

УДК 595.2

МОРФОЛОГИЯ И НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО АНАТОМИИ ПИКНОГОНИД СЕМЕЙСТВА COLOSSENDEIDAE (ARTHROPODA: CHELICERATA)

© 2021 г. Н. В. Алексеева*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

*e-mail: nina.alexeyeva.spb@gmail.com

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.

После доработки 23.04.2021 г.

Принята к публикации 30.06.2021 г.

Пикногонида – небольшая группа архаичных первичноводных хелицероных. У пикногонид необычный план строения и ряд особенностей, отличающих их от остальных хелицерат. Известно около десяти современных семейств пикногонид и более тысячи видов, однако наше представление об этой группе складывается из сведений об организации нескольких десятков видов, что не охватывает имеющегося разнообразия. Такую малоизученную группу составляют виды семейства *Colossendeidae*. С помощью методов световой микроскопии изучена морфология *Colossendeis drakei* Calman, 1915, *C. fragilis* Pushkin, 1993, *C. scotti* Calman, 1915 и *Decolopoda australis* Eights, 1835; получены некоторые сведения об анатомии этих животных. Описано внешнее строение каждого вида, приведены данные о наличии и специфике расположения основных систем органов. Проанализирован план строения животного, отмечены консолидация туловища и отсутствие функциональных межсегментарных сочленений. Выявленные особенности значительно расширяют наше понимание плана строения пикногонид. Так, отмечена тенденция к увеличению площади поверхности средней кишки, выражающаяся в удлинении дивертикулов и/или формировании складок. Обнаружена гипертрофия периферической части гонады у самок, у которых половой дивертикул простирается почти на всю длину ходильной ноги. Впервые описано наличие половых дивертикулов у самцов пикногонид.

Ключевые слова: хелицероные, морские пауки, тагмозис, половая система

DOI: 10.31857/S0134347521060024

Морские пауки представляют собой обособленную группу архаичных морских хелицероных (Wheeler, Hayashi, 1998; Dunlop, Arango, 2005; Masta et al., 2010). Пикногонида во многом отличаются от остальных хелицерат, оставаясь неизменными на протяжении длительного периода (Bergström et al., 1980). Туловище пикногонид состоит из цефалосомы, трех-пяти свободных сегментов и несегментированного лишнего придатков абдомена (Vilpoux, Waloszek, 2003). Цефалосома формирует непарный вырост (хоботок) и несет придатки – хелифоры, пальпы и яйценожные ножки, а также пару ходильных ног. Остальные ходильные ноги располагаются на свободных сегментах тела. Пищеварительная и половая системы образуют слепые выросты (дивертикулы), проникающие в конечности (Fahrenbach, Arango, 2007; Soler-Membrives et al., 2011). Обобщенные данные об анатомии пикногонид приведены в нескольких работах (Helfer, Schlottke, 1935; King, 1973; Arnaud, Vamber, 1987). Однако опубликованные сведения касаются преимущественно

мелких представителей семейств *Nymphonidae* Wilson, 1878, *Callipallenidae* Hilton, 1942 и *Phoxichilidiidae* Sars, 1891. Информация об организации этих пикногонид и формирует наше представление о всей группе животных. Однако многие виды, а порой и семейства пикногонид до сих пор недостаточно изучены. Это касается, например, пикногонид семейств *Ascorhynchidea* Hoek, 1881, *Rhynchothoracidae* Thompson, 1909, *Pallensopidae* Fry, 1978, *Endeidae* Norman, 1908 и *Colossendeidae*. Последние особо сложны для морфоанатомических исследований, так как имеют крупные размеры (Hedgpeth, 1947) и обладают массивной кутикулой (Fahrenbach, 1994), что затрудняет применение микроскопических методов. Лишь в немногих работах опубликованы данные об анатомии колоссендеид, в частности, об организации кровеносной (Firstman, 1973) и пищеварительной (Cano-Sánchez, López-González, 2017; Wagner et al., 2017) систем. В настоящей работе приведены и проанализированы сведения о морфологии и некоторые данные об анатомии

Таблица 1. Ориентация и характеристика срезов, выполненных в разных частях тела морских пауков семейства Colossendeidae

Ориентация	Туловище	Хоботок	Ходильные ноги	Яйценозные ножки
Сагиттальная	Срединный разрез	Срединный разрез	Срединный разрез в районе каждого сустава	—
Поперечная	Серия срезов толщиной 0.5–1.0 мм	Серия срезов толщиной 0.8–1.0 мм	По 3–4 среза толщиной 1–2 мм в средней части каждого членика	По 2–3 среза толщиной 1.0–1.2 мм в базальной и средней частях

видов *Colossendeis drakei* Calman, 1915, *C. fragilis* Pushkin, 1993, *C. scotti* Calman, 1915 и *Decolopoda australis* Eights, 1835.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования использован материал из спиртовой коллекции Зоологического института РАН. Не имеющих видимых повреждений животных извлекали из фиксатора (70% этанол) и переводили в дистиллированную воду через серию спиртов понижающейся концентрации (50, 30 и 10%). Всех особей изучали однотипно, манипуляции (табл. 1) выполняли вручную с помощью лезвия, срезы просматривали в стереомикроскопе Leica M205 C. Толщину срезов оценивали с помощью окуляр-микрометра.

В ходе исследования использовали следующие материалы: 1) *Colossendeis drakei* Calman, 1915, дата сбора 23.03.1987 г., сбор “Эврика”, Южные Оркнейские острова (60°43'6" S, 47°00'00" W), глубина 280–310 м, собрал И.С. Смирнов, определил А.Ф. Пушкин; 2) *C. fragilis* Pushkin, 1993, дата сбора 13.12.1988 г., сбор БМРТ “Пионер Латвии”, Южная Георгия и Южные Сандвичевы острова (53°50'4" S, 36°10'5" W), 182–185 м, собрал И.П. Турнов, определил А.Ф. Пушкин; 3) *C. scotti* Calman, 1915, дата сбора 21.04.1981 г., сбор БМРТ “Академик Книпович”, Южная Георгия (55°08'4" S, 34°39'5" W), глубина 116–135 м, собрал И.П. Турнов, определил А.Ф. Пушкин; 4) *Decolopoda australis* Eights, 1835, дата сбора 10.12.1988 г., сбор БМРТ “Пионер Латвии”, Южная Георгия и Южные Сандвичевы острова (54°55'6" S, 35°08'5" W), 135 м, собрал И.П. Турнов, определил А.Ф. Пушкин.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Внешняя морфология

У всех изученных колоссендеид пальпы состоят из 9 члеников, а яйценозные ножки из 10; у представителей рода *Colossendeis* четыре пары ходильных ног, у вида *Decolopoda australis* — пять. Основные морфометрические показатели для каждого вида приведены в табл. 2.

Туловище *Colossendeis fragilis* вытянутое, внешне несегментированное, гладкое (рис. 1а, 1б). Це-

фалосома имеет прямой выступающий передний край. Глазной бугорок высокий, конической формы, смещен к хоботку. Латеральные выросты отделены друг от друга, расширяются к дистальному концу (рис. 1а, 1б). Абдомен цилиндрической формы, подвижно соединен с туловищем. Хелифоры отсутствуют, основания пальп и яйценозных ножек сближены (рис. 1б). Эти придатки включают по 9 (рис. 1в) и 10 (рис. 1г) члеников соответственно.

Туловище *C. drakei* вытянутое, со следами сегментации, гладкое (рис. 1д, е). Передний край цефалосомы вдавлен (рис. 1д). Глазной бугорок высокий, с округлой вершиной, смещен к хоботку. Латеральные выросты отделены друг от друга, расширяются к дистальному концу (рис. 1д, 1е). Абдомен удлинённый, цилиндрической формы (рис. 1д), подвижно соединен с туловищем. Хелифоры отсутствуют. Пальпы и яйценозные ножки располагаются на цефалосоме вентрально. Основания яйценозных ножек нависают над основаниями пальп (рис. 1е); сами конечности включают по 10 и 9 члеников соответственно (рис. 1ж–1з).

У *C. scotti* туловище гладкое, внешне несегментированное (рис. 1и, 1к). Передний край цефалосомы незначительно выступает, срединная часть вдавлена. Глазной бугорок высокий, конической формы, смещен от хоботка. Латеральные выросты соприкасаются друг с другом, расширяясь по направлению к придатку (рис. 1и, 1к). Абдомен удлинённый, утолщается к дистальному концу, соединен с туловищем подвижно. Хелифоры отсутствуют. Основания пальп и яйценозных ножек сближены. Эти конечности состоят из девяти члеников (рис. 1л), а яйценозные ножки — из 10 (рис. 1м).

У *Decolopoda australis* дисковидное гладкое туловище. Следы сочленений в виде поперечных вдавлений сохраняются (рис. 2а, 2б). Хоботок и ходильные ноги покрыты небольшими коническими шипами. Передний край цефалосомы прямой (рис. 2а). Глазной бугорок невысокий и уплощенный, занимает срединное положение на цефалосоме. Латеральные выросты плотно прилегают друг к другу и расширяются к дистальному концу (рис. 2а, 2б). Абдомен вытянут и утолщен на свободном конце, подвижно соединен с туловищем.

Таблица 2. Морфометрические данные четырех видов морских пауков семейства Colossendeidae

Параметр	<i>Colossendeis fragilis</i>	<i>C. drakei</i>	<i>C. scotti</i>	<i>Decolopoda australis</i>
Длина хоботка, мм	22.2	20.1	29.9	13.2
Длина шеи, мм	1.3	1.7	2	1.5
Длина цефалосомы, мм	3.5	4.9	4	4.2
Длина первого свободного сегмента, мм	4.0	4.1	3.8	1.3
Длина туловища, мм	11.3	18.4	15.3	9.4
Длина абдомена, мм	1.7	4.9	3.9	4.0
Ширина латерального выроста, мм	1.8	3.5	3.5	2.1
Расстояние между латеральными выростами, мм	1.9	2.8	0	0
Длина хелифоры, мм	—	—	—	13.0
Длина пальпы, мм	31.2	29.0	38.8	16.2
Длина яйценосной ножки, мм	42.9	67.8	62.2	37.6
Длина ходильной ноги, мм	97.0	131.7	104.5	75.0
Отношение длины хоботка к длине туловища	1.97	1.09	1.95	1.40
Отношение длины абдомена к длине туловища	0.15	0.27	0.26	0.43
Отношение длины ходильной ноги к длине туловища	8.58	7.16	6.83	6.52
Отношение длины ходильной ноги к длине туловища (включая длину хоботка)	2.91	3.41	2.29	3.30
Отношение длины ротовой полости к длине глотки	4.24	1.32	2.38	0.80
Отношение длины ротовой полости к длине пищевода	12.00	2.75	12.67	2.92
Отношение длины средней кишки к длине передней кишки	1.94	1.15	2.92	1.75
Отношение длины туловища к длине брюшной нервной цепочки	3.18	2.36	2.14	1.79

Хелифоры состоят из четырех члеников (рис. 2а, 2б). Клешня развита, пальцы гладкие, смыкаются дистальными концами. Основания пальп и яйценосных ножек сближены (рис. 2б). Пальпы состоят из девяти члеников (рис. 2в), яйценосные ножки — из 10 (рис. 2г).

Пищеварительная система

Рот располагается на свободном конце подвижно соединенного с туловищем хоботка (рис. 1б, 1е, 1к; 2б) и окружен тремя гладкими губами. Он ведет в переднюю кишку, занимающую хоботок и часть цефалосомы (рис. 3). Этот отдел кишки выстлан кутикулой и включает ротовую полость, глотку и пищевод (относительные размеры отделов указаны в табл. 2). У *C. fragilis* ротовая полость гладкая, у остальных исследованных колоссендеид покровы формируют три продольных ряда складок (рис. 3б–3г). В глотке располагается цедильный аппарат — совокупность многочисленных кутикулярных шипов (рис. 3). Глотка сужается и переходит в пищевод. Его кутикула гладкая, без выростов.

Средняя кишка включает центральный канал (рис. 4), который залегает срединно в туловище. От него берут начало слепые трубковидные выросты — дивертикулы. У всех пикногонид имеются дивертикулы ходильных ног: четыре пары у представителей рода *Colossendeis* и пять пар у *D. australis*. У последнего вида имеются дивертикулы хелифор (рис. 3г). У *C. fragilis* (рис. 3а) и *C. scotti* (рис. 3в) все выросты отходят попарно от центрального канала в пределах цефалосомы и первого свободного сегмента. У остальных изученных видов семейства дивертикулы отходят менее компактно (рис. 3б, 3г), в пределах всех сегментов, за исключением последнего. Дивертикулы *C. fragilis* и *C. drakei* гладкие (рис. 5а, 5б), у *C. scotti* они формируют многочисленные складочки (рис. 5в), а у *D. australis* — карманы (рис. 5г). Задняя кишка выстлана кутикулой. Она залегает в абдомене (рис. 3) и заканчивается анусом.

Полость тела представляет собой гемоцель и разделена на отдельные зоны. Над кишкой располагается трубковидное сердце (рис. 4), занимающее зону свободных сегментов тела. Дорсально просвет сердца ограничен стенкой тела, вентрально — центральным каналом средней кишки, а ла-

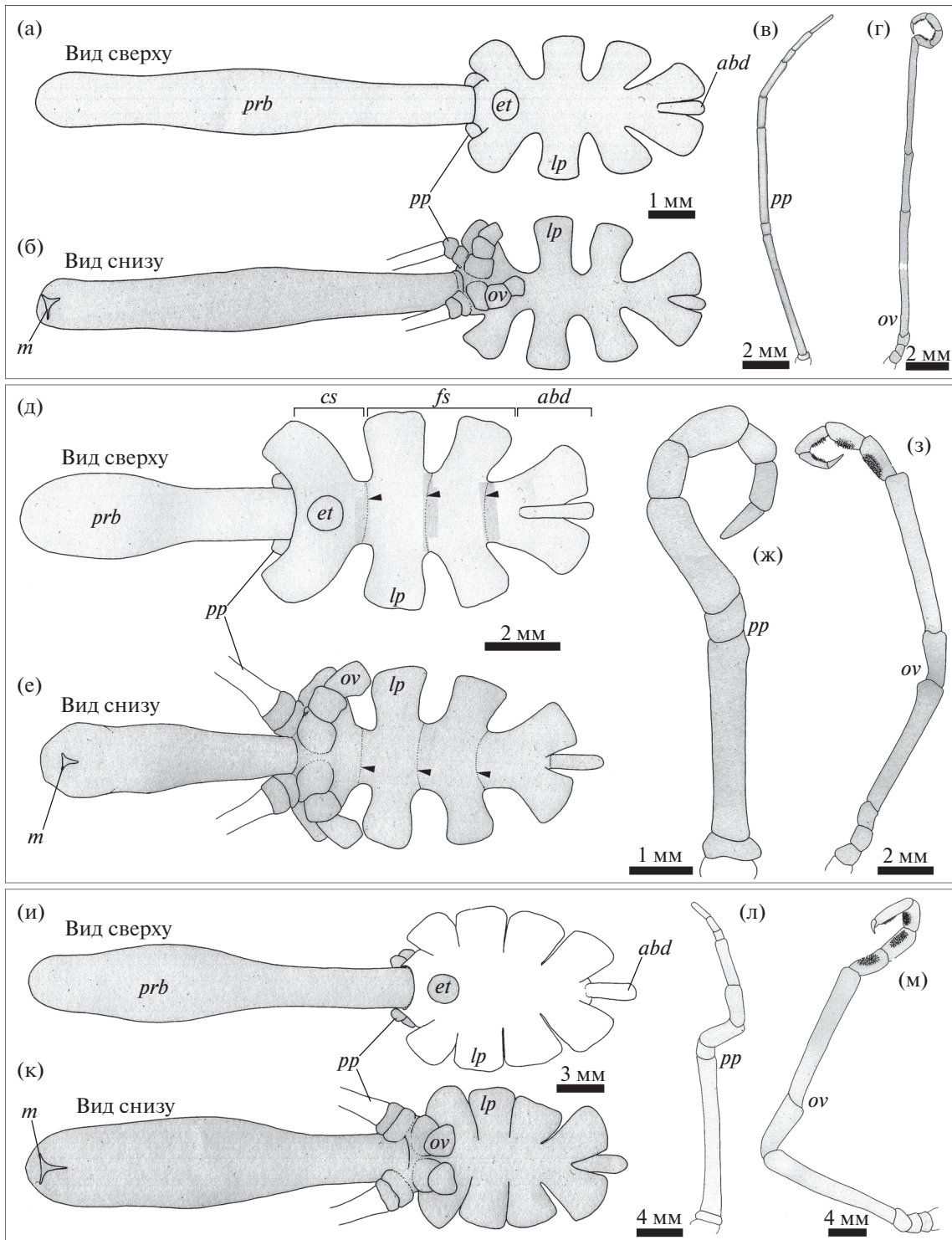


Рис. 1. Внешний вид, пальпа и яйценосная ножка *Colossendeis fragilis* (а–г), *C. drakei* (д–з), *C. scottii* (и–м). Обозначения: *abd* – abdomen, *cs* – цефалосома, *et* – глазной бугорок, *fs* – свободные сегменты тела, *lp* – латеральный вырост, *m* – рот, *ov* – яйценосная ножка, *pp* – пальпа, *prb* – хоботок. Наконечник стрелки маркирует сегментарные границы.

терально – собственно стенками сердца (рис. 4). По бокам от него располагается перикардиальная полость, ограниченная снизу горизонтальной септой (рис. 4). Латеральные стенки сердца и го-

ризонтальная септа уплощены. Вертикальная септа представлена отдельными диффузно расположенными клеточными тяжами, которые соединяют ганглии брюшной нервной цепочки со

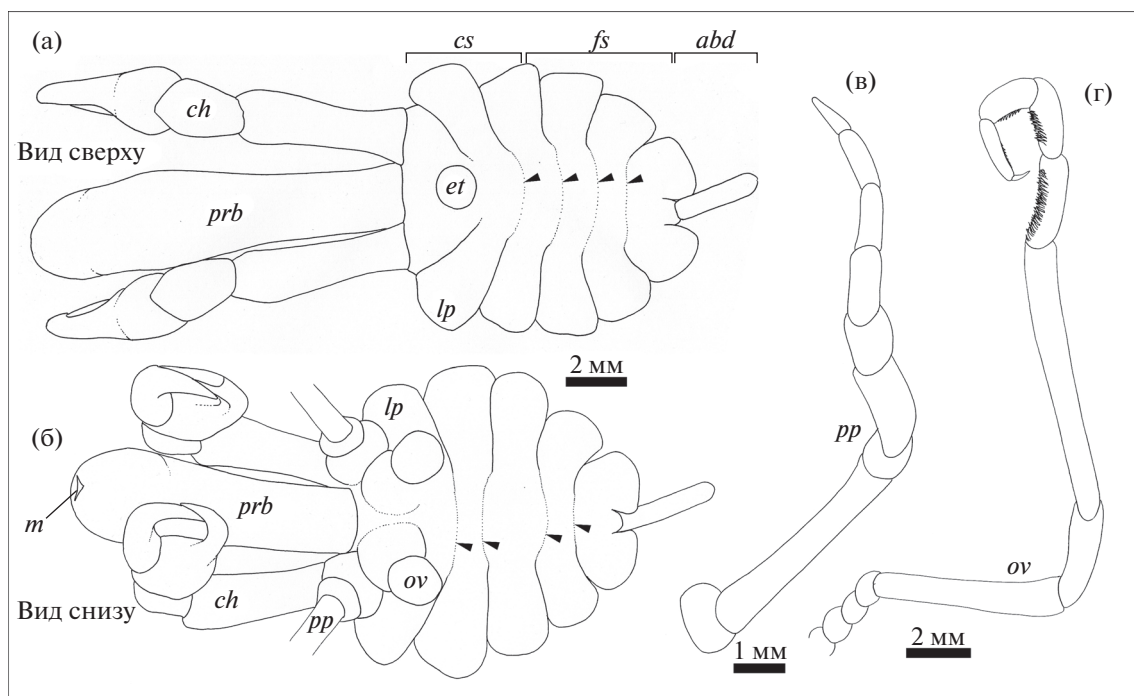


Рис. 2. Внешний вид (а–б), пальпа (в) и яйценосная ножка (г) *Decolopoda australis*. Обозначения: *abd* – abdomen, *ch* – хелифора, *cs* – цефалосома, *et* – глазной бугорок, *fs* – свободные сегменты тела, *lp* – латеральный вырост, *m* – рот, *ov* – яйценосная ножка, *pp* – пальпа, *prb* – хоботок. Наконечник стрелки маркирует сегментарные границы.

стенкой тела (рис. 4). Горизонтальная септа также продолжается во все придатки и тянется от дивертикула гонады до стенки тела. В месте соединения септы со стенкой тела формируется продольный валик (рис. 5).

Нервная система представлена мозгом и брюшной нервной цепочкой (БНЦ). Мозг залегает под глазным бугорком (рис. 3). Дорсолатерально от него отходят парные окологлоточные коннективы. У *Colossendeis* БНЦ располагается в пределах цефалосомы и первого свободного сегмента тела и включает 5 ганглиев (рис. 3а–3в). У *D. australis* БНЦ состоит из 6 ганглиев и располагается в цефалосоме, занимая первые три свободных сегмента тела (рис. 3г). Во всех случаях первый ганглий подглоточный, а все последующие – ганглии ходильных ног.

Половая система самцов и самок (рис. 6) состоит из туловищной и периферической частей. Туловищная часть имеет U-образную форму и располагается над центральным каналом средней кишки по бокам от сердца (рис. 4). У самок половой дивертикул простирается на всю длину ходильной ноги (рис. 6б, 6г) и только у *C. fragilis* оканчивается в предпоследнем членике (рис. 6а). У самцов *D. australis* и *C. drakei* периферическая часть представлена лишь протоками (рис. 6б, 6г). У самцов *C. scotti* и *C. fragilis* формируются половые дивертикулы, занимающие весь третий коксальный членик (рис. 6а, в). У обоих полов поло-

вые дивертикулы располагаются над дивертикулом кишки (рис. 4–5). Гонапоры и у самок, и у самцов открываются на втором коксальном членике каждой ходильной ноги (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Анализ внешнего вида пикногонид семейства Colossendeidae

Показано, что туловище колоссендеид внешне либо не сегментировано, либо со слабыми следами сегментации. В последнем случае без затруднения прослеживается тот же тип тагмозиса, что и у сегментированных форм пикногонид (Vilproux, Waloszek, 2003). Туловище включает цефалосому, зону свободных сегментов тела и abdomen. Цефалосома у исследованных видов относительно короткая (табл. 2), у представителей рода *Colossendeis* на ней находятся хорошо развитые членистые и очень компактно расположенные пальпы, а также яйценосные ножки и первая пара ходильных ног; хелифоры отсутствуют.

Для большинства пикногонид характерны трехчлениковые хелифоры. У некоторых видов количество члеников вторично может уменьшаться до двух или одного, а иногда хелифоры и вовсе редуцируются (Arnaud, Vamber, 1987). Известно, что редукция хелифор происходит в онтогенезе (Пушкин, 1993; Vilproux, Waloszek, 2003; Alexeeva, Tamberg, 2021). У *Decolopoda australis* хе-

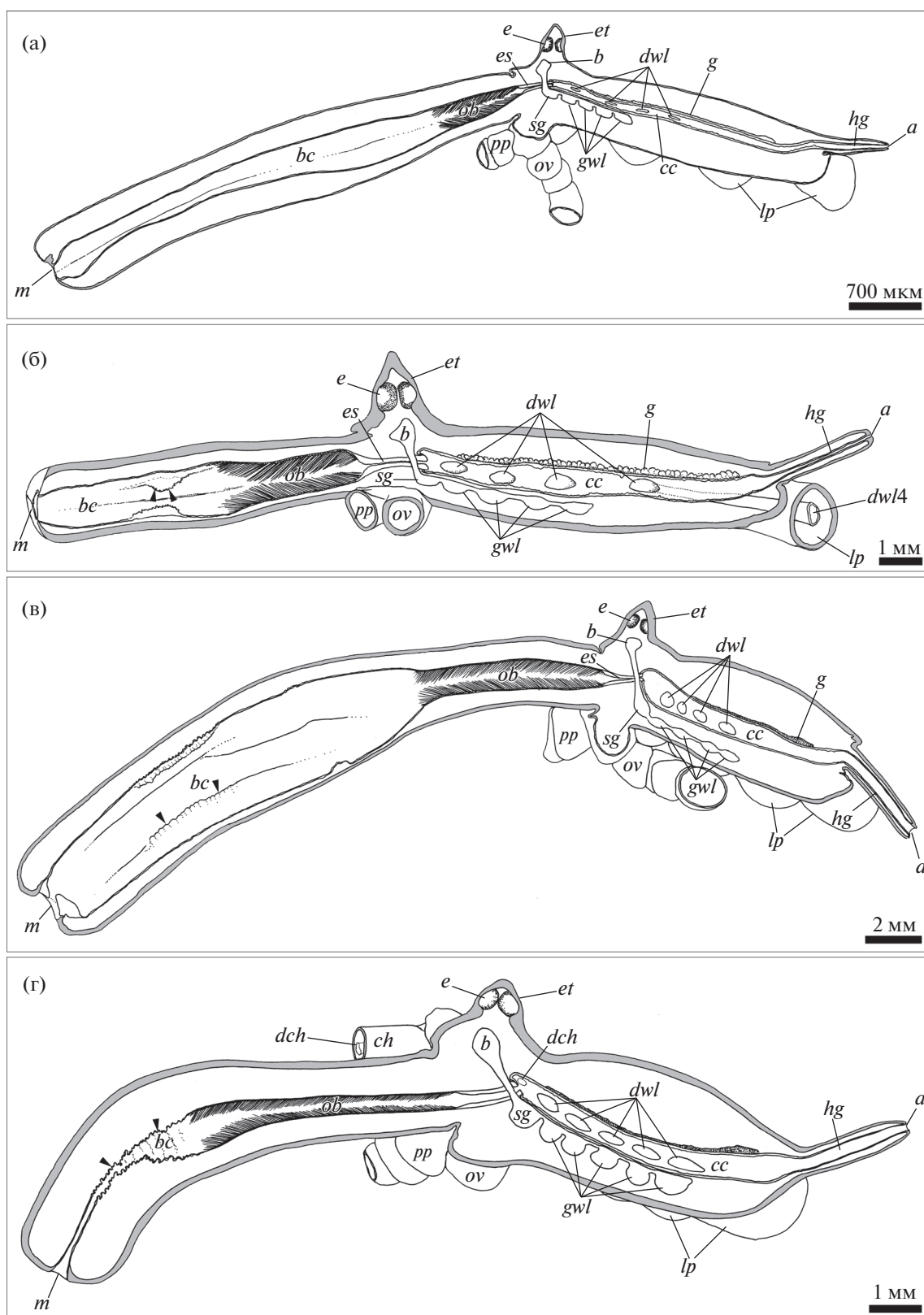


Рис. 3. Сагиттальный разрез через туловище *Colossendeis fragilis* (а), *C. drakei* (б), *C. scotti* (в) и *Decolopoda australis* (г). Обозначения: а – анус, б – надглоточный ганглий (мозг), bc – ротовая полость, cc – центральный канал средней кишки, ch – хелифора, dch – дивертикул хелифоры, dwl(4) – место отхождения дивертикулов средней кишки в ходильные ноги (4), e – глаза, es – пищевод, et – глазной бугорок, g – гонада, gwL – ганглии ходильных ног, hg – задняя кишка, lp – латеральный вырост, m – рот, ob – щупальцевый аппарат, ov – яйценосная ножка, pp – пальпа, sg – подглоточный ганглий. Наконечником стрелки отмечены продольные кутикулярные складки ротовой полости.

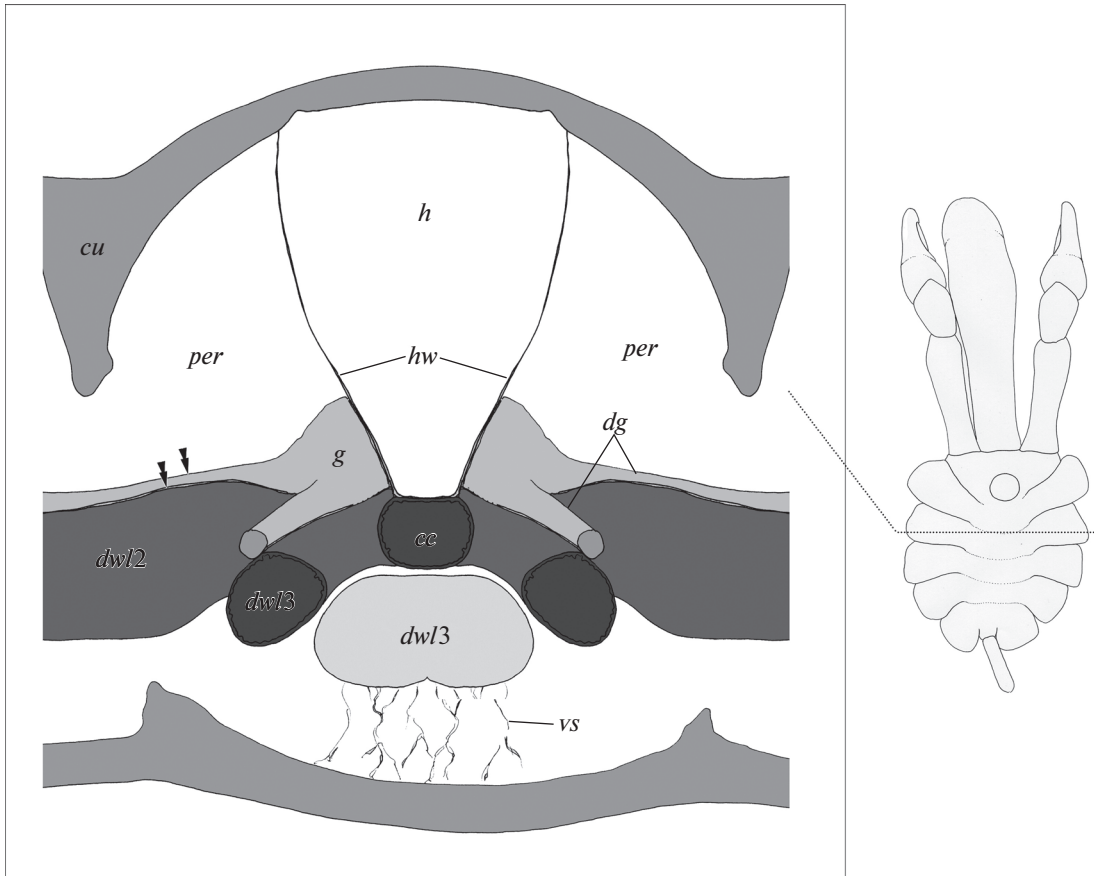


Рис. 4. Организация полости тела на примере самки *Decolopoda australis*, схема поперечного среза через туловище. Обозначения: *cc* – центральный канал средней кишки, *cu* – кутикула, *dg* – половой дивертикул, *dwl(2–3)* – дивертикулы вторых и третьих ходильных ног, *g* – туловищная часть гонады, *gw3* – ганглий третьих ходильных ног, *h* – просвет сердца, *hw* – стенка сердца, *per* – перикард, *vs* – вертикальная септа. Двойная стрелка маркирует положение горизонтальной септы, в толще которой залегает гонада. Уровень среза показан пунктирной линией.

лифоры четырехчлениковые, что очень редко встречается у современных пикногонид и наблюдается только в семействах Pallenopsidae (Bamber, 1985) и Colossendeidae (Calman, Gordon, 1933), значительно удаленных друг от друга (Arango, Wheeler, 2007). Существует три возможных механизма формирования четырехчлениковой хелифоры.

Во-первых, выделение дополнительного членика из уже имеющихся элементов хелифоры, базального или среднего члеников. Подобное явление описано у пикногонид, но для других придатков: пальп, яйценожных ножек (Alexeeva et al., 2018) и ходильных ног (Okuda, 1940; Vilpoux, Waloszek, 2003; Alexeeva et al., 2018). В ходе развития внутри одного членика в толще новой кутикулы закладывается новая сочленовная граница, которая становится функциональной после очередной линьки.

Во-вторых, формирование членика из латерального выроста туловища. У вымерших форм *Palaeopantopus maucheri* и *Palaeoisopus problematicus* отмечена избыточная членистость проксималь-

ного участка ноги. Высказано предположение, что это дополнительные коксальные членики ходильных ног, отсутствующие у современных форм (Bergström et al., 1980).

В-третьих, сохранение исходной полимерной конечности. Известно, что у вымерших морских пауков хелифоры могли включать пять члеников, как у *Palaeoisopus problematicus* (см.: Bergström et al., 1980), или четыре членика, как у *Haliestes dasos* (см.: Siveter et al., 2004) и *Pentapantopus vogteli* (см.: Köhl et al., 2013). Первые два механизма подразумевают, что базовым является трехчлениковое строение, а четырехчлениковая хелифора вторична. В третьем механизме подобное строение хелифоры принимается как анцестральное.

Зона свободных сегментов тела морфологически выражена только у *D. australis* и *C. drakei*, она включает соответственно 4 и 3 сегмента. Пикногонид *D. australis* относится к вторично видоизмененным полимерным формам (Arango, Wheeler, 2007; Arabi et al., 2010). Подобные морские пауки встречаются также в семействах Русногонидеи и

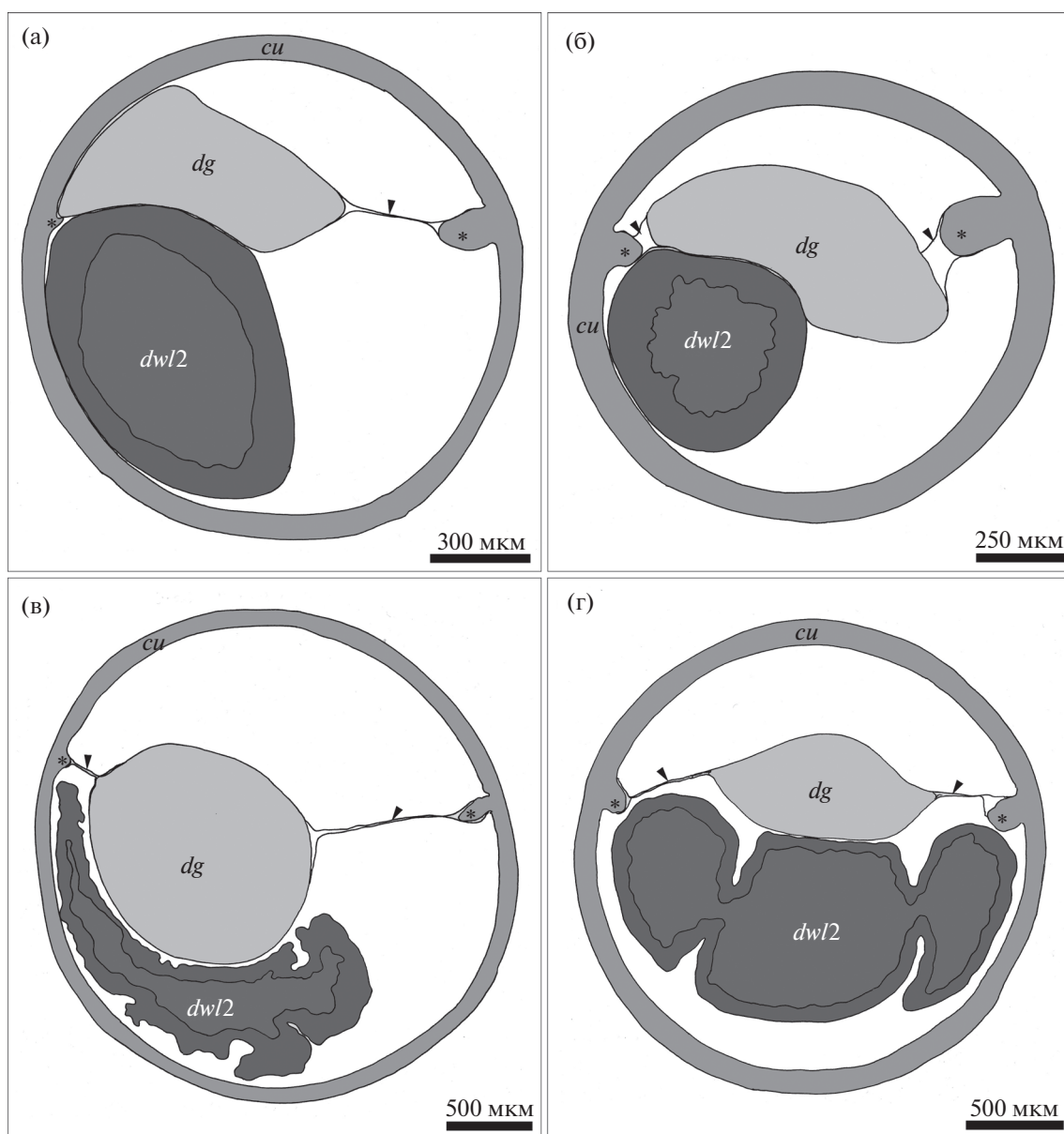


Рис. 5. Срезы (схема) через середину бедренного членика ходильной ноги самок *Colossendeis fragilis* (а), *C. drakei* (б), *C. scotti* (в) и *Decolopoda australis* (г). Обозначения: *cu* – кутикула, *dg* – половая дивертикула, *dwl2* – дивертикул второй ходильной ноги. Наконечник стрелки маркирует горизонтальную септу, звездочка – кутикулярный валик.

Nymphonidae и сформировались независимо (Hedgpeth, 1947; Arabi et al., 2010). У подавляющего большинства современных (Arnaud, Vamber, 1987) и вымерших (Bergström et al., 1980; Siveter et al., 2004; Poschmann, Dunlop, 2006; Rudkin et al., 2013) пикногонид 3 свободных сегмента и только у *Pentapantopus vogteli*, филогенетическое положение которого спорно, их 4 (Kühl et al., 2013). Повидимому, это доказывает лабильность плана строения пикногонид, а не примитивность данного вида. Подобное явление характерно и для современной фауны пикногонид.

2. Особенности внутренней организации колоссендеид

2.1. Организация пищеварительной системы

Особенности вооружения рта и организации передней кишки напрямую связаны со спецификой питания (Fahrenbach, Arango, 2007; Soler-Membrives et al., 2011, 2013; Wagner et al., 2017). Ротовое отверстие питающейся гидроидными полипами нимфонида *Nymphon brevivirostre* снабжено кутикулярной бахромой (Alexeeva et al., 2018), которая располагается на внутреннем крае губ и позволяет повреждать тонкий эпителий добычи.

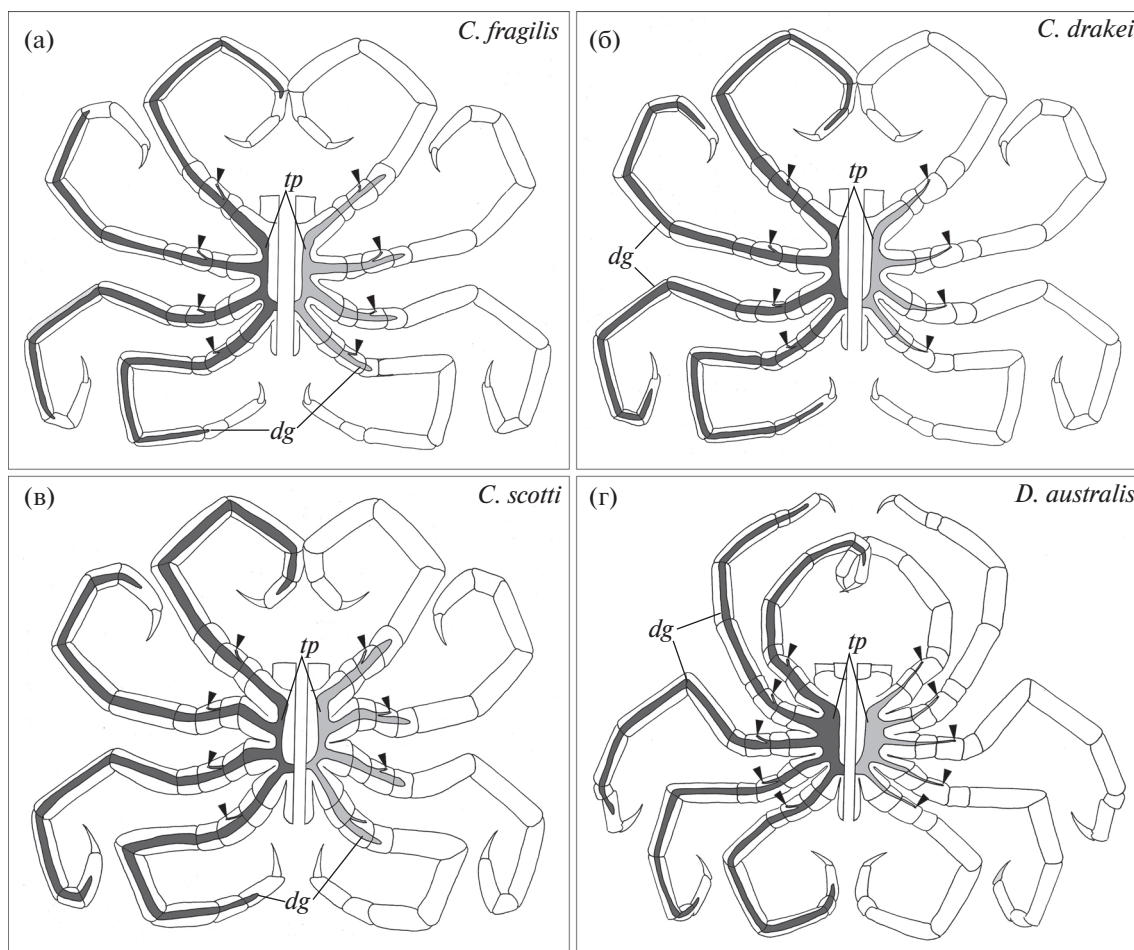


Рис. 6. Схемы организации женской (темно-серый цвет) и мужской (светло-серый) половой системы *Colossendeis fragilis* (а), *C. drakei* (б), *C. scotti* (в) и *Decolopoda australis* (г). Обозначения: *dg* – половой дивертикул, *tp* – туловищная часть гонады. Наконечник стрелки маркирует гонопоры. Ходильные ноги изображены не в масштабе.

У личинок и молоди *Pycnogonum littorale* края губ срастаются, формируя ротовую трубку, которая способна нарушить целостность жесткой гидроризы полипа *Clava multicornis* (Vilproux, Waloszek, 2003; Alexeeva, Tamberg, 2021). У исследованных колоссендеид губы гладкие, поэтому можно предположить, что пищей для них служат животные, лишённые жестких покровов (см.: Wicksten, 2017).

Длина передней кишки значительно варьирует у разных групп пикногонид (Wagner et al., 2017). У колоссендеид она превышает длину центрального канала (табл. 2). Ротовая полость служит насосом, нагнетающим пищу в переднюю кишку. При этом *D. australis* отличается относительно длинной ротовой полостью. Вероятно, это связано с тем, что питается данный морской паук более грубой пищей, требующей лучшей фильтрации и более тщательного измельчения.

Средняя кишка состоит из центрального канала и системы выростов. Дивертикулы значитель-

но увеличивают площадь средней кишки (ПСК), участвуют в распределении веществ и располагаются в хелифорах и ходильных ногах (Arnaud, Vamberger, 1987). Предполагаемых причин увеличения ПСК несколько. Во-первых, отсутствие транспортной системы, что может быть связано с редукцией сердца и/или самой полости тела (Alexeeva, Tamberg, 2021). Во-вторых, несоразмерное увеличение размеров тела – пропорционально или в результате формирования дополнительных сегментов. При этом площадь кишки уже не может обеспечивать имеющийся объем (Schmidt-Nielsen, 1984). Вероятно, у колоссендеид данная причина является основной.

Механизмов, позволяющих достичь большей ПСК, также может быть несколько. Во-первых, это увеличение количества дивертикулов, которое может происходить как за счет формирования новых выростов (например, дивертикулы хоботка и личиночных ног), так и посредством бифуркации уже имеющихся (Fry, 1965; Arnaud, Vamberger, 1987).

1987; Alexeeva, Tamberg, 2021). Второй возможный механизм — удлинение дивертикулов вследствие их более кучного отхождения (Helfer, Schlottke, 1935; King 1973; Arnaud, Bamber, 1988). И, наконец, формирование складок и карманов также приводит к увеличению ПСК. Последние два варианта обнаружены нами у исследованных колоссендеид.

2.2. Организация половой системы

Базовый план строения половой системы пикногонид описан для обоих полов и в целом единообразен (Arnaud, Bamber, 1987). Туловищная часть, расположенная над центральным каналом средней кишки, у большинства пикногонид, в том числе и у колоссендеид, имеет U-образную форму. Описана также пластинчатая форма (Alexeeva, Tamberg, 2021), кроме этого известны примеры резорбции данной области гонады у самок (Miyazaki, Makioka, 2010).

От туловищной части отходят выводные протоки, которые оканчиваются гонопорами на втором коксальном членике всех или некоторых ходильных ног. У самок пикногонид протоки формируют слепые выросты — половые дивертикулы, в которых происходит созревание яиц. Однако организация этой части половой системы у колоссендеид значительно отличается от имеющих у нас представлений. У всех исследованных самок половые дивертикулы (вителляррии) гипертрофированы и располагаются вдоль дивертикулов средней кишки, простираясь на всю длину ходильной ноги. У небольших пикногонид дивертикул располагается только в феморальном членике (Arnaud, Bamber, 1987). Очевидно, что большие размеры колоссендеид наряду с гипертрофированными вителлярриями позволяют значительно увеличить количество формирующихся яиц. Неудивительно, что у самцов колоссендеид, хотя и не у всех, мы также обнаружили формирование половых дивертикулов, ранее не описанных у других пикногонид.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена с использованием оборудования кафедры зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета, а так-

же оборудования ЦКП “Таксон” (<http://www.ckrp-rf.ru/ckrp/3038/>) в рамках Госзадания Зоологического института РАН, № АААА-А19-119022690122-5.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою признательность заведующему Лабораторией морских исследований С.Г. Денисенко за возможность работать с коллекциями ЗИН РАН и Е.Л. Мархасевой за консультации во время работы с коллекционным материалом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пушкин А.Ф. Фауна многоколенчатых (Pycnogonida) Южного океана // Исслед. фауны морей. XX (XXX). Результаты биологических исследований советских антарктических экспедиций. 1993. Т. 8. 397 с.
- Alexeeva N., Tamberg Y. Anatomical changes in postembryonic development of *Pycnogonum littorale* // J. Morphol. 2021. V. 282. № 3. P. 329–354.
- Alexeeva N., Tamberg Y., Shunatova N. Postembryonic development of pycnogonids: a deeper look inside // Arthropod Struct. Dev. 2018. V. 47. № 3. P. 299–317.
- Arabi J., Cruaud C., Couloux A., Hassanin A. Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: sea spiders (Pycnogonida) as a case study // C. R. Biol. 2010. V. 333. № 5. P. 438–453.
- Arango C.P., Wheeler W.C. Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology // Cladistics. 2007. V. 23. № 3. P. 255–293.
- Arnaud F., Bamber R.N. The biology of Pycnogonida // Adv. Mar. Biol. 1987. V. 24. P. 1–96.
- Bamber R.N. A second *Pallenopsis mollissima* (Hoek), with other deep water pycnogonids from the Glasgow Museum // Zool. J. Linn. Soc. 1985. V. 83. № 4. P. 301–306.
- Bergström J., Stürmer W., Winter G. *Palaeoisopus*, *Palaeopantopus* and *Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the lower Devonian Hunsrück slate, West Germany // Paläontol. Z. 1980. V. 54. № 1. P. 7–54.
- Calman W.T., Gordon I. A dodecapodous pycnogonid // Proc. R. Soc. London. Ser. B. 1933. V. 113. № 781. P. 107–115.
- Cano-Sánchez E., López-González P.J. Basal articulation of the palps and ovigers in Antarctic *Colossendeis* (Pycnogonida; Colossendeidae) // Helgol. Mar. Res. 2017. V. 70. № 1. P. 1–8.
- Dunlop J.A., Arango C.P. Pycnogonid affinities: a review // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2005. V. 43. № 1. P. 8–21.
- Fahrenbach W.H. Microscopic anatomy of Pycnogonida: I. Cuticle, epidermis, and muscle // J. Morphol. 1994. V. 222. № 1. P. 33–48.
- Fahrenbach W.H., Arango C.P. Microscopic anatomy of Pycnogonida: II. Digestive system. III. Excretory system // J. Morphol. 2007. V. 268. № 11. P. 917–935.
- Firstman B. The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite // J. Arachnol. 1973. P. 1–54.

- Fry W.G. The feeding mechanisms and preferred foods of three species of Pycnogonida // Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.). Zool. 1965. V. 12. P. 195–223.
- Hedgpeth J.W. The Pycnogonida of the western North Atlantic and the Caribbean // Proc. U.S. Natl. Mus. 1947. V. 97. P. 157–342.
- Helfer H., Schlottke E. Pantopoda // Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. 1935. Bd. 5, Abt. IV, Buch 2.
- King P.E. Pycnogonids. London: Hutchinson. 1973. 140 p.
- Kühl G., Poschmann M., Rust J. A ten-legged sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the lower Devonian Hunsrück slate (Germany) // Geol. Mag. 2013. V. 150. № 3. P. 556–564.
- Masta S.E., McCall A., Longhorn S.J. Rare genomic changes and mitochondrial sequences provide independent support for congruent relationships among the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) // Mol. Phylogenet. Evol. 2010. V. 57. № 1. P. 59–70.
- Miyazaki K., Makioka T. Structure of the adult female reproductive system in the sea spider, *Propallene longiceps* (Pycnogonida, Callipallenidae) and its functional and evolutionary significance // Invertebr. Reprod. Devel. 2010. V. 54. № 1. P. 35–39.
- Okuda S. Metamorphosis of a Pycnogonid parasitic in a Hydromedusa (with 10 text-figures) // J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Zool. 1940. V. 7. № 2. P. 73–86.
- Poschmann M., Dunlop J.A. A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany // Palaeontology. 2006. V. 49. № 5. P. 983–989.
- Rudkin D.M., Cuggy M.B., Young G.A., Thompson D.P. An Ordovician pycnogonid (sea spider) with serially subdivided 'head' region // J. Paleontol. 2013. V. 87. № 3. P. 395–405.
- Soler-Membrives A., Rossi S., Munilla T. Feeding ecology of *Ammothella longipes* (Arthropoda: Pycnogonida) in the Mediterranean Sea: a fatty acid biomarker approach // Estuarine. Coastal. Shelf Sci. 2011. V. 92. № 4. P. 588–597.
- Soler-Membrives A., Arango C.P., Cuadrado M., Munilla T. Feeding biology of carnivore and detritivore Mediterranean pycnogonids // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2013. V. 93. № 3. P. 635–643.
- Schmidt-Nielsen K. Scaling. Why is animal size so important? Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1984. 241 p.
- Siveter D.J., Sutton M.D., Briggs D.E., Siveter D.J. A Silurian sea spider // Nature. 2004. V. 431. № 7011. P. 978–980.
- Vilpoux K., Waloszek D. Larval development and morphogenesis of the sea spider *Pycnogonum litorale* (Ström, 1762) and the tagmosis of the body of Pantopoda // Arthropod Struct. Dev. 2003. V. 32. № 4. P. 349–383.
- Wagner P., Dömel J.S., Hofmann M. et al. Comparative study of bisected proboscides of Pycnogonida // Org. Diversity Evol. 2017. V. 17. № 1. P. 121–135.
- Wheeler W.C., Hayashi C.Y. The phylogeny of the extant chelicerate orders // Cladistics. 1998. V. 14. № 2. P. 173–192.
- Wicksten M.K. Feeding on cnidarians by giant pycnogonids (Pycnogonida: Colossendeidae Jarzinsky, 1870) in the north Central Pacific and North Atlantic oceans // J. Crustacean Biol. 2017. V. 37. № 3. P. 359–360.

Morphology and Some Data on the Anatomy of Pycnogonids of the Family Colossendeidae (Arthropoda: Chelicerata)

N. V. Alexeeva

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg 199034, Russia

Pycnogonids are a small group of archaic primarily marine chelicerates. They exhibit an unusual bauplan and some features that distinguish them from the rest of the chelicerates. There are about ten modern families of pycnogonids and more than a thousand species. However, the knowledge of this group consists of information about the organization of several dozen species, which does not comprise the available diversity. Species of the family Colossendeidae are poorly studied. Using light microscopy, we examined the morphology of *Colossendeis drakei* Calman, 1915, *C. fragilis* Pushkin, 1993, *C. scotti* Calman, 1915, and *Decolopoda australis* Eights, 1835 and obtained some information about their anatomy. The external structure of each species is described; data on the presence and position of the main organ systems are given. The study of the bauplan of colossendeids revealed the consolidation of the body and the absence of functional segmental boundaries. Our results significantly expand the understanding of the body plan in pycnogonids. Thus, there is a tendency for the midgut surface area to increase through the elongation of the midgut diverticula and/or the formation of infoldings. In females, the vitellarium is hypertrophied and extends almost the entire length of the walking leg. The presence of the gonad diverticula in male pycnogonids is described for the first time.

Keywords: chelicerates, sea spiders, tagmosis, reproductive system