Для будущих зоологов

ACADEMIA

INVERTEBRATE ZOOLOGY

A FUNCTIONAL EVOLUTIONARY APPROACH

seventh edition

Edward E. Ruppert
Clemson University, South Carolina

Richard S. Fox
Lander University, South Carolina

Robert D. Barnes
Late of Gettysburg College

THOMSON
BROOKS/COLE
Australia • Canada • Mexico • Singapore • Spain • United Kingdom • United States

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Седьмое издание

Эдвард Э. Рупперт
Университет Клемсон, Южная Каролина

Ричард С. Фокс
Университет Лэндер, Южная Каролина

Роберт Д. Барнс
Геттисберг-колледж

ACADEMIA

Москва
Издательский центр «Академия»
2007

ЭДВАРД Э. РУППЕРТ, РИЧАРД С. ФОКС, РОБЕРТ Д. БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Перевод с английского

ACADEMIA

Москва
Издательский центр «Академия»
2007

ЭДВАРД Э. РУППЕРТ, РИЧАРД С. ФОКС, РОБЕРТ Д. БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Том 1

ПРОТИСТЫ И НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Перевод с английского

Под редакцией А. А. Добровольского и А. И. Грановича

Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов
высших учебных заведений, обучающихся
по направлению «Биология»
и биологическим специальностям

ACADEMIA

Москва
Издательский центр «Академия»
2008

Филологический факультет СПбГУ
2008

УДК 59(075.8)
ББК 28.691я73
Р869

Перевод и научное редактирование организованы филологическим факультетом
Санкт-Петербургского государственного университета

Рупперт Э. Э.

Р869 Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты : учебник для студ. вузов : в 4 т. Т. 1. Протисты и низшие многоклеточные / Эдвард Э. Рупперт, Ричард С. Фокс, Роберт Д. Барнс; пер. с англ. Т. А. Ганф, Н. В. Ленцман, Е. В. Сабанеевой; под ред. А. А. Добровольского и А. И. Грановича. — М. : Издательский центр «Академия», 2008. — 496 с.

ISBN 978-5-7695-3493-5 (Т. 1) (рус.)
ISBN 0-03-025982-7 (англ.)

В четырех томах учебника рассматриваются группы животных от простейших до хордовых включительно. Помимо морфологических характеристик приводятся сведения о физиологии и биологии беспозвоночных животных. Описание строения организмов сопровождается подробным анализом особенностей их функционирования.

В первом томе учебника описаны простейшие и низшие многоклеточные животные, даны характеристики отдельных таксонов простейших, подробно проанализированы особенности организации одноклеточных организмов. Рассмотрение основных гипотез возникновения многоклеточности предваряет описание низших многоклеточных — губок, пластинчатых, книдарий, гребневиков, плоских червей, ортонектид и дициемид.

Для студентов высших учебных заведений. Может заинтересовать широкий круг специалистов-биологов.

УДК 59(075.8)
ББК 28.691я73

Thomson Learning и ИЦ «Академия» не несут ответственности за ущерб, который может быть причинен в результате использования материалов, содержащихся в книге, за их достоверность, а также за возможные нарушения авторских прав третьих лиц и права на неприкосновенность частной жизни.

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

Copyright © 2004 Brooks / Cole, a division of Thomson Learning, Inc. Thomson Learning™ is a trademark used herein under license. Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach By Edward E. Ruppert, Richard S. Fox & Robert D. Barnes, 7th edition

© Ганф Т. А., Ленцман Н. В., Сабанеева Е. В., перевод на русский язык, 2008

© Издание на русском языке, оформление. Издательский центр «Академия», 2008

ISBN 978-5-7695-2740-1 (рус.)
ISBN 978-5-7695-3493-5 (Т. 1) (рус.)
ISBN 0-03-025982-7 (англ.)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Седьмое издание книги Роберта Барнса «*Зоология беспозвоночных*» — тщательно исправленный и переработанный учебник, давно ставший классическим. Книга Барнса впервые увидела свет в 1963 г. С тех пор зоология беспозвоночных шагнула далеко вперед благодаря творче-ским усилиям блестящих ученых-биологов. Многие из них учились зоологии по книге Роберта Барнса, а некоторые занимались непосредственно под руководством автора в Морской лаборатории университета Дьюк, на Бермудской биологической исследовательской станции или в Геттисберг-колледже. Основанные на новых методах и научных подходах работы этого поколения ученых революционизировали наши знания о беспозвоночных. Книга, которую вы держите в руках, отражает важнейшие результаты исследований последних десятилетий.

Зоология беспозвоночных — наука для тех, кто любит природу во всех ее бесчисленных проявлениях. Прежде всего она приносит радость наблюдения поразительного многообразия животных форм: знакомых и причудливых, микроскопических и гигантских, малоподвижных и стремительных. Однако разнообразие беспозвоночных не только радует глаз, но и заставляет ум искать в разнообразии единство. Применяя в исследовании подходы всех биологических дисциплин и даже всех наук, зоология беспозвоночных выстраивает общие представления о закономерностях строения животных и эволюционного формирования их биоразнообразия.

ОСОБЕННОСТИ СЕДЬМОГО ИЗДАНИЯ

• **Пять новых глав** знакомят с функционально-эволюционным подходом, в рамках которого эволюционные морфологические и функциональные новшества предстают как необходимые элементы конструктивной организации беспозвоночных.

• Надписи на **филогенетических схемах (кладограммах)** облегчают понимание эволюционных отношений.

• В тексте приведено **около 200 новых рисунков**, а многие старые тщательно отредактированы, что делает учебник более доступным и удобным в использовании.

• **Существенный пересмотр текста**, в том числе ряда глав, отражает результаты новейших исследований, включая последние систематические ревизии крупных таксонов.

• **Добавлены описания таксонов** Cycliophora, Micrognathozoa, Tantulocarida и Myxozoa.

• **Унифицированная терминология** — при описании гомологичных структур представителей разных таксонов используется один и тот же термин — сводит к минимуму возможную путаницу.

• **Аннотированные унифицированные указатели информационного ресурса (URL) сети Интернет** перебрасывают мост от текста учебника к богатому материалу практически по всем группам беспозвоночных (фотографиям, анимированным картинкам, новейшим данным).

• **Новый веб-сайт**, где представлено более 300 оригинальных цветных фотографий живых беспозвоночных и 300 основных рисунков из учебника,

дает дополнительные информационные ресурсы, полезные как преподавателям, так и студентам.

Новые главы знакомят с функционально-эволюционным подходом

Центральная концепция зоологии беспозвоночных — эволюция строения и функций животных. Данная концепция охватывает не только реконструкцию эволюционных отношений, но и описывает вероятную историю приобретения успешных морфологических и функциональных новшеств, определяющих план строения той или иной группы. Подробное описание этих новшеств, обсуждение их функций и возможного происхождения базируются в книге на *функционально-эволюционном подходе*. Он присутствует во всех главах, однако ключевые эволюционные приобретения — возникновение эукариотных клеток, многоклеточность, эпителии, двусторонняя симметрия и непроницаемый экзоскелет — особенно внимательно обсуждаются в отдельных главах «Знакомство с...».

Например, эукариоты приобрели в процессе эволюции бóльший размер, бóльшую подвижность и способность питаться своими прокариотическими предками (гл. 2 «Знакомство с простейшими»). Многоклеточность привела к следующему существенному увеличению размеров тела, позволив животным питаться еще и простейшими, дав им метаболические и иные преимущества перед одноклеточными (гл. 4 «Знакомство с многоклеточными»). Эволюция эпителиев позволила эуметазоям осуществлять физиологическую регулировку в ограниченных ими полостях (компартментах тела), например в кишке и целоме. Эта регуляция не только повысила эффективность пищеварительной и иных функций, но и до некоторой степени также «освободила» эуметазоев от диктата внешней среды, дав им возможность поддерживать интенсивную жизнедеятельность (гл. 6 «Знакомство с Eumetazoa»). Приобретение двусторонней симметрии привело к появлению поляризованного тела, снабженного органами чувств, повышающих эффективность поиска пищи и партнеров или спасения от врагов (гл. 9 «Знакомство с билатериями»). Членистоногие (особенно более чем 20 миллионов видов насекомых) с их подвижными конечностями и защитным экзоскелетом сумели колонизировать наземные и воздушные местообитания (гл. 16 «Знакомство с членистоногими»).

Акцент на прогностическую сторону науки

Эволюция строения и функций беспозвоночных — концептуальная основа настоящей книги. Она не только подводит под зоологию беспозвоночных прочный базис, но и превращает ее из преимущественно описательной дисциплины в динамичную предсказательную науку. Студенты должны понимать, как коррелируют, например, размер тела и уровень организации животного со строением его циркуляторной и выделительной систем, газообменом, строением локомоторных органов или особенностями размножения. Исключения из общего правила, немногочисленные, но неизбежные, позволяют обнаружить новые функциональные взаимодействия и предложить лучшие прогностические модели морфофункциональной организации. Наш опыт говорит о том, что такой подход не только упорядочивает представления о разнообразии животных, позволяя использовать прогностичес-

кие функционально-эволюционные принципы, но и способствует активной проверке выдвигаемых гипотез.

Новые филогенетические древа

При выявлении филогении функционально-эволюционный подход полагается на выделение ключевых признаков, связанных с основными эволюционными линиями. Среди разных методов построения филогенетических древ в седьмом издании книги предпочтение отдается кладистике. В гл. 1 «Знакомство с беспозвоночными» объясняются основные принципы кладистики с примером построения кладограммы гипотетической группы. Для большинства основных групп построены филогенетические древа. Чтобы привлечь студентов к изучению и проверке этих древ, мы старались сделать их более понятными. Названия таксонов указаны, как обычно, на концах ветвей; помимо этого в пределах древа (горизонтальные надписи) приведены названия сестринских таксонов. Такой способ обозначения позволяет легко распознавать сестринские таксоны, следуя главной цели кладистики — выявлять сестринские таксоны путем обнаружения синапоморфий.

Филогенетические древа на рисунках основаны как на морфологических признаках, так и на молекулярных данных. В подрисуночных подписях перечислены не только апоморфные признаки, связанные с каждой ветвью (под соответствующим номером), но и названия всех таксонов. Таким образом, подпись к рисунку оказывается чем-то вроде учебного конспекта, суммирующего ключевые признаки каждого таксона. В случаях когда в литературе имеются конкурирующие филогенетические построения, мы приводим альтернативные древа. В материале главы, посвященном филогении, критически обсуждаются старые и новые филогенетические гипотезы. Собственно, все филогенетические схемы являются гипотезами, стадиями непрерывного исследовательского процесса. По мере обнаружения новых фактов студенты и преподаватели могут сами критиковать и модифицировать отраженные в книге построения.

Широкое распространение кладистики привело к построению «естественных» классификаций, которые лучше отражают эволюционные отношения, чем большинство других филогенетических методов. Филогенетические древа, поддержанные синапоморфиями, состоят из сестринских таксонов, сгруппированных попарно — зачастую на разных иерархических уровнях (рангах). Такие деревья очень информативны, однако ранжирование таксонов часто находится в противоречии с линнеевскими категориями (царство, тип, класс, отряд и т.д.), которые традиционно им приписывались. Кроме того, само количество иерархических рангов часто превышает число соответствующих категорий. Отчасти именно из-за большого количества рангов в основанных на кладистике филогениях многие современные систематики предпочитают не пользоваться линнеевскими категориями для обозначения этих рангов.

В соответствии с современной практикой седьмое издание книги «Зоология беспозвоночных» отвергает необходимость отнесения таксонов к линнеевским категориям. Наш собственный опыт преподавания говорит о том, что студенты и преподаватели приветствуют это изменение. Чтобы не терять из виду относительные ранги таксонов, мы снабдили филогенетические древа

подробными подписями. Кроме того, они приводятся в виде схемы в разделе «Филогенетическая система...». Для тех, кто считает отход от линнеевских категорий неприемлемым, мы сохранили их обозначения в виде аббревиатур в надстрочном индексе при названиях таксонов в заголовках и в начале глав, а также в разделе «Разнообразие...».

Унификация анатомических терминов

Функционально-эволюционный подход предполагает сравнение, и мы стремились развивать сравнительное мышление студентов наряду с аналитическим. Для облегчения сравнения в книге унифицированы многие анатомические термины. Например, несмотря на то что фильтрационные выделительные органы всех членистоногих гомологичны, они традиционно назывались по-разному в разных таксонах. Мы упоминаем эти специализированные названия, но при описании называем соответствующие органы единым термином *мешкообразный нефридий*. Аналогично, признавая гомологию целомических мешков полухордовых и иглокожих, мы распространяем разработанные для полухордовых термины *протоцель*, *мезоцель* и *метацель* на эмбриональные и личиночные целомические мешки иглокожих. Кроме того, в некоторых случаях мы заменили ради ясности старые названия новыми, придуманными нами терминами. Эти терминологические замены призваны облегчить студентам изучение зоологии беспозвоночных, и мы надеемся, что специалисты отнесутся к ним с пониманием. Согласно нашему опыту, студентам, когда они начинают специализироваться в зоологии беспозвоночных, не составляет труда запомнить принятые в их области классические термины.

Новый веб-сайт содержит более 600 иллюстраций

Беспозвоночные вызывают не только любопытство и научный интерес, но и восхищение их изяществом и богатством красок. Последнее относится прежде всего к *живым* беспозвоночным. Для многих студентов именно первое наблюдение за живым организмом — улиткой, морской звездой, движущимся кальмаром — превращает простое любопытство в стойкое увлечение зоологией беспозвоночных, а часто и биологией вообще. Это издание книги предоставляет преподавателю онлайновый доступ к банку данных, содержащему примерно 300 оригинальных цветных иллюстраций живых беспозвоночных, прежде всего морских, а также к 300 рисункам из учебника. Возможности использования учебного материала разнообразны. Например, преподаватель может обеспечить студентам доступ в режиме онлайн или же, загруз файлы их на свой компьютер, использовать их при подготовке раздаточных материалов или лекционных слайдов.

Поощрение к самостоятельным исследованиям

Зоология беспозвоночных — безграничное поле для открытий, сделать которые может не только опытный ученый, но и студент. Цель седьмого издания книги «Зоология беспозвоночных» — побудить студентов к исследованиям и обозначить основные вехи уже пройденного наукой пути. Однако лучший источник открытий — сами животные. Мы призываем преподавателей по возможности использовать на лабораторных занятиях живых беспозвоночных, а также привлекать студентов к участию в

проведении летних курсов зоологии беспозвоночных на морских биостанциях. Именно наблюдения живых организмов стимулируют пытливый ум исследователя к новым открытиям. За многие годы мы вывели формулу: мотивированные студенты + живые беспозвоночные = новые наблюдения и интересные идеи.

Эдвард Э. Рупперт
Июнь 2003 года *Ричард С. Фокс*

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим нашего друга и коллегу художника-биолога Джона Нортона, который выполнил новые иллюстрации для этого и предыдущего изданий книги «Зоология беспозвоночных». Художественный талант и биологическое образование сочетаются в Нортоне с тонкой интуицией, позволяющей точно и ясно отражать в рисунках как общие понятия, так и строение организмов и их частей. Используя традиционные методы иллюстрации книги, он посвятил много своего времени интерпретации наших идей, выслушиванию критических замечаний и совершенствованию рисунков. Мы высоко ценим его мастерство и очень признательны ему за проявленное терпение.

Мы благодарны нашим коллегам, прочитавшим одну или ряд глав рукописи, за вдумчивую критику и ценные советы. Это Элизабет Дж. Балсер (Illinois Wesleyan University), Брайан Бинэм (Western Washington University), Стивен К. Бериан (Southern Connecticut State University), Кристофер Камерон (University of Victoria), Тамара Кук (Sam Houston State University), Рут Энн Дьюэл (Appalachian State University), Рональд В. Димок (Wake Forest University), Гонзало Гирибет (Harvard University), Джереми Н. Джаррет (Central Connecticut State University), Дональд А. Кангас (Truman State University), Роберт Э. Ноултон (George Washington University), Роджер М. Ллойд (Florida Community College), Луиза Р. Пэйдж (University of Victoria), А. Ричард Палмер (University of Alberta), Джон Ф. Пилджер (Agnes Scott College), Памела Роу (California State University, Stanislaus), Уильям А. Шиэр (Hampden-Sydney College), Джордж Л. Шинн (Truman State University), Стивен М. Синистер (Northern Arizona University), Эрик В. Туезен (Evergreen State College), Сет Тайлер (University of Maine), Элизабет Волдорф (Mississippi Gulf Coast Community College), Мэри К. Викстен (Texas A & M University) и Патрик Т. К. Ву (University of Guelph).

Мы также очень признательны всем тем ученым, которые поделились с нами опытом, библиографическими ресурсами, неопубликованными результатами и иллюстрациями или приняли участие в обсуждении книги. Это Джеффри А. Боксшел (The Natural History Museum, London), Дэйл Р. Р. Колдер (Royal Ontario Museum), Клейтон Кук (Harbor Branch Oreanographic Institution), Роджер Д. Фарли (University of California, Riverside), Дженнифер Э. Фрик (Brevard College), Питер Флинч (University of Copenhagen), Хенрик Гленнер (University of Copenhagen), Йенс Т. Хег (University of Copenhagen), Дэн Р. Ли (Lander University), Джон Ли (City College of New York), Йэйн Дж. Макгоу (University of Nevada, Las Vegas), Джон Э. Миллер, Гэйл П. Ноблет (Clemson University), Бет Окамура (University of Reading), Патрик Рейнолдс (Hamilton College), Скотт Сантагат (Smithsonian Ma-

rine Station at Ft. Pierce), Томас Стах (Smithsonian Marine Station at Ft. Pierce), Джозеф Статон (University of South Carolina), Сидней Л. Тамм (Boston College), Лесли А. Темесвари (Clemson University), Джеймс М. Тербевилл (Virginia Commonwealth University), А. П. Вилер (Clemson University), Уорд Вилер (American Museum of Natural History), Бетти Х. Уильямс (Lander University) и Джон П. Вурмс (Clemson University).

Когда книга готовилась к печати, издательство «Saunders College Publishing» — наш давний партнер — было приобретено Wadsworth Group, и наш проект перешел в ведение нового издательского коллектива. В этот непростой переходный период проект «выжил» в значительной мере благодаря Ли Маркотт, страстному орнитологу и бывшему редактору «Saunders College Publishing». Мы очень благодарны Ли за ее поддержку и веру в успех.

Во время подготовки к печати рукопись этой книги претерпела существенные изменения. Мы хотели бы поблагодарить талантливый издательский коллектив «Wadsworth-Thomson Learning» за гибкость подхода, советы и терпение. Мы высоко оценили творческие усилия и любезность редактора Шелли Парлант, которая помогла нам прояснить основные темы книги, не давала нам уклоняться от намеченного плана и всесторонне поддерживала нас, а также умело справлялась с многочисленными изменениями формата. Мы благодарим исполнительного редактора Неду Роуз. Предложенные ею усовершенствования и корректировка бюджета значительно улучшили качество книги. Мы высоко ценим вклад в проект менеджера Белинды Кромер и технологического менеджера Трэвис Метц.

Мы хотим отметить исключительно продуктивную и качественную работу издательского коллектива «NOVA Graphic Services». Редакционному директору Робин Боннер удавалось соизмерять пожелания авторов с требованиями издательства и необходимостью придерживаться четкого графика работы, не ослабляя при этом внимания к его точности. Она также внесла некоторые улучшения в формат. Технический редактор Нэнси Элгин исправила многие ошибки, а ее советы позволили нам лучше представить впечатление, которое произведет книга. Было очень приятно работать с Робин и Нэнси.

За долгие годы научной деятельности мы черпали вдохновение и поддержку в общении с многими коллегами и сейчас, пользуясь случаем, выражаем им нашу глубокую признательность. Это Питер Акс (University of Goettingen), покойный Роберт Д. Барнс (Gettysburg College), Эдвард Л. Бусфилд (National Museum of Natural Sciences, Ottawa), Фу Шианг Чиа (University of Alberta), Ричард А. Клони (University of Washington), Кевин Дж. Экелбарджер (University of Maine), покойный Роберт Л. Ферналд (University of Washington), Ричард Гьюд (Hartwick College), Фредерик У. Харрисон (Western Carolina University), покойный Чарльз Э. Дженнер (University of North Carolina, Chapel Hill), Алан Р. Кон (University of Washington), Юджин Н. Козлофф (University of Washington), Х. Юджин Леман (University of North Carolina, Chapel Hill), Фордайс Дж. Люкс (Lander University), Джордж О. Маки (University of Victoria), Фрэнк Г. Нордли (University of Florida), Мэри Э. Райс (Smithsonian Marine Station at Ft. Pierce), Руперт М. Ридл (University of Vienna), Райнхарт М. Ригер (University of Innsbruck), Стивен Э. Станчик (University of South Carolina), Остин Уильямс (National Museum of Natural History), Роберт М. Вуллакот (Harvard University) и покойный Джон З. Янг (University College, London).