения (число волосков, коксальных органов и т.п.),

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Описано 82 вида кенений, относимых к 6 родам двух семейств (см. Приложение). Они распространены в странах с тёплым и влажным климатом, найдены в Южной Европе, Африке, Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америке, Австралии. Известны находки кенений в теплицах ботанических садов Западной Европы, куда они попадают с почвой при транспортировке тропических растений. В странах бывшего СССР кенении пока не отмечены, но их нахождение в природных условиях на Кавказе и в Средней Азии вполне возможно. Ближайшие находки кенений относятся к Румынии и Непалу.

Отряд ЛОЖНОСКОРПИОНЫ (*Pseudoscorpiones*)

Мелкие паукообразные, обычно не превышающие 2–3 мм в длину, в редких случаях до 7 мм. Они довольно широко распространены в природе, но малозаметны, так как живут скрыто, во мхах, в почвенном гумусе, под камнями, под отставшей корой, в норах и гнёздах позвоночных животных, в пещерах. Есть среди них и обитатели человеческого жилища.

Ложноскорпионы получили своё название благодаря тому, что у них, как у скорпионов, педипальпы снабжены клешнями и слу-

жат для схватывания добычи. В основном они заметно отличаются от скорпионов, хотя по ряду признаков тоже примитивны.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

1. Головогрудь покрыта щитом, в переднебоковых частях которого имеются простые глаза в числе 1–2 пар, некоторые виды слепы.

2. Сегмент 4-й пары ног обычно в той или иной степени обособлен и на головогрудном щите отделён бороздой.

3. Вентральная сторона головогруды занята тазиками ног и педипальп, стернальный щит не выражен.

4. Брюшко широкое, сзади закруглённое, состоит из 11 сегментов, снабжённых тергитами и стернитами. Характерно, что предполовой сегмент, соединяющий головогрудь и брюшко, здесь развит, как соседние.

5. Маленькие хелицеры имеют клешни с гребневидными выростами по внутренним краям.

6. На концах подвижных пальцев хелицер открываются протоки пары паутинных желёз, расположенных в головогруды.

7. Педипальпы, помимо хватательной функции, играют роль органов осязания, на клешнях имеются длинные торчащие чувствительные волоски (трихоботрии). Ложноскорпионы очень чутко реагируют на прикосновение, сотрясение субстрата или колебание воздуха. Они прижимают конечности к туловищу и замирают на короткое время. Педипальпы также используются для строительства гнёзд, ухаживания и борьбы с противником.

8. Все четыре пары ног служат для передвижения.

9. Лапки снабжены парой коготков и маленькой присоской, позволяющей взбираться по гладким поверхностям.

Ложноскорпионы в большинстве медлительны, но есть виды и весьма проворные. При движении ложноскорпион держит педипальпы на весу перед собой, изогнув их клешнями внутрь, и поводит ими из стороны в сторону. Будучи потревожен, он убегает, причём может двигаться боком наподобие краба или поспешно пятиться.

Дышат ложноскорпионы с помощью трахей, которые открываются двумя парами стигм по бокам 2-го и 3-го сегментов брюшка. От каждой стигмы внутрь отходит короткая трубочка с пучком длинных тонких неветвящихся трахей на конце.

Наружный половой аппарат весьма сложен, что связано со своеобразным способом оплодотворения.

Во внутреннем строении ложноскорпионов сохраняется ряд примитивных черт: посегментные парные выросты средней кишки и яичников у самок, развитые выделительные коксальные железы и др. Мальпигиевы сосуды отсутствуют.

БИОЛОГИЯ

Ложноскорпионы — хищники, объекты питания разнообразны и малы: низшие бескрылые насекомые, особенно ногохвостки, мелкие жуки, двукрылые и их личинки, молодь пауков, почвенные клещи, нематоды и др. Жертва схватывается клешнями педипальп, а затем клешнями хелицер, так что педипальпы тотчас освобождаются. Это важно, так как они служат основным органом ориентации и защиты от врагов. На вершинах «пальцев» клешни педипальпы имеют поры, которыми открываются ядовитые железы, расположенные в одном или обоих пальцах. Жертва прокалывается хелицерами и высасывается. Формы с большими хелицерами способны размельчать свою пищу. После этого ложноскорпион долго чистит ротовые органы, трёт хелицеры друг о друга, счищает частички пищи с жевательных отростков педипальп, эпистома и верхней губы.

Ложноскорпионы строят гнёзда для размножения, линьки и зимовки под корой, под камнями, в трещинах почвы и т.п. Гнездо имеет вид колокола диаметром несколько миллиметров. Стенки делаются из растительных остатков, песчинок и т.п., которые прочно переплетаются и склеиваются беспорядочными нитями паутины. В начале постройки ложноскорпион входит внутрь колокола и постепенно наглухо замыкается в нём. Он протягивает в гнезде несколько поперечных нитей и подвешивается на них. При выходе ложноскорпион отделяет край колокола от субстрата, пустое гнездо остаётся приподнятым.

У ложноскорпионов наблюдается пассивное расселение на теле других животных — членистоногих и позвоночных — *форезия*. Это происходит по разным причинам. В некоторых случаях ложноскорпион в поисках добычи схватывает слишком крупную подвижную добычу (например, муху), которая уносит его с собой. В других случаях ложноскорпионы попадают на тело насекомых, например жуков, или мелких млекопитающих и птиц при охоте за клещами и другими членистоногими, которые паразитируют на этих животных. В результате ложноскорпионы переносятся хозяевами этих паразитов.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Биология размножения и развитие ложноскорпионов очень своеобразны и детально изучены в 1950-е гг. французским исследователем М. Вашоном. Осеменение происходит без копуляции, с помощью сперматофора, который самец оставляет на субстрате, совершая при этом характерный брачный танец перед пассивной самкой. Например, у *Chelifer* особи располагаются передними концами друг к другу, самец высоко поднимается на ножках, вибрирует телом, выпячивает свои **цилиндрические органы** (пара трубчатых придатков полового аппарата, наполняемых гемолимфой; выделяют запах) и производит характерные, как бы плавающие движения педипальпами. Во время танца он приближается к самке и, прикасаясь брюшком к субстрату, выделяет каплю вязкой жидкости, вытягивая её в стержень, на конце которого помещается мешочек со спермиями. Последний снабжён полыми рожками с отверстиями на концах. Затем самка подходит к сперматофору, располагается над ним и вводит рожки сперматофора в отверстия семяприемников. В это время особи сцепляются педипальпами, самец сильно трясёт самку и сперма изливается через рожки в семяприемник. Иногда (*Neobisium*) самка сама захватывает сперматофор.

Необычное поведение наблюдается у *Serianus* sp. (семейство Orlpiidae). Самец откладывает сперматофор и затем плетёт паутиный ход, сужающийся по направлению к сперматофору. Направление хода обеспечивает подход самки к имеющему изогнутую ножку сперматофору со стороны, обеспечивающей успешное поступление спермы в гонопор. Паутина в данном случае выделяется стенками ректальной камеры самца!

Яйца созревают примерно через месяц после осеменения. К этому времени спермии проникают в просвет яичника и происходит собственно оплодотворение. Оплодотворённые яйца очень мелкие и бедны желтком; они не откладываются наружу, а выталкиваются в мешковидное выпячивание — выводковую камеру (выводковую сумку), в которой самка вынашивает молодь. Эта камера представляет собой выпячивание половых путей и связана с яичником. Число яиц варьирует: их бывает обычно 2–3 десятка, у некоторых видов более 50, у других всего 2–3. Развивающиеся эмбрионы прикреплены к стенке камеры. На стадии формирования придатков зародыш одевается первой кутикулой и образуется

личинка первого возраста. Она поглощает большое количество желтка, поступающего в камеру из яичника, сильно увеличивается и, разрывая оболочку яйца и стенку выводковой камеры, выходит наружу, но остаётся прикреплённой к камере ротовой областью, через которую продолжается питание желтком. Личинка 1-го возраста мешковидная и не похожа на взрослого ложноскорпиона. Линяя, она превращается в личинку 2-го возраста, или протонимфу, похожую на взрослую особь. Она сбрасывает первую кутикулу, покидает мать, выходит из гнезда, в котором находится самка в период размножения, и начинает активно добывать пищу. Далее следуют ещё три линьки и соответственно превращения в дейтонимфу, тритонимфу и взрослую особь. При каждой линьке ложноскорпион строит гнездо, в котором около недели находится в состоянии покоя. При последней линьке образуется наружный половой аппарат и половые пути открываются наружу. Половая зрелость достигается через год; живут ложноскорпионы 2–5 лет; яйцекладок в течение жизни несколько, но число их точно неизвестно.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Ложноскорпионы распространены во всех частях света. Их описано 3380 видов из 439 родов и 25 семейств (см. Приложение). На территории бывшего Советского Союза отмечено около 130 видов, в России — 55 видов.

Наиболее обычный обитатель жилищ — книжный ложноскорпион (*Chelifer cancroides*), распространённый по всему свету. Он поселяется в книжных шкафах среди книг и бумаг, под отставшими обоями, среди белья и т.п. Питается главным образом сеноедами, а также хлебными клещами и мелкими личинками жуков. Книжный ложноскорпион полезен, так как в большом количестве уничтожает вредных для человека насекомых. Есть ещё несколько синантропных видов ложноскорпионов. В последние годы, в связи с усилением химических обработок они встречаются в жилищах человека всё реже.

Отряд СОЛЬПУГИ (Solifugae)

Сольпуги, иначе называемые фалангами¹ — очень своеобразный отряд. В строении и образе жизни сольпуг примитивные черты сочетаются с признаками высокого развития. Наряду с примитивным типом расчленения тела и строения конечностей они имеют наиболее развитую среди арахнид трахейную систему.

Сольпуги — крупные арахниды, от 7–8 до 75, чаще 50–70 мм длиной. Окраска буро-жёлтая, песчано-жёлтая, белесоватая, реже пёстрая или тёмная.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

1. Головогрудь расчленена, её передний отдел, несущий хелицеры, педипальпы и передние две пары ног, покрыт крупным головным щитом (пропельтидием), а сегменты 3–4-й пар ног расчленены и имеют свои тергиты (соответственно, мезопельтидий и метапельтидий). У современных сольпуг мезопельтидий довольно плотно прирастает к пропельтидию, а мезо- и метапельтидий сочленены подвижно. У некоторых ископаемых сольпуг из карбона пропельтидий включал только три сегмента, а три оставшиеся сегмента просомы сохраняли свои границы.

2. У переднего края головного щита хорошо заметен глазной бугорок с парой выпуклых глаз, боковые глаза недоразвиты.

3. Нижняя поверхность головогруды занята треугольными тазиками педипальп и ходильных ног, стернальный щит не выражен.

4. Хелицеры очень крупные со вздутыми основными члениками и мощными клешнями, направленными вперёд. Клешни раскрываются в вертикальной плоскости, их пальцы по внутренним краям вооружены крепкими зубцами.

5. Педипальпы большие, по строению подобны ногам, но лишены коготков и имеют на конце мягкий осязательный придаток (или прикрепительный диск). Функции педипальп разнообразны, они участвуют в передвижении, служат осязательными органами, используются при схватывании и удержании добычи, чему

¹ Название «фаланги» неудобно тем, что оно звучит так же, как одно из латинских названий отряда сенокосцев — *Phalangida*. Название «сольпуги» наиболее употребительно, но в принятой латинской транскрипции (*Solifugae*) оно означает «убегающие о солнца», что не вполне точно, так как среди сольпуг есть и солнцелюбивые виды. Есть ещё третье название этого отряда — «бихорки», или «бихорхи», но оно употребляется редко.

способствуют крепкие щетинки на их члениках; педипальпами самец удерживает самку во время копуляции.

6. Ноги несколько различаются по строению. Передние тоньше и короче других и выполняют главным образом осязательную функцию. Остальные служат для передвижения, их лапки расчленены, снабжены коготками, иногда с маленькой присоской между ними.

7. Задние ноги длиннее других, на их тазиках и расчленённых вертлугах снизу прикреплены 2–5 пар своеобразных органов, так называемых *привесок (малеол)*, имеющих форму треугольных пластинок, подвешенных на стебельках. Это какие-то органы чувств. Их края снабжены многочисленными сенсиллами с чувствительными клетками, отростки которых соединяются в нерв, проходящий через стебелёк каждой пластинки. Опыты по удалению привесок не приводили к изменению поведения сольпуг, в том числе проявления половых инстинктов.

8. Брюшко крупное, веретеновидное, состоит из 10 расчленённых сегментов с трегитом и стернитом на каждом. Оно сочленяется с головогрудью суженным предполовым сегментом.

9. Половое отверстие имеет вид продольной щели на первом брюшном сегменте, прикрытой боковыми створками.

Туловище и придатки сольпуг покрыты многочисленными волосками и щетинками, частью мягкими, частью утолщенными, шиповидными, частью очень длинными, торчащими поодиночке. Лохматый щетинистый покров сольпуг в сочетании с крупными размерами и молниеносными движениями придаёт им устрашающий облик.

Характерная особенность сольпуг — мощно развитая трахейная система. Основные трахейные стволы открываются парными дыхальцами на брюшке у задних краёв 2-го и 3-го сегментов, ближе к средней линии. Дыхальца прикрыты волосками. Кроме этого, имеется непарное дыхальце на 4-м сегменте брюшка и пара дополнительных дыхалец по бокам головогруды. Трахеи, отходящие от дыхалец, соединяются в мощные продольные стволы, которые связаны перемычками и посылают многочисленные сильно ветвящиеся трахеи ко всем органам и тканям. Хорошо выражены спиральные утолщения стенок трахей. Сольпуги — единственные паукообразные, способные совершать дыхательные движения.

БИОЛОГИЯ

Сольпуги бегают с большой быстротой, легко взбираются по вертикальным поверхностям, могут прыгать на значительное рас-

стояние (крупные виды более метра). При встрече с врагом сольпуга принимает угрожающую позу: передний отдел тела поднят, хелицеры с раскрытыми клешнями направлены вперёд, педипальпы и передние ноги подняты и направлены в сторону врага. При этом некоторые виды издают пронзительные звуки, писк или стрекотание трением хелицер друг о друга, т.е. у них выражен *стридуционный аппарат*.

Существуют коротконогие формы сольпуг — их сильные вооружённые шипами ноги приспособлены для копания.

Сольпуги в большинстве активны ночью. Днём они прячутся в различных укрытиях, под камнями, в норах грызунов и других животных, или сами роют норы с помощью хелицер, отбрасывая землю ногами. Некоторые используют одну и ту же нору длительное время, другие каждую ночь устраивают новое логово. Ночные виды привлекаются различными источниками света. Отношение ночных видов сольпуг к дневному свету отрицательное.

Активные ночью сольпуги обычно имеют бледную окраску. Дневные формы мелкие и часто ярко окрашены (контрастная, иногда чёрная окраска).

Но есть среди сольпуг и дневные, явно солнцелюбивые формы. В Испании сольпуги даже получили местное название «солнечных пауков».

Питание. Сольпуги чрезвычайно прожорливы и поедают самых различных животных, с которыми только могут справиться, главным образом насекомых, а также многоножек, пауков, мокриц и др. Крупные сольпуги нападают на небольших ящериц, птенцов мелких птиц, детёнышей грызунов. Добыча молниеносно схватывается, крепко удерживается, разрывается и разминается хелицерами. Обильно смоченное пищеварительным соком содержимое жертвы всасывается.

Ядовитых желёз у сольпуг нет. Специальные опыты показали, что пищеварительный сок, изливаемый при питании, также не ядовит. Некоторые крупные сольпуги с мощными хелицерами могут поранить кожу человека до крови. Остающиеся на хелицерах частички пищи и развивающиеся на них гнилостные микроорганизмы могут при этом попасть в ранку и вызвать воспаление. Но большинство видов сольпуг, по-видимому, вообще неспособно прокусить кожу человека.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Спаривание происходит обычно ночью. Самец отыскивает самку по запаху. При удалении педипальп, на которых имеются обо-

нительные органы, самец перестаёт привлекаться самкой. При спаривании самец очень активен, самка, напротив, впадает в неподвижное состояние, лежит на боку или на спине, причём самец иногда перетаскивает её с места на место. Осеменение почти внутреннее (вариант наружно-внутреннего). Самец открывает хелицерами половое отверстие самки, выпускает на поверхность почвы клейкий шарообразный сперматофор диаметром 4-5 мм, подхватывает его хелицерами и переносит в половое отверстие самки. В других случаях самец переносит сперматофоры непосредственно, и процесс выглядит как копуляция. Затем он закрывает половые отверстия самки. Весь процесс длится обычно всего несколько минут (не более 4). Осеменённая самка вскоре становится подвижной и весьма агрессивной по отношению к самцу, который поспешно убегает, рискуя иначе быть тут же съеденным (что часто наблюдается). Поведение самца при спаривании представляет цепь рефлекторных актов, которая, раз начавшись, продолжается даже в том случае, если убрать самку или сперматофор.

Оплодотворённая самка особенно прожорлива. После периода питания она вырывает норку с небольшим расширением у дна, где откладывает яйца (от 30 до 200 у разных видов). Эмбриональное развитие происходит ещё в яйцеводах самки, так что из отложенных яиц вскоре вылупляются маленькие сольпуги. Они неподвижны, покрыты тонкой прозрачной кутикулой, лишённой членистости и волосков. Через 2-3 недели происходит линька, новые покровы расчлениются и твердеют, на теле появляются волоски, сольпуга начинает двигаться. Самка остаётся при молоди, пока она не окрепнет; есть сведения, что мать доставляет детёнышам пищу. В других случаях вылупляются сразу волосатые личинки, причём волоски расположены метамерно. Возможно, это помогает разрушить яйцевую оболочку.

Общее число линек и продолжительность жизни сольпуг точно неизвестны (как минимум, 5-6 лет). В жизни сольпуг выражены сезонные явления. Зимой они находятся в спячке, некоторые виды исчезают и в самые сухие летние месяцы.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Известно 1100 видов сольпуг, распределяющихся в 141 род и 12 семейств (см. Приложение). Сольпуги — обитатели степных и пустынных стран тропического, субтропического и отчасти умеренного поясов. В Старом Свете разнообразие сольпуг выше, чем

в Новом. Сольпуги не найдены в Юго-Восточной Азии, Австралии и на островах Тихого океана.

Данные о сольпугах бывшего СССР собраны в монографии А.А. Бялыницкого-Бируля (Фауна СССР. Паукообразные. Сольпуги. 1938). Сольпуги очень обычны в Средней Азии, встречаются также на Кавказе, в Закавказье (за исключением высокогорных районов и Черноморского побережья), в Крыму и на юге степной зоны.

Отряд СЕНОКОСЦЫ (Opiliones, или Phalangida)

Характерный внешний вид сенокосца с непомерно длинными ногами, на которых подвешено компактное тельце — вовсе не нелепость, а одна из совершенных форм приспособления к жизни на суше.

Туловище сенокосцев небольшое, 1–10 мм длиной, редко до 2 см, овальное, иногда угловатое или уплощённое. Окраска сероватая, буроватая или чёрная, но есть пёстрые формы с красивым цветным рисунком, серебристыми пятнами, металлическим блеском.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

1. Длинные ноги свойственны большинству сенокосцев, но не всем. Иногда ноги чрезвычайно длинны, например при длине туловища 0,6 см ноги имеют по 16 см в длину, т.е. занимают окружность более 30 см в диаметре.

2. В большинстве случаев покровы очень твёрдые, панцирные, у части форм более эластичные.

3. Головогрудь покрыта щитом, на котором иногда сохраняются границы сегментов 3-й и 4-й пар ног.

4. В передней части щита имеется пара медиальных глаз, нередко располагающихся на возвышении.

5. Хелицеры 3-члениковые, с клешнями. Обычно они невелики, но у некоторых видов, питающихся моллюсками, они длиннее туловища.

6. Педипальпы или небольшие щупальцевидные, или более массивные, хватательные, с когтем на конце и шипами на члениках.

7. Тазики ног расположены звездообразно и занимают почти всю нижнюю поверхность головогруды. Жевательные лопасти имеются не только на тазиках педипальп, но и на тазиках передних ног.

8. Членики ног очень длинны, а лапки вторично расчленены, гибкие, нередко жгутиковидные, причём число члеников лапок

может превышать сотню. На лапках имеются маленькие коготки, иногда двойные.

Интересен принцип работы таких многочлениковых лапок. Сгибание производится мышцей, подтягивающей длинное сухожилие, которое проходит сквозь членики к концу лапки, а разгибание — давлением гемолимфы, как это принято у паукообразных. Выгода появления сухожилия очевидна, так как иначе возникла бы необходимость образования огромного числа отдельных крошечных мышц, двигающих каждый членик, что, помимо чисто анатомических неудобств, неизбежно снизило бы общее усилие сгибания. Лапки сенокосцев могут обвиваться вокруг стеблей трав и других тонких предметов, крепко их удерживая.

9. Брюшко короткое, состоит из 9–10 плотно сомкнутых сегментов. Укорочение брюшка сенокосцев обусловлено тем, что тергиты задних сегментов смещены на брюшную сторону, а стерниты и анальное отверстие сдвинуты вперёд, т.е. продольная ось брюшка искривлена. Часто наблюдается срастание тергитов друг с другом и с головогрудным щитом, так что образуется общий спинной щит, который загибается краями на боковые и заднюю поверхности туловища. У ряда форм почти все щитки срастаются в сплошной твёрдый панцирь, гладкий или бугорчатый.

У большинства длинноногих сенокосцев ноги легко отрываются (так называемая *автотомия*). Нога отделяется в месте сочленения тазика и вертлуга, причём ранка тотчас затягивается и гемолимфа не вытекает. Оторвавшаяся нога продолжает довольно долго, до получаса, ритмически сокращаться, откуда, возможно, и пошло название сенокосцев. Утраченные ноги не восстанавливаются.

Органы чувств, осязательные и обонятельные, сосредоточены у сенокосцев на педипальпах и ногах. При движении субстрат ощупывается главным образом ногами 2-й пары, обычно наиболее длинными. Отрицательное отношение сенокосцев к запахам некоторых летучих веществ установлено экспериментально. Зрение в большинстве случаев развито слабо, но у некоторых форм медиальные глаза очень крупные, выпуклые, расположены на возвышении. В целом, реакции на различные раздражители у сенокосцев более вялые, чем у большинства арахнид, и ответом нередко бывает не бегство, а замирание (*танатоз*).

Наружный половой аппарат устроен иначе, чем у других арахнид. Половое отверстие у самки открывается на конце трубчатого

втяжного яйцеклада, расположенного в основании брюшка и во втянутом состоянии прикрытого половым щитком. Яйцеклад выдвигается из-под щитка вперёд и нередко бывает значительно длиннее туловища. У самца имеется трубчатый копулятивный орган, расположенный также в основании брюшка. Половой диморфизм обычно не резкий и проявляется в общих размерах, строении хелицер, пропорциях ног и т.п.

Дышат сенокосцы с помощью трахей, хорошо развитых. В основании брюшка, по сторонам от полового щитка открывается пара дыхалец, по строению очень похожих на дыхальца насекомых. Они снабжены решетчатым фильтрационным аппаратом и могут плотно замыкаться. От каждого дыхальца отходит крупный трахейный ствол, посылающий многочисленные ветвящиеся трахеи во все части тела. Стенки трахей имеют спиральные утолщения, препятствующие их опаданию при сгибах.

БИОЛОГИЯ

Сенокосцы распространены очень широко, от тропических до полярных стран, и встречаются в самых различных местах обитания, от влажных лесов и лугов до сухих степей и пустынь, некоторые виды поднимаются высоко в горы до границ вечных снегов. Сенокосцы нередки в посёлках и больших городах. Среди сенокосцев, особенно мелких и не очень длинноногих, немало таких, которые явно предпочитают сильно увлажнённые места обитания и постоянно живут в лесной подстилке, влажных мхах, близ водоёмов и т.п.

Большинство сенокосцев активно в сумерки или ночью, но среди них много и дневных форм, в том числе не боящихся палящего солнца. Обычно они днюют или ночуют (в зависимости от времени активности) где придётся, не заботясь слишком об укромном убежище.

Сенокосцы сравнительно быстро передвигаются на своих длинных ногах, легко взбираются по скалам, стволам деревьев, по стенам, где их можно видеть замершими в характерной позе с плоско раскинутыми ногами. Они очень ловко пробираются среди травянистой растительности, особенно среди параллельно стоящих стеблей злаков. Обвивая стебли своими гибкими лапками, сенокосец легко движется в этой гладкоствольной чаше. Есть среди сенокосцев и очень медлительные формы, иногда настолько, что их легко принять за неживых.

По **типу питания** сенокосцы заметно отличаются от большинства арахнид. Они по преимуществу также хищники, питающиеся мелкими членистоногими, главным образом насекомыми, некоторые виды специализировались как потребители наземных моллюсков. Но поглощается не только содержимое жертвы, но и твёрдые частички. При этом многие виды наряду со свежей охотно питаются разложившейся животной пищей, а нередко и растительной, вплоть до гниющих остатков с обильной микрофлорой, кусочков плодов и т.п. Сенокосец орудует при этом хелицерами, отрывает ими кусочки пищи и подносит ко рту. Дальнейшее размельчение пищи производится жевательными отростками педипальп и передних ног, которые у сенокосцев бывают отчленены и функционируют как челюсти, — случай среди арахнид редкостный.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

По биологии размножения сенокосцы также отличаются от большинства арахнид, скорее напоминая насекомых. При спаривании наблюдается настоящая копуляция без образования сперматофоров. Пара удерживается хелицерами и сплетается ногами, соприкасаясь передними концами, или самец взбирается на спину самки, причём копулятивный орган вводится в расширение половых путей самки (вульву). Не наблюдается и специфических брачных танцев, сопровождающих у других арахнид сперматофорное осеменение. Зато нередко жестокие драки самцов за самку.

Яйца откладываются в почву, во влажный мох, под опавшую листву и т.п. Самка обычно долго ощупывает субстрат яйцекладом и, выбрав подходящее место, погружает его на всю длину. Некоторые тропические сенокосцы с коротким яйцекладом откладывают яйца более поверхностно. Яйца обволакиваются клейкими выделениями. Их число в кладке варьирует от нескольких десятков до нескольких сотен. Кладки могут быть повтронными, причём общая плодовитость одной самки может достигать 600 яиц. Известны случаи партеногенеза, но развитие партеногенетических яиц обычно приостанавливается.

Вылупляющиеся маленькие сенокосцы похожи на взрослых. По мере роста они периодически линяют 5–7 раз, после чего становятся способными размножаться. У некоторых сенокосцев молодь сильно отличается от взрослых пор форме тела, строению панциря и другим признакам, так что развитие протекает с элементами метаморфоза.

Большинство сенокосцев, по крайней мере в умеренных широтах, имеет одногодичный жизненный цикл. Они появляются в начале лета, размножаются в июле–августе, зимуют яйца и молодь.

Жизненная форма сенокосцев интересна во многих отношениях. По общему характеру приспособлений к жизни на суше они более, чем любой другой отряд арахнид, напоминают насекомых, не летающих или мало пользующихся крыльями, например некоторых жуков. Здесь также компактное туловище и плотные, нередко панцирные покровы, служащие защитой от потери влаги и механических повреждений, сочетаются с хорошо развитым трахейным дыханием. Сходство наблюдается и в других признаках. Настоящая копуляция без сперматофоров, откладка яиц в толщу субстрата с помощью яйцеклада, многоядность, способность питаться не только жидкой, но и твёрдой пищей, в том числе растительной, пережёвывание пищи — всё это признаки, распространённые у насекомых, а не у паукообразных. Создаётся впечатление, что сенокосцы в своей эволюции на суше избрали пути, параллельные тем, которыми шли насекомые, и уподобились им в такой мере, в какой позволила им арахнидная природа.

В освоении суши насекомыми существенную, если не решающую роль сыграл полёт. Длинные ноги сенокосцев обеспечивают им весьма экономный и совершенный способ движения и активного расселения. Главный смысл этого способа состоит в том, что при относительно небольшой частоте мышечных сокращений и минимальной трате энергии скорость перемещения достаточно велика. Сенокосцев правильнее назвать не бегающими, а шагающими формами, не бегунами, а скороходами. Выгода этого способа движения особенно отчётлива в умеренном климате, где в силу низкой температуры, особенно ночью, развить высокий ритм мышечных сокращений трудно. Большинство длинноногих форм — жители умеренных широт, активные к тому же до глубокой осени.

Так или иначе, жизненная форма сенокосцев оказалась весьма эффективной, о чём свидетельствует их широкое распространение и видовое разнообразие. Если отвлечься от пауков и клещей, имеющих свои, особые пути эволюции, то сенокосцы по числу видов оказываются на первом месте среди остальных отрядов (см. Приложение).

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Отряд Opiliones делится на три подотряда — Cyphophthalmi, Laniatores и Palpatores.

Небольшой подотряд Cyphophthalmi — наиболее примитивные сенокосцы, известные ещё из каменноугольного периода. Они малы, 2–3 мм в длину, с продолговато-овальным туловищем и короткими ногами, по облику напоминают некоторых клещей. Покровы очень твёрдые. По бокам головогруды имеются два выроста с отверстиями пахучих желёз. Глаза редуцированы. Расчленение брюшка особенно хорошо видно у молодых экземпляров, причём тергиты ещё не смещены на брюшную сторону, как у остальных сенокосцев. Нет ни длинного яйцеклада, ни полового клапана.

Эти редкие формы живут в лесной подстилке, влажной почве. В пещерах. Они встречаются в тропическом и субтропическом поясе Евразии, Африки и Америки. Несколько видов найдено на юге Западной Европы. На территории бывшего СССР представители этого подотряда обнаружены на черноморском побережье Кавказа.

Подотряд Laniatores, почти целиком тропический, самый большой и наименее изученный. Эти сенокосцы имеют хватательные педипальпы с когтями и шипами и очень твёрдые покровы. Тергиты брюшка и головогрудной щит спаяны в панцирь. Задние ноги обычно утолщены, особенно у самцов. Туловище и придатки бугристые, нередко с причудливыми выростами. Представители этого подотряда особенно разнообразны в тропической Америке.

Подотряд Palpatores включает подавляющее большинство сенокосцев нашей фауны. У них педипальпы тонкие, не бывают хватательными. Покровы более эластичные, но бывают и панцирными. Половой клапан крупный, выступающий вперёд между тазиками ног. Яйцеклад самок обычно очень длинный. Ноги в большинстве случаев очень длинные, тонкие.

Своеобразное семейство Trogulidae представлено немногими видами с короткими ногами, продолговатым сильно уплощённым туловищем и плотными покровами. Передний край спинного щита разрастается и полностью закрывает сверху хелицеры и педипальпы. На туловище и придатках имеются многочисленные выросты в виде сосочков с щетинками на концах. Трогулиды живут в лесной подстилке, среди мхов и влажной луговой растительности, на подсыхающей грязи у водоёмов. Они питаются молодыми на-

земными моллюсками, разрезая хелицерами их тонкие раковины. Эти сенокосцы настолько медлительны, что кажутся неживыми. В Западной Европе и у нас в южных районах (особенно на Кавказе) троголиды встречаются довольно часто.

Сенокосцы небольшого семейства *Ischyropsalidae* также специализировались как потребители более крупных наземных моллюсков, которых они извлекают из раковин своими мощными хелицерами. Последние бывают длиннее туловища и снабжены крепкими зубчатыми клешнями с острыми загнутыми пальцами. Эти сенокосцы имеют твёрдые покровы, крепкие, не очень длинные ноги и гораздо подвижнее и прожорливее троголид. Распространены они главным образом в горных районах юга Западной Европы.

Обширное семейство *Phalangiidae* включает большинство видов подотряда и богато представлено в голарктической фауне. Почти все сенокосцы северных и умеренных широт относятся к фалангидам.

Отряд РИЦИНУЛЕИ (*Ricinulei*)

Очень своеобразный и малочисленный тропический отряд. Это небольшие слепые арахниды, 5–10 мм длиной, с твёрдым бугорчатым панцирным покровом.

Рицинулеи описаны довольно поздно, только в 1838 г.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

Рицинулеи отличаются особым строением кутикулы, представляющей собой почти сплошной панцирь, без тонких мембран.

1. Головогрудной щит цельный, но его передний отдел превращён в подвижную лопасть (*кукулюс*), в состоянии покоя прикрывающую ротовые конечности.

2. Стерnum отсутствует, замещён тазиками ног.

3. Хелицеры короткие, 2-члениковые, со своеобразной клешней.

4. 2-я пара ног не используется при передвижении, а служит для осязания (как у сенокосцев). Основные органы осязания расположены на 1-й и 2-й парах ног. Трихоботрии отсутствуют.

5. У самцов ноги 3-й пары преобразованы в копулятивные органы.

6. Брюшко короткое, внешне на нём различимы границы трёх сегментов, 2–3 передних сегмента недоразвиты.

7. На конце брюшка имеется маленькое заднебрюшье (остаток метасомы) с анальным отверстием. Эта метасома может телескопически втягиваться в брюшко.

8. Рицинулеи дышат хорошо развитыми трахеями.

9. Из яйца выходит шестиногая личинка, которая затем превращается в восьминогую форму, чем рицинулеи напоминают клещей (всего наблюдается 3 линьки).

БИОЛОГИЯ

Известно, что рицинулеи влаголюбивы, живут скрыто, под опавшими листьями, под корой, некоторые найдены в пещерах. Активны в ночное время. Двигаются они очень медленно, ощупывая дорогу 2-й парой ног, на прикосновение отвечают замиранием и долго остаются неподвижными. На освещение также реагируют замиранием, подтягивая ноги и принимая «позу труп».

Питаются рицинулеи членистоногими с мягкими покровами. Добыча схватывается хелицерами. Педипальпы работают как у скорпионов, т.е. как когти и для размельчения пищи. По другим данным (Вестхайде, Ригер, 2008), для ловли добычи используется 2-я пара ног: пойманная добыча защемляется между голенью и предлапкой, а затем передаётся на маленькие клешненосные педипальпы, которые отправляют её на хелицеры. Поглощение пищи длительное, до 40 минут.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Изучено недостаточно. При спаривании самец взбирается на спину самки, копуляционным органом захватывает комочек спермы и вводит его в женское половое отверстие. Подобно кенениям, рицинулеи откладывают лишь несколько яиц. Яйца откладываются поодиночке через длительные промежутки времени.

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Известно 58 видов рицинулей, относящихся в трём родам единственного семейства (см. Приложение).

Распространены рицинулеи в Западной Африке и Северной, Центральной и Южной Америке.

Послесловие

Хотя паукообразные и не относятся к классу насекомых, традиционно их (в отличие от других сухопутных членистоногих — многоножек и мокриц) изучают именно на кафедрах энтомологии, а не

зоологии беспозвоночных. Действительно, методы изучения паукообразных очень близки к методам изучения насекомых.

Автор читает настоящий курс на кафедре энтомологии МГУ начиная с 2000 г.

Предлагаемый краткий конспект не претендует на полноту материала. Из-за жесткого ограничения времени я смог лишь немного расширить и переработать давно написанный текст и исключил столь необходимые для усвоения курса иллюстрации. Надеюсь, многие недостатки этого пособия будут устранены при подготовке более подробного курса лекций. В основу настоящего курса были положены материалы, опубликованные А.Б. Ланге в «Жизни животных» (1984). Многие разделы, блестяще изложенные А.Б. Ланге, не нуждаются в улучшении или изменении и процитированы ниже почти полностью.

Приношу свою благодарность проф. Владимиру Борисовичу Чернышеву, который, как я понимаю, был инициатором приглашения меня для чтения лекций. Я благодарен моим учителям и воспитателям, сотрудникам кафедры энтомологии покойным Аделаиде Дмитриевне Петровой-Никитиной и Александру Борисовичу Ланге за переданные мне знания и умения, а также всему коллективу кафедры за постоянное содействие и доброжелательное ко мне отношение. При подготовке первоначального курса лекций меня консультировали К.Ю. Еськов и А.Ю. Иванцов из Палеонтологического института РАН, за что приношу им свою искреннюю благодарность. Благодарю также отечественных и зарубежных коллег-арахнологов и акарологов за многочисленные советы и консультации.

Замечания по книге можно присылать по адресу электронной почты mikhailov2000@gmail.com

ПРИЛОЖЕНИЕ. Данные о числе семейств, родов и видов в отрядах рецентных паукообразных (по разным источникам).

Отряд Скорпионы (Scorpiones) — 14 семейств, 187 родов, 1902 вида (В.Я. Фет, личн. сообщ.)

Отряд Телифоны, или Жгутохвостые (Uropygi) — 1 семейство, 18 родов, 108 видов (Harvey, 2007)

Отряд Тартариды, или Схизопельтидии (Tartarides, или Schizomida) — 2 семейства, 46 родов, 258 видов (Harvey, 2007)

Отряд Фрины, или Жгутоногие пауки (Amblypygi) — 5 семейств, 17 родов, 158 видов (Harvey, 2007)

Отряд Кенении, или Щупальцеходные (Palpigradi) — 2 семейства, 6 родов, 82 вида (Harvey, 2007)

Отряд Ложноскорпионы (Pseudoscorpiones) — 25 семейств, 439 родов, 3380 видов (Harvey, 2007)

Отряд Сольпуги (Solifugae) — 12 семейств, 141 род, 1100 видов (Harvey, 2007)

Отряд Сенокосцы (Opiliones, или Phalangida) — 42 семейства, 1638 родов, 6476 видов (Kury, 2010, and pers. comm. 14.10.2010)

Отряд Ричинулеи (Ricinulei) — 1 семейство, 3 рода, 58 видов (Harvey, 2007)

Отряд Пауки (Aranei) — 109 семейств, 3802 рода, 41 719 видов (Platnick, 2010)

Отряд Акариформные клещи (Acariformes; отряд монофилетичен по: Миронов, Бочков, 2009) — 88 надсемейств и ок. 27 000 видов (А.В. Бочков, личн. сообщ. 12.10.2010)

Отряд Паразитиформные клещи (Parasitiformes): подотряд Mesostigmata — ок. 70 семейств, ок. 12 000 видов; подотряд Ixodida — 3 семейства, 12 родов, ок. 870 видов (А.В. Бочков, личн. сообщ. 12.10.2010)

Отряд Голотировые клещи (Holothyrida) — 3 семейства, 13 родов, 22 вида (А.В. Бочков, личн. сообщ. 12.10.2010)

Отряд Клещи-сенокосцы (Opilioacarina) — 1 семейство, 9 родов, 24 вида (А.В. Бочков, личн. сообщ. 12.10.2010)

Литература

- Беклемишев К.В. 1979. Зоология беспозвоночных. Курс лекций. М.: изд-во МГУ. 188 с.
- Вестхайде В., Ригер Р. (ред.). 2008. Зоология беспозвоночных. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. М.: Т-во научн. изданий КМК. iv + 512 + iv с.
- Гиляров М.С. 1970. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука. 276 с.
- Еськов К.Ю. 1984. Хелицеровые // Л.П. Татаринов, В.Н. Шиманский (отв. ред.). Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука. С.66–80.

- Иванов А.В., Мончадский А.С., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. 1983. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. 3-е изд., перераб. и доп. Часть 2. Типы: Кольчатые черви, Членистоногие. М.: Высш. шк. 543 с.
- Ланге А.Б. 1969. Подтип хелицеровые (Chelicerata) // Л.А. Зенкевич (гл.ред.). Жизнь животных. М.: Просвещение. Т.3. С.10–134.
- Ланге А.Б. 1984. Подтип хелицеровые (Chelicerata) // М.С. Гиляров, Ф.Н. Правдин (ред.). Жизнь животных. 2-е изд. М.: Просвещение. Т.3. С.8–108.
- Малахов В.В. 2009. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. Вып.3. С.40–54.
- Миронов С.В., Бочков А.В. 2009. Современные представления о филогении акариформных клещей (Chelicerata, Acariformes) // Зоол. журнал. Т.88. № 8. С.922–937.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. 2008. Зоология беспозвоночных. Том 3. Членистоногие. М.: ИЦ «Академия». 496 с.
- Harvey M. 2007. The smaller arachnid orders: diversity, descriptions and distributions from Linnaeus to the present (1758 to 2007) // Zootaxa. Vol.1668. P.363–380.
- Kury A.B. 2010. Classification of Opiliones. <http://www.museunacional.ufjf.br/mndi/Aracnologia/opiliones.html> (species count in May 2010)
- Platnick N.I. 2010. The World Spider Catalog. Version 11.0. Currently valid spider genera and species (June 11, 2010). <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/COUNTS.htm> 1
-

Михайлов Кирилл Глебович
ОБЩАЯ АРАХНОЛОГИЯ. Краткий курс. Часть 1.
Введение. Малые отряды.

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 65 с.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Верстка: К.Г. Михайлов

Для заявок:
123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Подписано в печать 23.04.2011. Тираж 400 экз.
Формат 60×90/16. Объём 4 п.л. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Отпечатано в ООО «Галлея-Принт», Москва, 5-я Кабельная ул., 5б