

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Петрова Мария Алексеевна

**Организация репродуктивной системы,
гаметогенез и размножение морских пауков (Pycnogonida)**

Специальность 1.5.12 Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
к.б.н., Богомоллова Екатерина Валериевна

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

1.	ВВЕДЕНИЕ	4
1.1.	Актуальность темы исследования и степень её разработанности	4
1.2.	Цель и задачи.....	6
1.3.	Объект и предмет исследования.....	6
1.4.	Научная новизна исследования	6
1.5.	Теоретическая и практическая значимость исследования.....	7
1.6.	Методология и методы исследования.....	8
1.7.	Положения, выносимые на защиту	8
1.8.	Достоверность результатов.....	9
1.9.	Личный вклад автора.....	9
1.10.	Апробация результатов.....	9
1.11.	Структура и объём диссертации	11
1.12.	Благодарности.....	11
2.	ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	11
2.1.	Терминология.....	11
2.2.	Краткие сведения о репродуктивной биологии Panarthropoda.....	14
2.3.	Краткий обзор строения и биологии Pucnogonida	36
3.	МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	48
3.1.	Выбор видов для исследования	48
3.2.	Сбор и содержание животных	48
3.3.	Изучение строения репродуктивной системы и морфологии кладок.....	49
3.4.	Изучение размерного полового диморфизма.....	52
3.5.	Изучение репродуктивного поведения	54
3.6.	Наблюдение за развитием кладок по завершении спаривания	56
3.7.	Подготовка и обработка изображений.....	57
4.	РЕЗУЛЬТАТЫ	58
4.1.	Общая анатомия.....	58
4.2.	Гистологическое и ультраструктурное строение яичника	60
4.3.	Яйцевод и гонопор.....	73
4.4.	Оогенез.....	77
4.5.	Гистологическое и ультраструктурное строение семенника	104
4.6.	Семяпровод.....	111

4.7.	Сперматогенез и строение сперматозоида	114
4.8.	Бедренные железы	122
4.9.	Железы яйценосных ножек	125
4.10.	Соотношение полов и размерный половой диморфизм	128
4.11.	Репродуктивное поведение	135
4.12.	Морфология кладок	155
4.13.	Формирование оболочки оплодотворения	158
5.	ОБСУЖДЕНИЕ	161
5.1.	Общая анатомия	161
5.2.	Оогенез <i>Русnogonida</i>	164
5.3.	Сперматогенез <i>Русnogonida</i>	172
5.4.	Момент оплодотворения и строение сперматозоида у <i>Русnogonida</i>	173
5.5.	Размерный половой диморфизм и его связь с системой спариваний	179
5.6.	Механизм формовки кладки и классификация яйценосных ножек	181
5.7.	Вспомогательные железы репродуктивной системы	184
6.	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	186
7.	ВЫВОДЫ	187
8.	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	188

1. ВВЕДЕНИЕ

1.1. Актуальность темы исследования и степень её разработанности

Членистоногие (Arthropoda) — самый многочисленный тип животного царства. Они освоили все среды обитания и демонстрируют исключительное морфологическое и биологическое разнообразие (Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020). Многие виды членистоногих практически значимы: добываются или выращиваются в аквакультуре или являются сельскохозяйственными вредителями, переносчиками заболеваний и паразитами (Вестхайде, Ригер, 2008а; Вестхайде, Ригер, 2008b). Понимание закономерностей эволюции и морфофизиологических адаптаций членистоногих важно для оценки и сохранения биоразнообразия, изучения структуры и принципов устойчивости экосистем, разработки методов контроля вредоносных видов и выявления потенциально экономически ценных. Из-за огромного многообразия членистоногих, степень изученности строения и биологии различных субтаксонов артропод неравномерна. Наиболее подробно известно строение, биология и эволюция насекомых и десятиногих ракообразных. Представители групп, не имеющих непосредственного хозяйственного значения и не являющиеся модельными видами, остаются практически неизученными (Minelli et al., 2013).

Одной из малоизученных групп членистоногих являются морские пауки (Pycnogonida). Пикногониды признаны сестринской группой остальных хелицеровых, отделившейся от них ещё в кембрийском периоде (Giribet, Edgecombe, 2019; Ballesteros et al., 2022; Sabroux et al., 2023). Благодаря своему базальному положению в филогении Arthropoda, пикногониды представляют особый интерес для сравнительной анатомии и эволюционной биологии. Несмотря на высокую востребованность данных о строении и большинстве аспектов биологии морских пауков, они остаются фрагментарными, что делает невозможным их полноценное включение в анализ филогении членистоногих и формулировку обоснованных обобщений (Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Dietz et al., 2018). Для морских пауков характерно сочетание уникальных и, по-видимому, апоморфных признаков (своеобразный тагмозис, редуцированный абдомен, развитый хобот с трирадиальной симметрией, локализация систем органов преимущественно в конечностях, а не в туловище, сериальные гонопоры, отцовская забота о потомстве) и черт, обычно трактуемых как архаичные и плезиоморфные (наружное оплодотворение, олигомерная личинка с продолжительным анаморфным развитием) (Dunlop, Arango, 2005; Brenneis et al., 2017). Как видно даже из этого неполного перечисления, многие отличительные характеристики морских пауков связаны с организацией их репродуктивной

системы, процессами размножения и развития. Особенности репродуктивной биологии животных во многом определяются средой обитания. Согласно последним представлениям о филогении хелицерных, только для морских пауков первичность водного образа жизни не вызывает сомнений (Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020; Ballesteros et al., 2021; Sharma, Gavish-Regev, 2025), что указывает на ключевое значение пикногонид для реконструкции паттернов строения и биологии предковых членистоногих.

Репродуктивная биология морских пауков остаётся слабо изученной, за исключением некоторых аспектов. Относительно подробно известно лишь постэмбриональное развитие (Brenneis et al., 2017; Petrova, Bogomolova, 2025a). Современные представления о строении репродуктивной системы и особенностях процесса размножения пикногонид основаны на фрагментарных данных по ограниченному числу видов (Bain, Govedich, 2004b), причём многие утверждения носят умозрительный характер и не подкреплены достаточным количеством прямых и достоверных наблюдений. Так, даже широко признанный факт наружного оплодотворения у морских пауков обоснован лишь косвенными доводами (Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Brenneis et al., 2017). Аналогичная ситуация сложилась вокруг интерпретации функций бедренных желёз самцов: гипотеза об их участии в образовании цементного секрета, несмотря на повсеместное упоминание в литературе (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Brenneis et al., 2017), была подкреплена наблюдениями лишь в одном исследовании (Nakamura, Sekiguchi, 1980). Проблема усугубляется тем, что у представителей разных субтаксонов пикногонид изучены разные аспекты репродуктивной биологии и организации репродуктивной системы, что делает невозможными сравнительный анализ и достоверные обобщения.

Репродуктивная биология представляет особый интерес для эволюционных исследований, поскольку и морфология репродуктивных систем, и репродуктивное поведение характеризуются высокой скоростью эволюционных преобразований (Mendelson, Shaw, 2005; White-Cooper et al., 2009; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Детали строения репродуктивных органов часто содержат ценную информацию для разрешения спорных вопросов филогении (например: Bilinski, Dallai, 2014; Jaglarz et al., 2014). Поведенческие адаптации, в свою очередь, могут выступать как самостоятельными филогенетическими маркерами (например: Carvajal-Castro et al., 2020; Ontano et al., 2021), так и важным источником данных для функционального анализа морфологических структур (Porto et al., 2022; Göpel, 2024). Таким образом, для реконструкции филогении и понимания эволюции Arthropoda необходимо всестороннее и комплексное, то есть включающее как морфологические исследования на современном методическом уровне,

так и поведенческие наблюдения, изучение репродуктивной биологии морских пауков как базальной ветви первичноводных членистоногих.

1.2.Цель и задачи

Цель данной работы: провести сравнительный морфофункциональный анализ репродуктивной системы морских пауков из разных таксонов и с различными стратегиями размножения.

Задачи

1. Описать общую анатомию и ультраструктуру мужской и женской репродуктивных систем
2. Проследить пространственное распределение стадий гаметогенеза в гонадах
3. На ультраструктурном уровне изучить оогенез, сперматогенез и строение гамет
4. Описать поведение самца и самки во время спаривания, включая оплодотворение яиц и формовку кладки
5. Изучить половой диморфизм в строении железистого аппарата, размерах и пропорциях тела

1.3.Объект и предмет исследования

Объект исследования: организация репродуктивной системы и репродуктивная биология Rysnagonida.

Предмет исследования: строение мужской и женской репродуктивных систем, гаметогенез, спаривание, оплодотворение и формирование кладки. Исследование выполнено на примере трёх представителей Rysnagonida из двух семейств, имеющих разные репродуктивные стратегии: *Phoxichilidium femoratum* (RATHKE, 1799) (Phoxichilidiidae), *Nymphon brevirostre*, HODGE, 1863 и *N. grossipes* (FABRICIUS, 1780) (Nymphonidae).

1.4.Научная новизна исследования

Данная работа является первым комплексным исследованием, в котором описаны и сопоставлены организация половой системы и ряд аспектов репродуктивной биологии у нескольких видов морских пауков. В рамках данной работы удалось впервые: 1) изучить строение всех функциональных зон женской и мужской гонад Rysnagonida на

ультраструктурном уровне; 2) описать полную последовательность стадий оогенеза для изученных видов; 3) описать сперматогенез и строение сперматозоида представителя семейства Phoxichilidiidae; 4) полностью пронаблюдать и задокументировать с помощью фото- и видеотехники репродуктивное поведение изученных видов; 5) достоверно установить момент оплодотворения у *Ruspogonida*; 6) описать формирование оболочки оплодотворения у *Ruspogonida*; 7) изучить ультраструктуру бедренных желёз самцов *Ruspogonidae* (у представителей *Nymphonidae* обнаружены впервые); 8) обнаружить железы яйценосных ножек *Ruspogonidae*; 9) количественно оценить размерный половой диморфизм изученных видов.

Комплексный подход с параллельным изучением строения гонад и гамет и репродуктивного поведения позволил провести морфофункциональный анализ половой системы и оценить достоверность умозрительных гипотез о функциональной анатомии пикногонид, выдвигавшихся ранее. В результате проведённого исследования было достоверно подтверждено наружное оплодотворение, которое считается характерным для *Ruspogonida*. Новые данные подвергают сомнению ведущую роль самца в формовке кладки и универсальность «цементной» функции, приписываемой бедренным железам самцов *Ruspogonida*. Включение в исследование нескольких видов дало сравнимые данные для представителей с различными репродуктивными стратегиями и таксономическим положением. Полученные данные позволяют предположить, какие особенности строения половой системы, гаметогенеза, репродуктивного поведения являются общими для *Ruspogonida*, а какие свойственны отдельным субтаксонам.

1.5. Теоретическая и практическая значимость исследования

Оригинальные данные об организации половой системы и репродуктивном поведении морских пауков существенно уточняют и углубляют понимание их биологии размножения и могут быть использованы для сравнительного анализа в работах по филогении и систематике пикногонид и членистоногих в целом, при изучении влияния различных факторов (в том числе, антропогенных и климатических) на размножение и воспроизводство популяций морских пауков.

Полученные сведения о строении репродуктивной системы, гаметогенезе и репродуктивном поведении морских пауков могут быть использованы в углубленных учебных курсах по зоологии, сравнительной анатомии и биологии развития. Разработанные методики наблюдения и документирования поведения морских пауков могут быть адаптированы для других водных животных. Полученные данные о роли самца в защите

кладок от микробного обрастания представляют интерес для экологической физиологии и могут послужить основой для поиска новых антимикробных соединений, продуцируемых железами яйценосных ножек, что потенциально значимо для биотехнологии.

1.6.Методология и методы исследования

В основе методологии данной работы лежит комплексный подход к изучению процесса размножения. Данные о половом диморфизме и строении половой системы и гамет интерпретируются с учётом непосредственных наблюдений репродуктивного поведения тех же видов. Выбранный подход позволяет провести глубокий и разносторонний анализ функциональной морфологии репродуктивной системы. Для исследования были выбраны три вида, представляющих два семейства и три различных репродуктивных стратегии. Два вида из трёх принадлежат к одному роду, но демонстрируют разные стратегии размножения. Такой выбор видов позволяет анализировать выявленные различия в строении половой системы, гамет, кладок, а также в паттернах репродуктивного поведения, разделяя и сопоставляя потенциальное влияние двух факторов: таксономического положения (степени филогенетического родства) и особенностей экологии вида.

1.7.Положения, выносимые на защиту

1. В связи с уменьшением размеров туловища *Ruspogonida* их яичник приобретает особое функциональное зонирование, включающее протяжённую транспортную зону, разделяющую гермариий и вителлярий
2. Характерные для морских пауков фолликулярный оогенез с аутогетеросинтетическим вителлогенезом, жгутиковые сперматозоиды с вытянутой головкой и наружное оплодотворение можно считать плезиоморфными для членистоногих.
3. Размерный половой диморфизм *Ruspogonida* объясняется отбором на повышение плодовитости, а также связан с взаимным положением гонопоров самцов и самок во время наружного оплодотворения.
4. Структура кладок, процесс их формовки, а также роль самцов и самок в этом процессе различаются у представителей разных родов пикногонид.

1.8. Достоверность результатов

Высокую степень достоверности морфологических данных обеспечивает изучение достаточно большой выборки животных с использованием разнообразных классических методов. В работе использованы стандартные протоколы пробоподготовки. Достоверность наблюдений поведения гарантирована большой выборкой пар и кладок, тщательным подбором условий, приближенных к естественным для исследуемых животных, и сочетанием визуальных наблюдений с фото- и видеодокументированием. Сочетание морфологических исследований с наблюдениями повышает достоверность интерпретации функций всех изученных структур. Результаты работы были представлены на пяти конференциях международного и всероссийского уровня и опубликованы в рецензируемых международных журналах.

1.9. Личный вклад автора

Автор диссертации совместно с научным руководителем разработала предварительный план и методологию исследования, уточняла и модифицировала их на всех этапах работы. Автор самостоятельно провела литературный обзор по теме диссертации. Сбор живого материала был осуществлен лично автором с помощью сотрудников водолазной службы ББС МГУ им. Н.А. Перцова. Все живые наблюдения, фото- и видеосъемка спланированы и выполнены автором самостоятельно. Автор самостоятельно осуществляла фиксацию и обработку всего материала. Все использованные в работе данные были получены автором лично. Автор лично подготовила все представленные в работе схемы. Все имеющиеся в данной работе таблицы сделаны автором самостоятельно. Текст диссертации полностью написан автором с учётом замечаний со стороны научного руководителя, а также рецензентов статей, напечатанных по теме диссертации в различных журналах.

1.10. Апробация результатов

Результаты диссертации были представлены в устных докладах на 5 конференциях, из которых 3 международные и 2 — всероссийские. По теме диссертации опубликовано три статьи в научных журналах, индексируемых в международных базах данных Web of Science и Scopus. Вклад соискателя во всех опубликованных работах является определяющим и отражён в списке публикаций.

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова по специальности и отрасли наук

1. **Petrova M.**, Bogomolova E. The female reproductive system of the sea spider *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) // Arthropod Structure and Development. – 2024. – V. 81. – P. 101370. EDN: PDJMFG 1,6 п.л./1,4 п.л. Импакт-фактор 0,41 (SJR).
2. **Petrova M.**, Bogomolova E. The male reproductive system of the sea spider *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) // Arthropod Structure & Development. – 2024. – V. 83. – P. 101404. EDN: ERPBPL 1,5 п.л. /1,3 п.л. Импакт-фактор 0,41 (SJR).
3. **Petrova M.**, Bogomolova E. Live observations on the reproductive behaviour in *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (Pycnogonida) // Marine Biology. – 2025. – V. 172. – № 9. – P. 151. EDN: SYWMNL 1,8 п.л. /1,6 п.л. Импакт-фактор 0,69 (SJR).
4. **Petrova M.**, Bogomolova E. Does Egg Size Matter? Female Reproductive System in Two Species of Sea Spiders with Different Reproductive Strategies (*Nymphon*, Nymphonidae, Pycnogonida) // Ontogenez / Russian Journal of Developmental Biology. – 2026. – V. 57 – № 3. – P. 143–175. EDN: QOMZVW 3,8 п.л. /3,2 п.л. Импакт-фактор 0,13 (JCI).

Конференции

1. **Петрова М.А.**, Богомолова Е.В. Формирование кладок у морских пауков. Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 85-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, Беломорская биологическая станция МГУ им. М.В. Ломоносова, пос. Приморский, Лоухский район, Республика Карелия, Россия, 15-18 сентября 2023 (устный доклад).
2. **Петрова М.А.**, Богомолова Е.В. Строение мужской репродуктивной системы и сперматогенез морского паука *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (Pycnogonida). Беломорская студенческая научная сессия – 2023, Санкт-Петербург, Россия, 2-3 февраля 2023 (устный доклад).
3. **Петрова М.А.**, Богомолова Е.В. Размножение морского паука *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799): новые данные, новые вопросы. XI Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование» MARESEDU-2022, Москва, Россия, 21-28 октября 2022 (устный доклад).
4. **Петрова М.А.**, Богомолова Е.В. Оогенез морского паука *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799). XXIX Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов 2022", МГУ имени М.В. Ломоносова, Россия, 11-22 апреля 2022 (устный доклад).
5. **Petrova M.**, Bogomolova E. Anatomy and ultrastructure of the reproductive system in a sea spider *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (Pycnogonida). 3rd Young Researcher Meeting Morphology 2022, Göttingen, Германия, 24-26 февраля 2022 (устный доклад).

1.11. Структура и объём диссертации

Текст работы изложен на 205 страницах и состоит из глав «Введение», «Обзор литературы», «Материал и методы», «Результаты», «Обсуждение», «Заключение», «Выводы» и списка литературы. В тексте диссертации представлены 13 таблиц и 98 рисунков. Список литературы включает 256 источников, из которых 8 — русскоязычные, а 248 — на иностранных языках.

1.12. Благодарности

Благодарю своего научного руководителя Богомолу Екатерину Валерьевну за интересную тему, наставничество и бесконечное терпение.

Также выражаю благодарность Г.А. Колбасову, Н.В. Алексеевой, Е.В. Ворцепнёвой, Т.В. Кузьминой и И.А. Косевичу за ценные советы; водолазам ББС МГУ: А.А. Семёнову, Д.А. Озерову, Р. Шакирову, А.Д. Плаксину, А.С. Королёвой за помощь в сборе материала; А.И. Лаврову и Ф.В. Большакову за обеспечение возможностей для микроскопии на ББС МГУ и коллективу МЛЭМ МГУ за возможности электронной микроскопии; Е.Д. Никитенко, А.А. Ветровой, Ф.А. Пландину за личный пример и ценные подсказки; Я.В. Индриксон за моральную поддержку. Спасибо всему коллективу кафедры зоологии беспозвоночных МГУ и коллективу ББС МГУ за советы, интерес к моей работе и вдохновение.

Отдельной благодарности заслуживают мои родители Алексей и Ксения Петровы за понимание и поддержку моих странных увлечений.

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Терминология

Половые клетки могут быть найдены в гонадах взрослых животных на следующих стадиях:

оогонии и сперматогонии — клетки, сохранившие способность к митозу (до начала мейоза);

ооциты и сперматоциты — клетки, вступившие в мейоз;

сперматиды — мужские половые клетки, завершившие мейоз, в процессе морфологических изменений на пути к формированию зрелого сперматозоида;

зрелые яйцеклетки и зрелые сперматозоиды — половые клетки после завершения мейоза, полностью сформированные (Barresi, Gilbert, 2023).

Выделяют следующие типы оогенеза по способу питания ооцита (Eckelbarger, Hodgson, 2021):

- 1) **солитарный** — ооцит получает все компоненты для синтеза желтка в форме низкомолекулярных соединений, синтезирует все необходимые макромолекулы и желток самостоятельно;
- 2) **фолликулярный** — ооцит частично или полностью получает компоненты, необходимые для синтеза желтка, в форме макромолекул от соматических фолликулярных клеток, РНК синтезирует самостоятельно;
- 3) **нутриментарный** — ооцит частично или полностью получает желток и РНК от трофоцитов — сестринских клеток половой линии, соединённых с ним цитоплазматическими мостиками.

Фолликулярный и нутриментарный типы оогенеза не являются взаимоисключающими (Eckelbarger, Hodgson, 2021).

По способу питания и созревания ооцитов яичники классифицируют на паноистические и мероистические. В **паноистических** яичниках все клетки половой линии становятся ооцитами. В **мероистических** яичниках часть клеток половой линии трансформируется в трофоциты и снабжает ооцит питательными веществами и РНК (Eckelbarger, Hodgson, 2021).

У Arthropoda выделяют три типа яичников по положению вителлогенных ооцитов относительно стенки яичника: 1) **хелицератный** (Рис. 1А) — ооциты выпячиваются в гемоцель, оставаясь соединены со стенкой яичника только небольшим стебельком и окружены базальной пластинкой эпителия яичника; 2) **мандибулятный** (Рис. 1В) — вителлогенные ооциты созревают в полости яичника; 3) **мириаподный** (Рис. 1Б) — вителлогенные ооциты созревают в гемоцеле, окружённые особыми кармашками эпителия яичника (Makioka, 1988; Jędrzejowska, 2019).

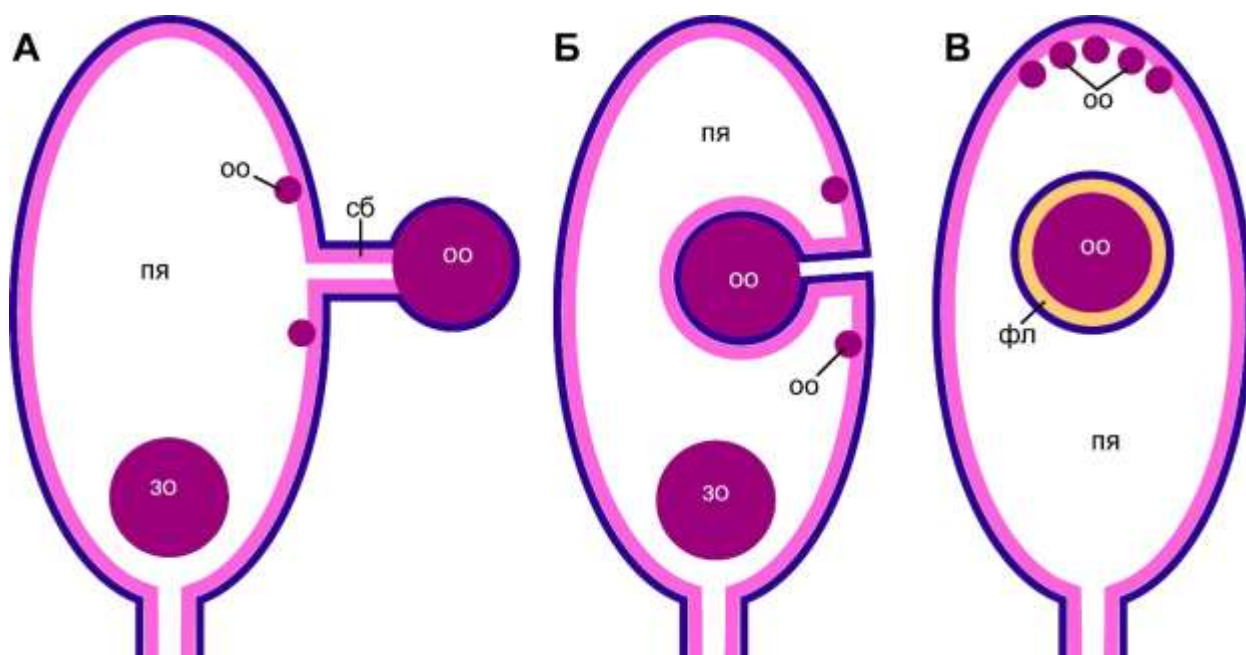


Рис. 1. Классификация яичников членистоногих (по Jędrzejowska 2019). А — яичник «хелицератного» типа; Б — яичник «мириаподного» типа; В — яичник «мандибулятного» типа. Сокращения: зо — зрелый ооцит; оо — ооцит; пя — полость яичника; сб — стебелёк; фл — фолликулярные клетки. Тёмно-синим обозначен внеклеточный матрикс.

Зрелые мужские половые клетки очень разнообразны по морфологии. Считается, что плезиоморфной для Metazoa является так называемая **аквасперма** (aquasperm; plesiosperm): сперматозоид с компактной головкой, в которой располагаются ядро и акросома, выраженной шейкой, содержащей основание жгутика и окружающие его митохондрии, и достаточно длинным хвостом (Рис. 2). Сперматозоиды подобной морфологии, как правило, ассоциированы с наружным оплодотворением в воде. При переходе к внутреннему оплодотворению и/или приобретении толстых слизистых вителлиновых оболочек морфология сперматозоидов может очень сильно изменяться, отдельных терминов для этих модификаций нет (Hodgson, 1986; Pitnick et al., 2009).

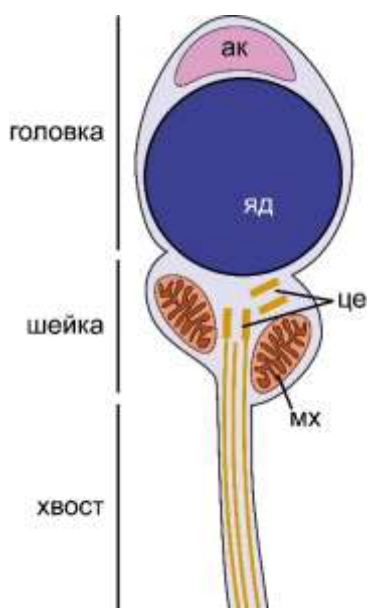


Рис. 2. Акваперма (aquasperm) (по Baccetti 1986). Сокращения: ак — акросома; мх — митохондрии; це — центриоли; яд — ядро.

В данной работе под термином **оплодотворение** имеется в виду только процесс слияния гамет. Можно выделить два варианта оплодотворения: 1) **наружное оплодотворение** происходит во внешней среде; 2) **внутреннее оплодотворение** происходит в половых путях самки (Pitnick et al., 2009; Deguchi, Hirohashi, 2018).

В случае внутреннего оплодотворения сперма должна быть предварительно помещена в половые пути самки. Этот процесс называется **осеменением** и не всегда совпадает по времени с оплодотворением, так как самки некоторых видов

могут длительно хранить сперму в своих половых путях (Pitnick et al., 2009; Pizzari, Parker, 2009; Deguchi, Hirohashi, 2018; Orr, Brennan, 2018). Для осеменения самец может заключать сперму в специальную оболочку, в таком случае это **сперматофорное осеменение**, или вводить эякулят в половые пути самки. При сперматофорном осеменении самец может передавать сперматофор самке через внешнюю среду (оставляя на субстрате, покровах самки или с помощью конечностей), такой процесс называется **непрямым сперматофорным осеменением**. У некоторых видов самец вводит сперматофор непосредственно в половые пути самки с помощью своих половых конечностей, этот вариант осеменения называется **прямым сперматофорным осеменением** (Chapman et al., 2013; López Greco, 2013; Bauer, 2013; Subramoniam, 2017; Subramoniam, 2018).

Под **спариванием** подразумевается весь поведенческий комплекс, связанный с поиском партнёра и осеменением (Quigley, Fusani, 2018; Subramoniam, 2018). При этом, в процессе спаривания может происходить **копуляция** — тесный контакт самца и самки, в процессе которого происходит прямое осеменение (Subramoniam, 2018). В случае внутреннего оплодотворения с непрямым осеменением или наружного оплодотворения самец и самка могут образовывать пару и находиться в тесном контакте друг с другом, хотя и без копуляции. В таком случае, самец, как правило, удерживает самку (Subramoniam, 2017; Quigley, Fusani, 2018). В данной работе для обозначения такого поведения был выбран термин **амплексус**, которым традиционно обозначают подобное поведение у амфибий (Norris, Lopez, 2018).

2.2. Краткие сведения о репродуктивной биологии Panarthropoda

В надтип Panarthropoda входят членистоногие и два родственных им типа Onychophora и Tardigrada (Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020). Если членистоногие очень разнообразны по своим планам строения и биологии, то оставшиеся два типа панартропод включают малое число видов и относительно однородны. Onychophora или бархатные черви — довольно крупные наземные животные, обитатели влажной подстилки тропических лесов. Онихофоры сохраняют большое количество плезиоморфных черт, например, конечности протоцеребрума и выделение с помощью нефридиев (Вестхайде, Ригер, 2008а). Тихоходки (Tardigrada) — напротив, миниатюризированные водные животные, как морские, так и пресноводные, многие из них заселяют мхи (Вестхайде, Ригер, 2008а). Общей чертой для надтипа являются одинаковая регуляция закладки сегментов, сегментарные конечности и мозг в виде надглоточного ганглия (Giribet,

Edgecombe, 2019). Взаимоотношение трёх типов Panarthropoda остаётся предметом споров (Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020; Wu et al., 2023), хотя, на данный момент, чаще всего сестринской группой Arthropoda признают Onychophora (Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020).

2.2.1. Arthropoda

Членистоногие (Arthropoda) — очень многочисленный и разнообразный тип. Современных представителей группируют в два подтипа: Chelicerata и Mandibulata. Chelicerata включают в себя Русногониды и Euchelicerata (Xiphosura+Arachnida). Mandibulata объединяют Муриподы и Pancrustacea (Crustacea+Hexapoda) (Giribet, Edgecombe, 2013; Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020). На данный момент принята парафилия ракообразных, и шестиногие признаны одной из их ветвей (Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020), однако, из-за того, что насекомые являются одной из самых изученных групп членистоногих и имеют большое количество апоморфных черт, в данном обзоре они рассмотрены в отдельном подразделе.

2.2.1.1. Euchelicerata

Эта клада объединяет в себе паукообразных (Arachnida) и мечехвостов (Xiphosura) (Giribet, Edgecombe, 2013; Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020; Sharma, Gavish-Regev, 2025). Арахниды — наземные животные, многие черты их биологии и строения изменены в связи с выходом на сушу (Edgecombe, 2020). Мечехвосты своим обликом напоминают архаичных хелицеровых и широко представлены в палеонтологической летописи, в то время как современных представителей класса всего четыре вида (Edgecombe, 2020). В силу перечисленных обстоятельств мечехвостов традиционно признавали сестринской группой арахнид (Giribet, Edgecombe, 2013), однако, в последнее время филогенетический анализ на основе больших объёмов генетических данных не подтверждает эту гипотезу: мечехвосты оказываются среди паукообразных (Ballesteros, Sharma, 2019; Sharma et al., 2021; Ballesteros et al., 2022). На данный момент филогенетические связи между отрядами Euchelicerata остаются практически неразрешёнными (Ballesteros, Sharma, 2019; Noah et al., 2020; Sharma et al., 2021; Ballesteros et al., 2022; Sharma, Gavish-Regev, 2025). В этой работе мечехвосты будут рассмотрены в отдельном подразделе, так как их биология сильно отличается от биологии паукообразных.

a. *Xiphosura*

И у самцов, и у самок гонады расположены в пределах просомы (Рис. 3) с дорсальной стороны от кишечника; гонопоры открываются на восьмом сегменте. В анатомии гонад просматривается исходно парное строение, но образуются многочисленные анастомозы. Яйцеводы и семяпроводы парные, семенных пузырьков, семяприемников и других усложнений не имеют (Owen, 1873; Packard, 1880; Munson, 1898).

Снаружи яичник окружён соединительной тканью и сетью мышечных волокон (Munson, 1898). По дорсальной стороне яичника проходит гермарий, вителлогенные ооциты смещаются вентрально. У половозрелых самок пул ооцитов сформирован: деления в германии уже не наблюдаются. Яичник паноистический, хелицератного типа (Munson, 1898; Makioka, 1988).

Стенка семенника дополнительно окружена мышечным слоем (Fahrenbach, 1973). Сперматогенез кластеры созревающих половых клеток окружены и отделены от соседних кластеров соматическими клетками (Fahrenbach, 1973). Сперматозоиды напоминают аквасперму, с компактной головкой и длинным подвижным жгутиком. Зрелые сперматозоиды хранятся в полости семенника (Fahrenbach, 1973; Alberti, Janssen, 1986).

Оплодотворение у мечехвостов наружное. Самки и самцы выходят на песчаный берег. В узкой прибрежной полосе самка выкапывает ямку и откладывает туда яйца, а самец располагается над ямкой и вымётывает сперматозоиды одновременно с откладкой яиц самкой (Brockmann, 1990; Botton et al., 1996). Самцы мечехвостов мельче самок, имеют модифицированные для захвата самки конечности, гомологичные пальпам арахнид (Brockmann, 1990; Botton et al., 1996; Smith, Brockmann, 2014; Brockmann et al., 2015). Самцы

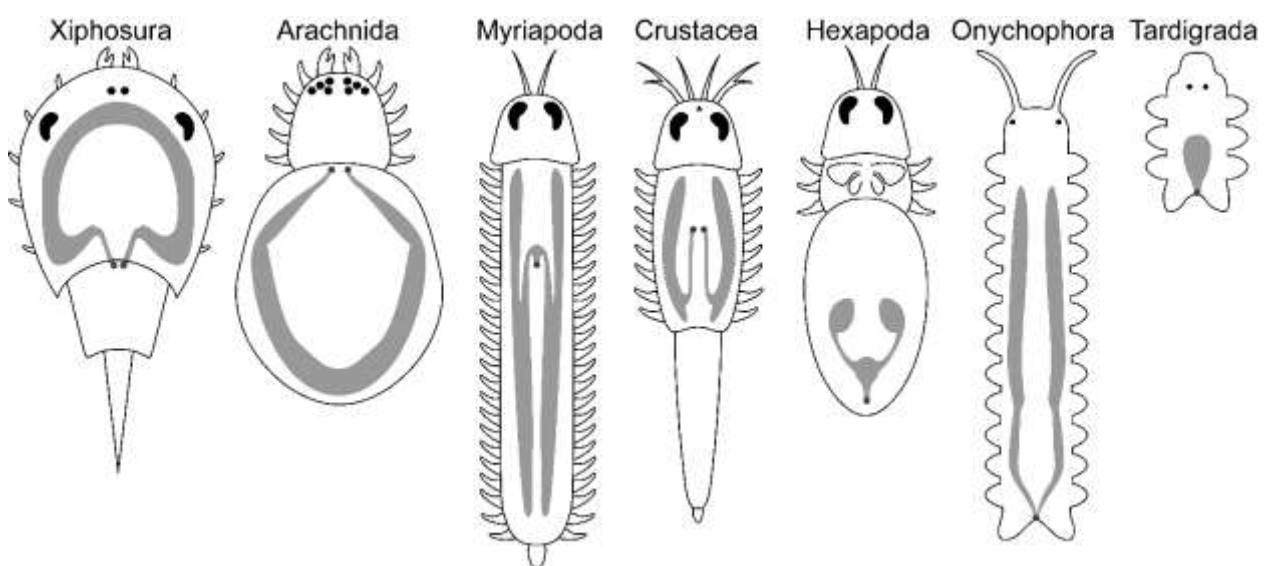


Рис. 3. Схематические изображения общей организации репродуктивной системы различных Panarthropoda. При выбранном уровне обобщения различия в организации мужской и женской репродуктивных систем не проявляются. Ссылки на литературу, на основании которой сделаны схемы, даны в соответствующих разделах обзора литературы.

находят самок ещё в сублиторальной зоне и выбираются на берег, зацепившись за их спину, или находят самок уже на пляже. Смена тактик происходит в зависимости от возраста и состояния самца (Brockmann et al., 2015). Сперматозоиды активируются не просто попадая в воду, а только оказавшись на определенном расстоянии от яиц (Clapper, Brown, 1980; Alberti, 1995).

b. Arachnida

Строение репродуктивной системы и гаметогенез лучше всего изучены у клещей и пауков (Oliver, 1982; Kiszewski et al., 2001; Foelix, 2011; Witaliński, 2014; Jędrzejowska, 2019; Derdak et al., 2023), есть отдельные данные для других отрядов арахнид (ссылки в обзорах Jędrzejowska, 2019; Derdak et al., 2023). Наиболее подробно описаны дистальные отделы гонодуктов и гениталии, так как они сложны, видоспецифичны и представляют интерес для таксономии (Michalik et al., 2005b; Shultz, Pinto-da-Rocha, 2007; Huber et al., 2007; Foelix, 2011; Löscher et al., 2022). У клещей репродуктивная система наиболее сильно модифицирована и далека от плезиоморфного для хелицеровых состояния (Derdak et al., 2023).

Женская репродуктивная система и оогенез

У арахнид органы женской репродуктивной системы располагаются в пределах опистосомы (Рис. 3), с вентральной стороны от кишки (Makioka, 1989; Jędrzejowska, 2019). Общий план строения женской репродуктивной системы арахнид таков: единственный яичник, имеющий форму дуги или подковы, у которой свободные концы обращены назад и соединенной парными яйцеводами с двумя гонопорами (Makioka, 1989). В пределах каждого отряда общая анатомия женской репродуктивной системы может сильно отклоняться от общего плана: так, встречаются парные яичники в форме трубок, единый подковообразный яичник со множеством анастомозов между ветвями, яичник в форме единого компактного мешочка, но с парными яйцеводами (Makioka, 1989; Jędrzejowska, 2019; Derdak et al., 2023). Гонопоры открываются на восьмом сегменте (Makioka, 1989; Jędrzejowska, 2019). Эктодермальные части половых путей часто модифицированы, чтобы обеспечить хранение спермы в течение длительного времени (Weygoldt et al., 1972; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Foelix, 2011; Dharmarathne, Herberstein, 2022; Machado, Burns, 2024).

Дополнительной обкладки яичника у паукообразных, как правило, нет, за исключением некоторых скорпионов (Makioka, 1989; Jędrzejowska, 2019), но в эпителий яичника могут быть встроены мышечные клетки (Alberti, Palacios-Vargas, 2015). Стенки

яичника у арахнид часто обладают секреторной активностью: у живородящих видов они выделяют питательную жидкость для эмбрионов (Jędrzejowska, 2019).

Гермарий у крупных арахнид вытянут в виде полосы вдоль всей дорсальной стенки яичника (независимо от конфигурации последнего). Самые старые созревающие ооциты расположены дальше всего от гермария, на вентральной стенке. У половозрелых самок пул ооцитов сформирован и гермарий не функционирует (Jędrzejowska, 2019). У миниатюрных *Euchelicerata* (псевдоскорпионов, клещей) гермарий представляет собой не полосу, а компактное «пятно» в дорсальной стенке мешковидного яичника (Dunlop, 2019; Jędrzejowska et al., 2021; Derdak et al., 2023). Для подавляющего большинства арахнид характерны паноистические яичники хелицератного типа (Makioka, 1988; Jędrzejowska, 2019; Derdak et al., 2023). Исключение представляют клещи, у которых часто встречаются мероистические яичники, либо хелицератного, либо мандибулятного типа (Derdak et al., 2023). Предполагается, что клетки стебелька, соединяющего ооцит со стенкой яичника, не просто обеспечивают механическую фиксацию ооцита, но и могут принимать участие в вителлогенезе за счёт транспорта веществ, что косвенно подтверждается сложным строением зоны контакта ооцита и стебелька (Jędrzejowska, 2019). У скорпионов и псевдоскорпионов, в отличие от остальных арахнид, созревающие ооциты окружены фолликулярными клетками, которые располагаются в один слой между ооцитом и окружающей его базальной пластинкой. Считается что фолликулярные клетки не принимают участия в вителлогенезе (Jędrzejowska, 2019). К сожалению, все предположения о взаимодействии соматических клеток с ооцитом у арахнид на данный момент ограничены интерпретацией ультраструктурных данных (Jędrzejowska, 2019). Желток, по всей видимости, синтезируется эндогенно (Eckelbarger, Hodgson, 2021), хотя у клещей и пауков был зарегистрирован синтез вителлогенинов в тканях кишки и жировом теле (Garcia et al., 2025). У клещей вителлогенез может приостанавливаться и завершаться после поступления пищи (Kiszewski et al., 2001).

Мужская репродуктивная система и сперматогенез

Обзорные публикации по анатомии мужской репродуктивной системы и сперматогенезу арахнид в целом отсутствуют. Опубликованы работы обобщающие данные по паукам (Michalik, 2009; Foelix, 2011; Michalik, Ramírez, 2014), скорпионам семейства *Bothuridae* (Peretti, Battán-Horenstein, 2003), сенокосцам (Shultz, Pinto-da-Rocha, 2007), астигматным и иксодовым клещам (Oliver, 1982; Kiszewski et al., 2001; Witaliński, 2014). Данные по остальным группам ограничиваются отдельными, иногда весьма немногочисленными, работами.

Семенники паукообразных располагаются в опистосоме (Рис. 3) вентрально (Alberti, 2005; Dunlop, Alberti, 2008; Talarico et al., 2008; Michalik, 2009; Talarico, Michalik, 2010) или дорсально (Weygoldt et al., 1972; Alberti, 2005; Dunlop, Alberti, 2008; Löscher et al., 2022) по отношению к кишке. Исходно парные, но демонстрируют разную степень слияния (Weygoldt et al., 1972; Oliver, 1982; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Shultz, Pinto-da-Rocha, 2007; Talarico et al., 2008; Michalik, 2009; Michalik, Mercati, 2010; Foelix, 2011; Witaliński, 2014). У миниатюрных хелицеровых семенник обычно единый, образованный в результате полного слияния левого и правого семенников (Dunlop, 2019). Семяпроводы парные, но сливаются в дистальной части и открываются единственным гонопором в восьмом сегменте (Weygoldt et al., 1972; Oliver, 1982; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Shultz, Pinto-da-Rocha, 2007; Michalik, 2009; Michalik, Mercati, 2010; Foelix, 2011; Witaliński, 2014; Lipke, Michalik, 2015; Löscher et al., 2022). Строение семявыносящих путей часто бывает усложнено в связи с формированием сперматофора (Weygoldt et al., 1972; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Löscher et al., 2022). Часто в семяпроводы могут открываться железы, также принимающие участие в формировании сперматофора (Weygoldt et al., 1972; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Alberti, 2005; Löscher et al., 2022).

У *Arachnida* стенка семенника состоит только из его собственного эпителия, дополнительной клеточной обкладки нет (Weygoldt et al., 1972; Alberti, Palacios-Vargas, 1984; Alberti, Palacios-Vargas, 1987; Michalik, 2009; Talarico, Michalik, 2010; Michalik, Ramírez, 2014; Witaliński, 2014). Семяпроводы и/или стенки семенника обычно секреторно активны; предполагается, что они принимают участие в выделении жидкости, которая окружает сперматозоиды в сперматофоре и в формировании оболочки сперматофора (Oliver, 1982; Alberti, Palacios-Vargas, 1984; Dunlop, Alberti, 2008; Michalik, 2009; Michalik, Ramírez, 2014; Witaliński, 2014).

Отдельные кластеры созревающих сперматид у *Arachnida* отделены друг от друга отростками соматических клеток. Кластеры на разных стадиях развития равномерно распределены по всей стенке семенника, градиентов по стадиям зрелости не образуется (Weygoldt et al., 1972; Alberti, Palacios-Vargas, 1984; Tripepi, Saita, 1985; Alberti, Palacios-Vargas, 1987; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Michalik, 2009; Michalik, Mercati, 2010; Michalik, Ramírez, 2014), но у клещей кластеры бывают расположены упорядоченно с наиболее зрелыми в самой дистальной части семенника (Oliver, 1982; Witaliński, 2014). Зрелые сперматозоиды арахнид аккумулируются и хранятся в полости семенника (Fahrenbach, 1973; Michalik, 2009; Michalik, Ramírez, 2014) или в семенных пузырьках (Weygoldt et al., 1972; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Michalik, Mercati, 2010).

Строение сперматозоидов паукообразных изучено относительно полно ещё в XX веке (Alberti, 1995), с тех пор появилось несколько отдельных работ, описывающих сперматозоиды тех или иных групп (например Michalik et al., 2005a; Michalik, Mercati, 2010; Talarico, Michalik, 2010; Witaliński, 2014), однако принципиально новых данных получено не было. Мужские гаметы паукообразных очень разнообразны: от модифицированных нитевидных, жгутиковых сперматозоидов до неподвижных спермиев. У скорпионов жгутиковые сперматозоиды не подвергаются дополнительным модификациям после созревания, а у остальных арахнид со жгутиковыми сперматозоидами они сворачиваются в шары (Alberti, 1995). Часто сперматозоиды так или иначе объединены в морфофункциональные единицы, состоящие из нескольких клеток при передаче в половые пути самки. Для активации сперматозоиды должны попасть в половые пути самки (Oliver, 1982; Alberti, 1995; Pitnick et al., 2009), где они разворачиваются (если были свёрнуты в шары) и приобретают подвижность (Alberti, 1995; Pitnick et al., 2009). У клещей осеменение происходит сперматоцитами (заключенными в сперматофор), и сперматогенез происходит в половых путях самки (Kiszewski et al., 2001). Иногда встречается морфологический и/или функциональный гетероморфизм сперматозоидов: у одного вида формируется два типа сперматозоидов с разными функциями (Alberti, 2005; Althaus et al., 2010).

Оплодотворение и репродуктивное поведение

Репродуктивная биология подробно изучена у пауков (Foelix, 2011; Schneider, Andrade, 2011), довольно много известно о размножении клещей (Kiszewski et al., 2001) и сенокосцев (Shultz, Pinto-da-Rocha, 2007; Machado, Burns, 2024), причём, знания о последних быстро накапливаются (Machado, Burns, 2024). Относительно недавно была написана работа, обобщающая знания по репродуктивной биологии сольпуг, хотя говорить о полноте знаний в этой области пока рано (Peretti et al., 2021). Обзоров по репродуктивной биологии остальных отрядов, как и литературы обобщающей знания о размножении всех арахнид нет. В отдельных работах уделяют внимание репродуктивному поведению как возможному источнику филогенетически значимых черт (Seiter, Gredler, 2020; Ontano et al., 2021 и ссылки в них). Основное внимание в изучении биологии размножения паукообразных сосредоточено на конфликте полов, концепции скрытого выбора самок (cryptic female choice) и конкуренции сперматозоидов (Schneider, Andrade, 2011; Schneider, Andrade, 2011; Peretti et al., 2021; Machado, Burns, 2024).

Исходный вариант осеменения для арахнид — путём передачи сперматофора, но у некоторых групп (Aranei, Opiliones) произошла утрата сперматофора и переход к прямому осеменению (McLean et al., 2018; Ontano et al., 2021). Оплодотворение внутреннее, отделено

от осеменения большим промежутком времени (Schneider, Andrade, 2011; Peretti et al., 2021; Machado, Burns, 2024). Самцы чаще всего мельче самок, иногда значительно (Schneider, Andrade, 2011; McLean et al., 2018). У самцов, как правило, лучше развиты сенсорные структуры, часто крупнее конечности, особенно, хватательные и те, которые используются в драке (McLean et al., 2018). Часто встречаются модификации конечностей, способствующие передаче спермы. У пауков в связи с прямым осеменением модифицируются пальпы — на них развиваются вторичные копулятивные органы (цимбиумы), у ризинулей тоже формируются подобные структуры, но на третьей паре ходильных ног (McLean et al., 2018). Сольпуги используют хелицеры, чтобы поместить каплю спермы в половые пути самки (Peretti et al., 2021). У сенокосцев формируется сложно устроенный пенис (Machado, Burns, 2024). У самок паукообразных дистальная часть половых путей или кутикула вокруг гонопора часто формирует копулятивные органы сложной конфигурации (Shultz, Pinto-da-Rocha, 2007; Machado, Macías-Ordóñez, 2007; Foelix, 2011; Peretti et al., 2021; Machado, Burns, 2024).

Передаче сперматофора или копуляции предшествует сложное стереотипное поведение. Так как большая часть паукообразных — хищники, такое поведение часто необходимо для того, чтобы обезопасить самца от самки, которая может воспринять его как добычу. «Танец», в ходе которого самец подводит самку к отложенному сперматофору, является синапоморфией группы *Arahnopulmonata*, включающей в себя *Scorpiones*, *Pseudoscorpiones*, *Amblypigi*, *Araneae*, *Uropigi* и *Schizomida* (Ontano et al., 2021). У пауков прекопуляторное поведение видоспецифично, направлено на верную идентификацию самца своего вида и предотвращение его преждевременного поедания самкой (Schneider, Andrade, 2011). У сольпуг специфическое поведение перед спариванием служит для обездвиживания самки и предотвращения канибализма (Peretti et al., 2021).

Самки арахнид могут длительно хранить сперму и сортировать её в своих половых путях. В связи с этим, часто встречаются брачные пробки (mating plug) или повреждения копулятивных органов самки во время спаривания (Schneider, Andrade, 2011; Machado, Burns, 2024), иногда — охрана самки до или после спаривания или длительная копуляция, иногда — территориальность самцов (Kiszewski et al., 2001; Schneider, Andrade, 2011; McLean et al., 2018; Machado, Burns, 2024). У самцов пауков и сенокосцев гениталии приспособлены для вычищения спермы предыдущего полового партнёра из половых путей самки (Schneider, Andrade, 2011; Machado, Burns, 2024).

Самки откладывают яйца, которые склеиваются друг с другом и субстратом слизью (Kiszewski et al., 2001; Foelix, 2011; Machado, Burns, 2024). Распространена материнская забота о потомстве. Часто самки дополнительно формируют коконы для кладок и

вынашивают и охраняют их (Foelix, 2011; Schneider, Andrade, 2011; Ontano et al., 2021; Machado, Burns, 2024). Самки скорпионов и псевдоскорпионов живородящие (Jędrzejowska, 2019). У сенокосцев в нескольких группах присутствует отцовская забота о потомстве: территориальные самцы охраняют кладки постоянно или могут несколько недель заботиться о кладках, потерянных самками на их территории (Machado, Burns, 2024).

2.2.1.2. Myriapoda

Многоножек подразделяют на четыре класса: Chilopoda, Diplopoda, Symphyla и Raupoda. Монофилитичность каждого класса хорошо подтверждена, но взаимоотношения между ними остаются неясными (Fernández et al., 2016; Giribet, Edgecombe, 2019). Многоножки — наземные членистоногие (Вестхайде, Ригер, 2008b).

Репродуктивная биология этой группы изучена не очень хорошо: строение репродуктивной системы и гаметогенез описаны лишь для отдельных видов. Лучше всего изучены Diplopoda и Chilopoda. Опубликованы две монографии, обобщающие сведения о строении и биологии многоножек (Minelli, 2011b; Minelli, 2015), с того момента вышло несколько работ, посвящённых строению яичников и оогенезу (Yahata et al., 2018; Chikami, Yahata, 2019; Chikami, Yahata, 2024; Chikami, Yahata, 2025) и две работы по репродуктивному поведению диплопод (Jovanović et al., 2017; Vujčić et al., 2022).

Женская репродуктивная система и оогенез

Яичники вытянуты вдоль всего тела (Рис. 3) и расположены с вентральной стороны от средней кишки (Minelli, 2011a; Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015). У Diplopoda яичник парный с анастомозом или непарный, открывается парными яйцеводами, завершающимися парными гонопорами (Minelli, Michalik, 2015). У Symphyla парные яичники и парные яйцеводы, которые открываются непарным гонопором. У Chilopoda и Raupoda яичник непарный, открывающийся парными яйцеводами в единственный гонопор. Половые пути сложно устроены в связи с внутренним оплодотворением (Minelli, 2011a; Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015).

Наличие дополнительного слоя клеток вокруг яичника не отмечается в литературе; этому вопросу не уделяют внимания. Эпителий яичника железистый и покрывает яйца дополнительной оболочкой — хорионом (Minelli, 2011a).

В яичниках многоножек выделяется герминативная зона вытянутая вдоль яичника или расположенная на его проксимальном конце (Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015). Созревающие ооциты располагаются без видимых закономерностей (Minelli, Michalik, 2015). Яичники многоножек паноистические, их нельзя отнести ни к хелицератному, ни к

мандибулятному типу: ооциты многоножек помещаются в «карманах», выпячивающихся не в гемоцель, а в полость яичника и подвешенных на «ножках», состоящих из соматических клеток эпителия, но сами вителлогенные ооциты изображают так, как будто они мигрируют через базальную пластинку под эпителий яичника. Если эти описания строения стенки яичника и положения ооцитов верны, то это особый, мириаподный тип яичника, который предлагается считать синапоморфией многоножек (Miyachi, Yahata, 2012; Yahata et al., 2018; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Все сведения, заставляющие выделять яичники многоножек в отдельный морфологический тип получены одним коллективом авторов (Miyachi, Yahata, 2012; Yahata et al., 2018; Chikami, Yahata, 2019; Chikami, Yahata, 2024; Chikami, Yahata, 2025) и нуждаются в проверке. Предполагается, что оогенез у многоножек солитарный (Eckelbarger, Hodgson, 2021), однако, недавно были обнаружены контакты соматических клеток с созревающим ооцитом сквозь базальную мембрану (Chikami, Yahata, 2025). Созревание ооцитов запускается осеменением самки (Minelli, 2011a).

Мужская репродуктивная система и сперматогенез

Семенники вытянуты вдоль всего тела (Рис. 3), расположены с вентральной стороны от кишки. Исходным вариантом строения считаются парные семенники, но у современных представителей они очень разнообразны по морфологии: могут быть парными или непарными, состоять из серии метамерно расположенных долей, сидящих на парных семяпроводах, иметь различное количество анастомозов. Дистальные отделы репродуктивной системы снабжены железами, часто встречаются пенисы или гоноподы (Minelli, 2011a; Scheller, 2011; Szucsich, Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015).

Семенники и семяпроводы окружены дополнительной клеточной обкладкой, которая включает мышечные элементы и со стороны гемоцеля окружена внеклеточным матриксом (Minelli, 2011a; Minelli, Michalik, 2015). Предполагается, что соматические клетки эпителия семенника *Diplopoda* могут выполнять секреторную функцию (Minelli, Michalik, 2015). Стадии сперматогенеза могут быть равномерно распределены по всему семеннику (или всем долям семенника) или быть синхронизированы в пределах одной доли.

У *Chilopoda* и *Paucipoda* сперматозоиды жгутиковые, нитевидные (Minelli, 2011a; Scheller, 2011). У *Diplopoda* спермии безжгутиковые, очень разнообразные по структуре (Minelli, Michalik, 2015). У *Symphyla* и *Chilopoda* сперматозоиды диморфные (Minelli, 2011a; Szucsich, Scheller, 2011).

Оплодотворение и репродуктивное поведение

Для многоножек характерно сперматофорное осеменение, которое может быть как непрямым, так (у некоторых Diplopoda) и прямым, оплодотворение обычно внутреннее и отделено от осеменения значительным промежутком времени (Minelli, 2011a; Scheller, 2011; Szucsich, Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015). Symphyla оплодотворяют яйца полученной от самца спермой уже после откладки (Szucsich, Scheller, 2011). Половой диморфизм практически не выражен: у видов с непостоянным числом сегментов самцы имеют несколько меньше сегментов, чем самки. В остальном половой диморфизм затрагивает только конечности, специализированные для удержания самки во время спаривания (Minelli, 2011a; Szucsich, Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015; Jovanović et al., 2017; Vujić et al., 2022).

Имеются наблюдения о наличии специфического прекопуляторного поведения. Так как самка может хранить сперму, высока конкуренция сперматозоидов (Minelli, 2011a; Minelli, Michalik, 2015). Есть предположения о возможной специализации половых конечностей самцов для удаления из половых путей самки спермы, полученной при предшествующем спаривании, и отдельные наблюдения относительно посткопуляторной охраны самки и растянутой копуляции (Minelli, Michalik, 2015; Vujić et al., 2022).

Осеменение и откладка яиц разделены длительным промежутком времени, откладка яиц растянута. Самки откладывают яйца по одному, либо склеенными друг с другом в кладки или заключенными в коконы. Иногда многоножки создают укрытия для защиты кладок (Minelli, 2011a; Scheller, 2011; Szucsich, Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015). Symphyla и эпиморфные виды Chilopoda охраняют и чистят кладку, свернувшись вокруг неё (Minelli, 2011a; Szucsich, Scheller, 2011).

2.2.1.3. Crustacea

Ракообразные — самая морфологически экологически разнообразная группа членистоногих. На данный момент, они признаны парафилетической группой внутри Pancrustacea, включающей в себя так же Hexapoda. Согласие относительно филогении ракообразных на данный момент не достигнуто, тем не менее, выделяются некоторые стабильные подгруппы (Giribet, Edgecombe, 2019; Lozano-Fernandez et al., 2019; Bernot et al., 2023; Yu et al., 2024). Remipedia и Cephalocarida отличаются планом строения, который традиционно воспринимается как плезиоморфный для членистоногих: длинным многосегментным телом, недифференцированными плавательными конечностями. Branchiopoda — ракообразные со специализированными листовидными конечностями,

среди них так же есть подгруппы отличающиеся длинным гомономным телом. *Copepoda* – миниатюризированные ракообразные, многие группы перешли к паразитизму. *Thecostraca* – очень высокоспециализированная группа, которая включает в себя сидячих *Cirripedia* и паразитических *Fasototecta* и *Ascothoracida*. *Malacostraca* — отличаются высокой дифференцировкой конечностей и ярко выраженным тагмозисом, именно в состав этой группы входит большинство экономически значимых ракообразных. *Oligostraca* — высокоспециализированные ракообразные, как правило, с укороченным телом: *Ostracoda*, *Branchiura*, *Pentastomida* (Вестхайде, Ригер, 2008b; Giribet, Edgecombe, 2019). На данный момент *Remipedia* практически безоговорочно считаются сестринской ветвью *Hexapoda*, *Malacostraca* и *Tecostraca* объединяются в одну кладу, а *Oligostraca* оказываются базальной ветвью *Pancrustacea*. Положение остальных групп варьирует и сильно зависит от выборки генов и методов построения филогенетического древа (Giribet, Edgecombe, 2019; Lozano-Fernandez et al., 2019; Bernot et al., 2023; Yu et al., 2024). Большинство ракообразных — водные животные, занимающие самые разные ниши. Во многих группах имеется тенденция к выходу на сушу (Вестхайде, Ригер, 2008b).

Лучше всего репродуктивная система и репродуктивное поведение изучены у *Malacostraca*, а данные об остальных представителях ракообразных отрывочны. За последние два десятилетия было опубликовано три крупных обзорных работы по репродуктивной биологии ракообразных: несколько глав в первом томе «Функциональная морфология и разнообразие» («Functional Morphology and Diversity») под ред. Ватлинга и Тиля (Watling, Thiel, 2013) и шестой том «Репродуктивная биология» («Reproductive biology») под ред. Котрана и Тиля (Cothran, Thiel, 2020) серии «Естественная история ракообразных» («The Natural History of the Crustacea») и монография «Половая биология и размножение ракообразных» («Sexual Biology and Reproduction in Crustaceans») авторства Субрамониам (Subramoniam, 2017). Кроме того, раздел, посвящённый оогенезу ракообразных, есть в обзорной статье по оогенезу беспозвоночных Экелбаргера и Ходсона (Eckelbarger, Hodgson, 2021).

Женская репродуктивная система и оогенез

Женские гонады ракообразных расположены в разных тагмах у разных таксонов, дорсально или дорсолатерально от печени. Как правило, яичники парные (Рис. 3), но часто демонстрируют ту или иную степень слияния. У миниатюрных ракообразных, например *Copepoda*, яичник единственный (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017). Плезиоморфными, видимо, являются парные яичники в виде трубок, вытянутых вдоль всего тела от головы до тельсона (Subramoniam, 2017). Гонаодукты у многих групп

железистые, участвуют в формировании дополнительных оболочек яйца и образуют семяприемники. Гонопоры обычно парные, их положение сильно различается у разных таксонов (López Greco, 2013; Lozano-Fernandez et al., 2019) (Рис. 4).

Яичник дополнительно покрыт соединительной тканью. У большинства ракообразных соединительнотканная оболочка яичника лишена развитой мускулатуры, и зрелые ооциты выводятся из яичника с помощью соматических мышц (López Greco, 2013).

Стенка яичника функционально зонирована на гермарий и вителлярый, но положение и размеры зон варьируют. Гермарий может либо занимать компактный участок в терминальной или латеральной области яичника (Remipedia, Ostracoda), либо быть вытянут в виде полосы вдоль всего яичника (Ostracoda) или вовсе не быть выражен (Malacostraca). Гермарий у изученных ракообразных функционирует в течение всей жизни половозрелой самки (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017; Jaglarz, Bilinski, 2020).

У большинства ракообразных яичники паноистические, но у некоторых остракод и брахиопод — мероистические (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017; Jaglarz, Bilinski, 2020; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Для большинства ракообразных характерен яичник мандибулятного типа, но у многих Oligostraca яичники хелицератного типа (Makioka, 1988; López Greco, 2013; Subramoniam, 2017; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Созревающие ооциты окружены соматическими фолликулярными и интерстициальными клетками, которые участвуют в снабжении ооцита питательными веществами, синтезе вителлогенина и формировании вителлиновой оболочки (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017; Jaglarz, Bilinski, 2020; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Считается, что вителлогенез у всех ракообразных проходит в две фазы: эндосинтетическую и экзосинтетическую,

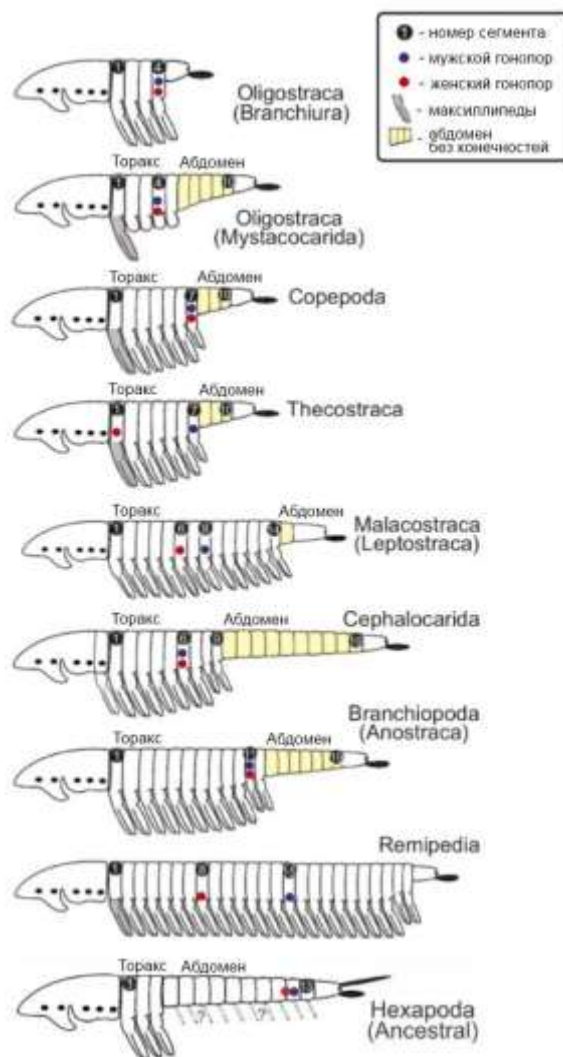


Рис. 4. Расположение гонопоров у представителей Crustacea (рисунок из Lozano-Fernandez et al. 2019).

вителлогенин синтезируется в печени (Subramoniam, 2017; Jaglarz, Bilinski, 2020; Eckelbarger, Hodgson, 2021).

Мужская репродуктивная система и сперматогенез

Семенники находятся в разных тагмах у разных таксонов, расположены дорсально или дорсолатерально от кишки. Как правило, это парные органы (Рис. 3), которые могут в разной степени сливаться между собой (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017). Гонодукты и гонопоры обычно парные, их расположение сильно варьирует у разных групп (Рис. 4). У миниатюрных Copepoda, Branchiopoda и Ostracoda и семенники, и семяпроводы непарные (López Greco, 2013). Гонодукты, как правило, сложно устроены, снабжены вспомогательными железами и участвуют в формировании сперматофора и хранении спермы (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017). У самцов Malacostraca гонопоры открываются на коксах ног или стернитах, у остальных групп — на стернитах (López Greco, 2013; Bauer, 2013; Subramoniam, 2017).

Микроскопическая анатомия и гистологическая организация семенников ракообразных очень разнообразна и слабо изучена. Вне зависимости от деталей строения, сперматогенез зонирован, сперматоциты на одной стадии развития располагаются группами. Это может быть градиент в проксимо-дистальном направлении, зоны внутри единой трубки или небольшие мешочки-выпячивания, каждый из которых содержит синхронно развивающиеся сперматоциты (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017). Кроме половых клеток в семенниках многих ракообразных есть разнообразные соматические клетки. Точные функции этих клеток неясны, предполагается, что они выделяют жидкость, окружающую спермии в сперматофоре, удаляют остаточную цитоплазму и излишки половых клеток (López Greco, 2013; Subramoniam, 2017).

Зрелые спермии подавляющего большинства ракообразных неподвижны, практически видоспецифичны по строению, для многих видов описан гетероморфизм мужских гамет (Subramoniam, 2017).

Оплодотворение и репродуктивное поведение

У ракообразных, за редким исключением, распространено осеменение путём передачи самке сперматофора. Сперматофор всегда передаётся самке напрямую: вводится непосредственно в половые пути или приклеивается снаружи к её кутикуле. Осеменение и оплодотворение могут быть разделены значительным промежутком времени (López Greco, 2013; Bauer, 2013; Subramoniam, 2017). Оплодотворение может быть внутренним или наружным. В случае наружного оплодотворения, оно всегда происходит в ограниченном пространстве: например, в выводковой сумке, куда самец помещает сперматофор, или при

прохождении яиц мимо сперматофора, который прикреплен снаружи на гениталиях самки и разрушается в момент откладки яиц (Subramoniam, 2017). При отсутствии сперматофора оплодотворение всегда внутреннее (Subramoniam, 2017). Какие-либо филогенетические закономерности в особенностях оплодотворения и передачи сперматофора установить сложно, скорее, они обусловлены особенностями биологии (местообитанием, связью линьки и оплодотворения и т.д.) (López Greco, 2013). Скорее всего, сперматофорное осеменение возникало независимо в разных кладах ракообразных (Subramoniam, 2017).

Многие особенности репродуктивного поведения ракообразных связаны с тем, что самки могут хранить сперму от нескольких спариваний, из-за чего усиливается конкуренция сперматозоидов (López Greco, 2013). Так, у ракообразных сильна конкуренция между самцами за спаривания, распространена охрана самки до или после спаривания, у многих ярко выражен половой диморфизм (Subramoniam, 2017). Для передачи сперматофора самке, внутреннего оплодотворения или удержания самки во время её охраны или копуляции у многих групп ракообразных имеются модифицированные конечности, не выполняющие иных функций (Bauer, 2013).

У ракообразных широко распространена забота о потомстве, которую осуществляют самки. У самок Peracarida, некоторых Decapoda, Phyllocarida, Branchiopoda, Ostracoda конечности или складки карапакса образуют сумки для вынашивания потомства. Самки Cephalocarida, Spinicaudata, Levicaudata приклеивают свои яйца к конечностям или карапаксу с помощью специальных желёз, Copepoda вынашивают в яйцевых мешках, прикреплённых к абдомену. Кладки у большинства ракообразных рыхлые, яйца в них не склеены друг с другом матриксом и могут перемещаться друг относительно друга. У большинства ракообразных, особенно бентосных, самки, вынашивающие кладки, регулярно перебирают развивающиеся яйца, чистят и вентилируют кладку с помощью специализированных конечностей (Bauer, 2013).

2.2.1.4. Hexapoda

Шестиногие — самая крупная и разнообразная группа членистоногих, однако, план их строения, включая строение репродуктивной системы у них достаточно однообразен. Насекомые, в основном, сухопутные и пресноводные животные (Chapman et al., 2013). На данный момент шестиногих подразделяют на базальные, первичнобескрылые ветви — Entognata и насекомых Ectognata (Chapman et al., 2013; Giribet, Edgecombe, 2019).

Насекомые изучены лучше остальных членистоногих, в том числе, в том, что касается репродуктивной биологии. Именно для насекомых существуют систематические

исследования молекулярных механизмов гаметогенеза (например Birkhead et al., 2009; Eckelbarger, Hodgson, 2021 и ссылки там) и физиологических аспектов репродуктивного поведения (Ombuya et al., 2025). Однако, поскольку в данной работе физиологические и биохимические процессы остаются за кадром, в обзоре они затронуты не будут.

Женская репродуктивная система и оогенез

Яичники располагаются в абдомене (Рис. 3), как правило, дорсально или дорсолатерально по отношению к кишке. Обычно яичники парные. У Entognatha яичник мешковидный (Štys, Bilinski, 1990; Bilinski, 1994; Chapman et al., 2013). У Ectognatha каждый яичник подразделен на несколько трубочек-овариол, в которых созревают ооциты. Есть небольшая общая камера, куда впадают все овариолы и откуда начинается яйцевод (Štys, Bilinski, 1990; Bilinski, 1994; Chapman et al., 2013). В XIX–XX веках в подразделении яичников насекомых на множество овариол видели проявление метамерии, но первые же работы, выполненные в рамках кладистической методологии, показали, что, вероятно, это вторичное приобретение (Štys et al., 1993; Büning, 1994). Яйцеводы парные, но в дистальной части сливаются (Chapman et al., 2013). Дистальная часть репродуктивной системы усложнена в связи с внутренним оплодотворением, часто формирует сперматеки, в неё открываются железы, часто формируется яйцевод и другие гениталии сложной формы (Büning, 1994; Huber et al., 2007; Chapman et al., 2013).

Снаружи яичник дополнительно окружён слоем клеток, среди которых часто встречаются мышечные. В эту дополнительную обкладку могут внедряться терминальные разветвления трахейной системы, в сам яичник они не заходят. У Entognatha дополнительный внешний слой клеток вокруг стенки яичника отсутствует (Bilinski, 1994). Проксимальный конец каждой овариолы подвешены к дорсальной стенке тела или перикардальной септе выростами клеток эпителия — лигаментом/-ами (Büning, 1994; Chapman et al., 2013).

Каждая овариола подразделяется на дистальный гермарий и проксимальный вителярый, ооциты расположены в строгом порядке: самые ранние — ближе к гермарию, самые зрелые — проксимально. У коллембол в «мешковидном» яичнике гермарий компактный, расположен латерально, а у остальных Entognatha в проксимальной части яичника (Büning, 1994; Chapman et al., 2013; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Яичники насекомых могут быть как паноистическими, так и мероистическими; плезиоморфным вариантом считается паноистический тип, который встречается у Odonata, Zygentoma, Plecoptera, Orthoptera и Isoptera (Chapman et al., 2013). Интересно, что у Enthognatha, за исключением Protura яичники мероистические, а у последних паноистический яичник

считается вторичным приобретением (Büning, 1994). Яичники всех насекомых мандибулятного типа (Makioka, 1988; Chapman et al., 2013; Jędrzejowska, 2019). Вителлогенные ооциты окружены фолликулярными клетками, которые принимают участие в синтезе составляющих желтка, формировании вителлиновой оболочки и хориона (Büning, 1994; Chapman et al., 2013; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Синтез вителлогенинов в основном происходит в жировом теле, откуда они транспортируются к ооцитам через гемолимфу (Chapman et al., 2013; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Часто накопление желтка и созревание ооцита происходит очень быстро и запускается каким-то определённым стимулом, например, специальными выделениями самца или потреблением пищи (Chapman et al., 2013).

Мужская репродуктивная система и сперматогенез

Семенники расположены в абдомене (Рис. 3) и могут находиться как дорсально, так и вентрально или латерально по отношению к кишке. Семенники обычно парные, соединены с парными семяпроводами, которые в дистальной части сливаются (Chapman et al., 2013; Dallai, 2014). Проксимальная часть семяпровода расширена и образует семенной пузырек для накопления спермиев. В дистальную часть семяпровода открывается множество желёз. Хорошо развиты и сложно устроены наружные половые органы, происхождение которых (модифицированные стерниты, абдоминальные конечности, слияние стернитов с конечностями) и гомология у разных групп и с гениталиями самок до сих пор не ясны (Scudder, 1971; Chapman et al., 2013). Если самец формирует сперматофор, то дистальная часть семяпровода сложной формы (Huber et al., 2007; Chapman et al., 2013).

Снаружи семенники окружены слоем соединительной ткани. Стенка семенника формирует множество кармашков-фолликулов, которые открываются в общую полость.

На вершине каждого кармашка располагается герминативная зона, содержащая трофоциты и сперматогонии, соединённые с ними цитоплазматическими мостиками. Сперматоциты теряют связь с трофоцитом, и на дальнейших этапах сперматогенеза окружены соматическими клетками, которые снабжают их питательными веществами. Стадии сперматогенеза распределены по фолликулу: ближе к вершине кармашка-фолликула – более ранние, проксимально — более поздние (Chapman et al., 2013; Dallai, 2014). Сперматозоиды часто остаются объединены в морфофункциональные единицы даже после попадания в половые пути самки (Chapman et al., 2013; Dallai, 2014). Зрелые сперматозоиды чаще всего жгутиковые, нитевидные, подвижные, но могут встречаться и безжгутиковые неподвижные (Baccetti, 1972; Chapman et al., 2013; Dallai, 2014; Dallai et al.,

2016). В некоторых группах насекомых выражен гетероморфизм сперматозоидов (Dallai, 2014).

Оплодотворение и репродуктивное поведение

Исходным для Нехарода считается сперматофорное осеменение. У Entognatha самцы оставляют сперматофоры во внешней среде, а самки их подбирают. У Ectognatha прямое оплодотворение: происходит копуляция, в ходе которой самец может помещать в половые пути самки сперматофор или вводить сперму (Chapman et al., 2013; Dallai, 2014; Dallai et al., 2016; Ombuya et al., 2025). У некоторых клопов встречается даже травматическое осеменение, в результате которого сперматозоиды попадают в гемоцель и оттуда в яичники, где происходит оплодотворение (Chapman et al., 2013; Tatarnic et al., 2014; Ombuya et al., 2025). Самки могут длительно хранить и сортировать сперму после осеменения (Eberhard, 1991; Ombuya et al., 2025).

Репродуктивное поведение насекомых крайне разнообразно, часто видоспецифично (Eberhard, 1991; Ombuya et al., 2025), при этом для многих представителей оно детально изучено вплоть до физиологического и молекулярного уровня (Ombuya et al., 2025). У Ectognatha часто существуют специфические визуальные, акустические и химические сигналы, привлекающие партнёров своего вида, сложное стереотипное прекопуляторное и посткопуляторное поведение. Такое сложное поведение направлено на распознавание своего вида и снижение вероятности спаривания самки с другим самцом (Ombuya et al., 2025). У самцов не только имеются сложные генитальные структуры, но и грудные конечности (ноги) зачастую модифицированы для захвата и удержания самки во время копуляции (Chapman et al., 2013).

Самки часто скрепляют яйца между собой специальным секретом, формируют оотеки и/или прикрепляют кладки или отдельные яйца к какому-либо субстрату. Встречаются также яйцеживорождение и живорождение (Chapman et al., 2013). В нескольких группах независимо появилась забота о потомстве со стороны самки или обоих родителей. Впрочем, роль самца, как правило, сводится к охране самки и гнезда от самцов-конкурентов, то есть эта форма поведения является продолжением посткопуляторной охраны самки (Suzuki, 2013).

2.2.2. Onychophora

Репродуктивная биология онихофор изучена крайне отрывочно, сведения ограничиваются лишь отдельными наблюдениями и описаниями (Pandian, 2021). Гонады формируются из сериальных целомических зачатков (Mayer et al., 2015).

Женская репродуктивная система и оогенез

Яичники вытянуты вдоль туловища, парные, имеют форму трубок (Рис. 3), в разной степени сливающихся между собой. Яичники расположены дорсально по отношению к кишке и прикреплены к перикардиальной септе. Открываются парой яйцеводов в единственный гонопор. Дистальная часть половых путей железистая, образует семяприемники и парную матку (Huebner, Lococo, 1994; Brockmann et al., 2001; Mayer, 2007; Mayer, Tait, 2009; Mayer et al., 2015; Pandian, 2021).

Стенка яичника дополнительно окружена соединительнотканной оболочкой, в которой присутствуют мышечные клетки. У некоторых видов выражено подразделение на герминативную и стерильную зоны. Герминативная зона (гермарий) всегда занимает только вентральную стенку гонады, дорсальная остаётся стерильной, яичник паноистический (Mayer et al., 2015). У онихофор выделяют три варианта строения яичников (Рис. 5), в

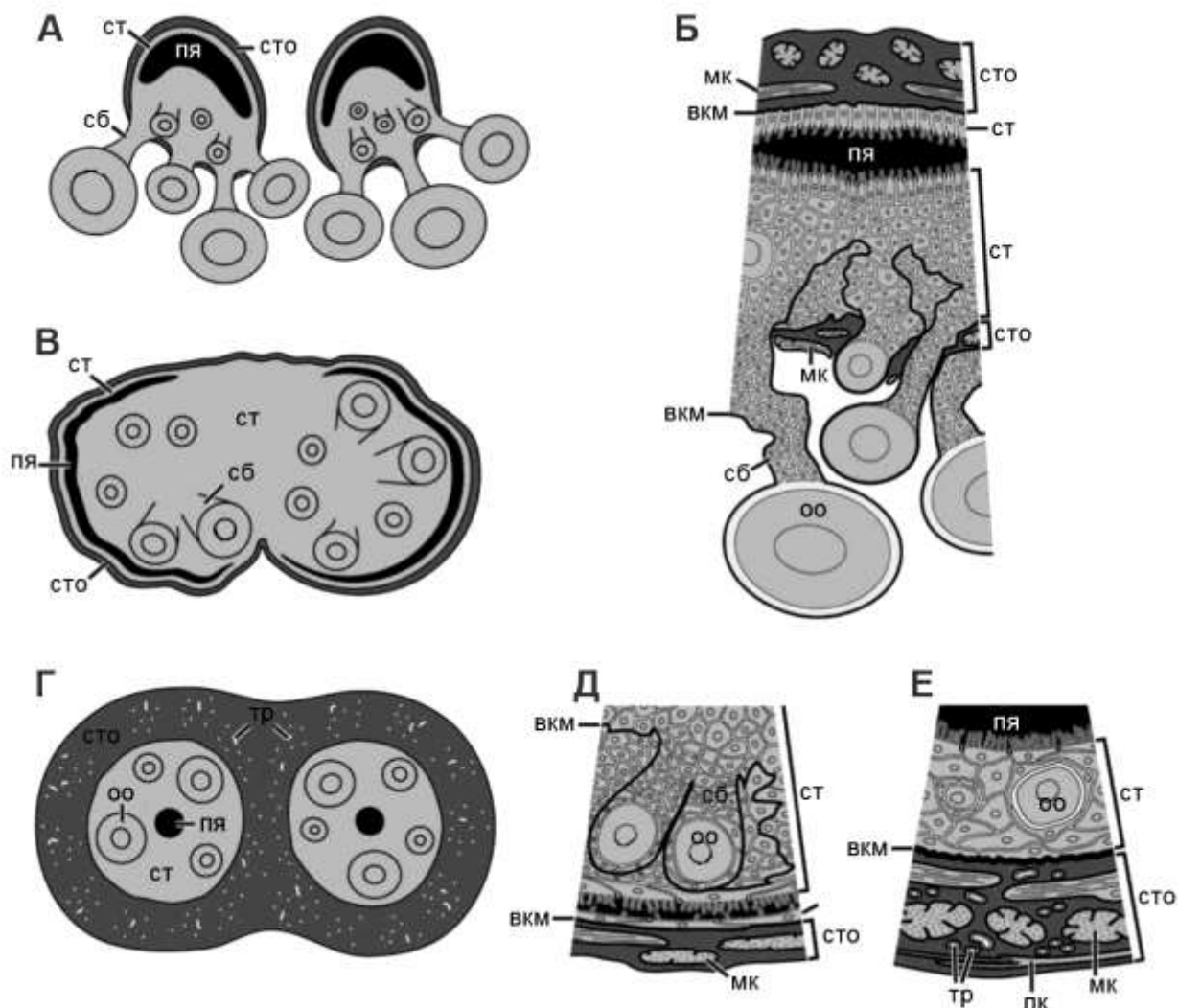


Рис. 5. Варианты строения яичников *Onychophora* (рисунок из Mayer, Tait, 2009). А, Б — экзогенный яичник; В, Д — псевдоэндогенный яичник; Г, Е — эндогенный яичник. А, В, Г — схемы поперечных срезов; Б, Д, Е — схемы фрагментов стенки. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; МК — мышечная клетка; оо — ооцит; ПК — плоская клетка; пя — полость яичника; сб — стебелёк; ст — стенка яичника; сто — соединительнотканная оболочка; тр — трахеи.

зависимости от положения созревающих ооцитов относительно стенок яичника: 1) экзогенный — ооциты выпячиваются сквозь стенку яичника и его соединительнотканную оболочку в гемоцель (Рис. 5А), остаются покрыты только внеклеточным матриксом (ВКМ) эпителия яичника, каждый ооцит связан со стенкой яичника стебельком из нескольких клеток (Рис. 5Б); 2) псевдоэндогенный — ооциты выпячиваются сквозь эпителий яичника и остаются связанными со стенкой только стебельком (Рис. 5В), но остаются покрыты соединительнотканной оболочкой (Рис. 5Д); 3) эндогенный — ооциты созревают в эпителии яичника, не выпячиваясь сквозь стенку (Рис. 5Г, Е) (Mayer, Tait, 2009). С созревающими ооцитами всегда ассоциированы клетки эпителия, которые окружают их полностью в эндогенном и псевдоэндогенном яичниках или контактируют с ними в виде стебелька в экзогенных яичниках. В некоторых работах эти клетки называют фолликулярными, у них развит синтетический аппарат, но нет свидетельств о наличии транспорта веществ и/или специализированных контактов с ооцитами (Huebner, Lococo, 1994; Brockmann et al., 2001; Mayer, Tait, 2009).

Мужская репродуктивная система и сперматогенез

Семенники парные, каждый имеет свой семенной пузырёк и семяпровод. В дистальной части семяпроводы сливаются и открываются непарным гонопором (Рис. 3) (Ruhberg, Storch, 1976; Storch, Ruhberg, 1990; Mayer et al., 2015). Семенник может быть расположен как вентрально, так и латерально и дорсально по отношению к кишке; предполагается, что положение семенника изменяется в онтогенезе (Storch, Ruhberg, 1990).

Стенка семенника, помимо его собственного эпителия, включает кольцевую мускулатуру в виде отдельного слоя, имеющего собственный ВКМ. Стенки семяпроводов железистые и, как полагают, принимают участие в формировании сперматофора (Storch, Ruhberg, 1977; Storch, Ruhberg, 1990).

Сперматогенез идёт в стенке семенника, сперматиды окружены поддерживающими соматическими клетками с хорошо развитым секреторным аппаратом (Ruhberg, Storch, 1976; Storch, Ruhberg, 1990). Сперматозоиды нитевидные, жгутиковые (Baccetti et al., 1976; Ruhberg, Storch, 1976; Storch, Ruhberg, 1990; Marotta, Ruhberg, 2004).

Оплодотворение и репродуктивное поведение

Информация о наличии или отсутствии у онихофор специфических форм стереотипного репродуктивного поведения, помимо собственно передачи сперматофора, ещё менее определённая и в основном сводится к предположениям, высказанным на основе косвенных признаков; прямых наблюдений репродуктивного поведения практически нет (Tait, Norman, 2001; Pandian, 2021).

У онихофор сперматофорное осеменение. Самец помещает сперматофор в половые пути самки, либо прикрепляет сперматофор на её покровы, после чего сперматозоиды попадают в гемоцель за счёт разрушения участка стенки тела самки и через гемоцель достигают яичников (Manton, 1938; Tait, Norman, 2001; Walker, Tait, 2004). Не вполне ясно, являются ли эти два способа осеменения взаимоисключающими или чередуются как альтернативные у одного и того же вида. Из-за того, что у онихофор распространено живорождение, осеменение через половые пути может происходить только у очень молодых самок, пока не вынашивающих эмбрионов, а позднее развивающиеся в матке эмбрионы будут препятствовать прохождению сперматозоидов к неоплодотворённым ооцитам (Tait, Norman, 2001; Walker, Tait, 2004). У многих самок онихофор выражены сперматеки в проксимальной части яйцевода, поэтому долго считалось, что виды с осеменением через половые пути спариваются единожды в начале жизни и хранят затем сперму в кармашках семяприемников (Tait, Norman, 2001; Walker, Tait, 2004; Mayer, 2007). Сперматеки у некоторых видов рудиментарны, в таком случае предполагают, что осеменение может происходить только через покровы (Mayer, 2007). Предположение о чередовании способов сперматофорного осеменения в зависимости от репродуктивного статуса самки пока не имеет бесспорных доказательств (Tait, Norman, 2001; Pandian, 2021).

Самки значительно крупнее самцов, соотношение полов смещено в сторону самок (Sunnucks et al., 2000; Tait, Norman, 2001). Самцы многих видов имеют специализированные головные придатки, которыми удерживают сперматофор (Tait, Briscoe, 1990), а у самок последняя, редуцированная пара лобоподий модифицирована для удержания самца (Tait, Norman, 2001). Есть яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие виды онихофор (Walker, Tait, 2004; Mayer et al., 2015).

2.2.3. *Tardigrada*

Строение тихоходок во многих отношениях упрощено в связи с миниатюризацией (Gross et al., 2019). Гонады развиваются из одной-двух пар зачатков, однако, у взрослых животных непарные (Poprawa, Janelt, 2019; Pandian, 2021).

Женская репродуктивная система и оогенез

Яичник расположен в задней части туловища с дорсальной стороны от кишки. Яичник единственный, мешковидный, соединён единственным яйцеводом с гонопором (Рис. 3) (у *Heterotardigrada*) или с клоакой (у *Eutardigrada*) (Poprawa, Janelt, 2019; Eckelbarger, Hodgson, 2021). Дистальная часть яйцевода или стенка клоаки часто образует парный или непарный семяприемник (Altiero et al., 2018; Poprawa, Janelt, 2019).

Стенка яичника у *Heterotardigrada* представлена только эпителием, одетым со стороны гемоцеля базальной пластинкой, у *Eutardigrada* снаружи покрыта дополнительным прерывистым слоем сократимых клеток (Altiero et al., 2018; Poprawa, Janelt, 2019). Передний конец яичника соединён со стенкой тела терминальным филаментом, состоящим из выростов клеток эпителия яичника. Эпителий яичника железистый, выделяет хорион, окружающий яйца (Poprawa, Janelt, 2019).

Яичник разделён на очень компактный гермарий (вмещающий один-два оогония) и вителярый. Яичник мероистический (Poprawa, Janelt, 2019). Оогенез аутогетеросинтетический: синтез желтка на начальных этапах происходит в ооците, на более поздних наблюдается активный микропиноцитоз. Предположительно, предшественники желтка синтезируются в средней кишке или в запасающих клетках гемоцеля (Poprawa, Janelt, 2019; Jezierska et al., 2021). Фолликулярных клеток нет (Poprawa, Janelt, 2019; Jezierska et al., 2021). У многих видов в яичнике одномоментно созревает всего одно крупное яйцо (Altiero et al., 2018).

Мужская репродуктивная система и сперматогенез

Семенник, как и яичник, расположен в задней части тела дорсально от кишки, один (Рис. 3), но открывается парными семяпроводами в клоаку, в стенке которой могут быть семенные пузырьки (Altiero et al., 2018).

Стенка семенника у *Heterotardigrada* образована только эпителием, подостланным базальной пластинкой, у *Eutardigrada* семенник дополнительно обёрнут слоем сократимых клеток (Altiero et al., 2018).

Во время сперматогенеза сперматогонии остаются объединёнными в кластеры. Выражено зонирование семенника: зрелые сперматозоиды обнаруживаются только в задней части (Altiero et al., 2018). Сперматозоиды нитевидные, подвижные, жгутиковые; в семяприемнике самки могут терять жгутики (Altiero et al., 2018; Sugiura, Matsumoto, 2021).

Оплодотворение и репродуктивное поведение

У тихоходок наблюдали прямое и наружно-внутреннее осеменение (Bertolani, 2001; Sugiura, Matsumoto, 2021). Интересно, что при наружно-внутреннем осеменении самец выбрасывает сперму вблизи клоаки самки, а сперматозоиды затем активно плывут к самке, используя хемотаксис (Sugiura, Matsumoto, 2021).

Самцы обычно мельче самок, часто у самцов передние конечности адаптированы для удержания самки при спаривании (Altiero et al., 2018; Sugiura, Matsumoto, 2021). Откладка яиц и оплодотворение тесно связаны с линькой самки (Bertolani, 2001; Altiero et al., 2018; Sugiura, Matsumoto, 2021).

Во всех наблюдаемых случаях самцы ищут готовую к спариванию линяющую самку. Предварительную охрану самки не наблюдали; иногда встречаются группы из нескольких самцов, пытающихся оплодотворить одну самку (Sugiura, Matsumoto, 2021). Среди тихоходок имеются виды, у которых самцы спариваются всего раз в жизни, а самки могут делать это после каждой линьки. Вероятно, основной фактор, ограничивающий количество спариваний — вероятность встречи (Bertolani, 2001).

Самки откладывают яйца в небольшом количестве, во внешнюю среду или в свой экзувий (Poręawa, Janelt, 2019). Другая забота о потомстве отсутствует (Altiero et al., 2018).

2.3. Краткий обзор строения и биологии *Русногонид*

2.3.1. Общая анатомия

Морфология морских пауков весьма необычна и имеет много уникальных среди членистоногих черт. Тело морских пауков подразделяется на цефалосому, туловище и абдомен (Рис. 6). Цефалосома — передний отдел тела пикногонид, состоит из четырёх слившихся сегментов. Конечности цефалосомы — хелифоры, пальпы, яйценосные ножки и

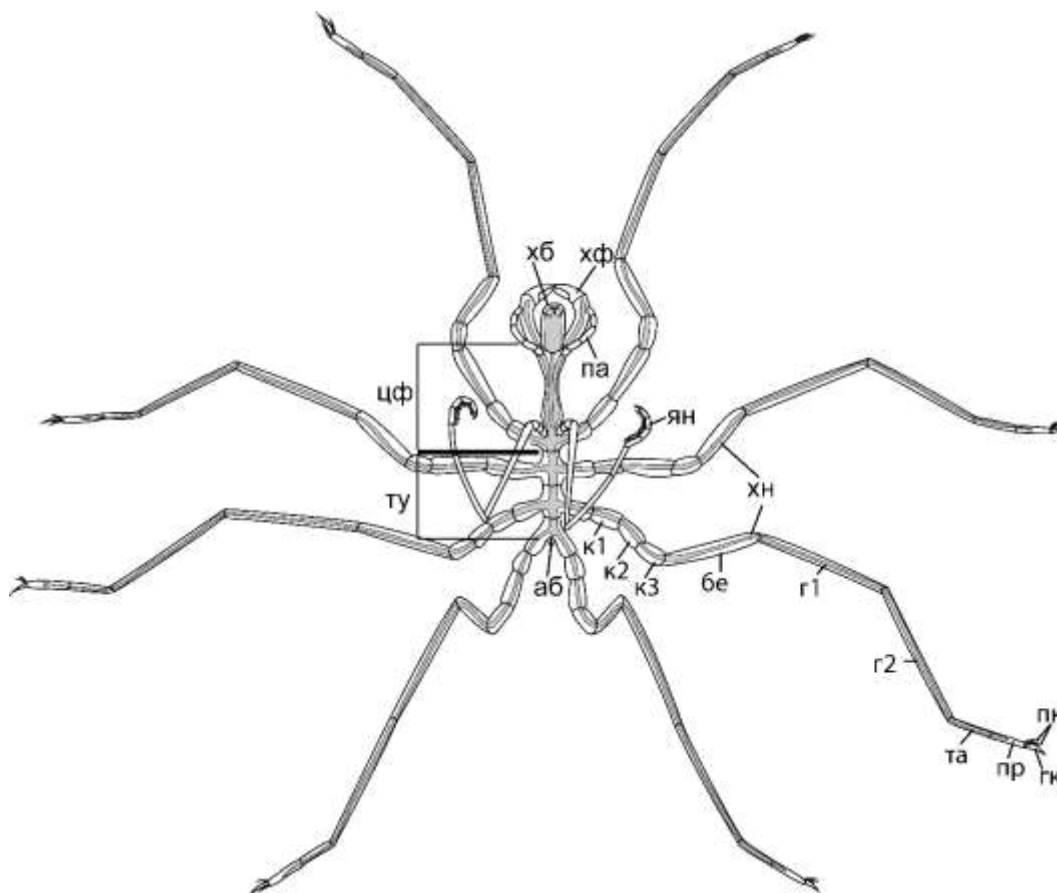


Рис. 6. Строение морского паука. Схема, вид с вентральной стороны. Сокращения: аб — абдомен; бе — бедро; г1, г2 — голень 1, 2, соответственно; гк — главный коготь; к1–к3 — кокса 1–3, соответственно; па — пальпа; ПК — придаточные коготки; пр — пропус; та — тарзус; ту — туловище; хб — хобот; хн — ходильные ноги; хф — хелифора; цф — цефалосома; ян — яйценосная ножка. Светло-серым обозначена пищеварительная система.

первая пара ходильных ног (Рис. 6). На головном отделе также расположены глазной бугорок и хобот. Туловище большинства морских пауков состоит из трёх свободных сегментов, каждый из которых несёт пару ходильных ног (Рис. 6). Встречаются полимерные виды с 4–5 сегментами туловища. Абдомен пикногонид лишен конечностей, у современных форм (Pantopoda) сильно редуцирован и несегментирован (Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988).

Первая пара конечностей морских пауков — хелифоры — гомологична хелицерам Euchelicerata. За ними следуют пальпы — чувствительные конечности, и яйценосные ножки, служащие для вынашивания потомства и у некоторых представителей также для очистки поверхности тела. Ходильные ноги пикногонид располагаются на туловищных отростках, отходящих латерально от цефалосомы и сегментов туловища. Все ходильные ноги у взрослых особей имеют одинаковое строение и состоят из девяти сегментов, которые у пантопод традиционно называют кокса 1, кокса 2, кокса 3, бедро, голень 1, голень 2, тарзус, проподус и коготь. Рядом с главным когтем обычно находятся два придаточных коготка (Рис. 6) (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988).

У морских пауков обширная полость тела, представляющая собой гемоцель, разделена горизонтальной септой на дорсальный и вентральный синус. В дорсальном синусе расположено сердце, в вентральном — брюшная нервная цепочка. Расположение горизонтальной септы относительно средней кишки варьирует (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988). Из-за малого объёма туловища средняя кишка и гонада дают отростки в ходильные ноги, а кишка также и в хелифоры (Рис. 6) (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Frankowski et al., 2022). Нефридии у тех видов, у которых они описаны, также располагаются в конечностях (Fahrenbach, Arango, 2007; Alexeeva et al., 2024).

2.3.2. Филогения морских пауков

Долгое время систематическое положение пикногонид оставалось предметом споров (Dunlop, Arango, 2005). Исходно эту группу относили к ракообразным, основываясь на поверхностном сходстве личинок (Krøyer, 1840; Meisenheimer, 1902). Практически сразу же это предположение было оспорено, и морских пауков начали объединять с арахнидами на основе сходства строения, в первую очередь — клешненосных первых конечностей (Schimkewitsch, 1884; Carpenter, 1905). В работах с использованием молекулярных данных пикногониды оказывались базальной ветвью хелицеровых или же сестринской группой ко всем остальным членистоногим в зависимости от выборки таксонов, генов и использования

морфологических данных (особенно включающих ископаемые группы) (Giribet, Edgecombe, 2012; Giribet, Edgecombe, 2013; Legg et al., 2013). На данный момент морские пауки признаны сестринской группой по отношению к остальным хелицеровым, Euchelicerata (Giribet, Edgecombe, 2019; Edgecombe, 2020; Sharma, Gavish-Regev, 2025).

Для классификации морских пауков исторически в качестве основных систематических признаков использовалось строение первых трёх пар конечностей. Считалось, что внутри Ruspogonida имеется тенденция к их постепенной редукции, в соответствии с этой гипотезой и выстраивалось древо (Hedgpeth, 1947; Stock, 1994; Munilla León, 1999). Уже первые работы, использующие кладистический подход, показали несостоятельность предположений о едином тренде на редукцию головных конечностей (Arango, 2002; Arango, 2003; Arango, Wheeler, 2007; Nakamura et al., 2007; Arabi et al., 2010). Современные работы, основанные на митохондриальных геномах и рибосомальных генах и выполненные на большой таксономической выборке, подтверждают, что, по всей вероятности, редукция различных пар конечностей головного отдела происходила неоднократно и независимо в разных группах пикногонид. К сожалению, разрешение современной филогении остаётся низким: одиннадцать семейств объединяют в четыре надсемейства, связи между которыми и внутри них остаются неясными (Ballesteros et al., 2021; Sabroux et al., 2023). Морфологические синапоморфии каждого из надсемейств немногочисленны и связаны только со строением яйценосных ножек и пальп, а для Colossendeoidea и вовсе отсутствуют. Попытки выявить какие-либо закономерности в вариациях между таксонами по признакам внутренней анатомии, эмбрионального и личиночного развития или в проявлениях заботы о потомстве упираются в нехватку данных (Ballesteros et al., 2021; Sabroux et al., 2023).

2.3.3. Строение репродуктивной системы и гаметогенез

Общая анатомия репродуктивной системы пикногонид была описана для представителей большинства семейств, в основном, по вскрытиям (Dohrn, 1881; Hoeck, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Alexeeva, 2021) или срезам, для которых сами авторы признают качество фиксации слишком низким, чтобы различить какие-либо детали (Dohrn, 1881; Helfer, Schlottke, 1935) (Таблица 1). Репродуктивная система у всех пикногонид устроена относительно единообразно, сходно у самцов и самок. Гонада состоит из туловищной части, у большинства U-образной формы, и педальных отростков в ходильных ногах. Гонопоры морских пауков открываются на ногах: на коксах 2, причём, как правило, на нескольких парах ног (Dohrn, 1881; Hoeck, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber,

Таблица 1 (начало). Изученность репродуктивной биологии *Ruspogonida*.

н/сем.	сем.	Женская половая система	Оогенез и ооциты	Мужская половая система	Сперматогенез и сперматозоиды	Репродуктивное поведение
Nymphonoidea	Nymphonidae	общая анатомия <i>Hoek, 1881; Helfer, Schlotke, 1935; King, Jarvis, 1970; Jarvis, King, 1978</i>	вителлогенез <i>King, Jarvis, 1970; Jarvis, King, 1978</i>	общая анатомия <i>Hoek, 1881; Helfer, Schlotke, 1935</i>	сперматогенез и сперматозоид <i>van Deurs, 1974; El-Hawawi, King, 1978</i>	краткая заметка <i>Jarvis, King, 1978</i>
	Callipallenidae	общая анатомия <i>Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka, 1990; Miyazaki, Bilinski, 2010</i>	формирование вителлиновой оболочки, фрагментарно вителлогенез <i>Bilinski et al., 2008</i>	общая анатомия <i>Helfer, Schlotke, 1935</i>	подробное описание <i>Nakamura, Sekiguchi, 1980</i> краткие заметки <i>Hooper, 1980; Bain, Govedich, 2004a</i>	подробное иллюстрированное описание <i>Nakamura, Sekiguchi, 1980</i> краткие заметки <i>Hooper, 1980; Bain, Govedich, 2004</i>
Ascorhynchidae		общая анатомия <i>Hoek, 1881</i>	—	общая анатомия <i>Hoek, 1881</i>	—	—
Ammonotheoidea	Ammonotheidae	общая анатомия <i>Dohrn, 1881; Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka, 1990</i> частично ультраструктура <i>Miyazaki, Bilinski, 2006</i>	вителлогенез <i>Jarvis, King, 1978; Miyazaki, Bilinski, 2006</i>	общая анатомия <i>Dohrn, 1881</i>	сперматогенез и сперматозоид <i>El-Hawawi, King, 1983</i>	словесное описание <i>Berry, 1980; Burris, 2011a, b; Baretto, Avise, 2011</i>
	Pallenopsidae	—	—	—	—	—

1988). Гонада морских пауков подвешена в полости тела на горизонтальной септе. Сведения о более тонких деталях строения репродуктивной системы очень отрывочны, и зачастую для разных видов описаны разные аспекты строения репродуктивной системы и гаметогенеза, что затрудняет выявление закономерностей и построение целостной картины.

2.3.3.1. Женская репродуктивная система и оогенез

У самок морских пауков педальные отростки гонады доходят до середины ног, точнее, до конца бедра (*Dohrn, 1881; Helfer, Schlotke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988*), а у

Таблица 1 (продолжение). Изученность репродуктивной биологии Рупногониды.

н/сем.	сем.	Женская половая система	Оогенез и ооциты	Мужская половая система	Сперматогенез и сперматозоиды	Репродуктивное поведение
Phoxichilidioidea	Endeidae	общая анатомия, гистология <i>Jarvis, King, 1975; Miyazaki, Makioka, 1989; Miyazaki, Makioka, 1990; Miyazaki, Makioka, 1991</i>	частично вителлогенез <i>Jarvis, King, 1975</i>	общая анатомия, гистология <i>Miyazaki, 1996</i>	—	краткая заметка <i>Hoek, 1881</i>
	Phoxichilidiidae	общая анатомия <i>Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka, 1990</i>	вителлогенез <i>Alexeeva, Tumberg, 2023</i>	общая анатомия <i>Dohrn, 1881</i>	—	краткие заметки <i>Cole, 1901; Loman 1907; King, Jarvis, 1970</i>
		частично ультраструктура <i>Alexeeva, Tumberg, 2023</i>				
Colossendoidea	Rhynchothoracidae	общая анатомия <i>Dohrn, 1881</i>	общая анатомия <i>Dohrn, 1881</i>	—	—	—
	Рупногониды	общая анатомия <i>Dohrn, 1881; Jarvis, King, 1972</i>	вителлогенез <i>Jarvis, King, 1972, 1978</i>	общая анатомия <i>Dohrn, 1881</i>	сперматогенез и спермий <i>van Deurs, 1974; King, El-Hawawi, 1978</i>	Подробное иллюстрированное описание <i>Prell, 1910</i> краткие заметки <i>Schmidt, Bückmann, 1971; Jarvis, King, 1972; Wilhelm, et al., 1997</i>
	Colossendeidae	общая анатомия <i>Hoek, 1881; Alexeeva, 2021</i>	общая анатомия <i>Hoek, 1881; Alexeeva, 2021</i>	отдельные наблюдения <i>Brenneis, Wagner, 2023; Moran, et al., 2024</i>	—	—

некоторых представителей Colossendeidae почти до конца ходильных ног, проникая в проподус (Alexeeva, 2021). Гонопоры самок открываются на всех парах ног на брюшной стороне (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988).

На гистологическом уровне женская репродуктивная система была изучена для представителей пяти семейств (Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka, 1989; Miyazaki, Makioka, 1990; Miyazaki, Makioka, 1991; Miyazaki, Makioka, 2010). Из этих работ следует, что гонада заключена в горизонтальной септе (Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka,

1989; Miyazaki, Makioka, 1990; Miyazaki, Makioka, 1991; Miyazaki, Makioka, 2010). Позднее, ультраструктурное описание туловищной части гонады двух видов семейства Ammotheidae показало, что гонада и септа разделены внеклеточным матриксом (Miyazaki, Biliński, 2006). В педальных отростках *Phoxichilidium femoratum* (Phoxichilidiidae) гонада также со всех сторон окружена септой, отделённой от неё внеклеточным матриксом, причём вителлогенные ооциты, судя по опубликованным микрофотографиям, оказываются в пространстве между гонадой и септой (Alexeeva, Tamberg, 2023). Кроме того, для этого вида было отмечено наличие мышечных волокон в стенке гонады в педальных отростках (Alexeeva, Tamberg, 2023).

Гонаду морских пауков традиционно подразделяют на гермарий, занимающий туловищную часть, и проксимальную часть педальных отростков до середины кокс 2, и вителярий, занимающий оставшуюся часть педальных отростков (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988). Впрочем, известно, что у некоторых морских пауков (*Ascorhynchus*, *Amothella*) созревание вителлогенных ооцитов происходит в расширенных коксах 1–2 (Arnaud, Bamber, 1988), но строение яичников этих видов подробно изучено не было.

О начальных стадиях оогенеза известно мало. Гермарий у изученных видов выделяли, главным образом, на основании того, что в этой области не наблюдали вителлогенных ооцитов (Dohrn, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Jarvis, King, 1975; Jarvis, King, 1978; Miyazaki, Makioka, 1991). Работа Миядзаки и Билински на двух видах аммотеид — единственное исследование, в котором рассмотрен ранний оогенез. Деления митоза и оогонии выявлены не были (Miyazaki, Biliński, 2006). Это наблюдение дало основания предполагать, что у половозрелых самок морских пауков гермарий не функционирует (Miyazaki, Biliński, 2006), которое дополнительно подкрепляется тем, что у одного из видов Callipallenidae, *Propallene longiceps* (BOHM, 1879), туловищная часть гонады во взрослом возрасте редуцируется (Miyazaki, Makioka, 2010; Miyazaki, Makioka, 2012).

Вителлогенез пикногонид изучен на ультраструктурном уровне для отдельных представителей шести семейств. В педальных отростках ооциты выпячиваются в гемоцель, оставаясь связанными со стенкой гонады стебельками из нескольких клеток, как характерно и для остальных хелицеровых (Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka, 1989; Miyazaki, Makioka, 1990; Miyazaki, Makioka, 1991; Miyazaki, Makioka, 2010). Было отмечено, что желток пикногонид состоит из белково-углеводных комплексов, формируется, по всей видимости, в шероховатом эндоплазматическом ретикулуме (шЭПР). шЭПР вителлогенных ооцитов имеет характерную структуру расширенных цистерн с мелкими электронно-плотными гранулами (Jarvis, King, 1972; Jarvis, King, 1975; Jarvis, King, 1978;

Miyazaki, Biliński, 2006; Biliński et al., 2008; Alexeeva, Tamberg, 2023). Для *Nymphon gracile* LEACH, 1814, *Achelia echinata* HODGE, 1864, *Pycnogonum litorale* (STRØM, 1762) и *Endeis laevis* (MONTAGU, 1808) наблюдали пиноцитоз у вителлогенных ооцитов (Jarvis, King, 1972; Jarvis, King, 1975; Jarvis, King, 1978). У *N. gracile* и *Propallene longiceps* были отмечены скопления более электронно-плотной цитоплазмы, окружённой митохондриями в превителлогенных (без желточных гранул) ооцитах (Jarvis, King, 1978; Biliński et al., 2008). Одновременно с желтком формируется и вителлиновая оболочка (Jarvis, King, 1972; Jarvis, King, 1975; Jarvis, King, 1978; Miyazaki, Biliński, 2006; Biliński et al., 2008; Alexeeva, Tamberg, 2023). У *Cilunculus armatus* (BÖHM, 1879), *Ammothella biunguiculata* (DOHRN, 1881), *Propallene longiceps* и *Phoxichilidium femoratum* было отмечено, что клетки стебельков образуют с ооцитом сложный контакт, соприкасаясь с оолеммой. Это может служить признаком участия стебелька в процессе вителлогенеза (Miyazaki, Biliński, 2006; Biliński et al., 2008; Alexeeva, Tamberg, 2023).

Очень долго считалось, что зрелые ооциты морских пауков транспортируются из вителлярия к гонопору через гемоцель (Hoek, 1881; Nakamura, Sekiguchi, 1980; Arnaud, Bamber, 1988). Яйцевод, соединяющий полость яичника с гонопором, был описан только в конце XX века Миядзаки и Макиокой (Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka, 1989; Miyazaki, Makioka, 1990; Miyazaki, Makioka, 1991; Miyazaki, Makioka, 2010). Алексеева и Тамберг отмечают, что у *Phoxichilidium femoratum* (Phoxichilidiidae) в дистальную часть яйцевода открываются железы, не отмеченные ранее для других морских пауков (Alexeeva, Tamberg, 2023).

2.3.3.2. Мужская репродуктивная система и сперматогенез

У самцов морских пауков pedalные отростки доходят до кокс 2 ходильных ног, но у некоторых видов могут простираться и дальше — до кокс 3. Гонопоры могут открываться как на всех парах ног, так и на двух либо трёх задних парах (Dohrn, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Alexeeva, 2021). Из-за малого размера мужских гонопоров данные об их количестве и местоположении для одних и тех же видов нередко расходятся у разных авторов (Dohrn, 1881; Loman, 1907; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988). Часто мужские гонопоры располагаются на буграх (Dohrn, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988), и поэтому иногда местоположение гонопора у самцов тех или иных видов предполагается по косвенным данным (на вершине крупного бугра), но при проверке оказывается, что гонопор расположен в другом месте, на ровной поверхности кутикулы (Miyazaki, 1996a).

На гистологическом уровне мужская репродуктивная система была изучена только для *Cilunculus armatus* (Ammonotheidae) Миядзаки в 1996 году (Miyazaki, 1996b). Кроме того, отдельные сведения о строении мужской гонады приведены в работах, посвящённых сперматогенезу *Pycnogonum litorale* (Pycnogonidae), *Nymphon gracile* (Nymphonidae) и *Achelia echinata* (Ammonotheidae) (El-Hawawi, King, 1978; King, El-Hawawi, 1978; El-Hawawi, King, 1983) и строению полости тела *Nymphon brevirostre* HODGE, 1863 (Nymphonidae) (Богомолова, Малахов, 2011). Семенник морских пауков, как и яичник, лежит в горизонтальной септе (Miyazaki, 1996b; Богомолова, Малахов, 2011) и отделён от неё внеклеточным матриксом и небольшим синусом гемоцеля (Богомолова, Малахов, 2011).

Относительно функционального подразделения семенника данные противоречивы: для *C. armatus* описан функционально однородный семенник (Miyazaki, 1996b), а для *P. litorale*, *E. spinosa* и *N. gracile* — градиент зрелости сперматозоидов от передних сегментов туловища к задним (El-Hawawi, King, 1978; King, El-Hawawi, 1978; El-Hawawi, King, 1983).

Для четырёх видов из трёх семейств был изучен сперматогенез и структура сперматозоидов. Сперматиды остаются соединены мостиками. По мере развития сперматиды удлиняются, хроматин конденсируется, вокруг ядра собирается характерная «корзина» из продольных микротрубочек. Акросома не наблюдается ни на одной из стадий развития, хотя аппарат Гольджи в сперматиде представлен (Deurs van, 1974a; El-Hawawi, King, 1978; King, El-Hawawi, 1978; El-Hawawi, King, 1983). У Ammonotheidae и Nymphonidae сперматозоиды подвижны, имеют вытянутую головку и хвост, начинающийся от единственной центриоли, с модифицированной аксонемой с формулой $9 \times 2 + 0$ (Deurs van, 1974a; El-Hawawi, King, 1978; El-Hawawi, King, 1983). Для *N. brevirostre* и *N. leptochelae* SARS, 1888 была показана внутривидовая вариативность в строении аксонемы: встречались сперматозоиды с числом дуплетов микротрубочек от 9 до 12 с центральным дуплетом или без него (Deurs van, 1974b). Ядро сперматозоида окружено плотно прижатыми к его мембране продольными микротрубочками. В задней части головки расположено несколько митохондрий (Deurs van, 1974a; El-Hawawi, King, 1978; El-Hawawi, King, 1983). У *P. litorale* сперматозоиды сильно отличаются по структуре: неподвижные, нитевидные, без хвоста. Цитоплазма сперматозоида заполнена множеством продольных микротрубочек (King, El-Hawawi, 1978).

Для самцов многих видов морских пауков характерно наличие желёз, расположенных в бёдрах, иногда коксах 3 или голених 1, часто открывающихся на вершинах шипов. Эти железы были впервые описаны в 1881 году Дорном, который предположил, что бедренные железы самцов могут выделять цемент, скрепляющий яйца в кладке (Dohrn, 1881). С тех пор представление о цементной функции бедренных желёз

самцов пикногонид закрепилось и широко цитируется в обзорной литературе (Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Bain, Govedich, 2004b). Однако, это предположение было подтверждено лишь одним прямым и одним косвенным свидетельством для двух видов семейства Callipallenidae (Hooper, 1980; Nakamura, Sekiguchi, 1980). Какой-либо связи между наличием бедренных желёз у самцов и свидетельствами о вынашивании кладок не наблюдается (Sabroux et al., 2023).

2.3.4. Репродуктивное поведение

Морским паукам приписывают наружное оплодотворение на основании структуры сперматозоидов и отсутствия копулятивных органов (Dohrn, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988), однако точный момент оплодотворения не известен. Вероятно, оно происходит где-то между откладкой яиц и формированием кладки (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Bain, Govedich, 2004b). В обзорной литературе спаривания морских пауков описывают в довольно общих чертах. Известно, что при спаривании самец морских пауков забирается на спину к самке. Некоторое время пара остаётся вместе, длительность такого ожидания может быть от нескольких часов до нескольких недель. Затем самка откладывает яйца, самец формирует кладки и пара расстаётся (Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Bain, Govedich, 2004b; Brenneis et al., 2017). Большинству морских пауков свойственна отцовская забота о потомстве — довольно редкое среди животных явление. Самец собирает яйца в кладки и носит на яйценосных ножках, как минимум, до вылупления личинок (Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Brenneis et al., 2017). Однако, самцы Colossendeidae, Rhynchithoracidae и Austrodecidae ни разу не были встречены вынашивающими кладки (Brenneis et al., 2017; Sabroux et al., 2023). Недавние наблюдения за *Colossendeis megalonyx* НОЕК, 1881 показали, что самцы этого вида закрепляют кладки на камнях на дне (Moran et al., 2024).

Большинство опубликованных описаний репродуктивного поведения морских пауков основаны на наблюдениях за отдельными парами, как правило, случайно замеченными в процессе спаривания (Dohrn, 1881; Cole, 1901; Loman, 1907; Prell, 1910; Helfer, Schlottke, 1935; Jarvis, King, 1978; Berry, 1980; Hooper, 1980; Bain, Govedich, 2004b; Brenneis, Wagner, 2023; Moran et al., 2024) (Таблица 1). Обычно сведения ограничены описанием позы, в которой животные сидят во время самой длинной стадии спаривания, до начала откладки яиц (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Loman, 1907; Helfer, Schlottke, 1935; Berry, 1980; Bain, Govedich, 2004b; Brenneis, Wagner, 2023). Пары морских пауков на этой стадии «ожидания» нередко встречаются на фотографиях с погружений, публикуемых

профессиональными подводными фотографами или любителями. Ожидание откладки яиц у тех видов, для которых это удалось задокументировать, занимает от нескольких часов (Cole, 1901; Prell, 1910; King, El-Hawawi, 1978; Nakamura, Sekiguchi, 1980) до нескольких недель (Prell, 1910; Jarvis, King, 1972). Полностью от образования пары до её расставания и формирования кладки, на основе систематических наблюдений за многими парами, процесс спаривания задокументирован всего для трёх видов: *Pycnogonum litorale* (Pycnogonidae) (Prell, 1910), *Propallene longiceps* (Callipallenidae) (Nakamura, Sekiguchi, 1980) и *Achelia simplissima* (HILTON, 1939) (Ammonotheidae) (Burris, 2011c).

Откладку яиц и процесс формирования кладки наблюдали всего у нескольких видов, и даже судя по немногочисленным описаниям, поведение на этом этапе видоспецифично и достаточно разнообразно. У *Propallene longiceps* (Callipallenidae) самка сначала собирает отложенные яйца своими яйценосными ножками, самец в это время приближает к ним свои гонопоры, что трактуется как вероятный момент оплодотворения. Затем самка передаёт яйца на яйценосные ножки самца, который формирует из них две кладки в форме браслетов (Nakamura, Sekiguchi, 1980). У *A. simplissima* (Ammonotheidae) и *Anoplodactylus* sp. (Phoxichilidiidae) после откладки яиц самец перемещается вперёд, забирает яйца и покидает самку. По завершении спаривания самец формирует из полученных яиц единственную кладку (Cole, 1901; Burris, 2011c). Именно момент формирования кладок обозначен как вероятный момент оплодотворения у *Achelia simplissima* (Burris, 2011c). У *Pycnogonum litorale* гонопоры самок открываются на спинной стороне и только на четвёртой паре ног — уникальный среди морских пауков признак. Таким образом, яйца при откладке оказываются со спинной стороны самки. Кладка представляет собой объёмную массу неправильной формы. В эту массу яиц оказываются погружены яйценосные ножки самца, кладка занимает всё пространство с вентральной стороны самца. Формирование кладки, по всей видимости, происходит за счёт структуры кутикулы, которая на спине у самки имеет сложный рельеф, а с брюшной стороны самца гладкая. По всей видимости, рельеф кутикулы заставляет вновь отложенные яйца смещать отложенные ранее вперёд, собирая всю кладку в комок вокруг яйценосных ножек самца (Jarvis, King, 1972). Гонопоры самца и самки во время откладки яиц соприкасаются (Prell, 1910; Jarvis, King, 1972). В остальных описаниях детали передачи яиц от самки к самцу не конкретизируют (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Loman, 1907; Helfer, Schlottke, 1935; Jarvis, King, 1978; Berry, 1980; Hooper, 1980; Moran et al., 2024), лишь иногда предполагают момент оплодотворения на основе косвенных признаков: движений яйценосных ножек самца, которые могут привести кладку в соприкосновение с гонопорами, и развития отнятых у пары кладок (Jarvis, King, 1978) или скорости отвердения оболочек оплодотворения (Hooper, 1980).

Попытка систематизировать данные о репродуктивном поведении морских пауков была предпринята в 2004 году (Bain, Govedich, 2004b). Авторы попытались выявить связь между морфологией яйценосных ножек и вариантами репродуктивного поведения. Для этого яйценосные ножки классифицировали на три морфологических типа: 1) «полные» «нимфониidного» типа — из 10 сегментов, с дистальным когтем и хорошо развитыми перистыми шипами на дистальных четырёх сегментах («стригилюсом» по Sabroux et al. 2023), присутствующие у обоих полов, без яркого полового диморфизма; 2) «модифицированные» «аммотеидного» типа — с ярко выраженным половым диморфизмом и меньшим количеством шипов в стригилюсе, часто эти шипы редкие и расположены неправильно; 3) «модифицированные» «фоксихилидиидного» типа — без шипов и стригилюса, присутствующие только у самцов. Яйценосные ножки нимфониidного типа характерны для Nymphonidae, Callipallenidae, Ascorhynchidae, Colossendeidae; аммотеидного — для Ammotheidae и «фоксихилидиидного» — для Phoxichilidiidae, Endeidae и Rysnognonidae. На момент написания обзора Бэйн подробные описания репродуктивного поведения существовали лишь для одного представителя с «нимфониidным» и одного — с «фоксихилидиидным» типом яйценосных ножек. Таким образом, характер связи между морфологией яйценосных ножек и репродуктивным поведением неясен, а основной вывод — необходимость большего числа живых наблюдений (Bain, Govedich, 2004b).

Отцовская забота о потомстве в сочетании с размерным половым диморфизмом с более крупными самками привлекли внимание и вызвали вопрос о механизме выбора партнёра у морских пауков. Подобный половой диморфизм и забота самцов о потомстве часто связаны со сменой половых ролей (sex role reversion) и более высокой конкуренцией за спаривания среди самок (Andersson, 1994). Проверке этой гипотезы было посвящено две серии работ, исследовавших половой диморфизм, конкуренцию за спаривания между особями одного пола и влияние вынашивания потомства на приспособленность самцов. С помощью генетических маркеров, прямых наблюдений и экспериментов по выбору партнёра было показано, что повышенной конкуренции за спаривания среди самок нет, основное ограничение на количество спариваний — вероятность встречи (Barreto, Avise, 2008; Burriss, 2010; Barreto, Avise, 2010; Burriss, 2011a; Barreto, Avise, 2011; Burriss, 2011c). Впрочем, самцы с кладками менее подвижны, из-за чего им сложнее питаться и находить подходящих партнёров (Burriss, 2010; Barreto, Avise, 2011).

2.3.5. *Репродуктивные стратегии*

Плезиоморфной для пикногонид считается олигомерная личинка протонимфон с тремя парами конечностей и четырьмя сегментами (Brenneis et al., 2017; Alexeeva et al., 2019). Развитие гемианаморфное: после достижения дефинитивного числа сегментов происходит несколько линек без изменения числа сегментов (Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Vamber, 1988; Brenneis et al., 2017).

Ещё в самых первых работах по морским паукам было отмечено, что размеры яиц и детали морфологии и биологии личинок различаются между видами. Первую классификацию стратегий размножения предложил Догель в 1913 году. Его классификация была основана на размере яиц и выделяла по этому признаку три репродуктивных стратегии (Догель, 1913). Затем, на основе данных о внешнем строении личинок классификацию репродуктивных стратегий и типов постэмбрионального развития доработали (Богомолова, Малахов, 2006; Burris, 2011b; Brenneis et al., 2017). Сейчас выделяют пять типов вылупляющихся личинок и соответствующих им вариантов постэмбрионального развития (Brenneis et al., 2017). Однако, изучение внутреннего строения личинок показывает, что личинки одного типа могут сильно отличаться между собой (Alexeeva et al., 2019). Тем не менее, ясно выделяются три репродуктивных стратегии: «базовая», предположительно плезиоморфная, с яйцами среднего размера (100–200 мкм) и типичным протонимфоном; «миниатюризация» с более мелкими яйцами (40–100 мкм) и паразитическими личинками и «эмбрионизация» с увеличенными яйцами (более 200 мкм) и лецитотрофным развитием, эмбрионизированным в той или иной степени (Alexeeva et al., 2019). Однако, со времён работы Догеля 1913 года обсуждение репродуктивных стратегий морских пауков затрагивало только постэмбриональное развитие, оставляя за кадром остальные аспекты репродуктивной биологии (гаметогенез, эмбриональное развитие) (Богомолова, Малахов, 2006; Burris, 2011b; Brenneis et al., 2017; Alexeeva et al., 2019; Petrova, Bogomolova, 2025a).

Большая часть работ по строению репродуктивной системы и оогенезу морских пауков выполнена на видах с яйцами среднего размера (Jarvis, King, 1975; Jarvis, King, 1978; Miyazaki, Makioka, 1991; Miyazaki, Biliński, 2006), в то время, как для представителей с остальными вариантами репродуктивных стратегий работ значительно меньше (Jarvis, King, 1972; Alexeeva, Tamberg, 2023). На данный момент сделать выводы о корреляции тех или иных особенностей строения репродуктивной системы и гаметогенеза с репродуктивной стратегией невозможно.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

3.1. Выбор видов для исследования

Для исследования были выбраны три вида пикногонид, массовые в окрестностях ББС МГУ, чтобы не нанести значительного ущерба популяциям при сборе животных. Кроме того, по итогам предыдущих наблюдений нам известны основные кормовые объекты каждого из этих видов, что позволяет длительное время содержать их в лаборатории.

Два вида были выбраны из рода *Nymphon* (Nymphonidae) надсемейства Nymphonoidea: *Nymphon brevirostre*, HODGE, 1863 и *N. grossipes* (FABRICIUS, 1780). Эти виды различаются репродуктивными стратегиями и размерами тела. *N. brevirostre* — вид с «типичным» протонимфом и яйцами среднего размера (около 120 мкм) (Alexeeva et al., 2017; Brenneis et al., 2017; Alexeeva et al., 2018), длина туловища 2,5–7,5 мм (Турпаева, 2009), в окрестностях ББС — около 3 мм. *N. grossipes* — с лецитотрофным протонимфом и крупными яйцами (около 400 мкм) (Богомоллова, 2007; Brenneis et al., 2017; Alexeeva, Tamberg, 2022) и длиной тела около 6 мм (Турпаева, 2009).

Третий вид *Phoxichilidium femoratum* (RATHKE, 1799) принадлежит к семейству Phoxichilidiidae надсемейства Phoxichilidioidea, то есть, отличается от двух предыдущих по филогенетическому положению. Кроме того, для *P. femoratum* характерна репродуктивная стратегия с миниатюризированным протонимфом и мелкие яйца (около 50 мкм) (Богомоллова, Малахов, 2004; Brenneis et al., 2017). Это самый мелкий из исследованных в работе видов, длина туловища этого вида в окрестностях ББС около 2 мм.

3.2. Сбор и содержание животных

Морских пауков собирали в окрестностях ББС МГУ (Белое море, Кандалакшский залив), в сублиторальной зоне во время отлива или легководолазных погружений. Продолжительность сезона размножения была предварительно определена по результатам наблюдений за несколькими предшествующих лет. Сбор животных и эксперименты проводили на пике сезона размножения, то есть в июне-июле для *Phoxichilidium femoratum* и *Nymphon grossipes* и в середине-конце сентября для *N. brevirostre*. Все перечисленные виды являются обычными или даже массовыми, сбор объектов в ограниченном количестве не может существенно повлиять на состояние популяций. Для работы отбирали только половозрелых самцов и самок. Половозрелость оценивали по наличию кладок у самцов и зрелых ооцитов в бёдрах у самок. Кладки с яйценосных ножек самцов снимали чтобы

определить стадию развития эмбрионов в них и для того, чтобы старые кладки не мешали отслеживать появление новых кладок в экспериментах.

Собранных в природе животных содержали в лаборатории на биостанции. До экспериментов и в промежутках между ними животных помещали в контейнеры объёмом 500 мл (для *N. grossipes* — 4–5 л) с фильтрованной натуральной морской водой и лоскутом фатина в качестве субстрата. Температуру поддерживали в диапазоне 8–12 °С, воду заменяли раз в два-три дня. Самцов и самок содержали отдельно, не более чем 30 особей на контейнер. В качестве корма *P. femoratum* и *N. grossipes* предлагали *Clava multicornis* (FORSSKÅL, 1775) или *Ectopleura larynx* (ELLIS & SOLANDER, 1786), *N. grossipes* и *N. brevirostre* – *Obelia longissima* (PALLAS, 1766), *Laomedea flexuosa* ALDER, 1857 или *Gonothyraea loveni* (ALLMAN, 1859).

3.3. Изучение строения репродуктивной системы и морфологии кладок

Для изучения общей анатомии делали серии полутонких срезов через различные участки туловища и конечностей. Для *Phoxichilidium* выполнили так же серии толстых парафиновых срезов. Так как на примере *Phoxichilidium* толстые срезы по сравнению с полутонкими оказались малоинформативными и проигрывали полутонким по качеству сохранности материала и сложности подготовки препаратов, для остальных видов их не делали. На основе представлений об общей анатомии, полученных с помощью полутонких срезов, выбирали участки для изучения ультраструктуры с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ). Для каждого участка ультратонкие срезы делали на 2–3 разных уровнях. Кроме того, для выявления мускулатуры в стенках гонады и РНК в ооцитах применяли окрашивание флюоресцентными красителями и конфокальную лазерную микроскопию (КЛСМ). Тонкие детали морфологии изучали с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Количество образцов, изученных с помощью каждого метода, приведено в Таблице 2.

Морфологию кладок изучали на световом уровне с помощью стереомикроскопа. Кроме того, выполняли полутонкие и ультратонкие срезы. Полутонкие срезы оказались малоинформативны, так как матрикс кладок не окрашивается красителями.

Живые наблюдения выполняли визуально, при необходимости используя стереомикроскоп, чтобы различить мелкие детали. Для документирования наблюдений была выбрана фотокамера с макрообъективом и вспышкой, так как она представляет собой гибкий инструмент для фото- и видеофиксации наблюдений, позволяя менять угол наблюдений. Кроме того, использование импульсного освещения позволяет держать

Таблица 1. Количество изученного в рамках работы материала. Для каждого метода указано количество отдельных единиц (особей, пар, штук).

Взрослые животные (особи)		<i>P. femoratum</i>		<i>N. brevirostre</i>		<i>N. grossipes</i>	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
	Полутонкие срезы	6	6	4	6	3	8
	ТЭМ	3	5	3	6	3	4
	СЭМ	3	3	3	3	2	2
	КЛСМ	3	3	3	3	3	3
	Морфометрия	15	17	20	23	25	23
Спаривания (пары)	наблюдение	18		5		4	
	съёмка	8		3		3	
Кладки	на самцах	20		53		19	
	отнятые	31		48		22	

фоновое освещение минимальным, не беспокоя животных, и добиваться большой глубины резкости и чёткости изображений.

3.3.1. Подготовка парафиновых срезов

Для подготовки парафиновых срезов *P. femoratum* фиксировали в растворе Буэна при комнатной температуре в течение суток. После фиксации их через серию растворов этанола восходящей концентрации переносили в 70% раствор этанола, в котором отмывали от фиксатора и хранили. Образцы обезвоживали в растворах этанола восходящей концентрации и бутаноле, переводили и заливали в парапласт. Срезы толщиной 4–5 мкм делали с помощью ротационного микротомы Leica, окрашивали гематоксилином Караччи и спирторастворимым эозином и заключали в канадский бальзам. Срезы фотографировали на слайд-сканере Olympus VS120–S6-W.

3.3.2. Полутонкие срезы,

трансмиссионная и сканирующая электронная микроскопия

Для подготовки полутонких срезов, для ТЭМ и СЭМ животных и фрагменты кладок фиксировали 2,5% глутаральдегидом на 0,1М какодилатном буфере, разбавленном фильтрованной морской водой в соотношении 1:1. Перед фиксацией животных расслабляли в смеси морской воды и 7% раствора $MgCl_2$. Затем животных помещали в каплю фиксатора и разрезали на фрагменты размером 1–2 мм. Полученные образцы помещали в свежий раствор фиксатора и фиксировали в течение 12–48 часов при температуре 4°C. После фиксации образцы промывали в том же буфере и дофиксировали 1% раствором тетроксидом осмия, приготовленном на том же буфере, в течение 1 часа при комнатной температуре.

После отмытки от тетроксидосмия материал хранили в 2,5% глутаральдегиде на том же буфере или сразу же заливали в смолу.

Материал для полутонких срезов и ТЭМ обезвоживали, проводя через серию растворов этанола восходящей концентрации и ацетон, и заливали в эпоксидную смолу Epon (Epon Embedding Medium Kit (Fluka)).

Полутонкие срезы толщиной 1 мкм делали стеклянными ножами с помощью микротомов LKBV или Leica UC6 и окрашивали 1% метиленовым синим. Срезы фотографировали на слайд-сканере Olympus VS120-S6-W.

Ультратонкие срезы толщиной 70–80 нм изготавливали с помощью алмазного ножа на ультратоме Leica UC6, монтировали на бленды и контрастировали 4% водным раствором уранилацетата и 1% водным раствором цитрата свинца. Препараты исследовали с помощью трансмиссионных электронных микроскопов JEOL JEM-1011 или JEOL JEM-1400, установленных в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ.

Для СЭМ образцы обезвоживали в растворах этанола восходящей концентрации и ацетоне, высушивали в критической точке и напыляли платиной-палладием. Образцы исследовали с помощью электронных микроскопов Camscan-S2 или JSM-6380LA в Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ.

3.3.3. Флуоресцентное окрашивание, КЛСМ

Животных фиксировали 4% раствором параформальдегида на 0,1М PBS в течение 8–12 часов. Затем образцы отмывали от фиксатора в том же буфере. Отмытых животных препарировали в буфере следующим образом: отделяли ноги примерно посередине коксы 2, туловище и дистальную часть ног вскрывали срезая кутикулу со спинной стороны, чтобы она не препятствовала изучению гонады (извлечь гонаду в туловищной части практически невозможно из-за её малых размеров и высокой прозрачности). У самок извлекали из бедра вителлярии с фрагментами кишки. Для выявления мускулатуры использовали окрашивание фаллоидином Alexa Fluor 647 (0,002 мкг/мл), который специфически связывается с актином. Для окрашивания ДНК и РНК в ооцитах к вителляриям добавляли также йодид пропидия (1 мкг/мл). Для того, чтобы различить очертания органов, а в случае вителляриев, выявить ДНК отдельно от РНК все образцы также окрашивали ДАПИ (10 мкг/мл). Для окрашивания образцы помещали в PBST с 1% Triton X и выбранными красителями. Окрашивание проводили в течение ночи при комнатной температуре, затем образцы отмывали в 0,1М PBS. Туловища заключали в глицерин, так как ткани гонады в этой части практически прозрачные. Чтобы повысить прозрачность ооцитов на поздних стадиях вителлогенеза, вителлярии обезвоживали, проводя через растворы изопропанола

восходящей концентрации и заключали в бензил-бензоат (Murrey's Clear). Полученные образцы исследовали с помощью конфокального микроскопа Nikon A1 на ББС МГУ; для возбуждения флуоресценции DAPI использовали лазер с длиной волны 405 нм, йодида пропидия — 561 нм, и фаллоидина — 647 нм. Образцы сканировали с расстоянием между оптическими срезами в 1 мкм. Максимальные проекции полученных стеков рассчитывали в программе ImageJ 2.17.0.

3.4. Изучение размерного полового диморфизма

Для изучения полового диморфизма животных обездвигивали в смеси морской воды и 7% раствора $MgCl_2$ в соотношении 1:1.

P. femoratum затем расправляли в капле этой же смеси и закрепляли на дне чашки Петри, прижимая покровным стеклом на высоких пластилиновых ножках. Подготовленных таким образом животных фотографировали с брюшной стороны с помощью моторизованного стереомикроскопа Leica M165C с цифровой камерой Leica DFC420).

N. brevirostre и *N. grossipes* снимали в небольших чашках той же смесью хлорида магния с морской водой. Делали фотографии с вентральной стороны, спереди, сзади, справа и слева, так как расправить особи этих видов в одной плоскости, не травмируя животное, не представляется возможным. *Nymphon* снимали на камеру Nikon D3300 с объективом Nikkor Micro 60 мм и вспышкой Nikon SB700, установленной на штатив, подкладывая под чашку с животным миллиметровую бумагу.

После фотографирования животных промывали чистой морской водой в течение получаса для восстановления подвижности, возвращали в контейнеры для длительного содержания и использовали в дальнейших экспериментах (не ранее, чем через сутки после съёмки). Подобные манипуляции, по нашим предыдущим наблюдениям, не отражаются на состоянии и поведении животных.

На полученных фотографиях в программе Photoshop CS6 измеряли длину и ширину туловища, коксы 2, бедра и голени 1, для *Nymphon* дополнительно измеряли длину 4-го и 5-го и 6-го сегментов яйценосных ножек. Коксы 2 были выбраны для измерения как сегменты, несущие гонопоры, бедра — так как у самок именно там располагается основная масса созревающих ооцитов, голени 1 — как сегмент, не содержащий органов репродуктивной системы ни у самцов, ни у самок. Яйценосные ножки *Nymphon* визуально отличаются по длине и пропорциям у самцов и самок; 4-й и 5-й сегменты были выбраны для измерения, так как именно на них располагаются кладки у самцов, а 6-й — для сравнения, как сегмент, не задействованный в вынашивании кладок и расположенный так, что его удобно измерять на фотографиях (его не загораживают другие части животного, для измерений не нужны

дополнительные фото в новых проекциях). Длину туловища измеряли от основания хобота до заднего края четвёртого туловищного сегмента без учёта туловищных отростков, ширину туловища с учётом туловищных отростков — между краями туловищных отростков второго туловищного сегмента; ширину сегментов ног — в самом широком месте, длину — от сустава до сустава. После выполнения измерений, когда выяснилось, что ширина туловища с учётом туловищных отростков различается у самцов и самок, дополнительно измерили ширину туловища по задней границе цефалосомы, чтобы выяснить различается ли измеренная общая ширина туловища за счёт диаметра самой туловищной части или за счёт длины латеральных отростков. В случае *Nymphon* длину и ширину тела измеряли на фотографиях вентральной стороны, сегменты ходильных ног — на фотографиях спереди и сзади, сегменты яйценосных ножек — на фотографиях сбоку (в этих проекциях соответствующие сегменты ориентированы в плоскости, параллельной матрице фотоаппарата). Все измеренные морфометрические параметры отражены на рис. 7. Чтобы оценить пропорции туловища и ног у особей обоих полов, для туловища и измеренных сегментов ходильных ног рассчитывали отношение ширины к длине.

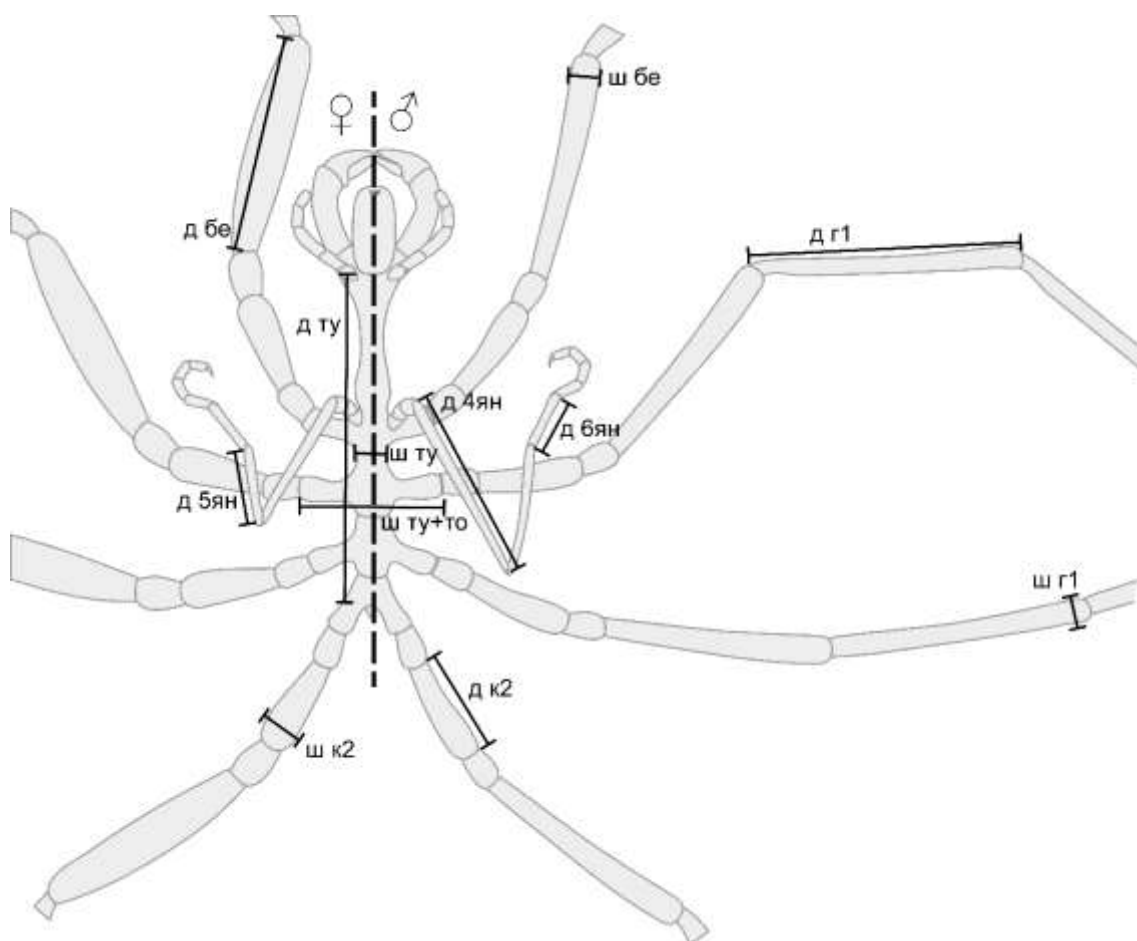


Рис. 7. Промеры для оценки полового диморфизма. Схема, вид с вентральной стороны. Сокращения: бе — бедро; г1 — голень 1; д — длина; к2 — кокса 2; то — туловищные отростки; ту — туловище; ш — ширина; 4-бян — 4-6 сегменты яйценосных ножек, соответственно. Яйценосные ножки *P. femoratum* не измеряли, так как у самок этого вида они отсутствуют.

Для полученных измерений проверили нормальность распределения с помощью теста Шапиро-Уилка. Абсолютные значения измеренных параметров и пропорции сегментов ног проанализировали методом главных компонент. Ширина туловища без учёта туловищных отростков не была включена в анализ промеров методом главных компонент. Чтобы иметь возможность сравнивать результаты анализа с помощью метода главных компонент для *Nymphon* и *Phoxichilidium*, для *Nymphon* проводили дополнительный анализ, исключая промеры яйценосных ножек (так как для *Phoxichilidium* их не делали ввиду отсутствия данных конечностей у самок). Абсолютные значения каждого параметра и соотношения ширины и длины сегментов сравнили между полами с помощью теста Стьюдента ($p=0,05$). Для расчётов использовали MS Excel. Статистический анализ был выполнен в программе Past4.03. Размеры выборок для каждого вида приведены в Таблице 2.

3.5. Изучение репродуктивного поведения

3.5.1. Наблюдение спариваний, сбор свежеотложенных яиц

Для изучения процесса спаривания и сбора свежеотложенных яиц случайным образом формировали группы по две–три особи каждого пола. Каждую такую группу помещали в отдельный контейнер объёмом 200 мл (для *N. grossipes* — 1 л) с фильтрованной морской водой и лоскутом фатина в качестве субстрата. Контейнеры держали на рабочем столе и охлаждали на льду, поддерживая температуру 8–12°C. Примерно раз в 3–5 минут в контейнеры заглядывали и отмечали направление и характер движения индивидуальных особей чтобы понять есть ли какие-то постоянные поведенческие паттерны при формировании пар или наличие сформированных пар (самцов и самок в амplexусе). При подозрении, что особи противоположных полов интересуются друг другом или при обнаружении пары в амplexусе (особенно, при подозрении, что на данный момент происходит откладка яиц) проводили непрерывное наблюдение пары в течение нескольких минут или более (в зависимости от того, подтвердились ли подозрения относительно стадий процесса и отмечались ли изменения в поведении во время наблюдения). За сформированными парами наблюдали с помощью стереомикроскопа при минимальном достаточном освещении. Чтобы избежать резких изменений интенсивности освещения, контейнеры заслоняли от прямого света, но поддерживали уровень освещения достаточным для наблюдений. Воду во время таких наблюдений не заменяли, а перемещения контейнеров сводили к минимуму, чтобы не тревожить животных.

Одновременно проводились наблюдения за 3–4 экспериментальными группами. Наблюдение продолжали, пока все образовавшиеся пары не завершали спаривания. Если пары не завершали спаривание в течение 8–12 часов, контейнеры с этими группами животных переносили в холодильник с температурой 8–12°C и проверяли 3–6 раз в день, чтобы отметить формирование кладки либо расставание пары. По завершении наблюдений тех особей, которые сформировали кладки, отсаживали в отдельные контейнеры и не использовали в последующих наблюдениях. Животных, не формировавших кладки, возвращали обратно в исходные контейнеры, они могли быть снова отобраны в следующие экспериментальные группы.

Чтобы изучить несформированные кладки на предмет наличия сперматозоидов и подготовить их для изучения морфологии матрикса, во время откладки (в случайные моменты) массу яиц забирали у пары животных с помощью пластиковой пипетки. Живые фрагменты кладок изучали на предмет наличия сперматозоидов и каких-либо субстанций, склеивающих отдельные яйца, с помощью микроскопа Leica DM2500, оснащенного цифровой камерой Leica DFC420C. Дополнительно фрагменты несформированных кладок фиксировали для исследования структуры матрикса методом ТЭМ (см. раздел 3.3.2 Полутонкие срезы, ТЭМ и СЭМ), фрагменты тех же кладок оставляли для дальнейших наблюдений, чтобы установить, будут ли яйца развиваться (см. раздел 3.6 Наблюдение за развитием кладок по завершении спаривания).

Количество пар, спаривание которых удалось изучить, и кладок, использованных для наблюдений развития, отражено в Таблице 2.

3.5.2. Фото- и видеорегистрация поведения

Для фото- и видеосъёмки использовали небольшой (около 1 л) стеклянный аквариум, наполненный натуральной морской водой. Аквариум охлаждали на льду, поддерживая температуру воды 10–12°C. В аквариуме ссаживали двух самцов и двух самок, чтобы обеспечить возможность выбора партнёра и повысить вероятность спаривания, но не загромождать контейнер. Фотографии и видеозаписи были сделаны с помощью камеры Nikon D3300 с объективом Nikkor Micro 60 мм и вспышкой Nikon SB700, установленной на штатив.

3.5.3. Изучение функций бедренных желёз самцов

Данный эксперимент удалось провести только для *Phoxichilidium femoratum*.

На данный момент является общепринятой гипотеза о том, что бедренные железы самцов (см. раздел 2.3.4 Репродуктивное поведение) выделяют цемент для склеивания яиц

в кладку. Для проверки этой гипотезы мы попытались заблокировать отверстия бедренных желёз и, таким образом, нарушить их функцию. Для этого ходильную ногу самца с помощью пинцета приподнимали над водой (остальные части животного оставались в воде), фильтровальной бумагой осушали поверхность кутикулы и зубочисткой наносили цианакрилатный клей для кораллов Guo Elephant Super Glue (безопасный для морских животных клей для морской аквариумистики, полимеризующийся в воде и не требующий высушивания на воздухе). Затем ногу возвращали в воду и отпускали и проводили те же манипуляции с другой ногой. Таким образом обрабатывали все ходильные ноги, обработка одной ноги проводилась как можно быстрее и занимала всего несколько секунд, чтобы минимизировать возможное влияние на состояние животного.

Было сформировано три экспериментальных группы. В первой клей наносили на дорсальную сторону бедра всех ходильных ног самцов, так чтобы закрыть отверстия бедренных желёз. Во второй (контрольной) клей наносили на латеральную поверхность бедра всех ходильных ног самцов, оставляя отверстия желёз открытыми, чтобы оценить возможное воздействие наличия клея на кутикуле животных на их репродуктивное поведение. Третья группа была оставлена без обработки. Все три группы содержали в стандартных условиях (см. раздел 3.2 Сбор и содержание животных) и наблюдали в течение трёх недель, дважды в день, проверяя образование пар или наличие новых кладок.

3.5.4. Оценка частоты спариваний и возможности повторных спариваний

Данный эксперимент удалось провести только для *Phoxichilidium femoratum*.

Чтобы оценить частоту спариваний и возможность повторных спариваний для самцов и самок, сформировали группы из одного самца/самки и четырёх особей противоположного пола, для каждого пола по 7 групп. Для этого эксперимента использовали животных сразу после сбора в природе, которые не участвовали в других экспериментах. Сформированные группы держали в контейнерах объёмом 50 мл в стандартных условиях (см. раздел 3.2 Сбор и содержание животных). Наблюдения проводили в течение трёх недель, дважды в день проверяя образование пар или наличие новых кладок.

3.6. Наблюдение за развитием кладок по завершении спаривания

Часть кладок отбирали у пар ещё до завершения их формирования (см. раздел 3.5.1. Наблюдение спариваний, сбор свежееотложенных яиц), ещё некоторое количество кладок снимали с яйценосных ножек самцов сразу после расставания пары или спустя сутки после спаривания. Часть забранных кладок фиксировали для изучения матрикса методом ТЭМ

(см. раздел 3.3.2 Полутонкие срезы, ТЭМ и СЭМ). Оставшиеся кладки содержали в стеклянных чашках объёмом 30 мл, по две-четыре кладки в чашке, рассортированными по датам откладки и сбора. Расстояние между кладками в чашке контролировали, не позволяя кладкам соприкасаться. Чашки заполняли фильтрованной морской водой и держали при температуре 8–12°C.

Кладки ежедневно проверяли на предмет обрастания грибами и бактериями. Рост микроорганизмов отмечали с помощью стереомикроскопа. Для *Phoxichilidium femoratum*, кроме того, из каждой кладки отделяли фрагмент, включающий 10–15 яиц, и исследовали с помощью микроскопа. При этом отмечали появление мицелия в матриксе кладки, аморфных микробных агрегатов, стадию эмбрионального развития и наличие и количество мёртвых (деградировавших, мацерированных или заселённых микроорганизмами) яиц. Для *Nymphon* стадию эмбрионального развития отмечали с помощью стереомикроскопа. Воду заменяли после каждой проверки. Наблюдения продолжались до тех пор, пока не вылуплялись личинки или пока в образцах не оставалось живых эмбрионов.

Чтобы сравнить сроки развития и темпы зарастания микроорганизмами кладок, отнятых у самцов, с интактными кладками, часть кладок оставили на яйценосных ножках самцов. Самцов с кладками сортировали по дате формирования кладок и содержали по 2–4 самца в контейнерах объёмом 50 мл (для *Nymphon grossipes* контейнеры брали по 100 мл). Остальные условия поддерживали такими же, как и для остальных взрослых особей (см. раздел 3.2 Сбор и содержание животных). Чтобы проверить, влияют ли сроки изъятия кладки у самца на жизнеспособность эмбрионов, у интактных самцов было отобрано несколько кладок через 5–10 дней после откладки.

3.7. Подготовка и обработка изображений

Микрофотографии, фотографии самцов с кладками и кладок редактировали для настройки оптимальных общих яркости и контраста в Adobe Photoshop CS6. Для фотографий спариваний, полученных в формате NEF, те же параметры редактировали единообразно для каждой серии изображений с помощью программы CaptureOne Pro 16.6.4 и конвертировали обработанные изображения в формат TIFF. Схематические рисунки были подготовлены в Adobe Illustrator CC 2017. Результаты статистического анализа визуализировали с помощью Past4.03, а затем отредактировали цвета, форму значков и шрифты шкал для лучшего визуального восприятия в Adobe Illustrator CC 2017.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

Описание полученных результатов дано по структурам и элементам поведения. Если не указано иное, в разделах дано описание структур и закономерностей, общих для всех изученных видов, а при необходимости внутри каждого раздела даны снабжённые подзаголовком комментарии об особенностях, характерных для отдельных изученных видов. При описании результатов для *Nymphon brevirostre* и *Nymphon grossipes* одиноковые для двух этих видов наблюдения описаны с упоминанием только названия рода, без видовых эпитетов. Особенности, различающиеся у двух изученных вида *Nymphon*, описаны с упоминанием видовых эпитетов.

4.1. Общая анатомия

Общая анатомия гонад у всех изученных нами видов одинакова. Гонады состоят из туловищной части и педальных отростков (Рис. 8А, Б). Туловищная часть U-образная, две продольные ветви простираются от оснований передних ходильных ног до переднего края четвёртого сегмента туловища, где соединены поперечной перемычкой. Педальные отростки яичника у самок всех изученных видов доходят до конца бедренных члеников всех пар ходильных ног, в дистальной части педальных отростков (дистальнее середины кокс 2) сквозь вентральную стенку яичника в полость тела выпячиваются вителлогенные ооциты (Рис. 8А, Е) (см. раздел 4.4.2 Вителлогенез). В дистальной части вторых кокс от яичников отходят короткие яйцеводы. Яйцевод идёт перпендикулярно педальному отростку яичника в латеральном направлении, огибает соматические мышечные пучки и открывается вентральным гонопором (Рис. 8Д). Женские гонопоры расположены на всех ходильных ногах (Рис. 8А) (Petrova, Bogomolova, 2024a; Petrova, Bogomolova, 2024b). У самцов педальные отростки доходят до вторых кокс всех ходильных ног. В 1-й паре ходильных ног у *Phoxichilidium* и 1-й и 2-й парах ног у обоих видов *Nymphon* педальные дивертикулы семенника оканчиваются слепо (Рис. 8Б). Во 2–4-й парах ног у *Phoxichilidium* и 3–4-й парах ног у *Nymphon* педальные отростки семенника переходят в семяпроводы, оканчивающиеся гонопорами на вентральной стороне в дистальной части вторых кокс (Рис. 8Б, Ж).

Полость тела представляет собой гемоцель и разделена горизонтальной септой на два синуса — дорсальный и вентральный (Рис. 8В). Дорсальный синус окружает сердце, а вентральный синус содержит среднюю кишку и вентральную нервную цепочку (Рис. 8В). Средняя кишка окружена обкладкой, состоящей из мышечных волокон, встроенных в ВКМ (Рис. 8В) (Petrova, Bogomolova, 2024a; Petrova, Bogomolova, 2024b).

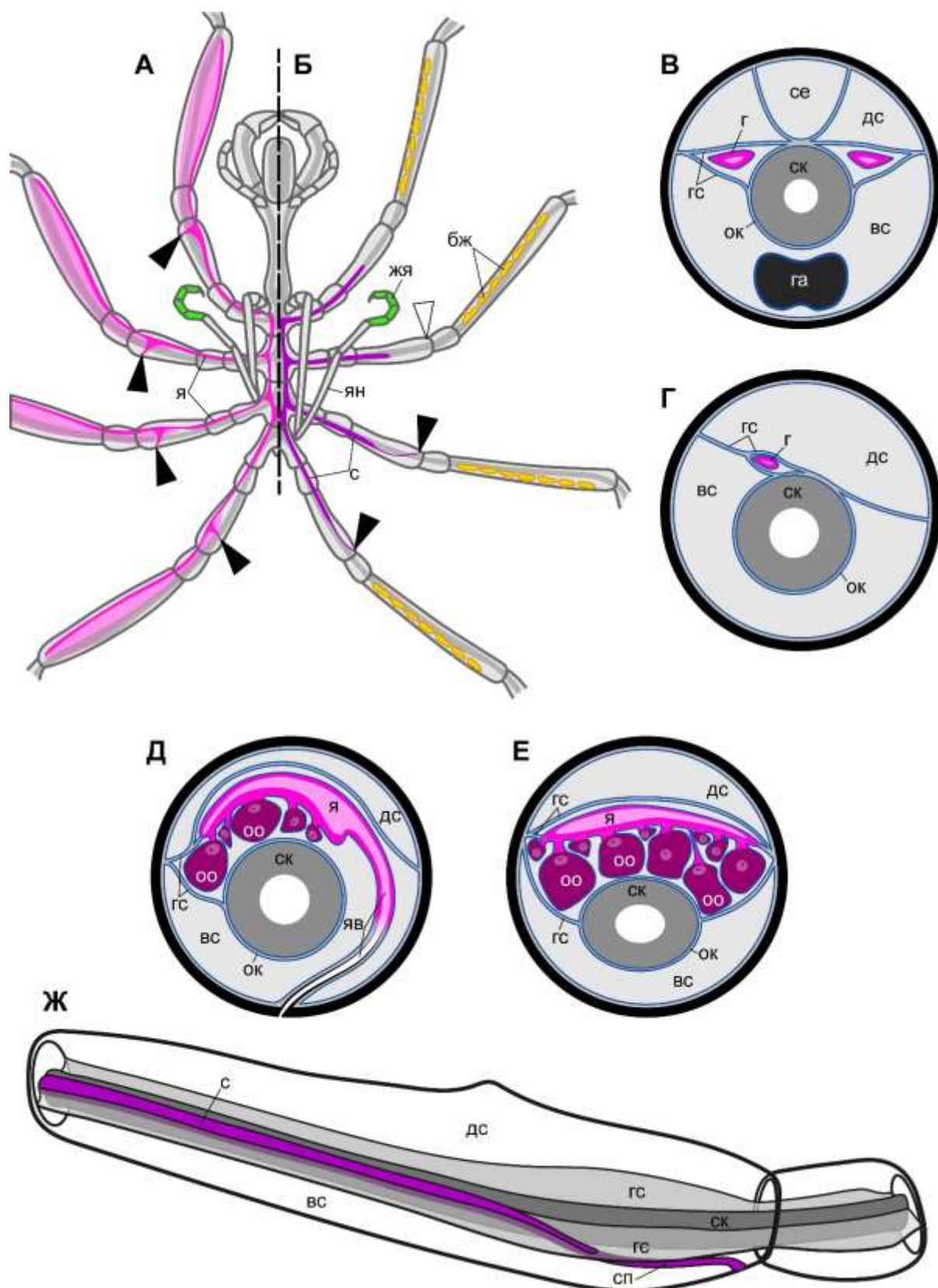


Рис. 8. Общая организация половой системы морских пауков. Схемы. А — половая система самки, вид с вентральной стороны; Б — половая система самца, вид с вентральной стороны; В — поперечный срез через туловищный сегмент; Г — поперечный срез в проксимальной части коксы 2; Д — поперечный срез через коксу 2 самки на уровне гонопора; Е — поперечный срез через бедро самки; Ж — схема соха 2 ноги самца, несущей гонопор. Сокращения: бж — бедренные железы; вc — вентральный синус гемоцеля; г — гонада; га — ганглий; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; жя — железы яйценосных ножек; ок — обкладка средней кишки; оо — вителогенные ооциты; с — семенник; се — сердце; ск — средняя кишка; сп — семяпровод; я — яичник; яв — яйцевод; ян — яйценосная ножка. Наконечники отмечают положение гонопоров, незакрашенный наконечник отмечает мужской гонопор на второй паре ходильных ног, присутствующий только у *P. femoratum*. Тёмно-синим контуром обозначен внеклеточный матрикс. У самок *P. femoratum* отсутствуют яйценосные ножки.

В туловище и проксимальных частях ног (примерно до середины кокс 2) горизонтальная септа вблизи кишки расщепляется на два листка: дорсальный и вентральный. Дорсальный листок проходит над кишкой или сливается с дорсальной частью обкладки средней кишки (Рис. 8В, Г). Вентральный листок сливается с обкладкой средней кишки латерально (Рис. 8В, Г). Гонады у особей обоих полов находятся между двумя листками горизонтальной септы, дорсолатерально по отношению к средней кишке. Между медиальной стенкой яичника и средней кишкой образуется синус, дорально и вентрально ограниченный листками горизонтальной септы (Рис. 8В, Г) (Petrova, Bogomolova, 2024a; Petrova, Bogomolova, 2024b).

В проксимальной части кокс 2, коксе 3 и бедре у самок септа практически полностью расщеплена на вентральный и дорсальный листки. Дорсальный листок не соприкасается с кишкой, а вентральный листок представлен только в латеральных частях ноги, а медиально сливается с обкладкой средней кишки (Рис. 8Д, Е). Гонада в этой части ног лежит дорсально по отношению к кишке и прижата к дорсальному листку горизонтальной септы. С вентральной стороны от гонады находится обширный синус, ограниченный средней кишкой и горизонтальной септой (Рис. 8Е). В этот синус выпячиваются вителлогенные ооциты (см. раздел 4.4.2 Вителлогенез) (Petrova, Bogomolova, 2024a; Petrova, Bogomolova, 2024b).

У всех изученных видов выявлен половой диморфизм в организации железистого аппарата. Только у самцов обнаружены бедренные железы (Рис. 8Б). Только у самок — железы гонопора. Кроме того, у *Phoxichilidium* железы яйценосных ножек есть только у самцов, так как у самок отсутствуют яйценосные ножки (Petrova, Bogomolova, 2024a; Petrova, Bogomolova, 2024b). У *Nymphon* и яйценосные ножки, и расположенные на них железы имеются у особей обоих полов (Рис. 8А, Б).

4.2. Гистологическое и ультраструктурное строение яичника

У всех изученных видов строение стенки яичника явственно различается в двух зонах: 1) в туловищной части и проксимальной части педальных отростков (до середины вторых кокс); 2) в дистальной части педальных отростков (с середины вторых кокс и до конца) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

4.2.1. Туловищная часть и проксимальная часть педальных отростков

***Phoxichilidium* (Рис. 9, 10)**

Яичник отделён от дорсального и вентрального листков горизонтальной септы щелевидным просветом, который образуется между ВКМ стенки яичника и ВКМ

горизонтальной септы. Просвет очень узкий, метами не выражен, так как оба слоя ВКМ соприкасаются или сливаются. Только в туловищной части со стороны кишки образуется объёмный синус, но стенка гонады дополнительно подостлана складкой септы (Рис. 9А). В остальных местах синус гемоцеля между септой и гонадой представляет собой очень узкую щель (Рис. 9), местами ВКМ яичника и септы соприкасаются и даже сливаются (Рис. 9Г–Е) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Полость яичника в туловищной части и в проксимальной части туловищных отростков плотно заполнена половыми клетками (Рис. 9А) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Яичник образован двумя типами клеток: соматическими и половыми (последние будут описаны далее, в разделе 4.4.1 Ранние стадии оогенеза). Соматические клетки неправильной формы, образуют многочисленные выросты, окружающие группы половых клеток и соединённые клеточными контактами (Рис. 10А, В). Ядра соматических клеток слегка удлинённые, примерно $1,5 \times 2$ – $2,5$ мкм, с ядрышком диаметром около $0,5$ мкм и гранулами гетерохроматина по периферии (Рис. 10А, Б). Некоторые соматические клетки соприкасаются с ВКМ только тонким выростом (Рис. 10Б). Для части соматических клеток контакт с ВКМ проследить не удаётся (Рис. 10А). Цитоплазма соматических клеток прозрачная, с многочисленными мелкими везикулами и митохондриями, многочисленными микротрубочками; иногда встречаются электронно-плотные капли диаметром около 1 мкм (Рис. 10) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Мышечные клетки не были обнаружены ни в стенке яичника, ни в горизонтальной септе, обрамляющей стенку яичника (Petrova, Bogomolova, 2024a).

***Nymphon* (Рис. 11–14)**

Яичник в туловищной части в проксимальной части педальных отростков отделён от горизонтальной септы обширным синусом (Рис. 11А, Б; 12А, Б). Только со спинной стороны от гонады этот синус может сужаться до небольшой щели (Рис. 11А; 12А, В). Несмотря на то, что абсолютный размер яичника на срезе в туловищной части у *N. brevirostre* и *N. grossipes* практически одинаковый, около 50×30 мкм (Рис. 11А; 12А), размер гемоцельного синуса, окружающего гонаду, у *N. grossipes* этот синус значительно обширнее, чем у *N. brevirostre* (Рис. 11А; 12А).

Каждая ветвь U-образной туловищной части подвешена к дорсальному листку горизонтальной септы за медиальный и латеральный углы. В некоторых местах подвеска образована мышечными клетками (Рис. 11Г; 12Г), в других состоит только из двойной пластинки ВКМ, являющейся продолжением ВКМ септы и ВКМ стенки яичника (Рис. 11В; 12Д). Таким образом, ВКМ септы и ВКМ стенки яичника переходят один в другой.

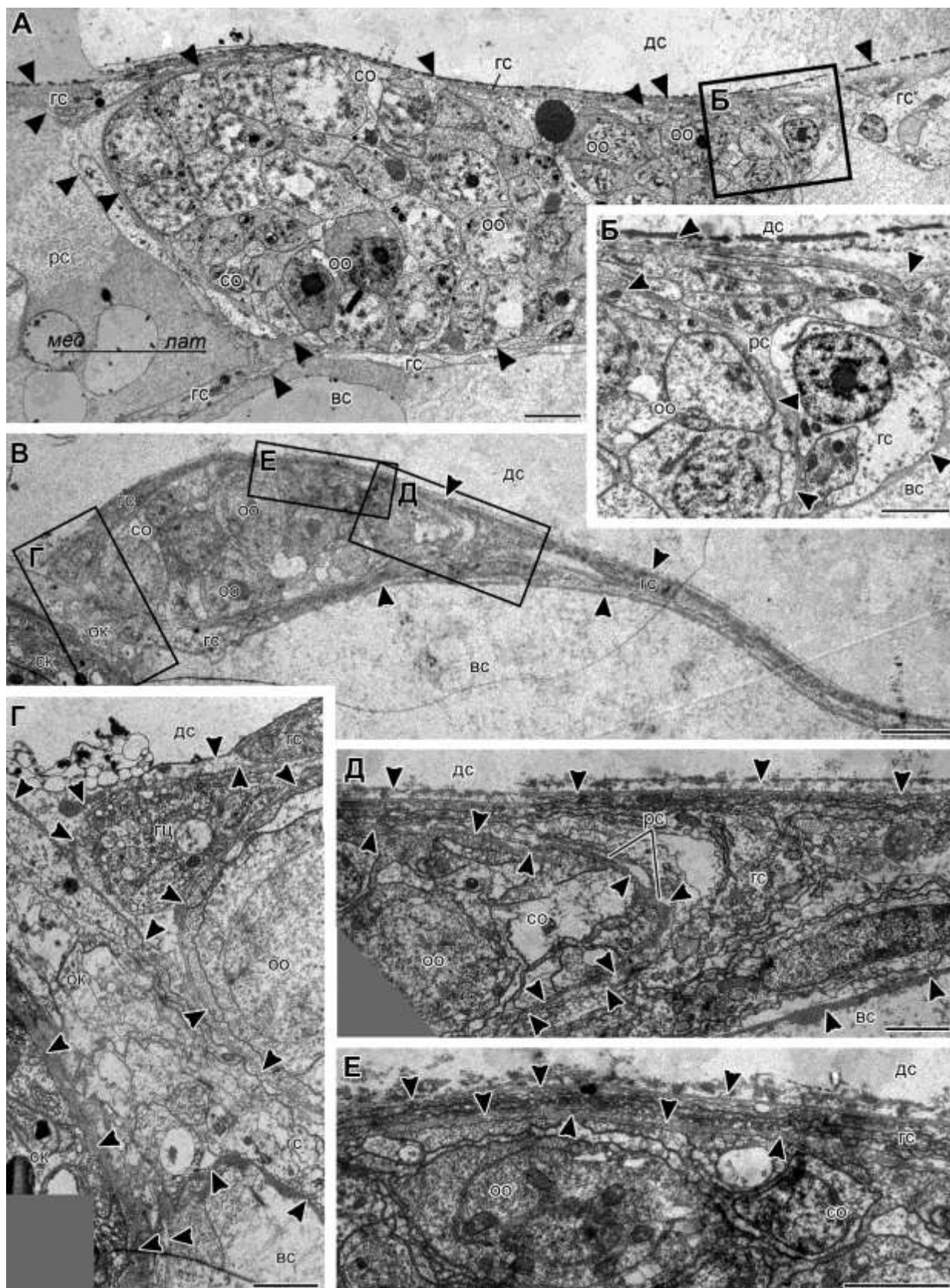


Рис. 9. Взаимное расположение яичника и горизонтальной септы у *P. femoratum*. Туловищная часть и проксимальная часть педальных отростков гонады. ТЭМ. Поперечные срезы. А — срез через яичник в туловищной части; Б — увеличенный фрагмент А: септа и стенка яичника в туловищной части; В — срез через гонаду в проксимальной части соха 2; Г — увеличенный фрагмент В: переход септы в обкладку средней кишки; Д — увеличенный фрагмент В: место разделения листков септы; Е — увеличенный фрагмент В: дорсальная стенка яичника. Сокращения: вс — вентральный синус гемоцеля; гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; дс — дорсальный синус гемоцеля; лат — латеральное направление; мед — медиальное направление; ок — обкладка средней кишки; оо — половые клетки; рс — репродуктивный синус гемоцеля; со — соматические клетки стенки яичника. Наконечники указывают на внеклеточный матрикс. Масштабные отрезки: А, В — 5 мкм; Б, Г–Е — 2 мкм.

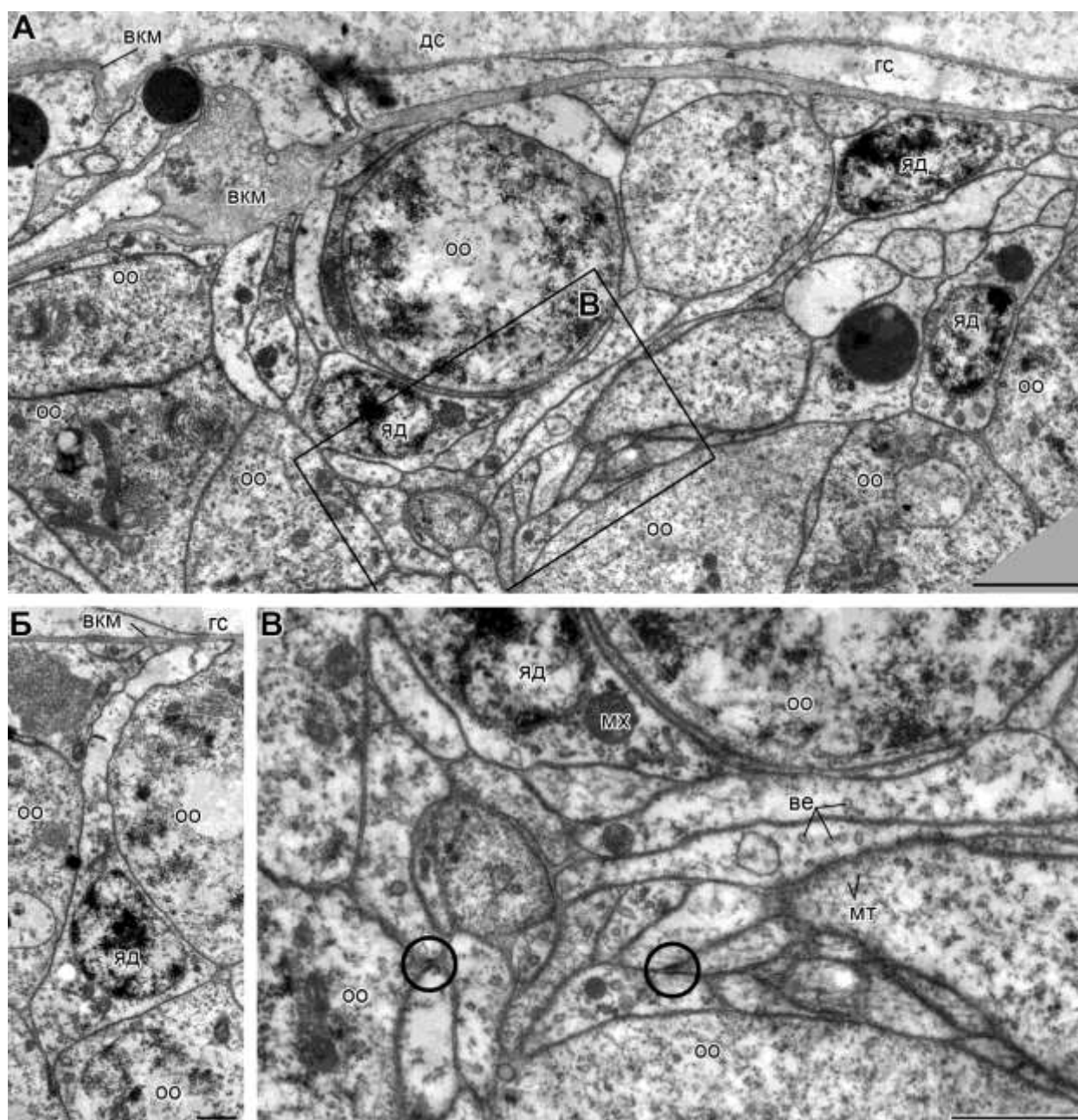


Рис. 10. Ультраструктура стенки яичника *P. femoratum* в туловищной части и в проксимальной части педальных отростков. ТЭМ. Поперечные срезы. А, Б — фрагменты стенки яичника; В — увеличенный фрагмент отростков соматических клеток, кружочками обведены клеточные контакты. Сокращения: ве — везикулы; вкм — внеклеточный матрикс; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; мт — микротрубочки; мх — митохондрии; оо — половые клетки; яд — ядро. Масштабные отрезки: А, Б — 1 мкм; В — 0,5 мкм.

Полость яичника в туловищной части плотно заполнена половыми клетками (Рис. 11А; 12А). В проксимальной части педальных отростков полость либо плотно заполнена половыми клетками (Рис. 12Б), либо незаметна, если половых клеток на срезе нет (Рис. 11Б).

Клетки эпителия собственно стенки яичника немногочисленны, образуют много отростков, охватывающих половые клетки (Рис. 13А; 14А). Ядра неправильной вытянутой формы примерно $1,5 \times 4$ мкм с гранулами гетерохроматина по периферии (Рис. 13А; 14А). Цитоплазма электронно-светлая, с отдельными митохондриями, небольшим количеством микротрубочек и везикул шЭПР (Рис. 13А–В; 14). В базальной части эпителия,

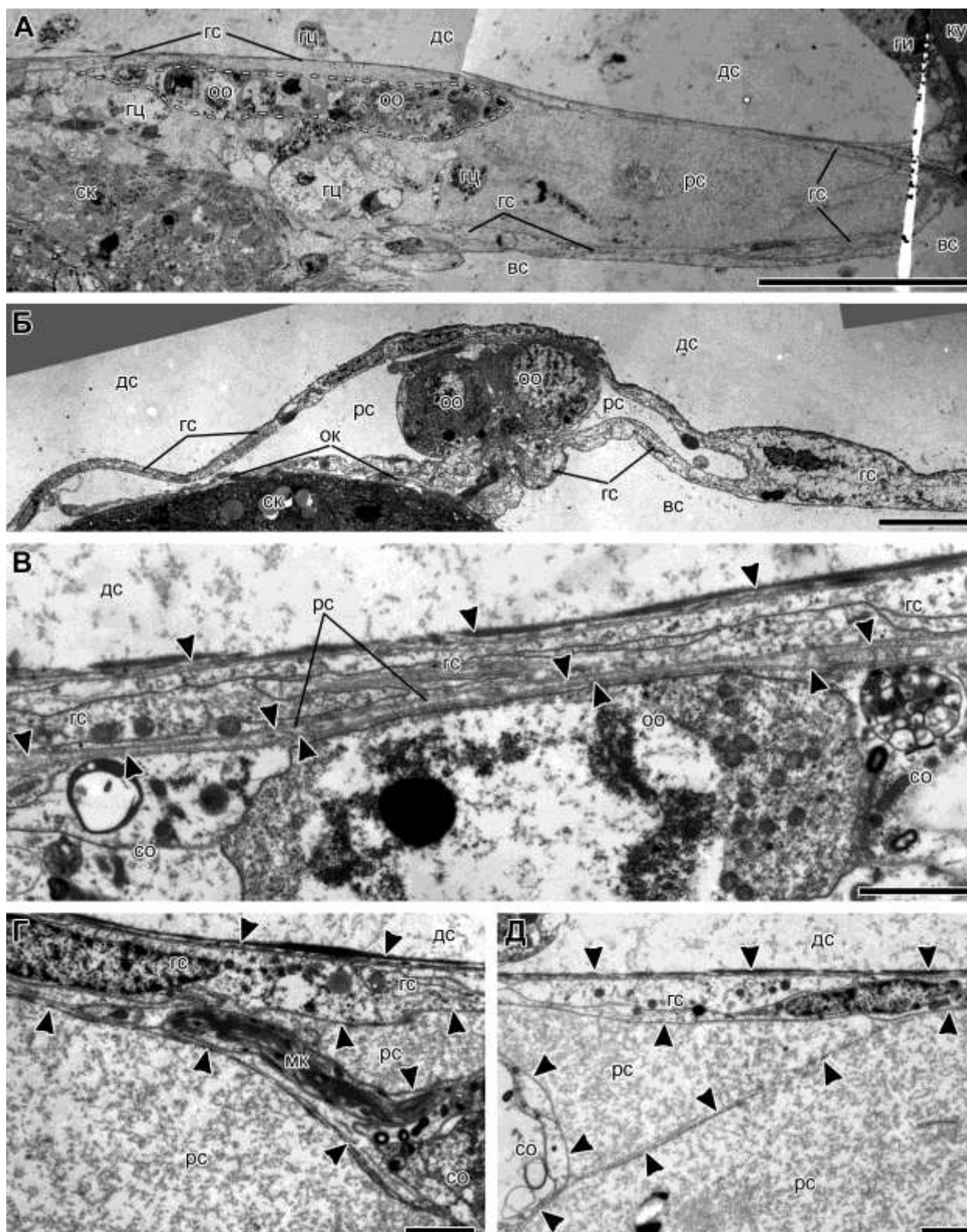


Рис. 12. Взаимное расположение яичника и горизонтальной септы у *N. grossipes*. Туловищная часть и проксимальная часть педальных отростков гонады. ТЭМ. А — поперечный срез через ветвь яичника в туловищной части; Б — поперечный срез через яичник в проксимальной части коксы 2; В — место соприкосновения дорсальной стенки яичника и горизонтальной септы; Г, Д — увеличенные фрагменты на местах соединения септы и гонады в туловищной части. Сокращения: вс — вентральный синус гемоцеля; ги — гиподерма; гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; дс — дорсальный синус гемоцеля; ку — кутикула; ск — средняя кишка; ок — обкладка средней кишки; оо — половые клетки; рс — репродуктивный синус гемоцеля; со — соматические клетки стенки яичника. Наконечники указывают на внеклеточный матрикс. Пунктирная линия отмечает границу яичника. Масштабные отрезки: А — 50 мкм; Б — 10 мкм; В–Д — 2 мкм.

непосредственно под ВКМ, встречаются мышечные клетки (Рис. 13В; 14В), как продольные, так и поперечные, которые образуют нерегулярную сеть, окружающую яичник (Рис. 13Г).

4.2.2. Дистальная часть педальных отростков

Phoxichilidium (Рис. 15, 16)

Дорсальная стенка яичника не отделена от дорсального листка горизонтальной септы ВКМ и является её непрерывным продолжением (Рис. 15Г, Е). С вентральной

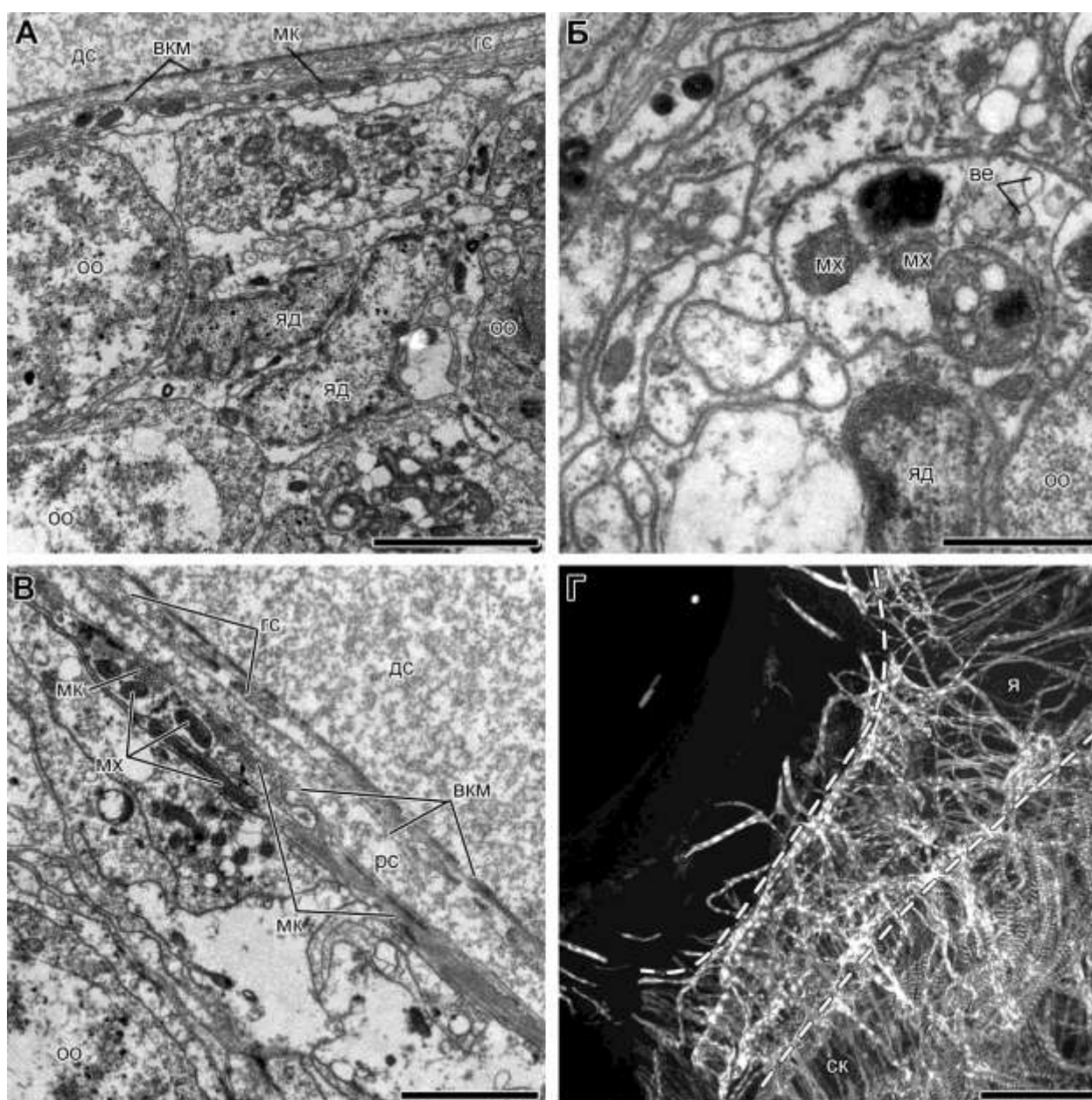


Рис. 13. Ультраструктура стенки яичника *N. brevirostre* в туловищной части и в проксимальной части педальных отростков. А–В — ТЭМ, поперечные срезы; Г — КЛСМ. А — фрагмент стенки яичника; Б — цитоплазма соматических клеток; В — мышечные клетки в стенке яичника; Г — участок яичника, окрашенный фаллоидином. Сокращения: ве — везикулы; вкм — внеклеточный матрикс; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; мк — мышечная клетка; мх — митохондрии; оо — половые клетки; рс — репродуктивный синус гемоцеля; я — яичник; яд — ядро. Масштабные отрезки: А — 5 мкм; Б — 1 мкм; В — 2 мкм; Г — 50 мкм.

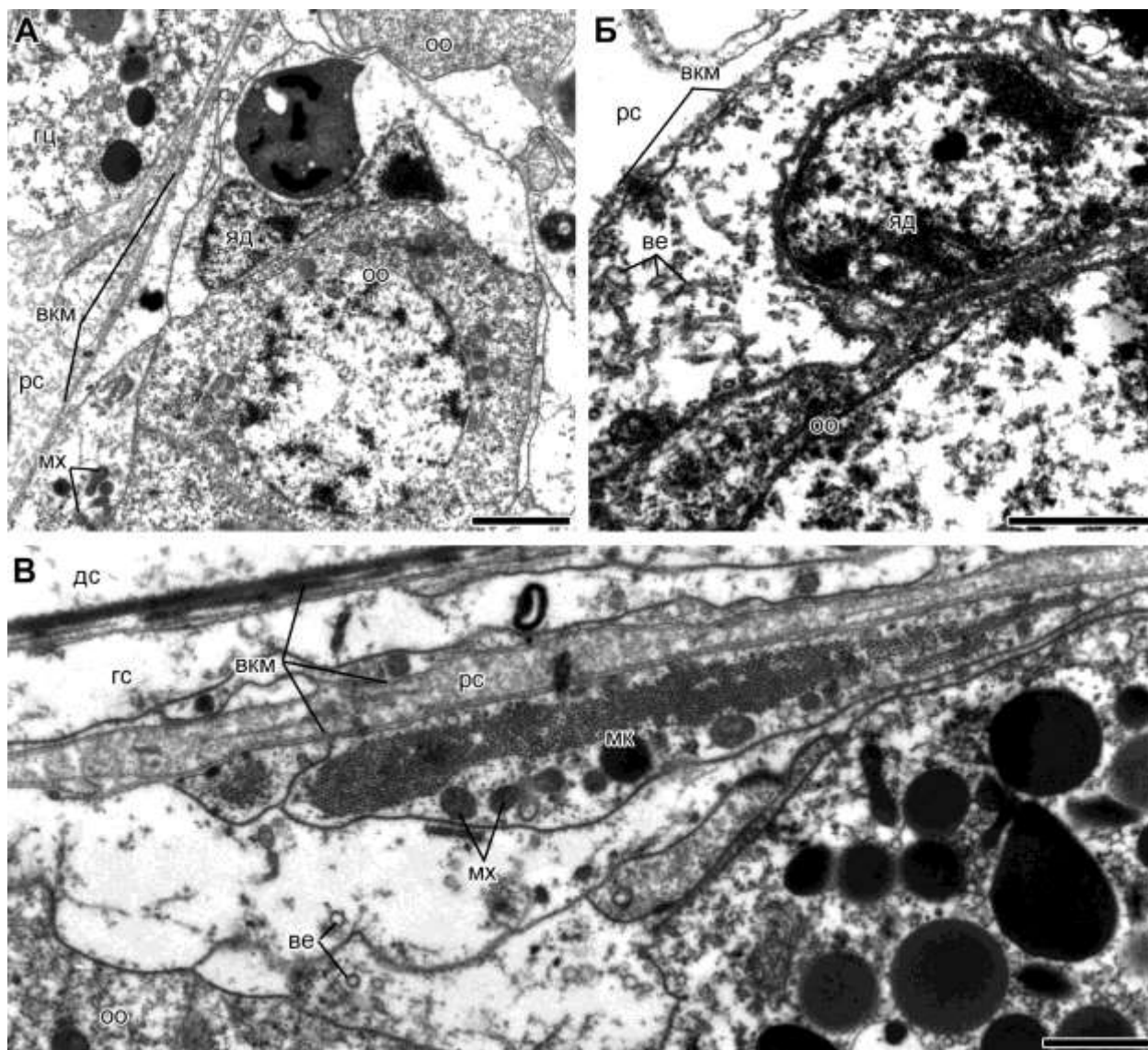


Рис. 14. Ультраструктура стенки яичника *N. grossipes* в туловищной части и в проксимальной части педальных отростков. ТЭМ. Поперечные срезы **А** — фрагмент стенки яичника; **Б** — цитоплазма соматической клетки; **В** — мышечная клетка в стенке яичника; Сокращения: ве — везикулы; вкм — внеклеточный матрикс; ге — гемоцелльный синус, окружающий гонаду; гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; дс — дорсальный синус гемоцеля; мк — мышечная клетка; мх — митохондрии; оо — половые клетки; рс — репродуктивный синус гемоцеля; яд — ядро. Масштабные отрезки: **А** — 5 мкм; **Б, В** — 1 мкм.

стороны стенка яичника подостлана собственным ВКМ (Рис. 15Г, Е) У половозрелых самок сквозь её в гемоцель выпячиваются вителлогенные ооциты (Рис. 15А–В). Вентральный листок горизонтальной септы перфорированный, содержит множество поперечных мышечных волокон (Рис. 15Д) и сливается с обкладкой средней кишки (Рис. 15Б) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Полость яичника у молодых неполовозрелых самок представляет собой узкое прерывистое пространство (Рис. 15Г). У половозрелых самок полость яичника в дистальной части педальных отростков неразличима (Рис. 15Б, Е; 16А). Яйцеклетки овулируют в полость яичника только во время спаривания (Рис. 15В). У самок, зафиксированных до начала спаривания, зрелые яйцеклетки в полости яичника не были обнаружены (Рис. 15А, Б) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

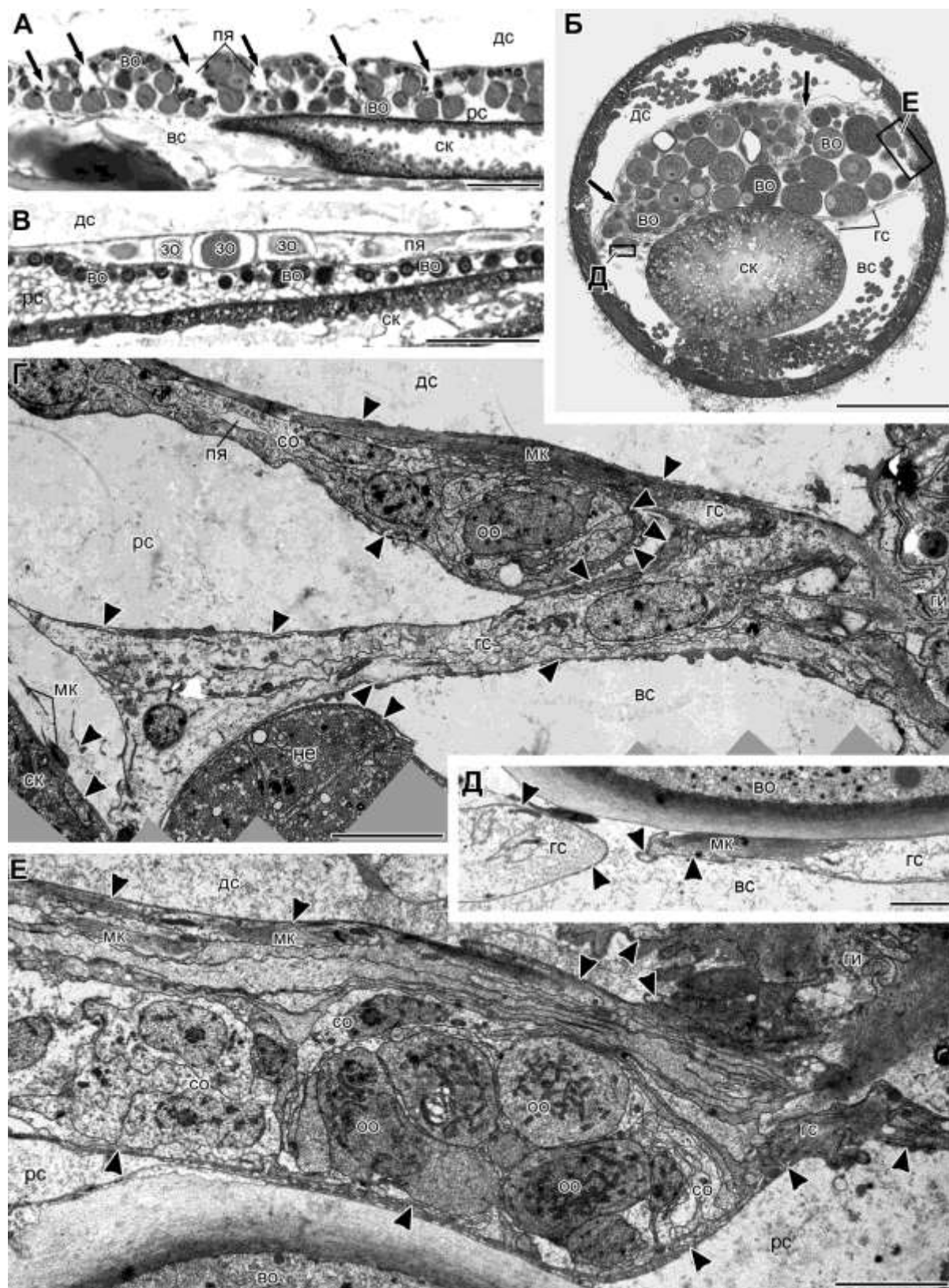


Рис. 15. Взаимоотношение яичника и горизонтальной септы *P. femoratum* в дистальной части педальных отростков. А, В — парафиновые срезы; Б — полутонкий срез; Г–Е — ТЭМ. А — продольный срез через яичник в спокойном состоянии; Б — поперечный срез через бедро; В — продольный срез через яичник во время откладки яиц; Г — фрагмент яичника молодой, неполовозрелой самки, поперечный срез; Д — фрагмент вентрального листка горизонтальной септы половозрелой самки, поперечный срез; Е — фрагмент яичника и дорсального листка горизонтальной септы половозрелой самки, поперечный срез. Сокращения: во — вителлогенный ооцит; вс — вентральный синус гемоцеля; ги — гиподерма; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; зо — зрелый ооцит; мк — мышечная клетка; оо — превителлогенные ооциты; пя — полость яичника; рс — репродуктивный синус гемоцеля; со — соматические клетки стенки яичника. Стрелки отмечают складки вентральной стенки яичника, наконечники указывают на внеклеточный матрикс. Масштабные отрезки: А–В — 100 мкм; Г, Е — 5 мкм; Д — 1 мкм.

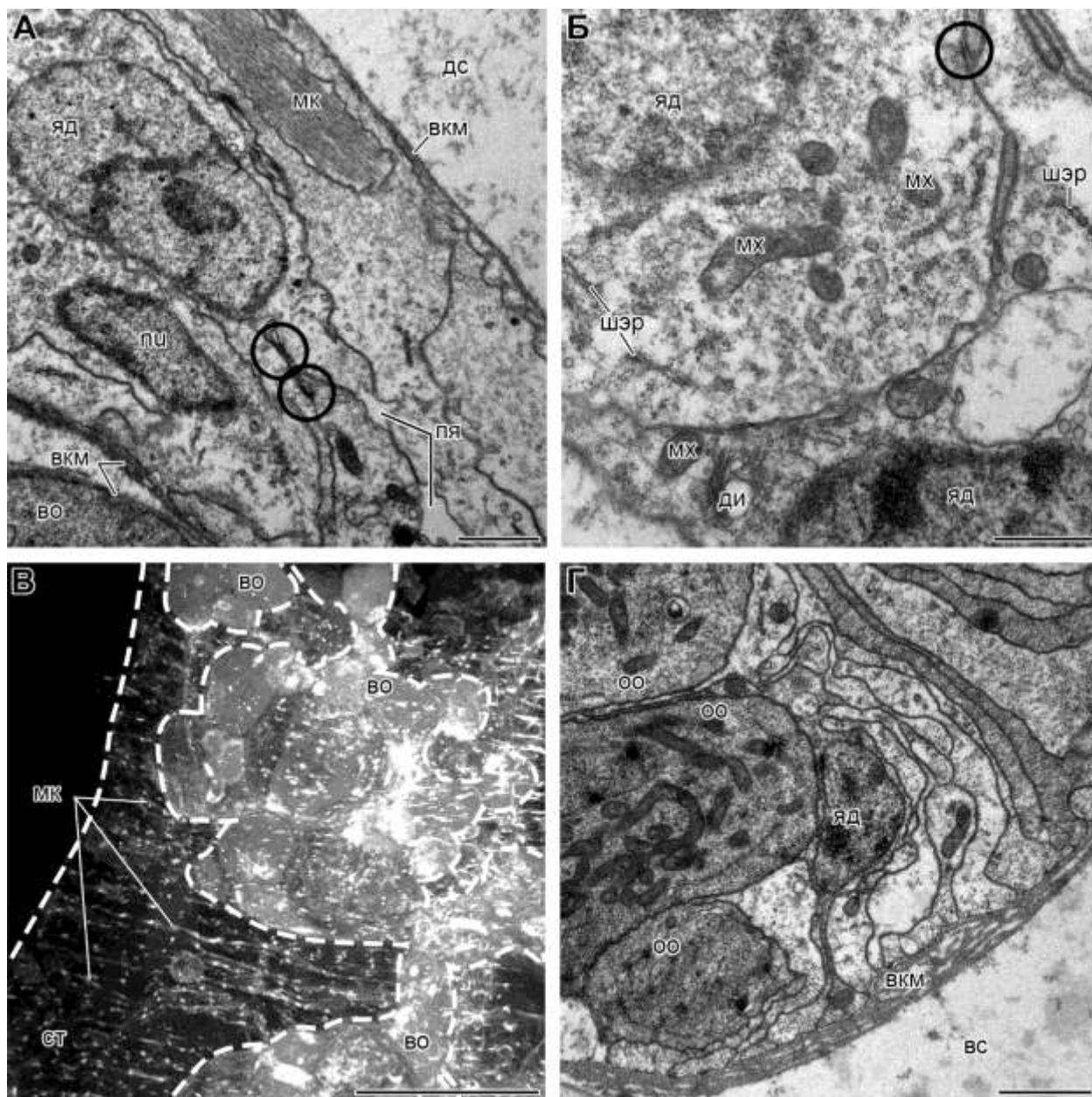


Рис. 16. Ультраструктура стенки яичника *P. femoratum* в дистальной части педальных отростков. А, Б, Г — ТЭМ; В — КЛСМ. А — фрагмент яичника половозрелой самки; Б — фрагмент цитоплазмы клетки стенки яичника; В — мускулатура стенки яичника, окрашивание фаллоидином; Г — фрагмент стенки дистальной части яичника с клетками той же ультраструктуры, что и в проксимальных частях. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; во — вителлогенный ооцит; вс — вентральный синус гемоцеля; ди — диктиосома; дс — дорсальный синус гемоцеля; МК — мышечная клетка; мх — митохондрии; оо — превителлогенные ооциты; пч — полость яичника; ст — стенка яичника; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яд — ядро. Кружочками обведены межклеточные контакты. Масштабные отрезки: А, Г — 1 мкм; Б — 0,5 мкм; В — 30 мкм.

Соматические клетки стенки яичника крупные, с округлыми ядрами, электронно-прозрачной цитоплазмой с многочисленными пузырьками и митохондриями, редкими диктиосомами, немногочисленными свободными рибосомами и хорошо развитой сетью микротрубочек (Рис. 16А, Б). По узким латеральным краям яичника, в местах его соединения с септой и стенкой тела, проходят продольные желобки, образованные такими же клетками с большим количеством отростков, как клетки стенки туловищной части яичника (Рис. 15Г, Е; 16Г). У половозрелых самок вентральная стенка яичника образует

складки (Рис. 15А, Б). Вителлогенные ооциты выпячиваются из вентральной стенки яичника в пространство между ней и вентральным листком горизонтальной септы и остаются соединены с яичником стебельками – группами специализированных клеток (см. раздел 4.4.2.3 Стебельки). ВКМ, подстилающий стенку яичника, окружает и стебельки, и прикрепленные к ним вителлогенные ооциты (Petrova, Bogomolova, 2024a).

В дорсальной стенке яичника располагаются многочисленные поперечно-полосатые мышечные клетки (Рис. 15Г, Е; 16А), образующие сеть (Рис. 16В) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

***Nymphon* (Рис. 17, 18)**

Яичник *Nymphon* в дистальной части педальных отростков не сливается с септой, а подвешен внутри септы в гемоцельном синусе. Лишь в отдельных точках латеральные углы отростка яичника соединены с септой мышечными клетками. Дорсальный листок септы очень тонкий и прерывистый (Рис. 17А–В; 18А–Г), местами представлен лишь слоем ВКМ (Рис. 18Г).

Ультраструктурно соматические клетки стенки яичника в дистальной части педальных отростков у *Nymphon* не отличаются от таковых у *Phoxichilidium* (Рис. 17Б–Г; 18Г). Обособленные латеральные желобки с особой структурой стенки в дистальных отделах педальных отростков яичника не выявляются. Отдельные превителлогенные ооциты, окружённые отростками соматических клеток, встречаются на срезах в стенке яичника (Рис. 17Е; 18Д), но никак не сгруппированы. Вителлогенные ооциты, как и у *Phoxichilidium*, выпячиваются сквозь вентральную стенку яичника в гемоцель, оставаясь связанными с гонадой стебельками. Складок на вентральной стенке яичника не наблюдали.

В дорсальной стенке яичника расположены многочисленные мышечные клетки (Рис. 17А–Г; 18А–В). У *N. brevirostre* мышечные клетки располагаются только в стенке яичника под её ВКМ, но не в септе (Рис. 17А–Г). У *N. grossipes* мышечные клетки проходят как в стенке яичника (Рис. 18В), так и в септе (Рис. 18А–В).

Вентральный листок горизонтальной септы не отличается по строению от такового у *Phoxichilidium* (Рис. 17Д; 18Е).

В местах, где крупные ооциты на поздних стадиях развития многочисленны, полость яичника практически незаметна. На участках, где ооцитов меньше, она представляет собой узкую щель. До спаривания зрелые ооциты в полости яичника не обнаруживаются.

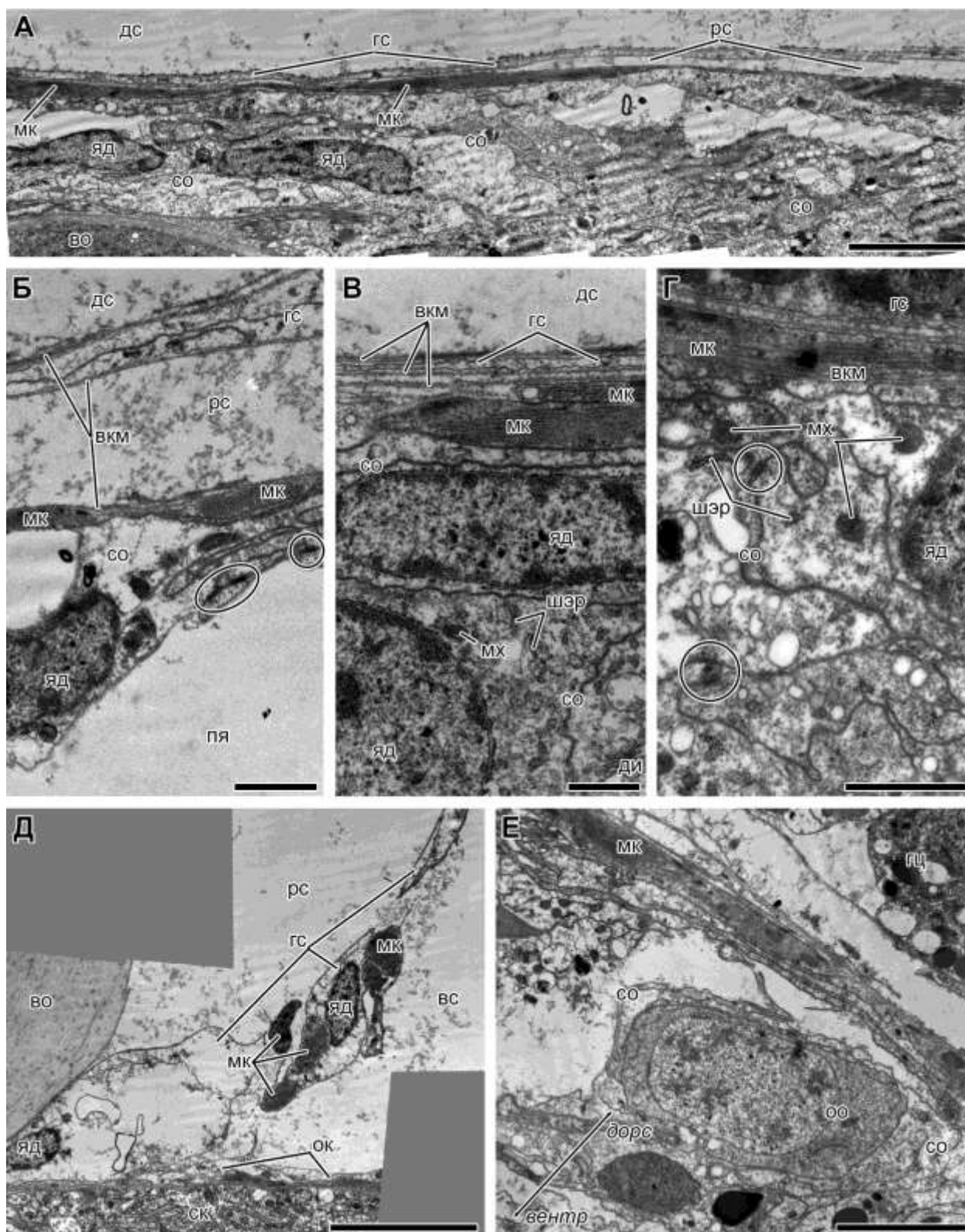


Рис. 17. Взаимное расположение яичника и горизонтальной септы и ультраструктура стенки яичника в дистальной части яичника *N. brevistre*. ТЭМ. Поперечные срезы через бедро. А — фрагмент яичника и дорсального листка горизонтальной септы; Б, В — дорсальная стенка яичника и дорсальный листок горизонтальной септы; Г — фрагмент дорсальной стенки яичника; Д — вентральный листок горизонтальной септы; Е — превителлогенный ооцит в углу на стыке вентральной и дорсальной стенок яичника. Сокращения: дорс — дорсальное направление; вентр — вентральное направление; вкм — внеклеточный матрикс; во — вителлогенный ооцит; вс — вентральный синус гемоцеля; гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; ди — диктиосома; дс — дорсальный синус гемоцеля; мк — мышечная клетка; мх — митохондрии; оо — превителлогенный ооцит; пя — полость яичника; рс — репродуктивный синус гемоцеля; со — соматические клетки яичника; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яд — ядро. Кружочками обведены межклеточные контакты. Масштабные отрезки: А, Д, Е — 5 мкм; Б–Г — 1 мкм.

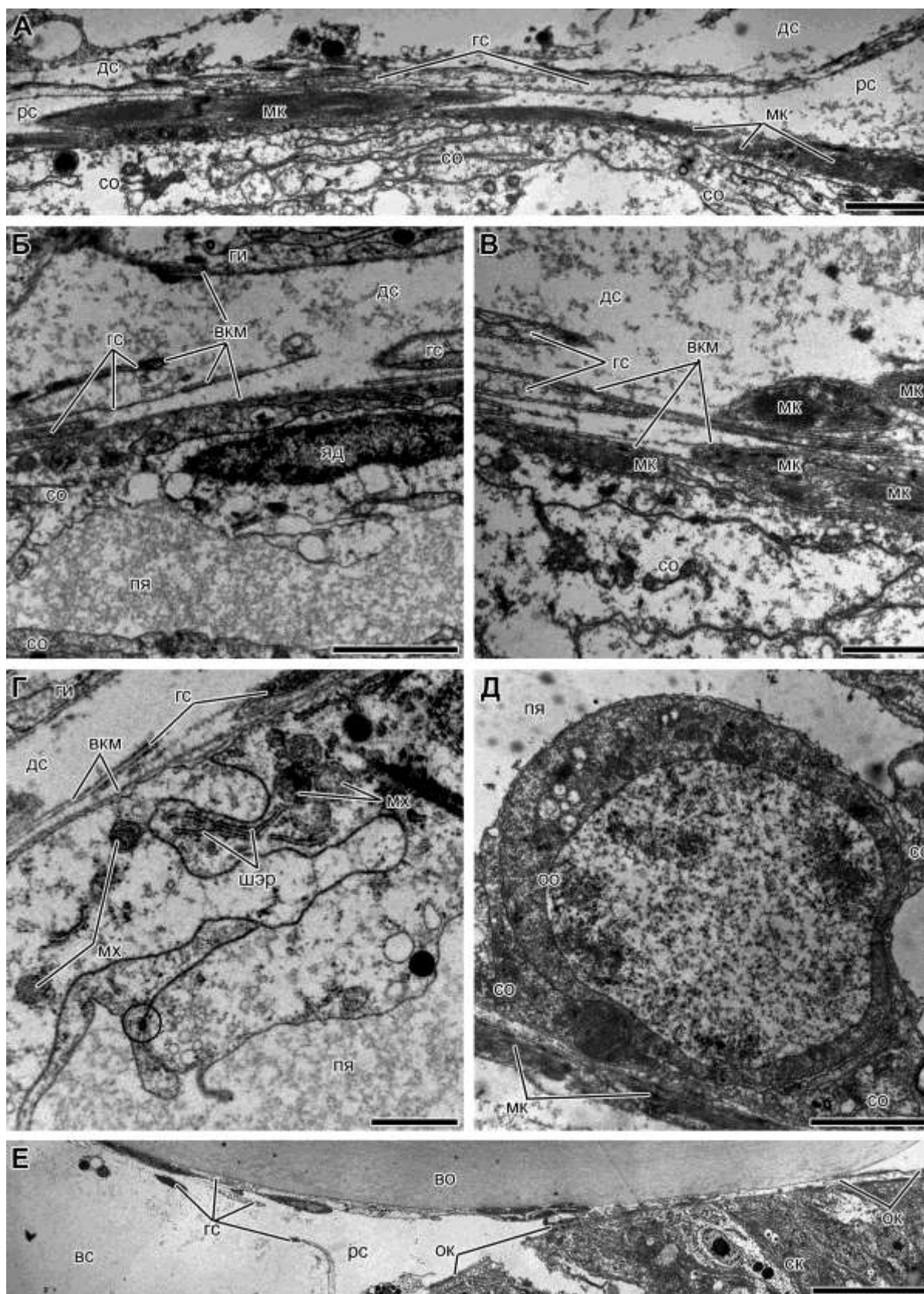


Рис. 18. Взаимное расположение яичника и горизонтальной септы и ультраструктура стенки яичника в дистальной части яичника *N. grossipes*. ТЭМ. Поперечные срезы через бедро. А — фрагмент яичника и дорсального листка горизонтальной септы; Б, В — фрагмент яичника и дорсального листка горизонтальной септы на большем увеличении; Г — соматические клетки дорсальной стенки яичника; Д — превителлогенный ооцит в стенке яичника; Е — вентральный листок горизонтальной септы. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; во — вителлогенный ооцит; вс — вентральный синус гемоцеля; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; мк — мышечная клетка; мх — митохондрии; оо — превителлогенный ооцит; пя — полость яичника; рс — репродуктивный синус гемоцеля; со — соматические клетки яичника; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яд — ядро. Кружочками обведены межклеточные контакты. Масштабные отрезки: А — В, Д — 5 мкм; Г — 1 мкм; Е — 20 мкм.

4.3. Яйцевод и гонопор

4.3.1. Яйцевод

Яйцеводы и гонопоры устроены сходно у всех изученных в данной работе видов. Яйцевод состоит из двух зон. В проксимальной зоне стенка яйцевода является продолжением дорсальной стенки яичника и на гистологическом и ультраструктурном уровне устроена так же (Рис. 19Б, 20В; 21А; Б). Стенка дистальной зоны яйцевода выстлана тонкой кутикулой (Рис. 19В, Г; 20Б, В; 21В), толщина которой растёт по направлению к гонопору (Рис. 20Б, В). На месте переходы дистальной зоны в проксимальную эпителий яйцевода образует складку, так что, кутикула выстилающая просвет в дистальной части оказывается покрыта складкой эпителия (Рис. 19В). Строение клеток эпителия в этой части яйцевода совпадает со строением клеток гиподермы. Яйцевод на всём протяжении окружён мышечными клетками, погружёнными в ВКМ (Рис. 19Б, Г; 20А, Б; 21Б, В) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

4.3.2. Железы женского гонопора

Phoxichilidium (Рис. 19)

У *P. femoratum* обнаружено две группы желёз в дистальной части вторых кокс: железы яйцевода и железы гонопора (Рис. 19А) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Железы яйцевода окружают терминальный участок яйцевода и, по-видимому, открываются в его просвет (поры не обнаружены) (Рис. 19А). Желёз яйцевода около десяти, каждая состоит из 7–10 крупных округлых клеток размером примерно 15–20 мкм, заполненных многочисленными крупными электронно-плотными гранулами с зернистым содержимым, размером до 6–7 мкм. Узкие промежутки между гранулами заполнены шЭПР и митохондриями. Ядра неправильной продолговатой формы расположены на периферии клеток (Рис. 19Ж) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Группы желёз гонопора открываются по обеим сторонам гонопора, по 10–20 желёз с каждой стороны (Рис. 19А, Д). Каждая железа содержит 10–15 клеток, которые гораздо мельче, чем клетки яйцеводных желёз, примерно 5x10 мкм. Были обнаружены два ультраструктурно различающихся типа клеток. Клетки первого типа встречаются редко, имеют хорошо развитый синтетический аппарат (рибосомы, аппарат Гольджи), многочисленные митохондрии и гранулы различной электронной плотности диаметром 0,2–0,5 мкм (Рис. 19Е). Клетки второго типа преобладают по количеству. Их цитоплазма заполнена сферическими гранулами неравномерной электронной плотности диаметром около 0,5 мкм (Рис. 19З). Клетки обоих типов удлинённые, слегка неправильной формы, с

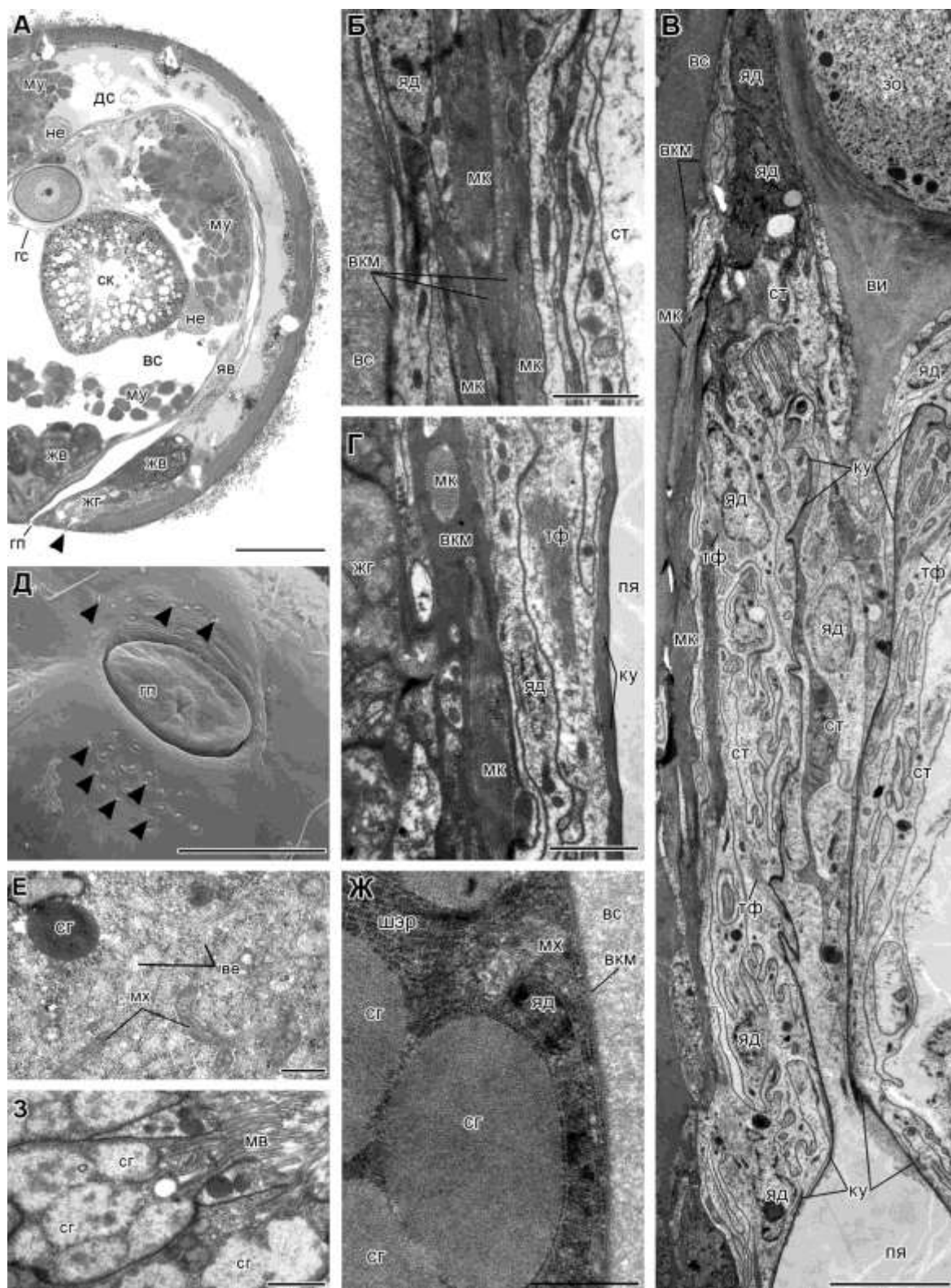


Рис. 19. Яйцевод и железы гонопора *P. femoratum*. А — полутонкий поперечный срез через коксу 2; Б–Г, Е–З — ТЭМ, поперечные срезы через коксу 2, Д — СЭМ. А — поперечный срез коксы 2 через яйцевод и гонопор; Б — фрагмент стенки в проксимальной части яйцевода; В — фрагмент яйцевода на границе проксимальной и дистальной частей; Г — фрагмент стенки в дистальной части яйцевода; Д — гонопор и отверстия желёз гонопора; Е — фрагмент цитоплазмы клетки железы гонопора первого ультраструктурного типа; Ж — фрагмент цитоплазмы клетки железы яйцевода; З — фрагмент цитоплазмы клетки железы гонопора второго ультраструктурного типа. Сокращения: ве — везикулы; ви — вителлиновая оболочка; вкм — внеклеточный матрикс; во — вителлогенный ооцит; вс — вентральный синус гемоцеля; жв — железы яйцевода; жг — железы гонопора; же — желточные гранулы; зо — зрелый ооцит; ку — кутикула; мв — микроворсинки; МК — мышечная клетка; му — пучок мускулатуры; мх — митохондрии; пя — полость яйцевода; сг — секреторная гранула; ск — средняя кишка; ст — клетки стенки яйцевода; тф — тонофиламенты; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яв — яйцевод; яд — ядро. Наконечники указывают на поры желёз гонопора. Масштабные отрезки: А, Д — 30 мкм; Б, Г — 1 мкм; В — 5 мкм; Е–З — 0,5 мкм.

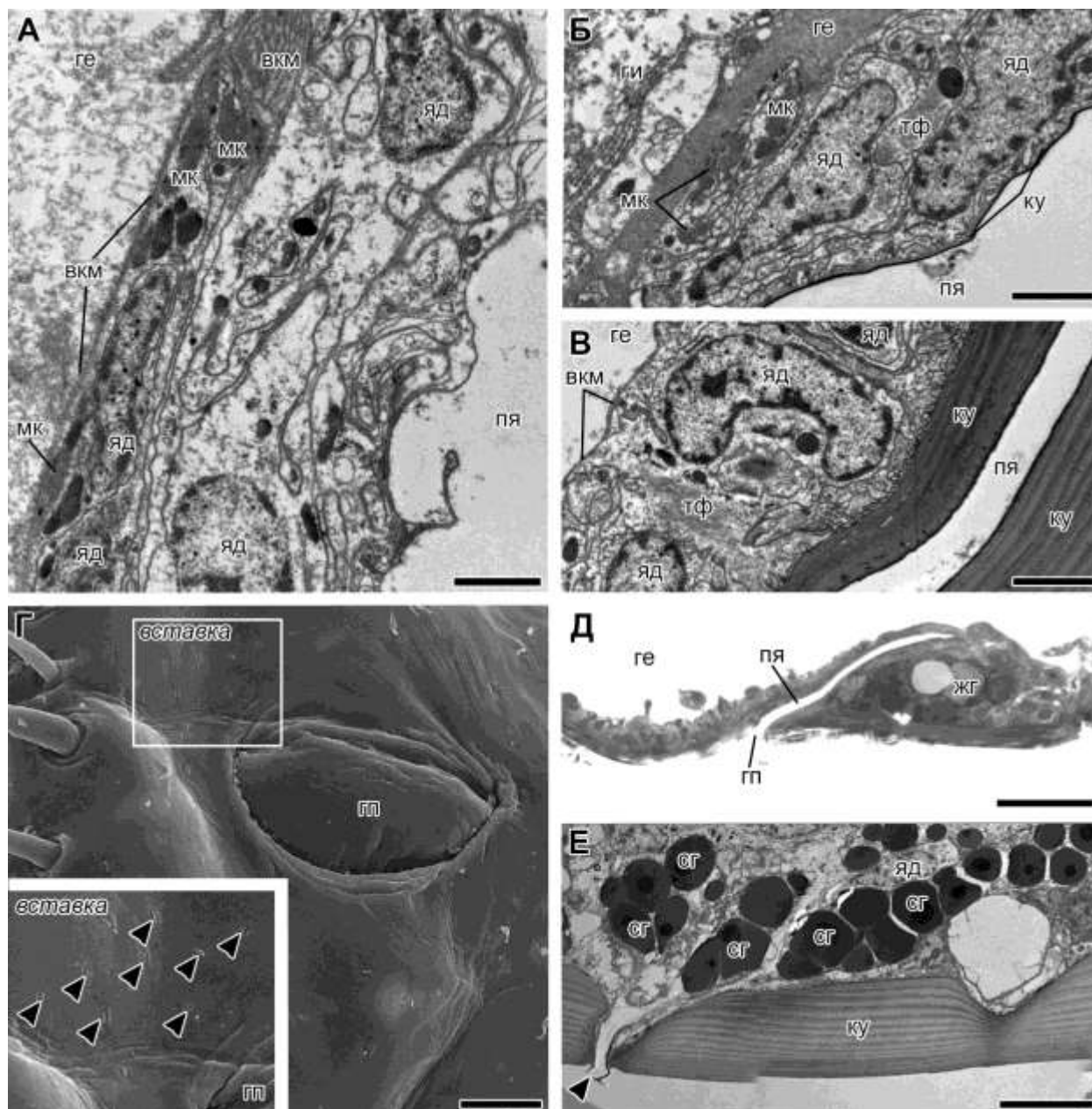


Рис. 20. Яйцевод и железы гонопора *N. brevivirostre*. А–В, Е — ТЭМ, поперечные срезы через коксу 2; Г — СЭМ; Д — полутонкий продольный срез через коксу 2. А — участок стенки в проксимальной части яйцевода; Б, В — фрагменты стенки в дистальной части яйцевода, Б — проксимальнее, В — вблизи гонопора; Г — гонопор и отверстия желёз гонопора; Д — гонопор и железы гонопора; Е — железа гонопора. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; ге — гемоцель; гп — гонопор; жг — железы гонопора; ку — кутикула; тк — мышечная клетка; пл — полость яйцевода; тф — тонофиламенты; яд — ядро. Наконечники указывают на поры желёз гонопора. Масштабные отрезки: А–В — 2 мкм; Г, Д — 20 мкм; Е — 10 мкм.

продолговатыми ядрами. Клетки первого типа, вероятно, представляют собой более раннюю стадию развития железистой клетки, синтезирующей секрет, в то время как второй тип представляет собой терминальную стадию, заполненную секреторными гранулами (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Nymphon (Рис. 20, 21)

У *Nymphon* обнаружены только железы гонопора, они одинаковы не образуют отчётливых полей или групп и занимают значительно меньший относительный объём, чем железы гонопора у *Phoxichilidium* (Рис. 20Г, Д; 21Г).

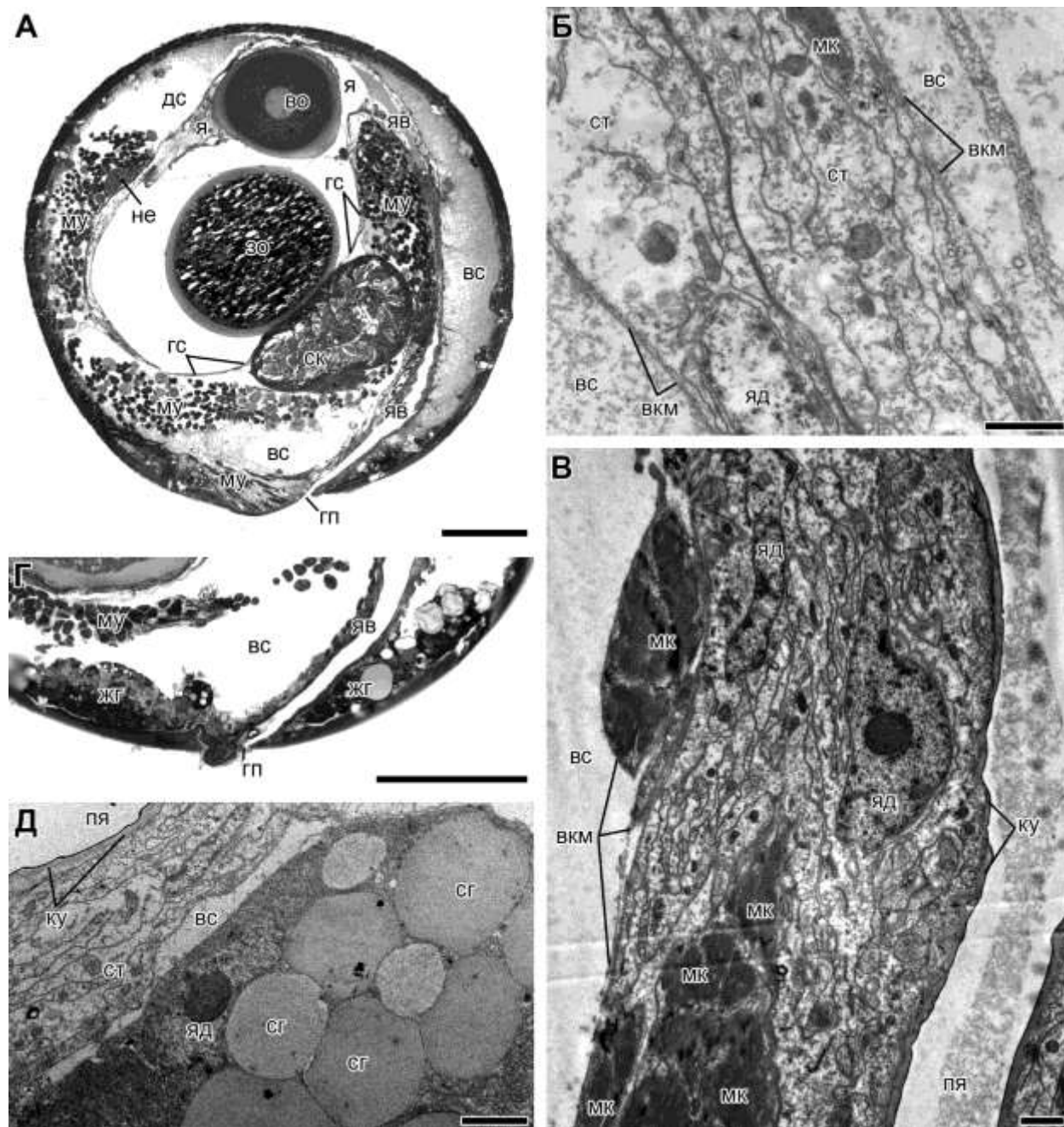


Рис. 21. Яйцевод и железы гонопора *N. grossipes*. А, Г — полутонкие поперечные срезы через коксу 2; Б, В, Д — ТЭМ, поперечные срезы через коксу 2. А — поперечный срез через коксу 2 на уровне яйцевода; Б — фрагмент яйцевода в проксимальной части; В — фрагмент стенки яйцевода в дистальной части; Г — железы гонопора; Д — фрагмент цитоплазмы клетки железы гонопора. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; во — вителогенный ооцит; вс — вентральный синус гемоцеля; гп — гонопор; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; жг — железы гонопора; зо — зрелый ооцит; ку — кутикула; мк — мышечная клетка; му — пучок мускулатуры; пя — полость яйцевода; сг — секреторная гранула; ск — средняя кишка; ст — клетки стенки яйцевода; я — яичник; яв — яйцевод; яд — ядро. Масштабные отрезки: А, Г — 100 мкм; Б, В, Д — 2 мкм.

Железы гонопора *Nymphon* по размерам и строению напоминают обычные кожные железы пикногонид: каждая состоит из нескольких (не более пяти) клеток, плотно заполненных секреторными гранулами средней или высокой электронной плотности (Рис. 20Е; 21Г, Д). Цитоплазма между секреторными гранулами заполнена цистернами шЭПР. Ядра неправильной формы, расположены на периферии клеток (Рис. 20Е; 21Д). Клетки

обкладки не обнаружены (Рис. 20Е; 21Д). Железы открываются наружу щелевидными порами (Рис. 20Г, Е), как обычные кожные железы пикногонид.

4.4. Оогенез

У всех трёх изученных видов оогенез протекает одинаково. Мейоз начинается в туловищной части гонады, там же формируются ранние превителлогенные ооциты. По всей туловищной части гонады половые клетки на разных стадиях развития распределены равномерно. Затем ранние превителлогенные ооциты перемещаются в дистальную часть pedalных отростков, где выпячиваются сквозь вентральную стенку гонады и накапливают желток. Ооциты на разных стадиях вителлогенеза равномерно распределены по всему вителлярию. После созревания, во время спаривания, ооциты выходят в полость яичника и транспортируются к гонопору. Мейоз завершается после оплодотворения: у *P. femoratum* удалось пронаблюдать отделение пары полярных телец через 9 часов после оплодотворения (Petrova, Bogomolova, 2024a). У обоих видов *Nymphon* после оплодотворения можно наблюдать признаки деления мейоза: герминативный пузырьк на периферии ооцита исчезает через 2–3 часа, а затем вновь формируется уже в центре ооцита примерно через 18 часов после оплодотворения.

4.4.1. Ранние стадии оогенеза

В туловищной части яичника были обнаружены половые клетки трёх ультраструктурных типов (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Половые клетки на неустановленной стадии развития (Рис. 22А) с крупным ядром, содержащим небольшие гранулы гетерохроматина, равномерно распределённые по прозрачной нуклеоплазме, имеется ядрышко (Рис. 23А; 24А). В цитоплазме небольшое количество свободных рибосом и отдельные митохондрии (Рис. 23А; 24А, Б) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Ооциты на стадии пахитены (Рис. 22Б) имеют крупные сферические ядра с характерным рисунком расположенных по периферии крупных гетерохроматиновых

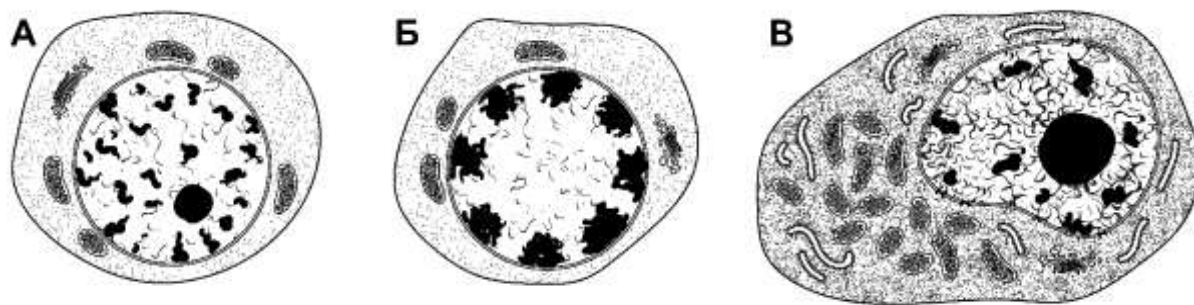


Рис. 22. Ранние стадии оогенеза изученных видов *Psycnogonida*. Схемы. А — женская половая клетка на неустановленной стадии развития; Б — ооцит на стадии пахитены; В — ранний превителлогенный ооцит.

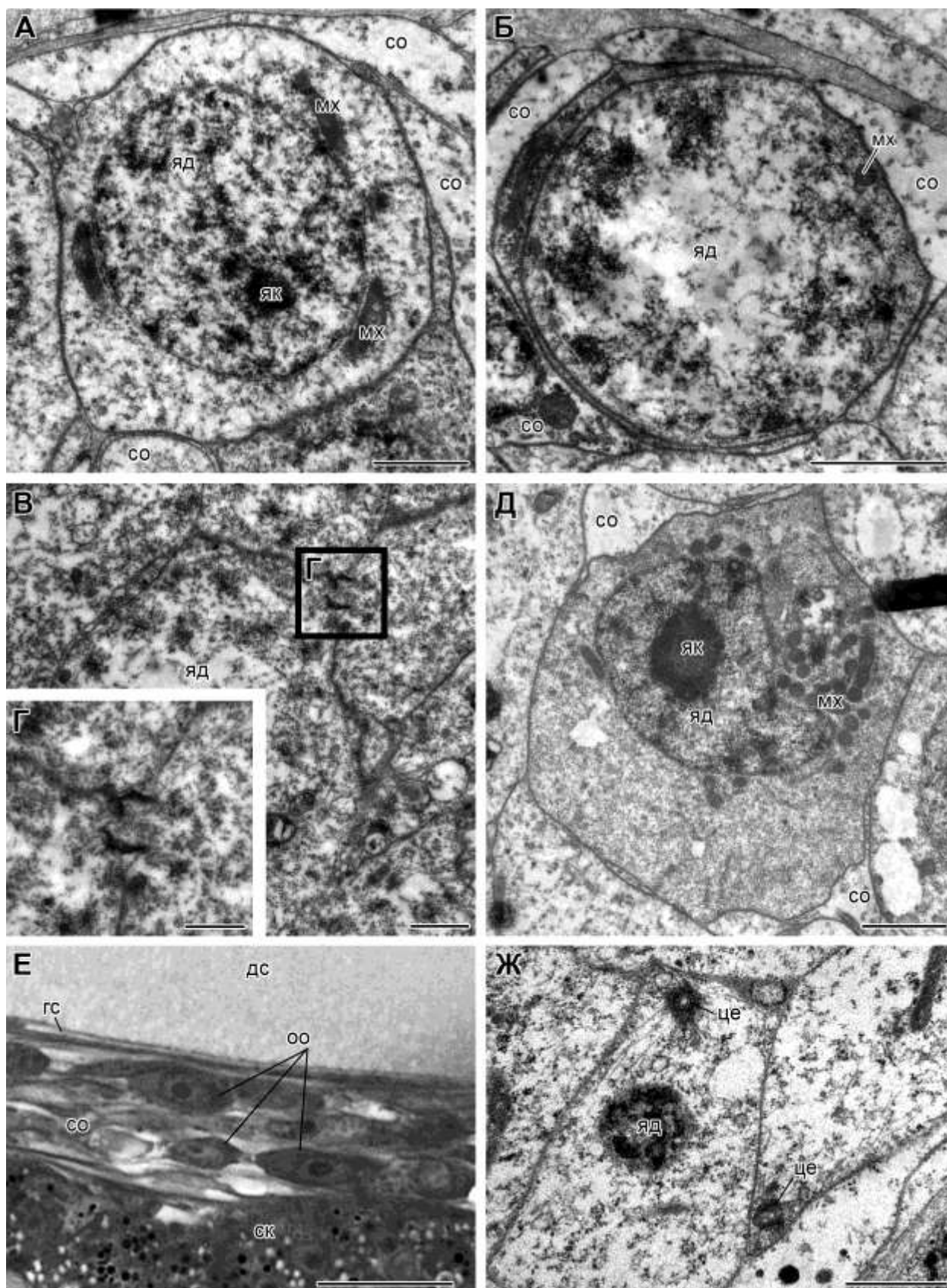


Рис. 23. Ранние стадии оогенеза *P. femoratum*. А–Д, Ж — ТЭМ; Е — полутонкий срез. А — половая клетка на неустановленной стадии; Б — ооцит на стадии пахитены; В, Г — цитоплазматический мостик между ооцитами на стадии пахитены; Д — ранний превителлогенный ооцит; Е — продольный срез через проксимальную часть педального отростка (соха 2); Ж — предполагаемые формирующиеся веретёна деления. Сокращения: гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; мх — митохондрии; оо — превителлогенные ооциты; ск — средняя кишка; со — соматические клетки; це — центриоль; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А–В, Д, Ж — 1 мкм; Г — 0,5 мкм; Е — 10 мкм.

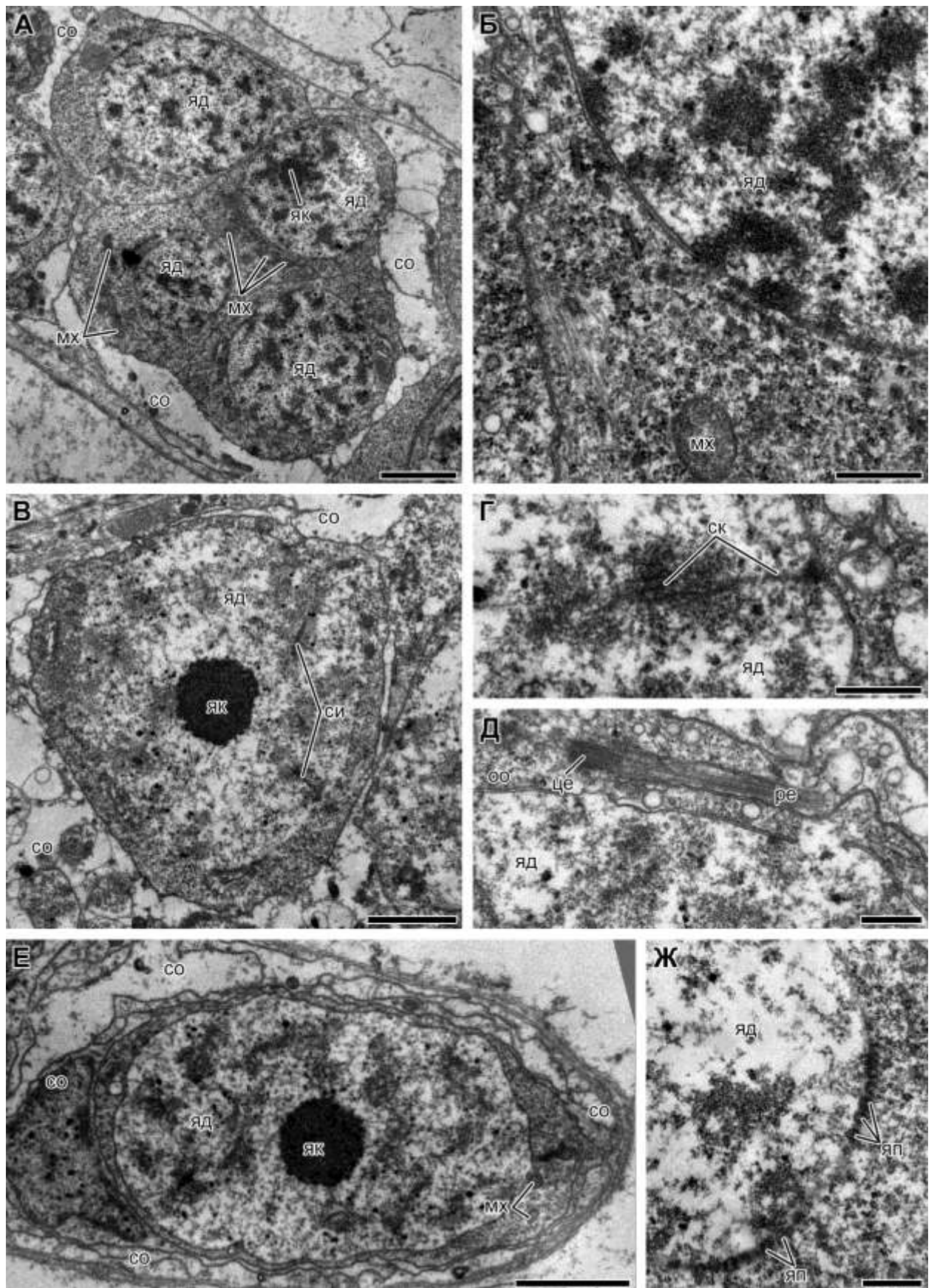


Рис. 24. Ранние стадии оогенеза *N. brevivirostre*. ТЭМ. А — половая клетка на неустановленной стадии; Б — фрагмент ядра и цитоплазмы половой клетки на неустановленной стадии; В — ооцит на стадии пахитены; Г — синаптонемный комплекс; Д — ресничка; Е — ранний превителлогенный ооцит; Ж — фрагмент ядерной оболочки раннего превителлогенного ооцита на большем увеличении. Сокращения: мх — митохондрии; си — синаптонемный комплекс; со — соматические клетки; це — центриоль; яд — ядро; як — ядрышко; яп — ядерные поры. Масштабные отрезки: А, В, Е — 2 мкм; Б, Г, Д, Ж — 0,5 мкм.

гранул с синаптонемными комплексами и с чрезвычайно прозрачной нуклеоплазмой (Рис. 23Б; 24В, Г; 25А). Цитоплазмы очень мало, на срезах она видна лишь узкой полоской, встречаются отдельные митохондрии (Рис. 23Б; 24В; 25А) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Ранние превителлогенные ооциты (Рис. 22В) имеют электронно-плотную нуклеоплазму с мелкими плотными гранулами гетерохроматина и крупным ядрышком (Рис. 23Д; 24Е; 25В, Г). Цитоплазма содержит множество свободных рибосом и митохондрий, отдельные цистерны шЭПР (Рис. 23Д; 24Е, Ж; 25В) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

В проксимальной части педальных отростков присутствуют только ранние превителлогенные ооциты. На продольных срезах они имеют слегка вытянутую форму (Рис. 23Е) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Ниже описаны небольшие особенности, обнаруженные у отдельных видов.

***Phoxichilidium* (Рис. 23)**

У *P. femoratum* сохранность ранних стадий половых клеток была плохой при всех применяемых протоколах фиксации: ядерная оболочка часто была фрагментирована, и можно было различить лишь грубые детали ультраструктуры цитоплазмы и распределения гетерохроматина (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Диаметр половых клеток около 6 мкм, ядер — около 4 мкм (Petrova, Bogomolova, 2024a).

В туловищной части яичника обнаружены половые клетки с микротрубочками и центриолями, расположение которых напоминало структуру веретена деления (Рис. 23Ж). Были обнаружены цитоплазматические мостики между ооцитами на стадии пахитены (Рис. 23В, Г), что свидетельствует о развитии ооцитов в кластерах сестринских клеток, однако точное количество зародышевых клеток в кластере и срок его существования остаются неясными (Petrova, Bogomolova, 2024a).

***Nymphon* (Рис. 24, 25)**

Диаметр половых клеток *N. brevirostre* около 6 мкм, ядер — около 5 мкм.

У *N. grossipes* диаметр половых клеток около 10 мкм, ядер — около 7 мкм.

У половых клеток на неизвестной стадии ядерная мембрана не имеет или почти не имеет пор (Рис. 24Б). У ранних превителлогенных ооцитов ядерные поры обнаруживаются в большом количестве, как правило, расположенные плотными группами (Рис. 24Ж).

У обоих видов *Nymphon* у ооцитов на стадии пахитены обнаруживаются короткие жгутики (Рис. 24Д; 25Б). Ядрышки формируются ещё до распада синаптонемных

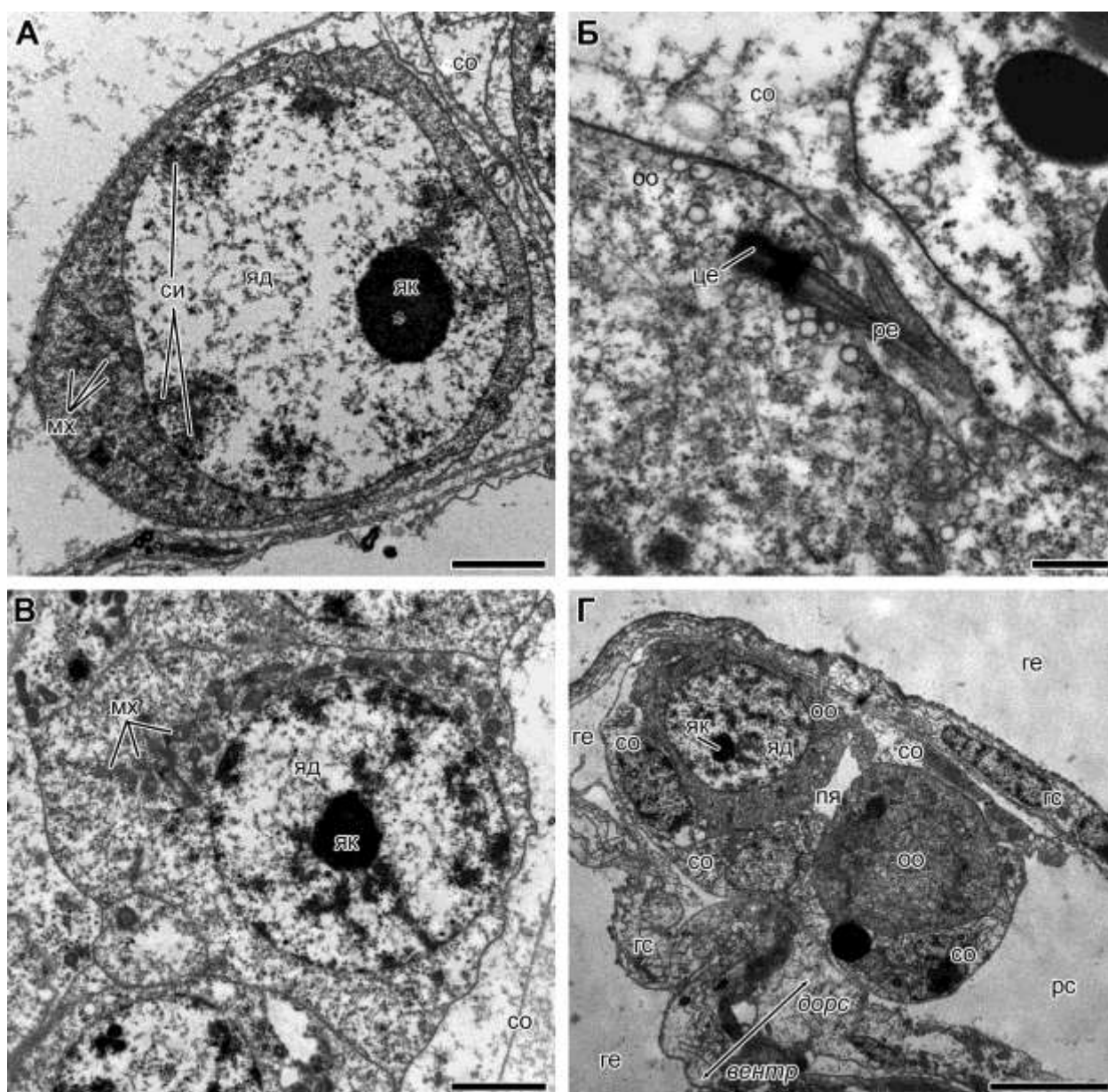


Рис. 25. Ранние стадии оогенеза *N. grossipes*. ТЭМ. А — ооцит на стадии пахитены; Б — ресничка; В — ранний превителлогенный ооцит; Д — поперечный срез через гонаду в проксимальной части коксы 2. Сокращения: ге — гемоцель; гс — горизонтальная септа; вентр — вентральное направление; дорс — дорсальное направление; мх — митохондрии; оо — превителлогенные ооциты; рс — репродуктивный синус гемоцели; си — синаптонемный комплекс; со — соматические клетки; це — центриоль; яд — ядро; як — ядрышко; яп — ядерные поры. Масштабные отрезки: А, В — 2 мкм; Б — 0,5 мкм; Г — 5 мкм.

комплексов (Рис. 24В; 25А), последние иногда сохраняются у превителлогенных ооцитов практически до начала вителлогенеза.

4.4.2. Вителлогенез

Вителлогенез протекает в дистальной части педальных отростков (с середины второй коксы). Ооциты выпячиваются сквозь вентральную стенку яичника в гемоцель, оставаясь покрытыми ВКМ стенки яичника и соединяясь с его стенкой клетками стебельков (см. раздел 4.4.2.3 Стебельки) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Вителлогенез *P. femoratum* описан Алексеевой и Тамберг (Alexeeva, Tamberg, 2023). Переисследовав вителлогенез *P. femoratum* и изучив оогенез двух видов *Nymphon*, мы принимаем предложенную Алексеевой и Тамберг (Alexeeva, Tamberg, 2023) схему периодизации вителлогенеза для всех изученных нами видов, однако необходимо конкретизировать критерии выделения стадий вителлогенеза. Опираясь на собственные оригинальные данные по всем изученным нами видам, мы выявили ультраструктурные признаки, которые позволяют разграничить стадии вителлогенеза по прогрессу в формировании вителлиновой оболочки и накоплении желточных гранул.

Поздние превителлогенные ооциты (Рис. 26А; 27–29) — превителлогенные ооциты, начавшие выпячиваться через стенку яичника, но еще не приступившие к формированию вителлиновой оболочки. Они окружены только ВКМ стенки яичника (Рис. 27В; 28Д; 29Б). На этой стадии ооциты имеют неправильную форму (Рис. 27А, Б; 28А, Б; 29А). Ядро неправильной формы, с крупным ядрышком (Рис. 27А, Б; 28А, Б). Цитоплазма содержит множество свободных рибосом, митохондрии и отдельные цистерны шЭПР и диктиосомы. Оолемма гладкая (Рис. 27В; 28В, Г; 29Б–Г).

Ранние вителлогенные ооциты (Рис. 26Б; 30–32) — вителлогенные ооциты, приступившие к формированию вителлиновой оболочки и накоплению предшественников желтка, но ещё не содержащие крупных сферических гранул желтка. Форма ооцитов приближается к сферической, сферическое ядро расположено по центру (Рис. 30А; 31А; 32А). Объём цитоплазмы растёт, увеличивается число митохондрий и цистерн шЭПР (Рис. 30; 31; 32). Большая часть цистерн шЭПР образует округлые пузыри диаметром около 0,25 мкм, в пузырях появляются мелкие электронно-плотные сферические гранулы диаметром около 50 нм (Рис. 30Б, В; 31В, Г; 32В). На протяжении этой стадии количество электронно-плотных гранул увеличивается с 0–3 на цистерну до нескольких десятков, и они начинают сливаться друг с другом. Размер самих цистерн увеличивается примерно до 0,5 мкм. Оолемма образует микроворсинки, между ней и ВКМ начинает откладываться вителлиновая оболочка (Рис. 30Б, В; 31Б; 32Б).

Поздние вителлогенные ооциты (Рис. 26В; 33–35) — вителлогенные ооциты начинают накапливать крупные сферические гранулы желтка. Клетки на этой стадии уже правильной сферической формы (Рис. 33А; 34А; 35А, В). Оолемма несёт множество микроворсинок (Рис. 34Б; 35Д), вителлиновая оболочка приобретает слоистую структуру. Мелкие электронно-плотные гранулы в цистернах шЭПР сливаются (Рис. 33Б, В; 34В; 35Г). В центре ооцита, вокруг ядра начинают появляться гранулы желтка (Рис. 33А, В; 34А).

Зрелые ооциты (Рис. 26Г; 36, 37). Их цитоплазма заполнена крупными сферическими гранулами желтка, ядро расположено эксцентрически, вблизи оолеммы (Рис. 36Б; 37А). В

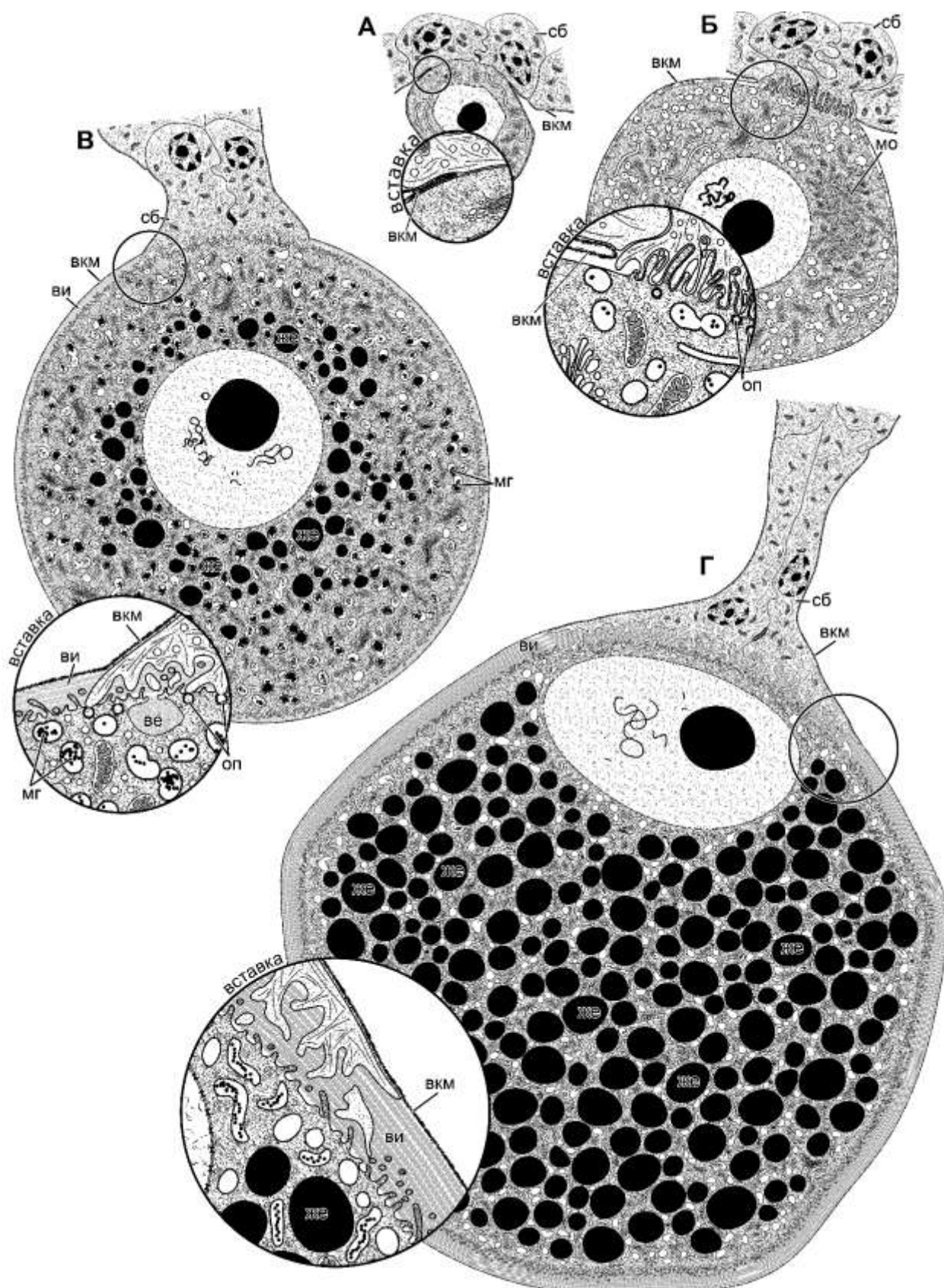
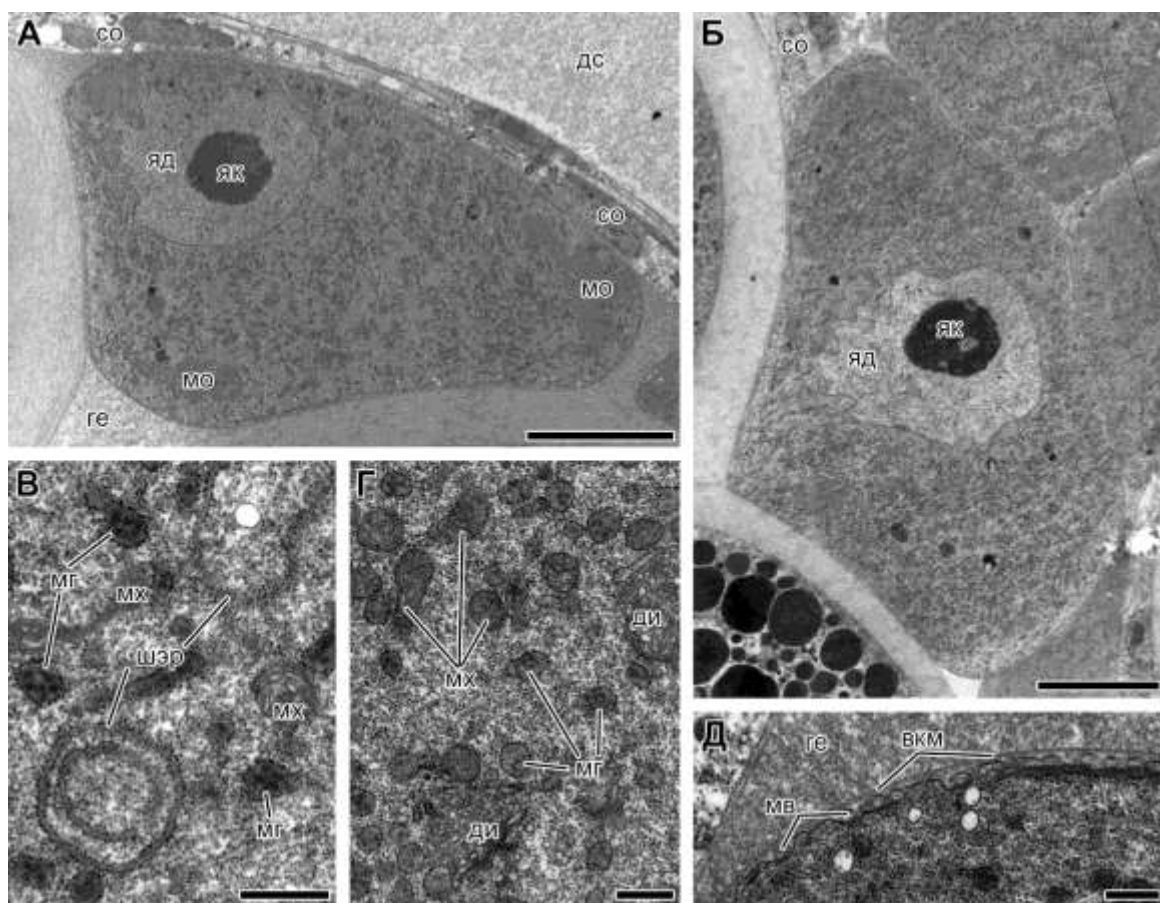
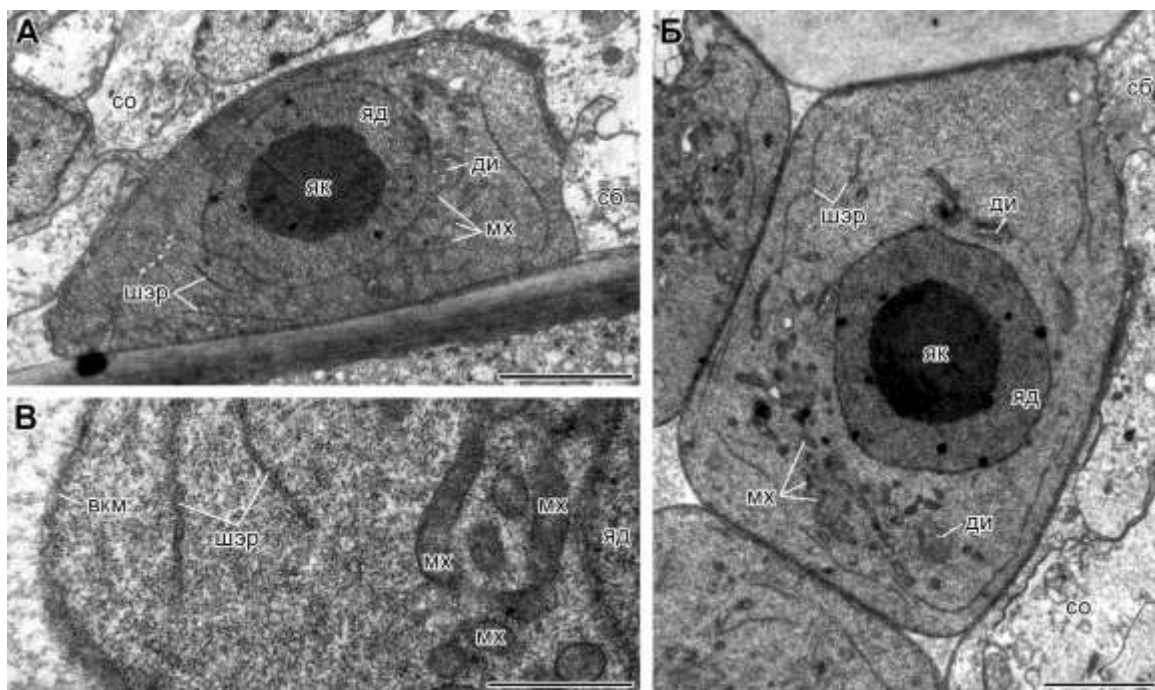


Рис. 26. Вителлогенез изученных видов *Rucnognonida*. Схемы. А — поздний превителлогенный ооцит; Б — ранний вителлогенный ооцит; В — поздний вителлогенный ооцит; Г — зрелый ооцит. На вставках даны увеличенные фрагменты, отражающие характерные для стадии особенности контакта со стельком и стадию формирования вителлиновой оболочки. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; вкм — внеклеточный матрикс; же — желточные гранулы; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; оп — окаймлённые пузырьки; сб — стелькёк; яд — ядро; як — ядрышко.



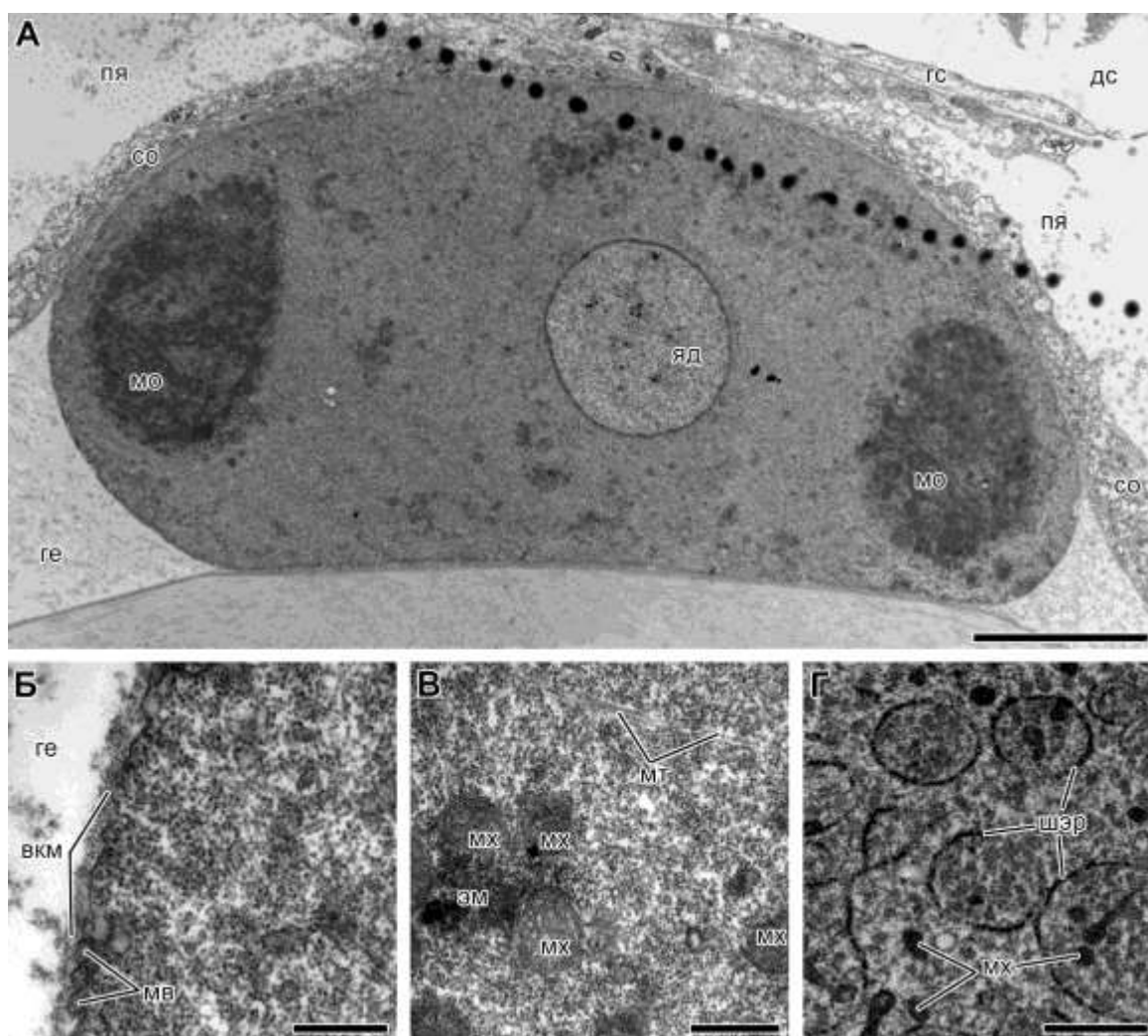


Рис. 29. Поздний превителлогенный ооцит *N. grossipes*. ТЭМ. А — общий вид ооцита; Б — край ооцита; В, Г — фрагменты ооплазмы. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; ге — гемоцельный синус, окружающий гонаду; дя — диктиосома; дс — дорсальный синус гемоцеля; мв — микроворсинки; мо — митохондриальное облако; мт — микротрубочки; мх — митохондрии; со — соматические клетки стенки яичника; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; эм — электронно-плотный материал; яд — ядро. Масштабные отрезки: А — 20 мкм; Б, В — 0,5 мкм; Г — 0,5 мкм.

цитоплазме, в промежутках между гранулами желтка встречаются цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами, диктиосомы и митохондрии, много свободных рибосом и мелких везикул (Рис. 36Б, В; 37В). Оолемма образует микроворсинки (Рис. 36В; 37Б).

У изученных в данной работе видов вителлогенез идет по общей схеме, но значительно различается размер ооцитов и выявлены отдельные особенности в деталях их ультраструктуры.

***Phoxichilidium* (Рис. 27, 30, 33, 36)**

Размеры ооцитов *P. femoratum* на разных стадиях таковы: поздние превителлогенные — 7–15 мкм; ранние вителлогенные — 15–25 мкм; поздние вителлогенные — 25–45 мкм; зрелые — около 45–50 мкм.

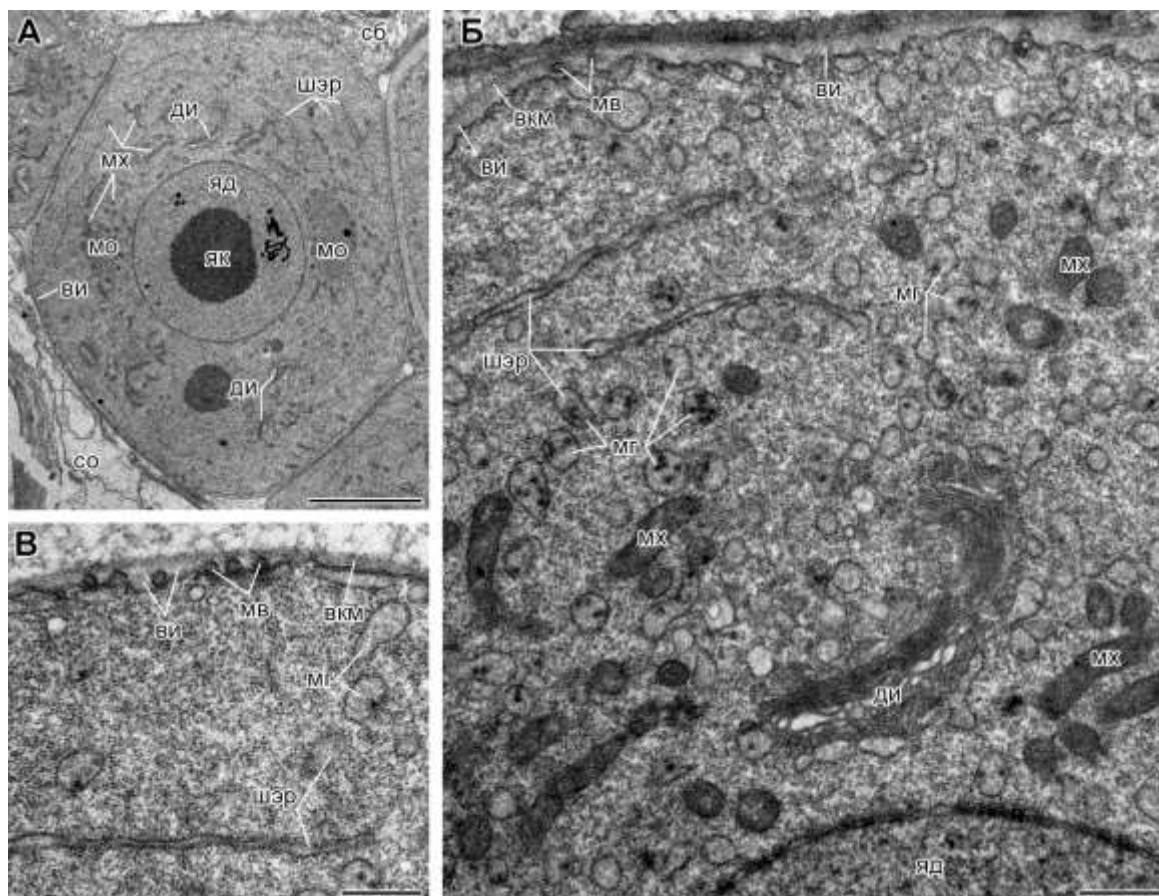


Рис. 30. Ранний вителлогенный ооцит *P. femoratum*. ТЭМ. А — общий вид ооцита; Б, В — фрагменты цитоплазмы. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; вкм — внеклеточный матрикс; ди — диктиосома; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мо — митохондриальное облако; мх — митохондрии; сб — стебель; со — соматические клетки стенки яичника; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А — 5 мкм; Б, В — 0,5 мкм.

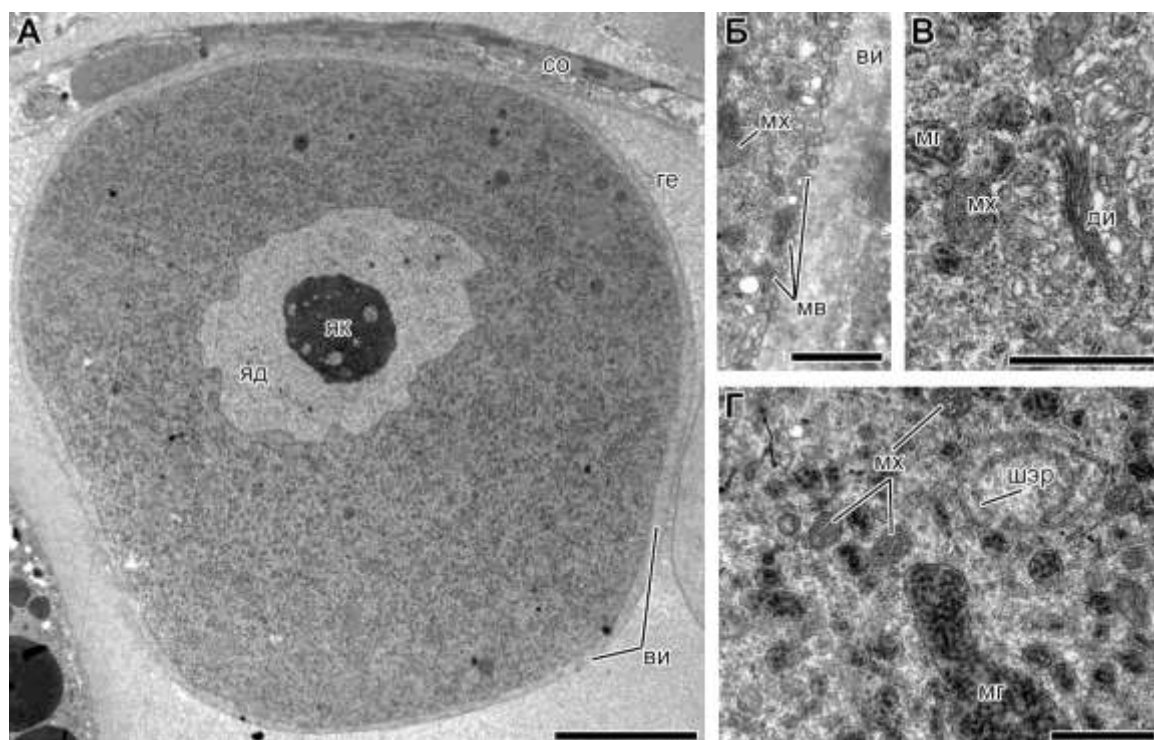


Рис. 31. Ранний вителлогенный ооцит *N. brevivirostre*. ТЭМ. А — общий вид ооцита; Б — край ооцита; В, Г — увеличенные фрагменты цитоплазмы. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; ге — гемоцельный синус, окружающий гонаду; ди — диктиосома; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мх — митохондрии; со — соматические клетки стенки яичника; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А — 20 мкм; Б-Г — 1 мкм.

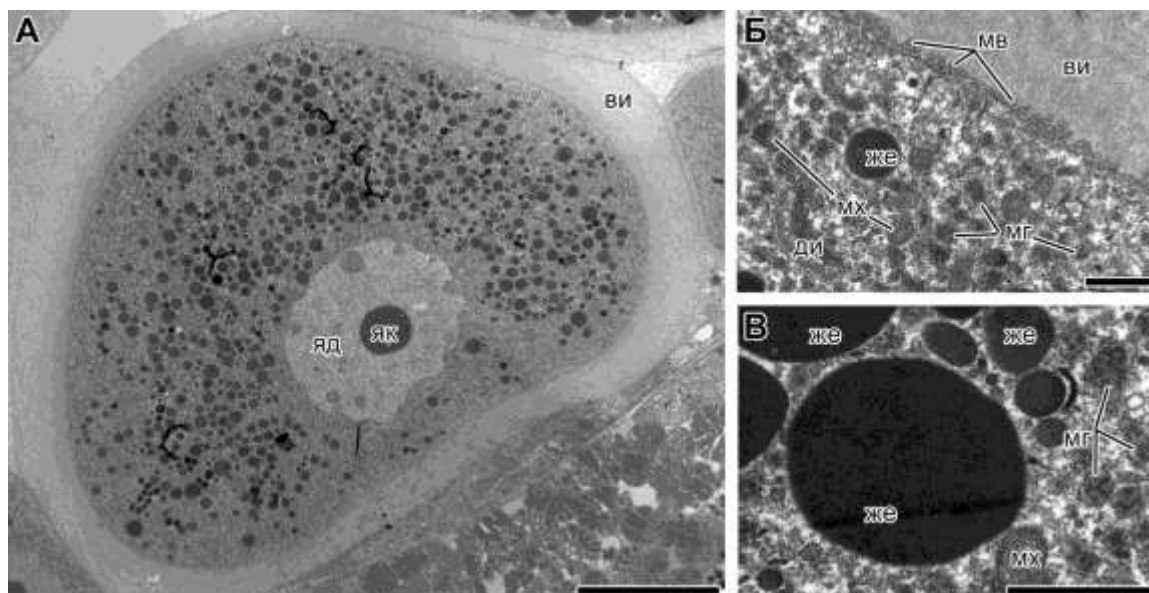


Рис. 34. Поздний вителлогенный ооцит *N. brevirostre*. ТЭМ. А — общий вид ооцита; Б — край ооцита; Б' — фрагмент цитоплазмы. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; ди — диктиосома; же — желточные гранулы; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мх — митохондрии; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А — 20 мкм; Б, Б' — 1 мкм.

На второй стадии в нуклеоплазме появляются нитевидные очень плотные гранулы гетерохроматина, которые сохраняются на протяжении всего вителлогенеза и наблюдаются в зрелых ооцитах (Рис. 30, 33, 36).

Nymphon (N. brevirostre: puc. 28, 31, 34, 37; N. grossipes: puc. 29, 32, 35)

Размеры ооцитов *N. brevirostre*: поздние превителлогенные — до 40 мкм; ранние вителлогенные — 40–80 мкм; поздние вителлогенные — 80–100 мкм; зрелые — около 100–120 мкм.

Размеры ооцитов *N. grossipes*: поздние превителлогенные — до 100 мкм; ранние вителлогенные — 100–150 мкм; поздние вителлогенные — 150–350 мкм; зрелые — около 350–400 мкм.

У *N. brevirostre* ядра поздних превителлогенных и вителлогенных ооцитов имеют складчатую поверхность (Рис. 28А, Б; 31А; 34А).

На ранних этапах вителлогенеза плоские цистерны шЭПР располагаются в виде характерных колец (Рис. 28В; 29Г; 31Г). У *N. grossipes* оолемма поздних вителлогенных ооцитов образует множество окаймлённых впадинок и пузырьков (Рис. 35Д).

У *N. grossipes* цитоплазма зрелых ооцитов между гранулами желтка при фиксации сохраняется очень плохо.

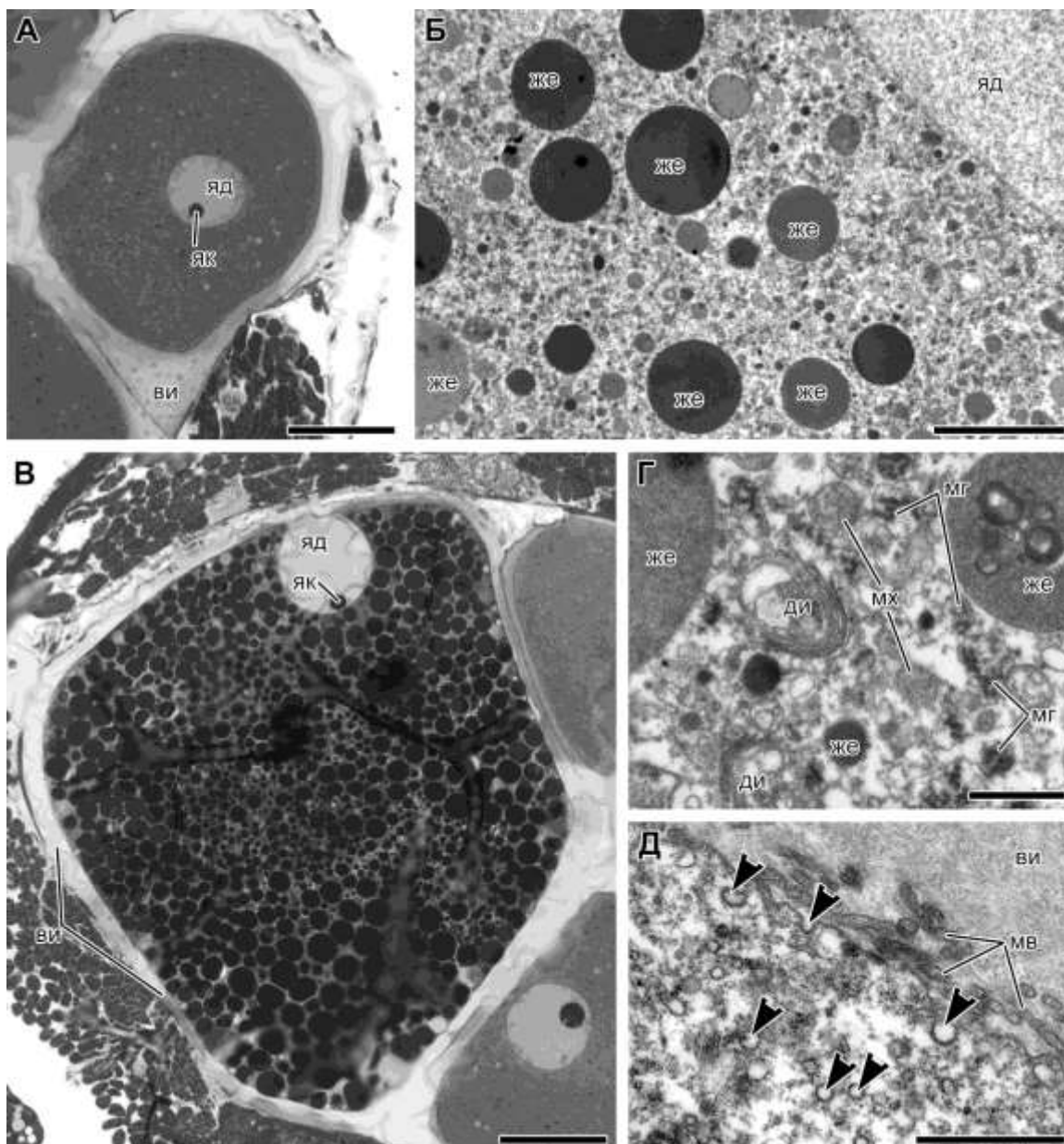


Рис. 35. Поздний вителлогенный ооцит *N. grossipes*. А, В — полутонкие срезы; Б, Г, Д — ТЭМ. А, Б, Д — начало стадии; В, Г — конец стадии. А, В — общий вид ооцитов; Б, Г — фрагменты ооплазмы; Д — край ооцита. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; ди — диктиосома; же — желточные гранулы; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мх — митохондрии; яд — ядро; як — ядрышко. Наконечники отмечают окаймлённые ямки и пузырьки. Масштабные отрезки: А, В — 50 мкм; Б, Г, Д — 1 мкм.

4.4.2.1. Формирование вителлиновой оболочки

Phoxichilidium (Рис. 38)

Вителлиновая оболочка впервые появляется у ранних вителлогенных ооцитов, под ВКМ, покрывающим ооцит (Рис. 38). Формирование вителлиновой оболочки происходит в два этапа: 1) формирование первичной аморфной (без видимой слоистой структуры) вителлиновой оболочки; 2) формирование слоистой вителлиновой оболочки (Petrova, Bogomolova, 2024a).

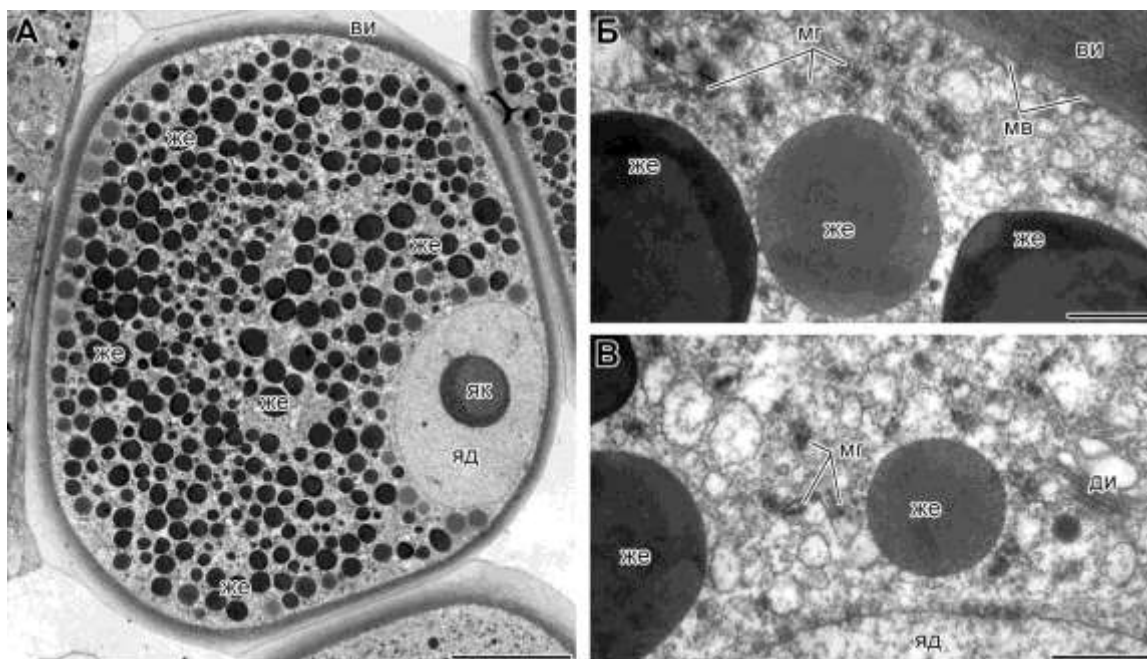


Рис. 36. Зрелый ооцит *P. femoratum*. ТЭМ. А — общий вид ооцита; Б, В — фрагменты цитоплазмы. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; ди — диктиосома; же — желточные гранулы; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А — 10 мкм; Б, В — 0,5 мкм.

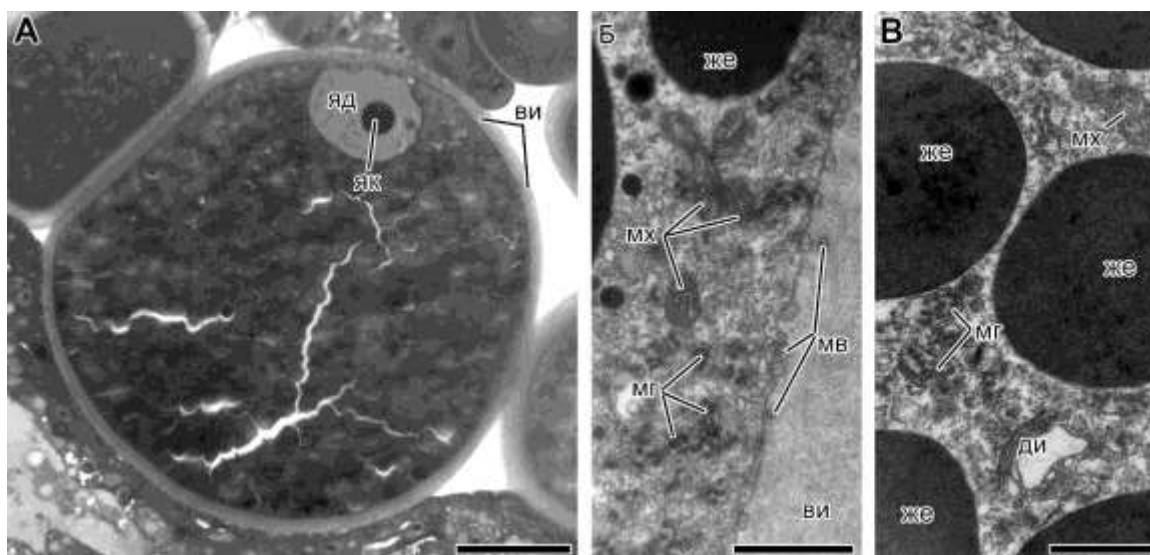


Рис. 37. Зрелый ооцит *N. brevistre*. А — полутонкий срез; Б, В — ТЭМ. А — общий вид ооцита; Б — край ооцита; В — фрагмент цитоплазмы. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; ди — диктиосома; же — желточные гранулы; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А — 20 мкм; Б, В — 1 мкм.

Аморфная вителлиновая оболочка появляется в самом начале вителлогенеза. В это время с оолеммой сливаются цистерны шЭПР, содержащие электронно-плотные гранулы (Рис. 38А), а на поверхности оолеммы появляются фрагменты аморфного материала (Рис. 30В), позднее они сливаются в сплошной слой (Рис. 30Б; 38А) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Слоистая вителлиновая оболочка формируется по мере продолжения вителлогенеза (Рис. 33А, 38Б). В диктиосомах начинают образовываться везикулы неправильной формы с волокнистым содержимым (Рис. 38В), которые сливаются с оолеммой (Рис. 38Г). На этом этапе цистерны шЭПР, содержащие электронно-плотные гранулы, по-прежнему

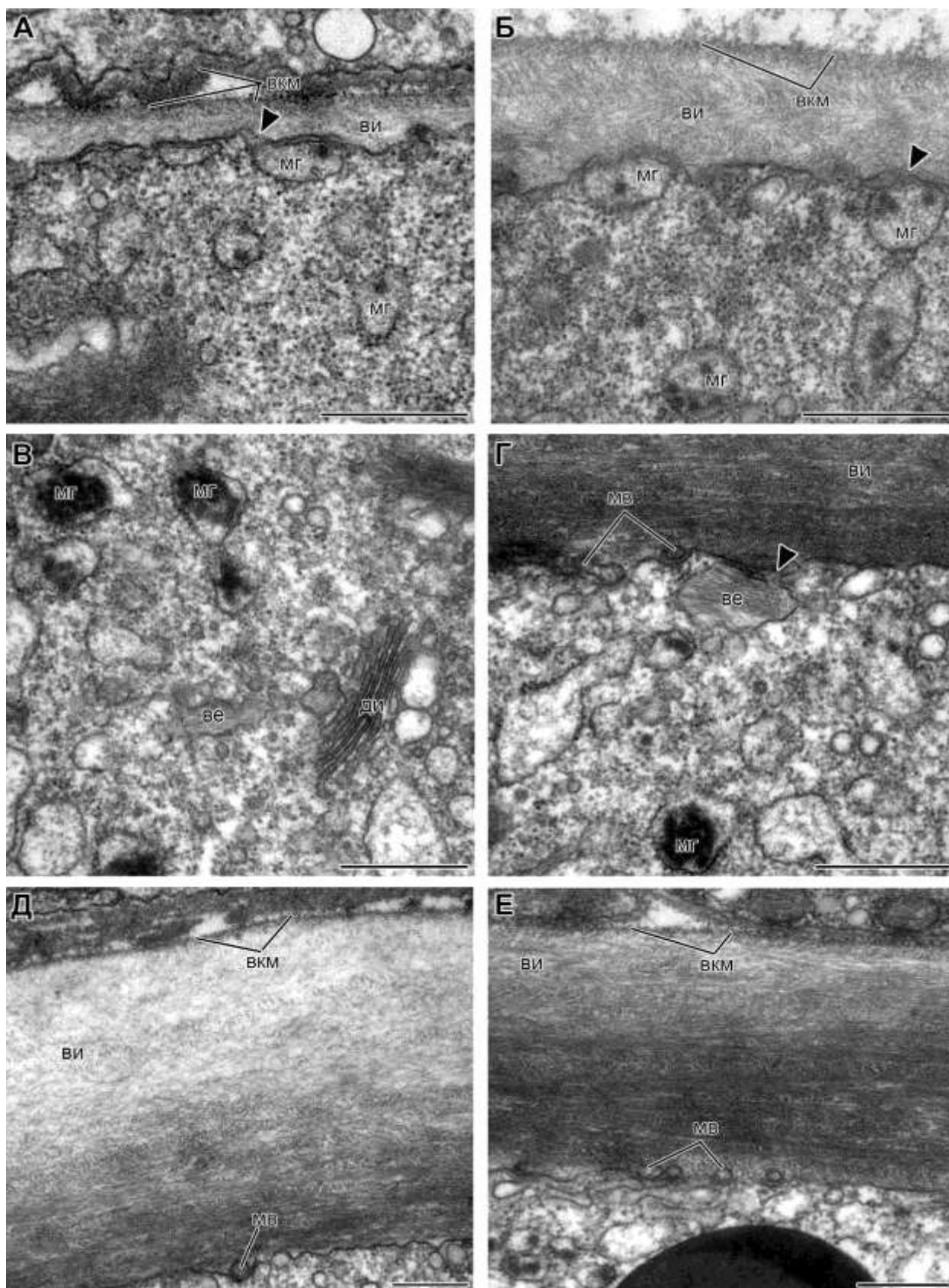


Рис. 38. Формирование вителлиновой оболочки у *P. femoratum*. ТЭМ. А, Б — последовательные стадии формирования оболочки у раннего вителлогенного ооцита; **В** — везикулы с волокнистым содержимым, формирующиеся в диктиосоме позднего вителлогенного ооцита; **Г** — слияние везикулы с волокнистым содержимым с оолеммой позднего вителлогенного ооцита; **Д** — вителлиновая оболочка позднего вителлогенного ооцита; **Е** — вителлиновая оболочка зрелого ооцита. Сокращения: ве — везикула с волокнистым содержимым; ви — вителлиновая оболочка; вкм — внеклеточный матрикс; ди — диктиосома; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами. Наконечники указывают места слияния цистерн шЭПР или везикул с оолеммой. Масштабные отрезки: А–Е — 0,5 мкм.

присутствуют по всему объему цитоплазмы и многочисленны (Рис. 33Б, В), но у поздних вителлогенных ооцитов они больше не были отмечены сливающимися с оолеммой (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Сформированная вителлиновая оболочка имеет слоистую структуру: внутри слоя волокна ориентированы в одном направлении, чередуются слои с различной ориентацией волокон. По мере утолщения оболочки её слои становятся тоньше и плотнее, уплотнение начинается с внутренних слоёв и постепенно захватывает внешние по мере роста ооцита (Рис. 38Д, Е). Толщина вителлиновой оболочки у поздних вителлогенных около 3–4 мкм (Рис. 33А; 38Д), в то время как у зрелых ооцитов — 2 мкм (Рис. 36А; 38Е) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

***Nymphon* (Рис. 39, 40)**

Формирование вителлиновой оболочки начинается с появления толстых, около 0,5 мкм в диаметре, поперечно-исчерченных волокон (Рис. 39А; 40А). На второй стадии под оолеммой скапливается множество палочковидных везикул с однородным электронно-плотным содержимым длиной около 0,5 мкм (Рис. 39Б; 40В, Г), образующихся в диктиосомах (Рис. 39В). У *N. grossipes* содержимое этих везикул под оолеммой становится волокнистым (наблюдаются везикулы с частично трансформированным содержимым), везикулы приобретают неправильно-округлую форму (Рис. 40В, Г). Возможно, состояние содержимого везикул зависит от качества фиксации. Кроме того, в диктиосомах образуются (Рис. 39Г; 40Б) и накапливаются под оолеммой (Рис. 39Д–Ж; 40А) мелкие везикулы с электронно-прозрачным содержимым, которые тоже были замечены сливающимися с оолеммой (Рис. 39Д, Е). У *Nymphon* цистерны шЭПР с электронно-плотными гранулами часто встречаются в непосредственном контакте с ней (Рис. 39В, Е, Ж; 40Б, Д, Е), хотя не было точно доказано, что они сливаются с оолеммой. Это всегда мелкие (около 0,25 мкм) цистерны, с небольшим числом гранул, даже если в ооплазме уже содержатся цистерны большего размера с десятками гранул.

Сформированная вителлиновая оболочка, как и у *Phoxichilidium*, имеет слоистую структуру: внутри слоя волокна ориентированы в одном направлении, чередуются слои с различной ориентацией волокон. Кроме того, у *Nymphon* вителлиновая оболочка содержит толстые, 0,25–1 мкм в поперечном сечении поперечно-исчерченные волокна, расположенные параллельно более тонким волокнам слоёв (Рис. 39З; 40Ж). Вителлиновая оболочка на всех этапах своего формирования интенсивно окрашивается фаллоидином (Рис. 39И; 40З). После откладки яиц и контакта с водой вителлиновая оболочка сильно

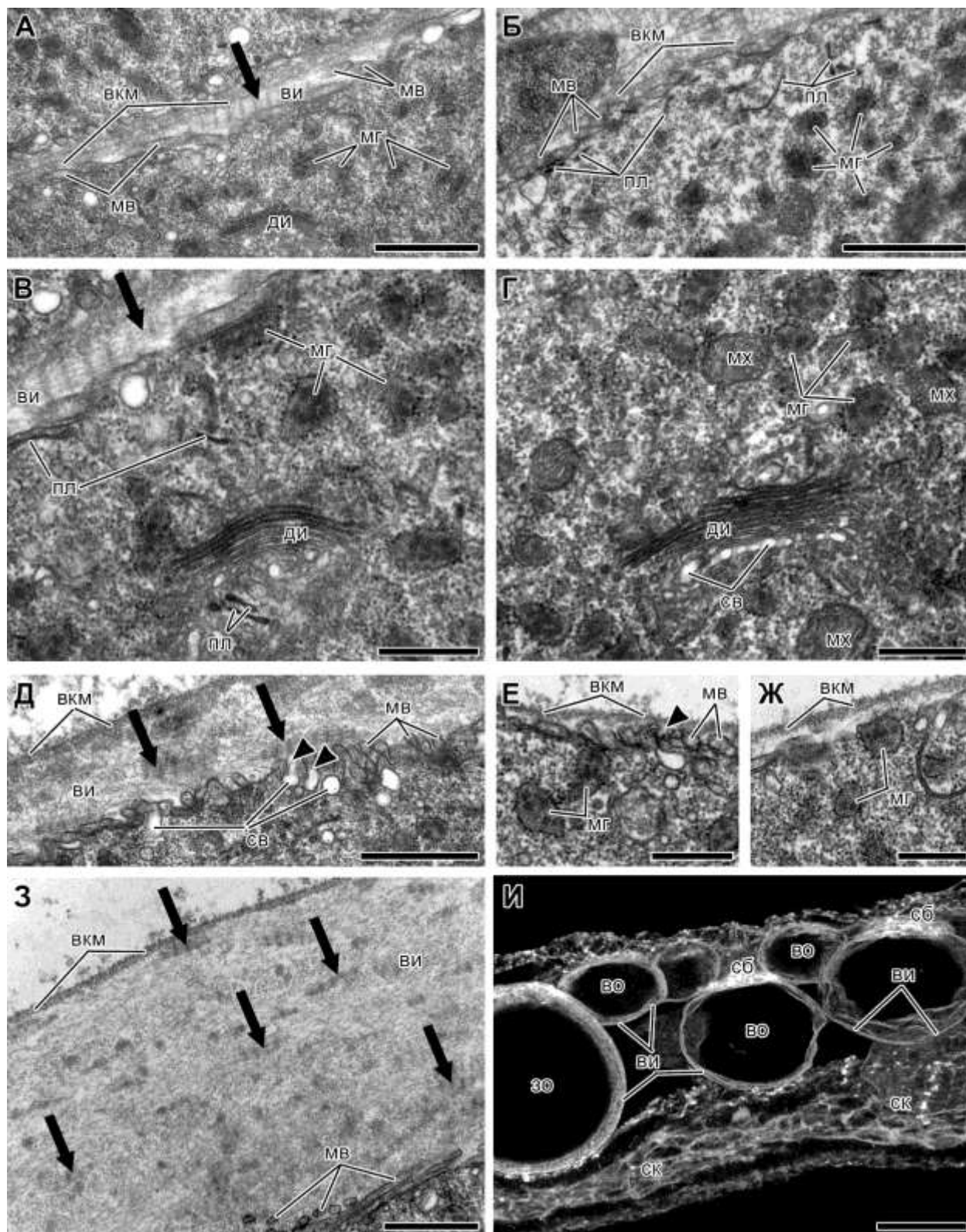


Рис. 39. Формирование вителлиновой оболочки у *N. brevivire*. А–З — ТЭМ; И — КЛСМ, окрашивание фаллоидином.
А — начало формирования вителлиновой оболочки у раннего вителлогенного ооцита; **Б** — палочковидные везикулы под оолеммой раннего вителлогенного ооцита; **В** — диктиосома с формирующимися палочковидными везикулами; **Г** — диктиосома с формирующимися электронно-прозрачными везикулами; **Д** — вителлиновая оболочка и сливающиеся с оолеммой электронно-светлые везикулы; **Е, Ж** — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами вблизи оолеммы; **З** — вителлиновая оболочка зрелого ооцита; **И** — фрагмент вителлария в сагиттальном разрезе. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; вкм — внеклеточный матрикс; ди — диктиосома; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мх — митохондрия; пл — палочковидные везикулы; сб — стебелёк; св — электронно-прозрачные везикулы; ск — средняя кишка. Стрелки отмечают поперечно исчерченные волокна; наконечники указывают места слияния цистерн шЭПР и везикул с оолеммой. Масштабные отрезки: **А, Б, Д, З** — 1 мкм; **В, Г, Е, Ж** — 0,5 мкм; **И** — 50 мкм.

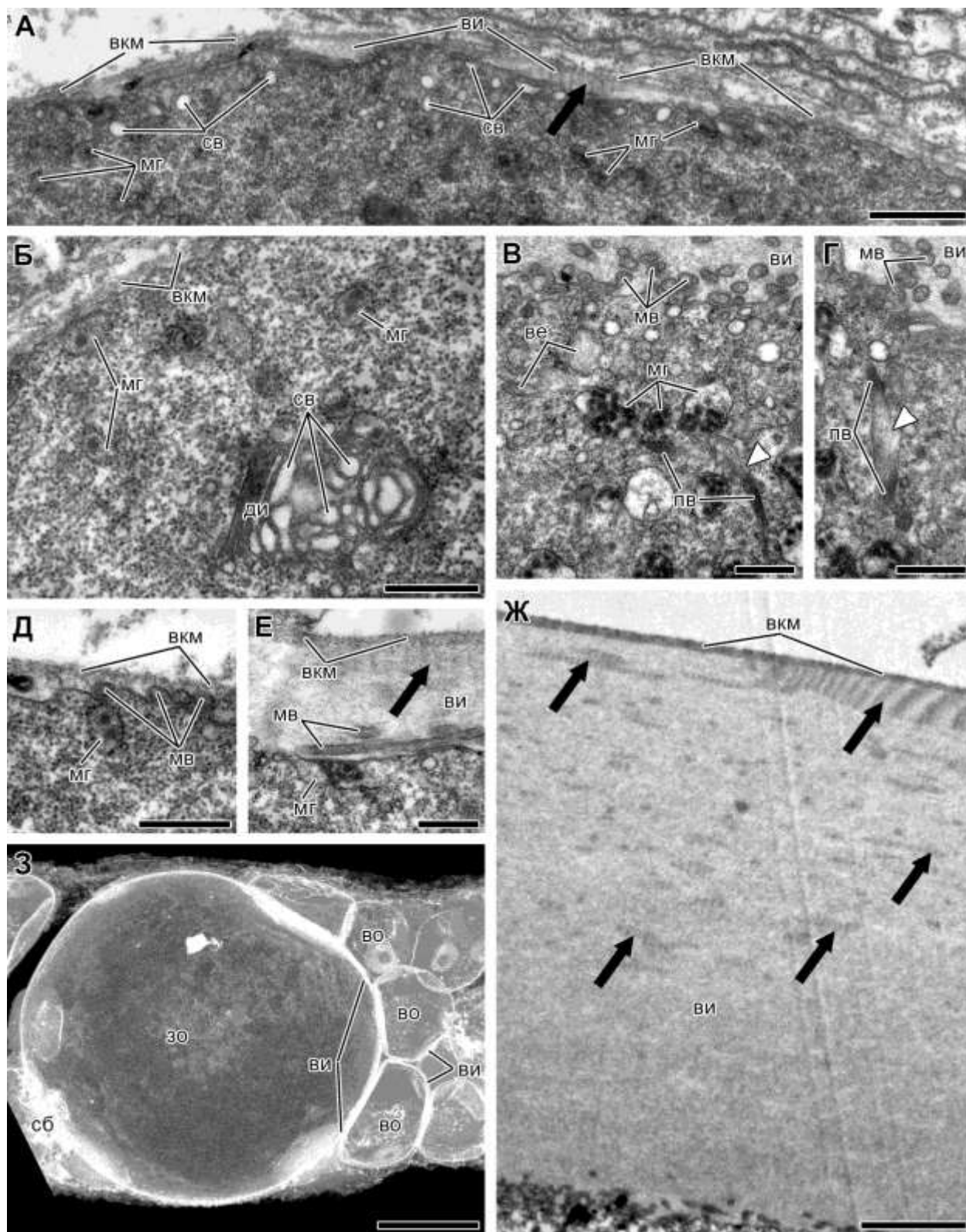


Рис. 40. Формирование вителлиновой оболочки у *N. grossipes*. А–Ж — ТЭМ; 3 — КЛСМ, окрашивание фаллоидином.
А — начало формирования вителлиновой оболочки у раннего вителлогенного ооцита; **Б** — диктиосома с формирующимися электронно-прозрачными везикулами; **В, Г** — палочковидные везикулы с трансформирующимся в волокнистое содержимым под оолеммой; **Д, Е** — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами под оолеммой; **Ж** — вителлиновая оболочка зрелого ооцита; **3** — фрагмент вителлярия, вид с дорсальной стороны.
Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; вкм — внеклеточный матрикс; во — вителлогенный ооцит; ди — диктиосома; зо — зрелый ооцит; мв — микроворсинки; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; пл — палочковидные везикулы; сб — стебелёк; св — электронно-прозрачные везикулы. Наконечники указывают места слияния цистерн шЭПР и везикул с оолеммой. Стрелки отмечают поперечно исчерченные волокна; белые наконечники указывают, где содержимое палочковидных везикул трансформируется в волокнистое. Масштабные отрезки: **А** — 1 мкм; **Б–Е** — 0,5 мкм; **Ж** — 1 мкм; **3** — 100 мкм.

набухает, разрыхляется, и расположение волокон теряет упорядоченность. Набухшая вителлиновая оболочка липкая и скрепляет отложенные яйца.

4.4.2.2. Митохондриальные облака

Phoxichilidium (Puc. 41)

У ранних вителлогенных ооцитов в ооплазме появляются участки с большей электронной плотностью, но свободные от органелл, а вокруг таких участков располагаются митохондрии (Рис. 30А; Рис. 41А). Соответствующие по расположению,

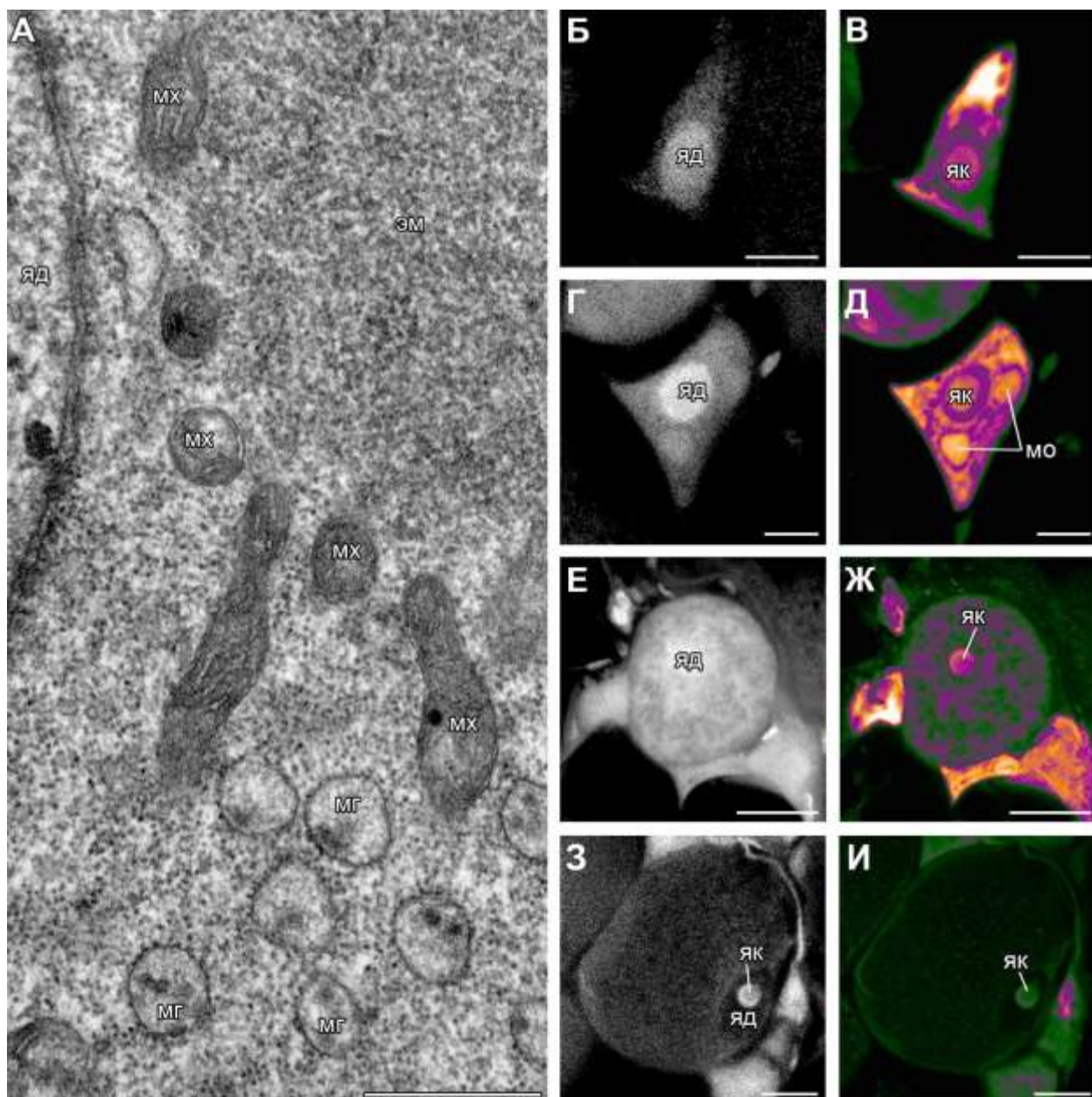


Рис. 41. Митохондриальные облака в ооцитах *P. femoratum*. А — ТЭМ; Б–И — КЛСМ: Б, Г, Е, З — окрашивание ДАПИ; В, Д, Ж, И — окрашивание йодидом пропидия: интенсивность флюоресценции отражена градиентом белый-оранжевый-фиолетовый-зелёный (по убыванию яркости). А — фрагмент митохондриального облака раннего вителлогенного ооцита; Б, В — поздний превителлогенный ооцит; Г, Д — ранний вителлогенный ооцит; Е, Ж — поздний вителлогенный ооцит; З, И — зрелый ооцит. Сокращения: мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мо — митохондриальное облако; мх — митохондрии; эм — электронно-плотный материал; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А — 0,5 мкм; Б–Д — 5 мкм; Е–И — 10 мкм.

форме и размеру структуры интенсивно окрашиваются йодидом пропидия, что свидетельствует о высокой концентрации РНК (Рис. 41Б–Д). У поздних вителлогенных ооцитов эти структуры рассеиваются и на ТЭМ больше не видны, йодидом пропидия окрашиваются мелкие участки цитоплазмы (Рис. 33А; 41Е, Ж). У зрелых ооцитов цитоплазма йодидом пропидия не окрашивается (Рис. 41З, И) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Nymphon (Рис. 42, 43)

Плотные, лишённые органелл участки ооплазмы появляются у крупных поздних превителлогенных ооцитов (Рис. 28А; 29А; 42А; 43А). У *N. brevirostre* разница в электронной плотности таких участков и основного объёма ооплазмы значительно ниже, чем у *N. grossipes* (Рис. 28А; 29А; 42А; 43А). У *N. grossipes* электронно-плотные участки не сплошные, а состоят из более мелких соприкасающихся между собой фрагментов, между которыми встречаются органеллы (Рис. 43А, Б).

По мере продолжения вителлогенеза крупные участки электронно-плотного материала распадаются на небольшие фрагменты, разделённые значительными

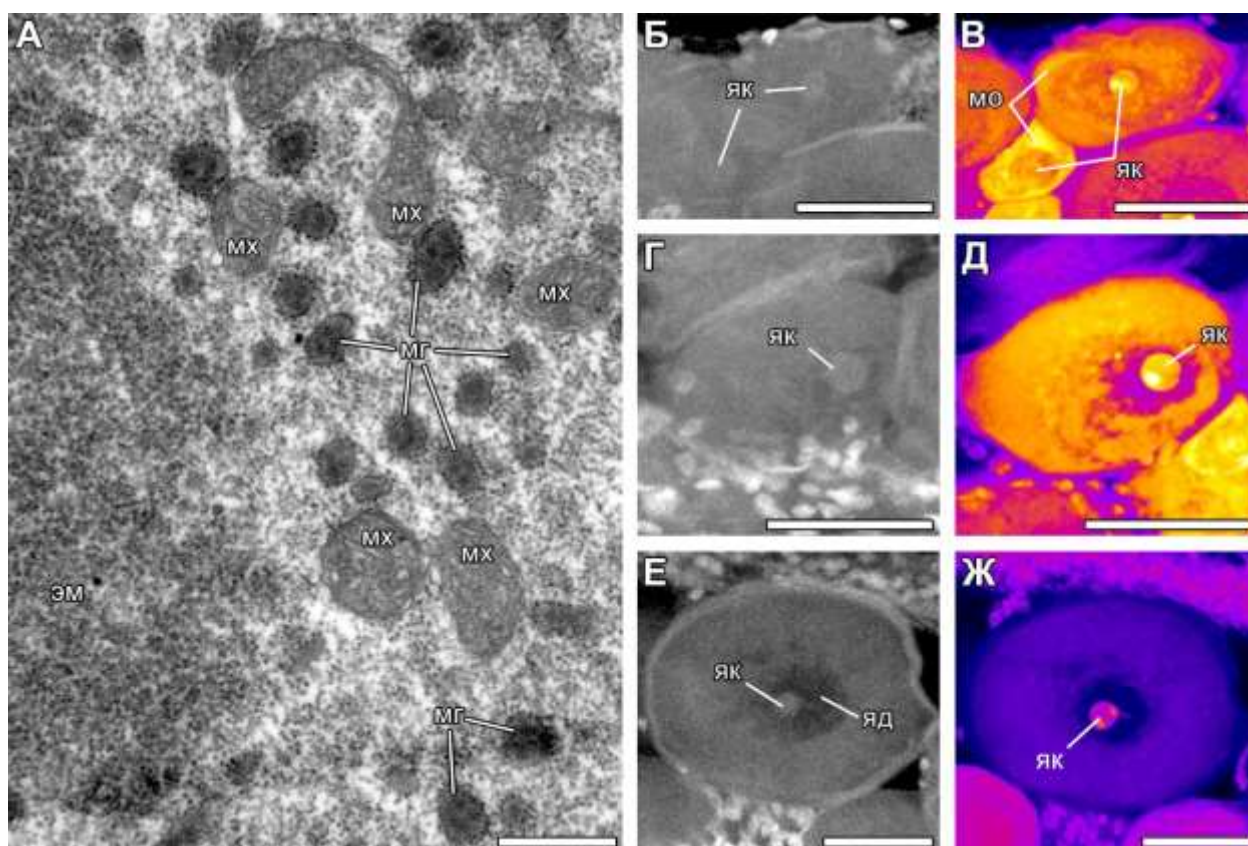


Рис. 42. Митохондриальные облака в ооцитах *N. brevirostre*. А — ТЭМ; Б–Ж — КЛСМ: Б, Г, Е — окрашивание ДАПИ; В, Д, Ж — окрашивание йодидом пропидия: интенсивность флуоресценции отражена градиентом белый-жёлтый-красный-пурпурный-синий (по убыванию яркости). А — фрагмент митохондриального облака позднего превителлогенного ооцита (в конце стадии); Б, В — поздний превителлогенный ооцит (в левом нижнем углу) и ранний вителлогенный ооцит (вверху, посередине); Г, Д — поздний вителлогенный ооцит; Е, Ж — поздний вителлогенный, почти зрелый ооцит. Сокращения: мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мо — митохондриальное облако; мх — митохондрии; эм — электронно-плотный материал; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А — 0,5 мкм; Б–Ж — 50 мкм.

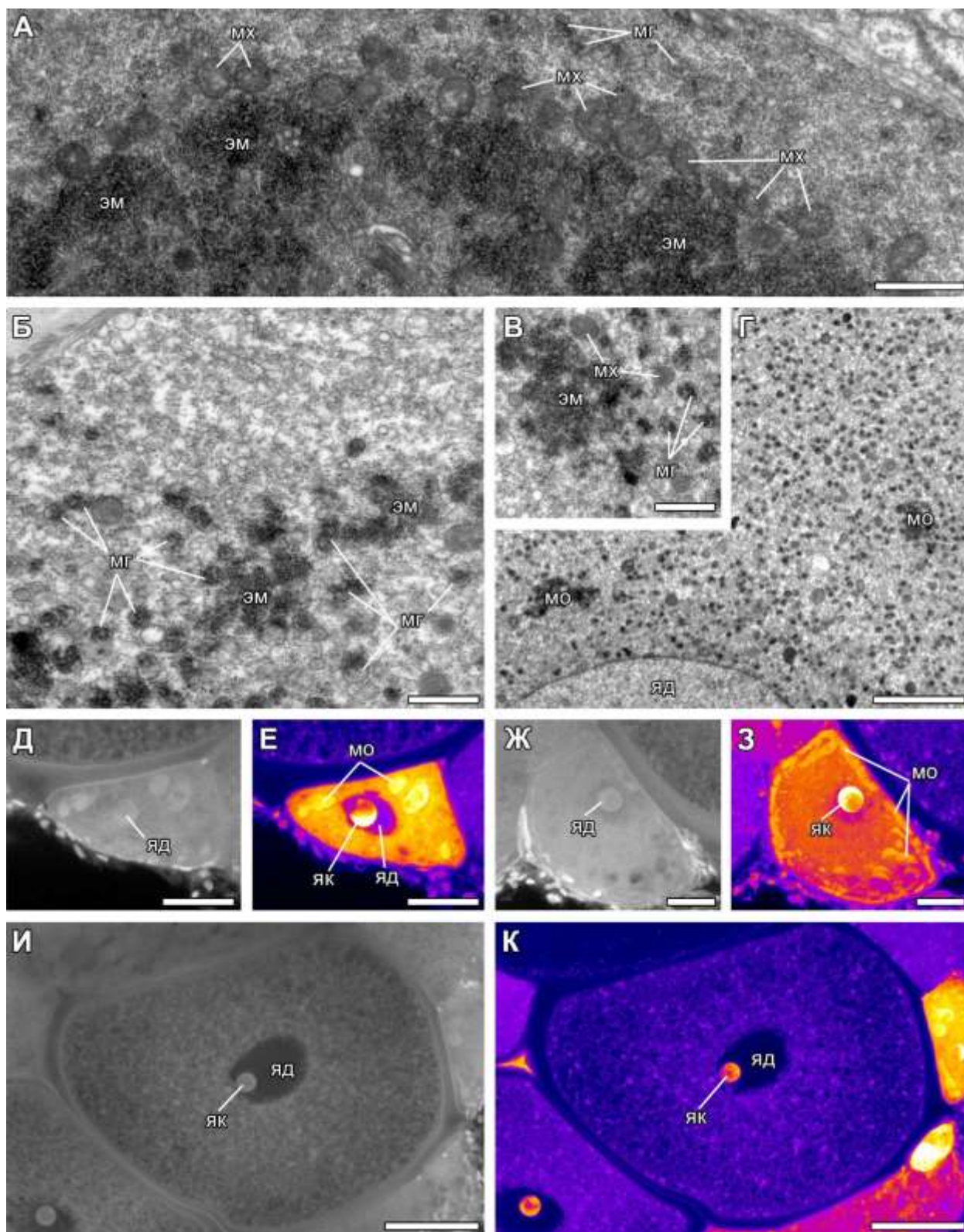


Рис. 43. Митохондриальные облака в ооцитах *N. grossipes*. А–Г — ТЭМ; Д–К — КЛСМ: Д, Ж, И — окрашивание ДАПИ; Е, З, К — окрашивание йодидом пропидия: интенсивность флюоресценции отражена градиентом белый-жёлтый-красный-пурпурный-синий (по убыванию яркости). А — фрагмент митохондриального облака позднего превителлогенного ооцита (в конце стадии); Б — фрагмент митохондриального облака раннего вителлогенного ооцита (в конце стадии); В — участок электронно-плотного материала в ооплазме раннего вителлогенного ооцита; Г — участок ооплазмы раннего вителлогенного ооцита с фрагментами электронно-плотного материала; Д, Е — поздний превителлогенный ооцит; Ж, З — ранний вителлогенный ооцит; И, К — поздний превителлогенный ооцит. Сокращения: мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; мо — митохондриальное облако; мх — митохондрии; эм — электронно-плотный материал; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А–В — 1 мкм; Г — 5 мкм; Д–К — 50 мкм.

пространствами обычной ооплазмы. У *N. brevirostre* у поздних вителлогенных ооцитов участки электронно-плотной цитоплазмы перестают быть заметны (Рис. 34А). У *N. grossipes* фрагменты затем собираются в тонкие пластинки в поверхностном слое (крупные ранние вителлогенные ооциты) (Рис. 32А), концентрации митохондрий по их краю больше не наблюдается (Рис. 43Б). У небольших поздних вителлогенных ооцитов *N. grossipes* отдельные фрагменты электронно-плотной субстанции ещё встречаются в ооплазме (Рис. 43В, Г), но к созреванию ооцита рассасываются полностью.

У обоих видов *Nymphon* в цитоплазме ооцитов окрашиваются йодидом пропидия участки, соответствующие по форме, размерам и расположению участкам электронно-плотной цитоплазмы (Рис. 42Б–Ж; 43Д–К), наблюдаемым на ТЭМ. При этом, у *N. grossipes* (Рис. 43Д–К) окрашивание значительно контрастнее, чем у *N. brevirostre* (Рис. 42Б, Ж). Цитоплазма зрелых ооцитов йодидом пропидия не окрашивается

4.4.2.3. Стебельки

У всех изученных нами видов вителлогенные ооциты сохраняют связь со стенкой яичника посредством нескольких специализированных клеток, составляющих стебелёк (Рис. 44А; 45). Базальная сторона клеток стебелька образует сложную поверхность контакта с ооцитом (Рис. 44А; 45), которая меняет свой внешний вид в течение периода вителлогенеза (Рис. 46–48). По структуре цитоплазмы клетки стебелька сходны с клетками стенки яичника, но содержат больше микротрубочек и меньше шЭПР (Рис. 44Д, Е; 47А, Б, Г; 48А); везикулы и цитоскелет в клетках стебелька в основном сосредоточены вблизи ооцита (Рис. 44В) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Клетки стебелька дифференцируются, когда поздний превителлогенный ооцит начинает выпячиваться через стенку яичника; это единственные клетки, от которых ооцит не отделён ВКМ (Рис. 27А, Б). Поверхность контакта с ооцитом на этой стадии гладкая (Рис. 46А; 47А) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

С началом вителлогенеза и синтеза вителлиновой оболочки оолемма начинает формировать микроворсинки, и они особенно многочисленны в зоне контакта со стебельком (Рис. 46Б, 47В; 48Б). Клетки стебелька образуют ветвящиеся выросты цитоплазмы, направленные навстречу микроворсинкам оолеммы (Рис. 46Б, В). Выросты клеток стебелька и микроворсинки ооцита переплетаются (Рис. 46Б, 47В; 48Б) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

У вителлогенных ооцитов оолемма образует окаймлённые ямки, захватывающие кончики выростов клеток стебелька, и окаймлённые пузырьки, содержимое которых напоминает цитоплазму выростов клеток стебелька (Рис. 46Г; 47Б, Д; 48А, Б). По мере

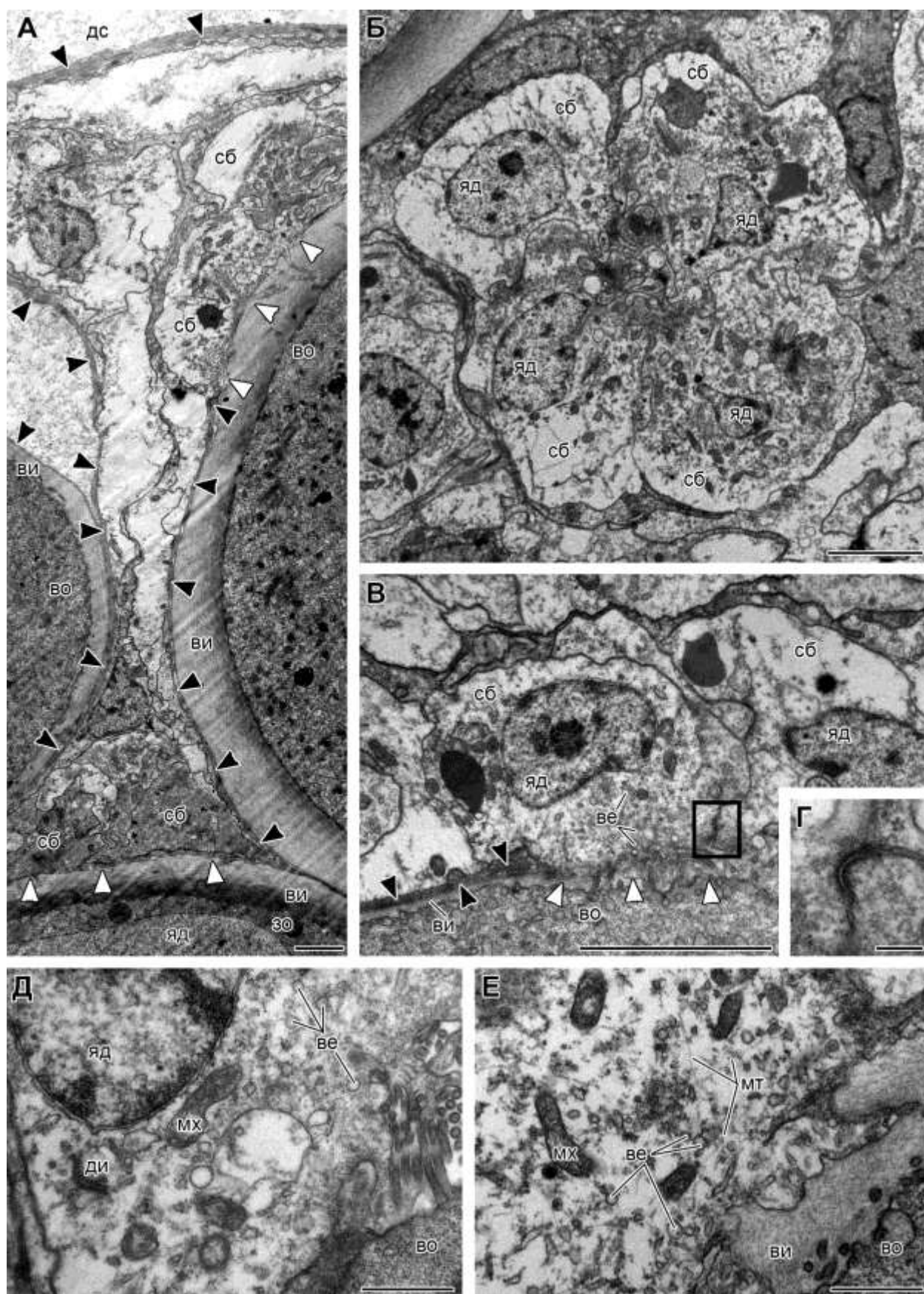


Рис. 44. Стебельки ооцитов *P. femoratum*. ТЭМ. А — фрагмент стенки яичника с двумя стебельками; **Б** — поперечный срез через стебелёк; **В** — продольный срез через стебелёк; **Г** — контакт между клетками стебелька; **Д, Е** — фрагменты клеток стебелька в зоне их контакта с ооцитами. Сокращения: ве — везикулы; ви — вителлиновая оболочка; во — вителлогенный ооцит; ди — диктиосома; дс — дорсальный синус гемоцеля; зо — зрелый ооцит; мт — микротрубочки; мх — митохондрии; сб — клетки стебелька; яд — ядро. Чёрные наконечники отмечают ВКМ; белые наконечники отмечают зону контакта стебелька с ооцитом. Масштабные отрезки: **А–В** — 2 мкм; **Г** — 0,2 мкм; **Д, Е** — 0,5 мкм.

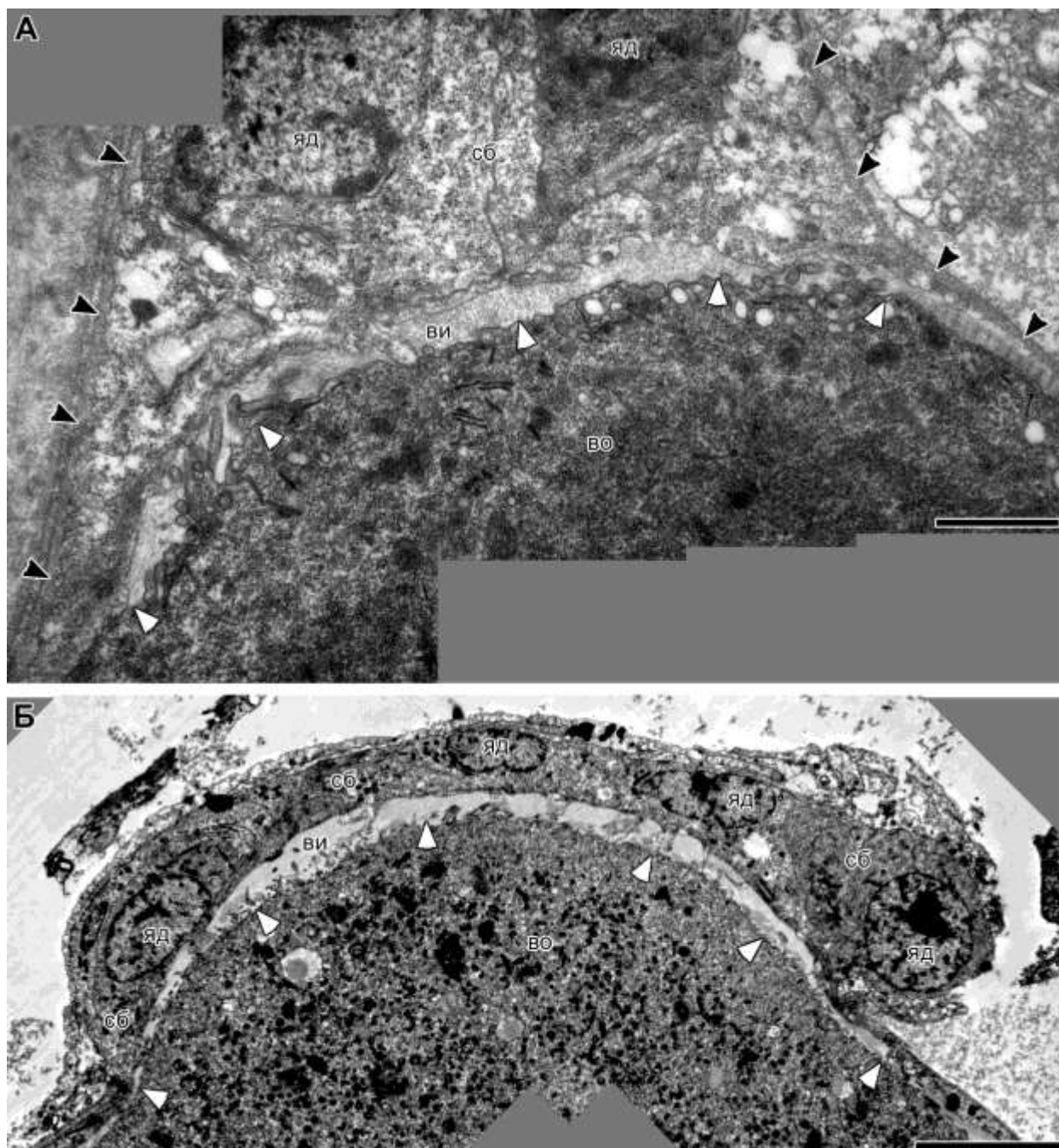


Рис. 45. Количество клеток в составе стебельков ооцитов у *N. brevirostre* и *N. grossipes*. ТЭМ. Продольные срезы через стебельки ранних вителлогенных ооцитов: **А** — *N. brevirostre*; **Б** — *N. grossipes*. Чёрные наконечники отмечают ВКМ; белые наконечники отмечают зону контакта стебелька с ооцитом. Сокращения: ви – вителлиновая оболочка; во – вителлогенный ооцит; сб – стебелёк; яд – ядро. Масштабные отрезки: **А** — 1 мкм; **Б** — 5 мкм.

утолщения вителлиновой оболочки вырасты клеток стебелька удлиняются, проникают сквозь оболочку на всю её толщину и достигают оолеммы (Рис. 46Г; 47В; 48В), при этом, окаймлённые ямки и пузырьки наблюдаются до конца вителлогенеза (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Стебельки зрелых ооцитов сохраняют вырасты, проникающие в толщу вителлиновой оболочки, однако они уже не достигают оолеммы (Рис. 46Д; 47; 48Г) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Ниже описаны особенности стебельков у разных видов.

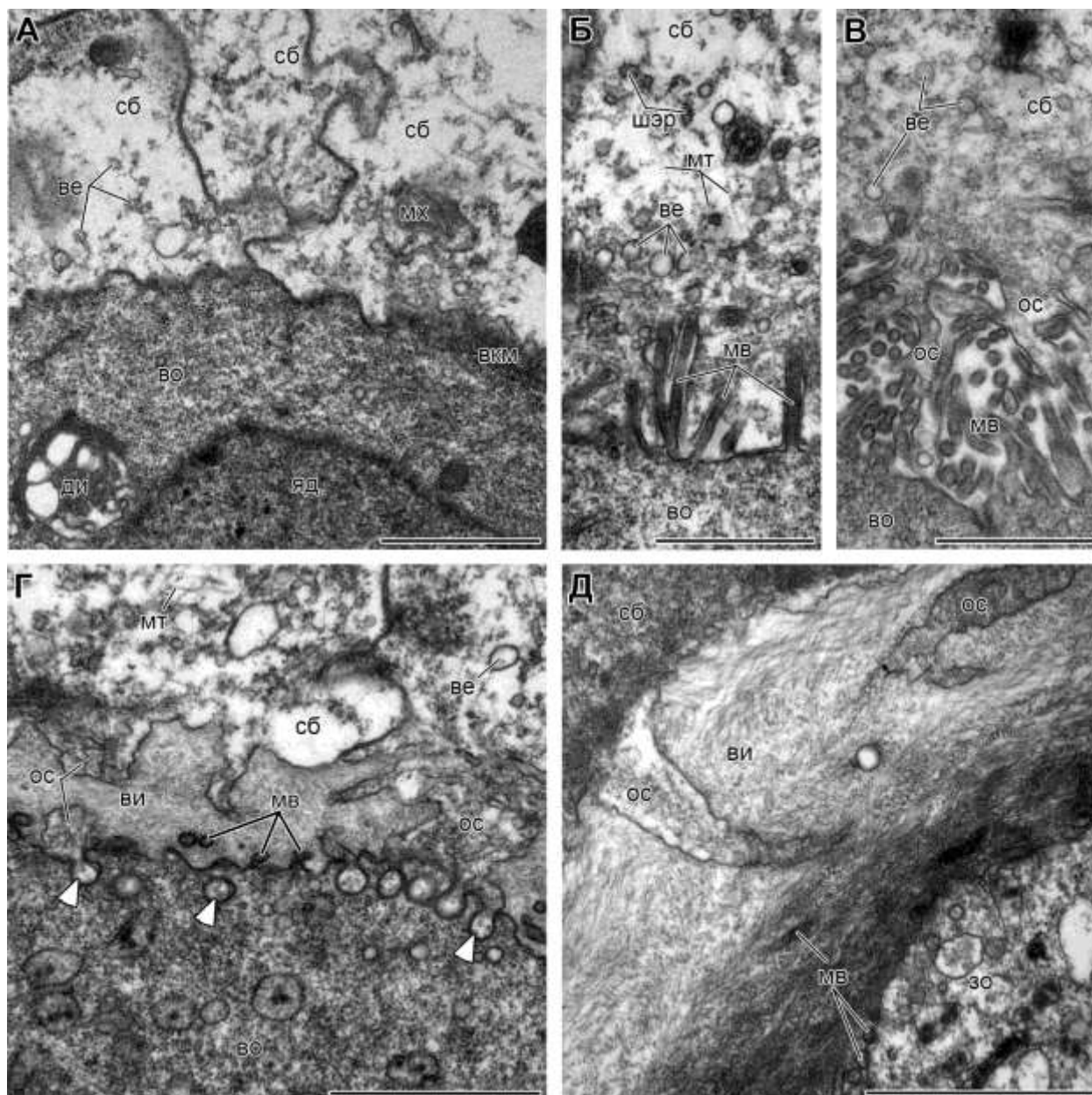


Рис. 46. Изменение зоны контакта стебелька с ооцитом в течение вителлогенеза у *P. femoratum*. ТЭМ. Участок зоны контакта стебелька: А — с поздним превителлогенным ооцитом; Б–Г — с ранним вителлогенным ооцитом; Д — со зрелым ооцитом. Наконечники отмечают окаймлённые ямки и пузырьки. Сокращения: ве – везикулы; ви – вителлиновая оболочка; вкм – внеклеточный матрикс; во – вителогенный ооцит; ди – диктиосома; зо – зрелый ооцит; мв – микроворсинки ооцита; мт – микротрубочки; мх – митохондрии; ос – отростки клеток стебелька; сб – стебелёк; шэр – шероховатый эндоплазматический ретикулум. Масштабные отрезки: А–Д — 1 мкм.

***Phoxichilidium* (Puc. 44, 46, 49)**

Стебелёк *P. femoratum* представляет собой розетку из четырех соматических клеток (Рис. 44Б). В центре стебелька клетки интердигитируют и образуют лабиринт складок (Рис. 44Б, В). В своей базальной части, то есть близко к ооциту, они соединяются друг с другом клеточными контактами (Рис. 44В, Г) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

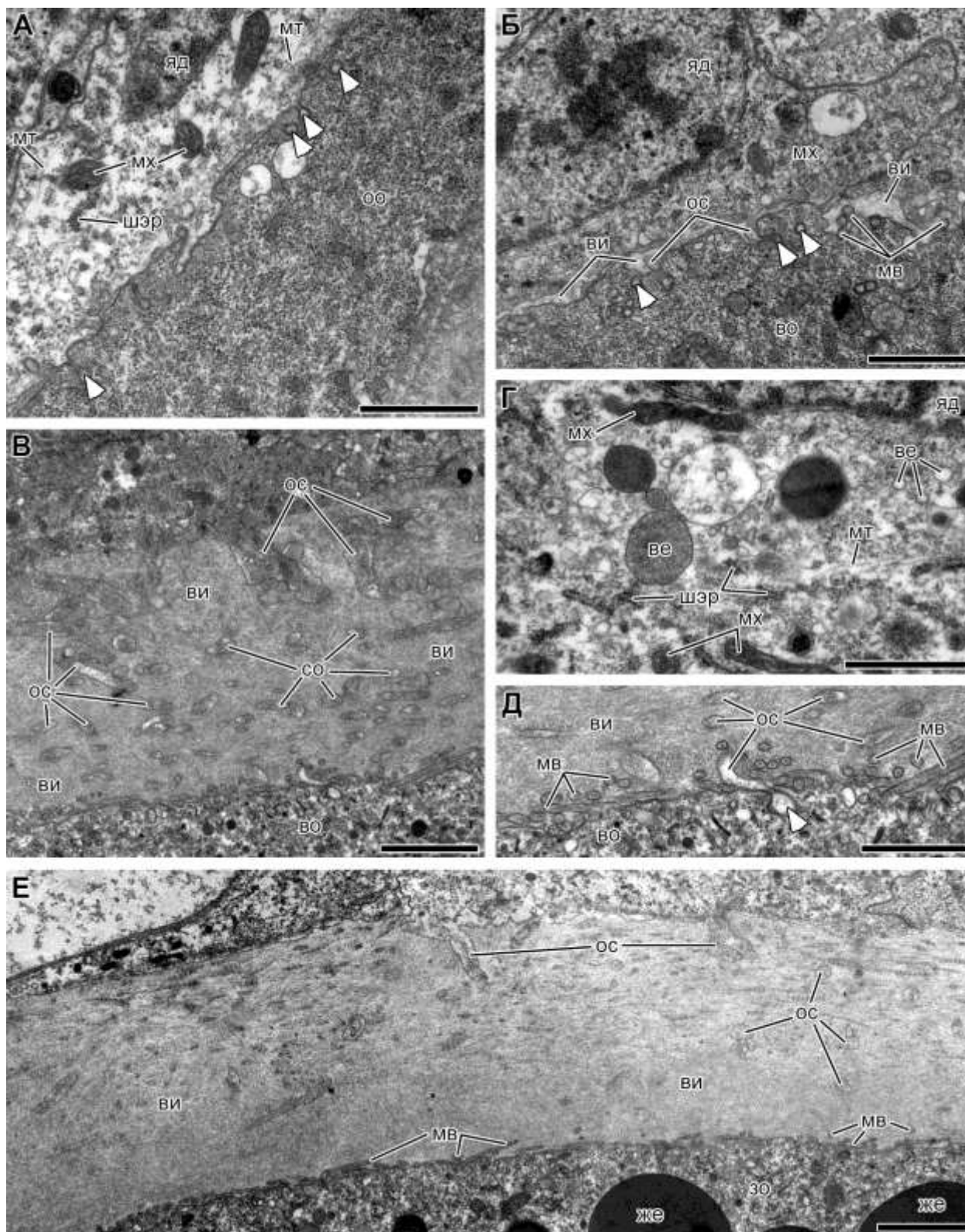


Рис. 47. Изменение зоны контакта стебелька с ооцитом в течение вителлогенеза у *N. brevisrostris*. ТЭМ. Участок зоны контакта стебелька: А — с поздним превителлогенным ооцитом; Б — с ранним вителлогенным ооцитом; В — с поздним вителлогенным ооцитом; Г — участок цитоплазмы клетки стебелька позднего вителлогенного ооцита; Д — участок зоны контакта стебелька с поздним вителлогенным ооцитом; Е — участок зоны контакта стебелька со зрелым ооцитом. Наконечники отмечают окаймлённые ямки и пузырьки. Сокращения: ве — везикулы; ви — вителлиновая оболочка; во — вителлогенный ооцит; же — желточные гранулы; зо — зрелый ооцит; мв — микроворсинки ооцита; мт — микротрубочки; мх — митохондрии; оо — превителлогенный ооцит; ос — отростки клеток стебелька; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум. Масштабные отрезки: А–Д — 1 мкм. Масштабные отрезки: А, Б, Г, Д — 1 мкм; В, Е — 2 мкм.

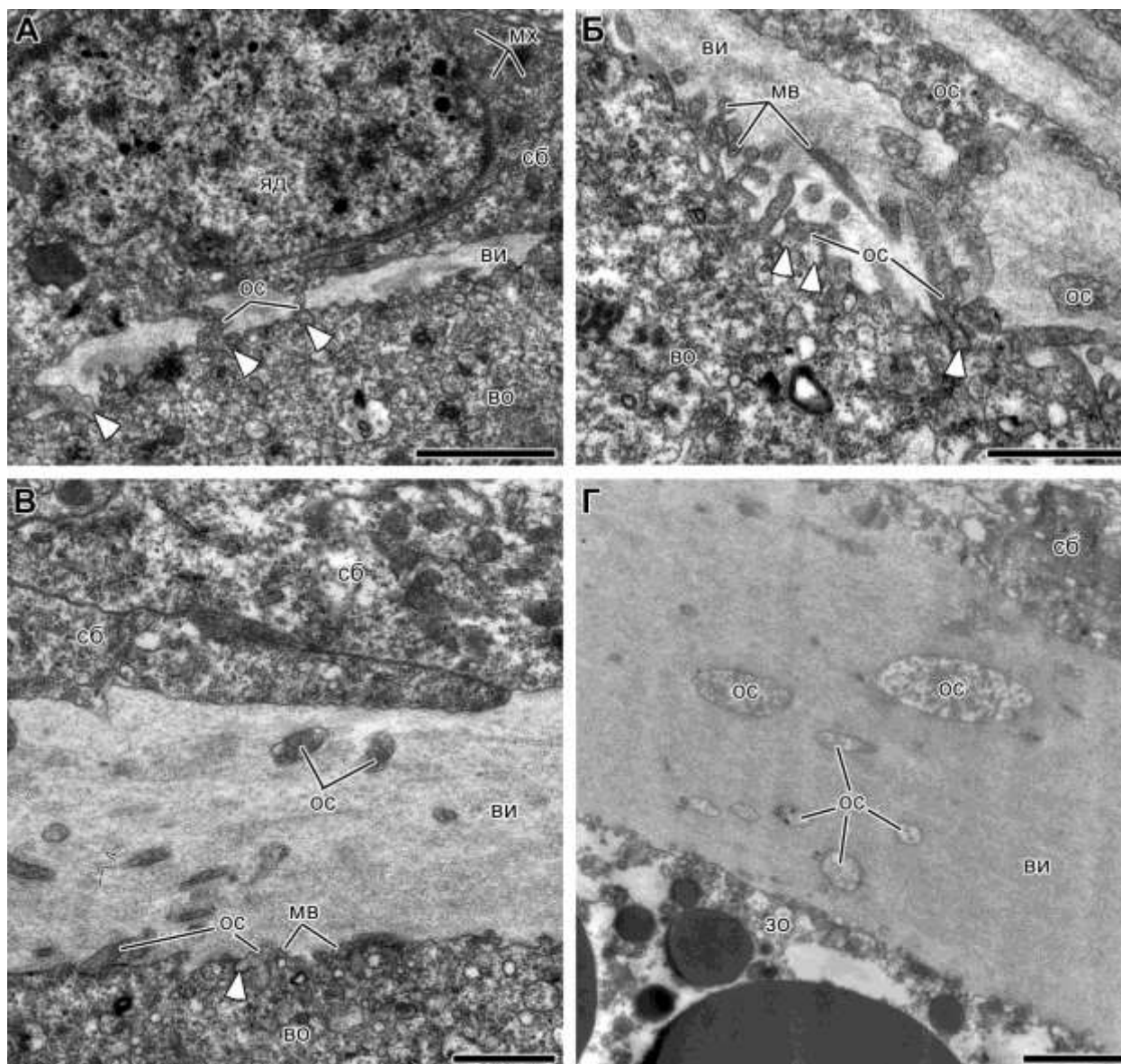


Рис. 48. Изменение зоны контакта стебелька с ооцитом в течение вителлогенеза у *N. grossipes*. ТЭМ. Участок зоны контакта стебелька: **А, Б** — с ранним вителлогенным ооцитом; **В** — с поздним вителлогенным ооцитом; **Г** — со зрелым ооцитом. Наконечники отмечают окаймлённые ямки и пузырьки. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; во — вителлогенный ооцит; мв — микроворсинки ооцита; мх — митохондрии; оо — отростки клеток стебелька; сб — стебелёк. Масштабные отрезки: **А, Г** — 2 мкм; **Б, В** — 1 мкм.

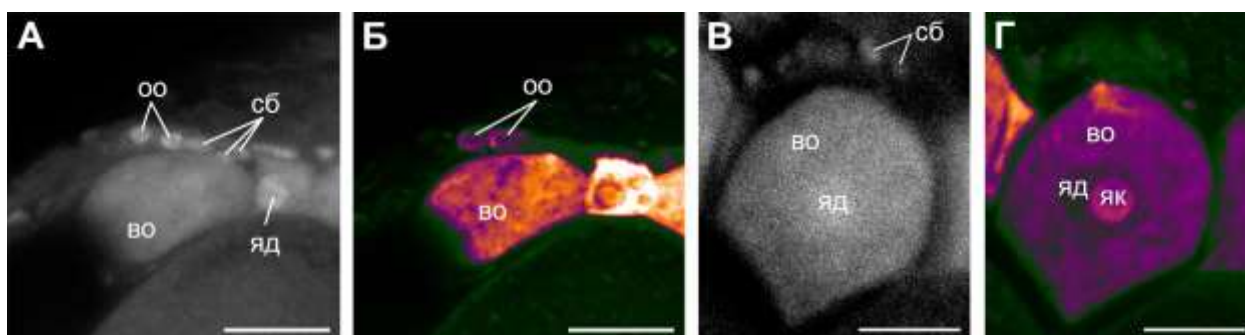


Рис. 49. Распределение РНК в вителлогенных ооцитах *P. femoratum*. КЛСМ: **А, В** — окрашивание ДАПИ; **Б, Г** — окрашивание йодидом пропидия: интенсивность флюоресценции отражена градиентом белый-оранжевый-фиолетовый-зелёный (по убыванию яркости). **А, Б** — ранние вителлогенные ооциты; **В, Г** — поздние вителлогенные ооциты. Сокращения: во — вителлогенный ооцит; оо — ядра превителлогенных ооцитов в стенке яичника; сб — ядра клеток стебелька; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: **А, Б** — 5 мкм; **В, Г** — 10 мкм.

У поздних превителлогенных и вителлогенных ооцитов ооплазма в районе контакта со стебельком окрашивается йодидом пропидия с более высокой интенсивностью, чем в других областях (Рис. 49) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

***Nymphon* (Рис. 45, 47, 48)**

У *N. brevirostre* и *N. grossipes* различается количество клеток в стебельках (Рис. 45). Стебельки *N. brevirostre* состоят из примерно четырёх-шести клеток, в то время как у *N. grossipes* — более чем восьми клеток. Видимого градиента при окрашивании вителогенных ооцитов йодидом пропидия не наблюдается. У обоих видов стебельки интенсивно окрашиваются фаллоидином (Рис. 39И; 403).

4.5. Гистологическое и ультраструктурное строение семенника

У всех изученных видов эпителиальная стенка семенника, отделена от горизонтальной септы щелевидным синусом, выстланным ВКМ стенки яичника и ВКМ горизонтальной септы. На некоторых участках этот синус может быть не выражен из-за соприкосновения или слияния двух слоёв ВКМ (Рис. 50А; 51А, Б, Г, Д; 52). Со стороны кишки и стенки тела синус между гонадой и листками горизонтальной септы расширяется (Рис. 50А; 51А, Б; 52А, В).

Строение семенника сходно и в его туловищной части, и по всей длине педальных отростков (Рис. 51; 52), изменяется только объём полости семенника. В передней половине туловищной части семенника и в слепо заканчивающихся передних педальных отростках просвет узкий, далее назад в туловищной части он расширяется (Рис. 53А, Б; 54А, В), и в педальных отростках ног 2–4-й пары, имеющих семяпроводы, просвет занимает большую часть площади гонады на срезе (Рис. 51Б; 52Д). В просвете располагаются зрелые сперматозоиды (Рис. 50А, Б; 51В). Просвет смещён дорсомедиально из-за неравномерной толщины эпителия (Рис. 53А–В; 54А, В) (Petrova, Bogomolova, 2024b). Вентральная часть эпителия семенника зародышевая и утолщенная, а дорсальная часть стерильна, тонкая (Рис. 53В; 54А, В; 55А–В).

В зародышевой части основной объём эпителия занимают формирующиеся половые клетки (см. раздел 4.7 Сперматогенез и строение сперматозоида), которые располагаются группами (Рис. 53В; 54А, В; 55В). Соматические клетки эпителия расположены между половыми, немногочисленные, узкие, не везде на срезе их базальные участки контактируют с ВКМ (Рис. 53В; 54А, В, Г, Д; 55В, Г). Соматические клетки образуют отростки, которые окружают и разделяют группы половых клеток (Рис. 53В, Ж; 54Г, Д; 55В, Г) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

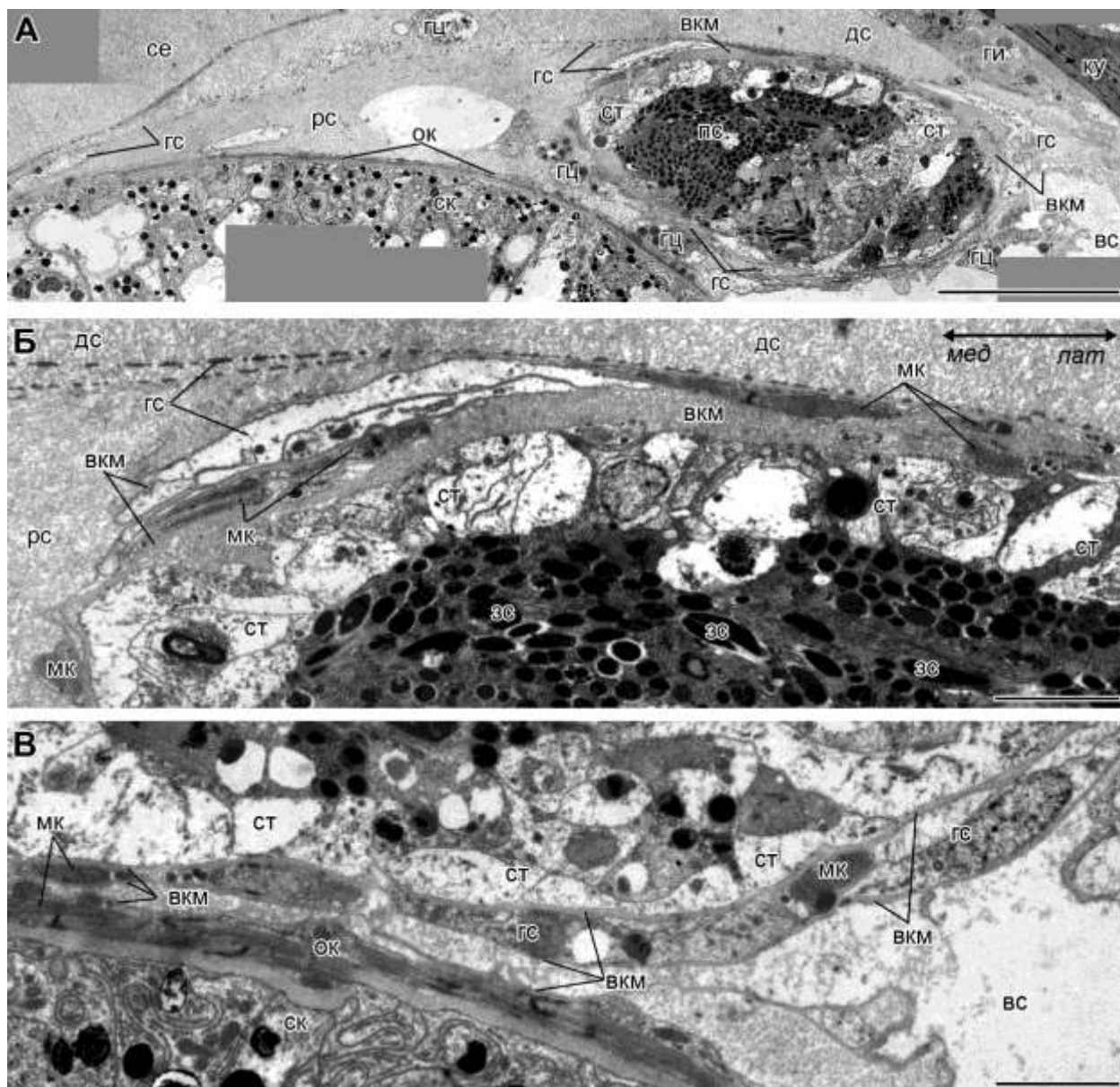


Рис. 50. Взаимное расположение семенника и горизонтальной септы у *P. femoratum*. ТЭМ. Поперечные срезы через туловище. А — семенник и горизонтальная септа (одна ветвь семенника); Б — фрагмент дорсальной стенки семенника; В — фрагмент вентральной стенки семенника. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; ги — гиподерма; гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; дс — дорсальный синус гемоцеля; зс — зрелые сперматозоиды; ку — кутикула; лат — латеральное направление; мед — медиальное направление; мк — мышечная клетка; ок — обкладка средней кишки; пс — полость семенника; рс — репродуктивный синус гемоцеля; се — сердце; ст — стенка семенника. Масштабные отрезки: А — 25 мкм; Б, В — 5 мкм.

На дорсальной стороне, в стерильном участке эпителий значительно тоньше и состоит только из соматических клеток, соединённых друг с другом многочисленными апикальными контактами (Рис. 53В, Д, Е; 54Б; 55А, Б) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Как в вентральной, так и в дорсальной стенке семенника эпителиальные клетки имеют округлые ядра с рассеянными по всему объёму гетерохроматиновыми гранулами. Электронно-прозрачная цитоплазма богата микротрубочками, содержит отдельные митохондрии и редкие цистерны шЭПР (Рис. 53Д, З; 54Б, Г, Д; 55) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

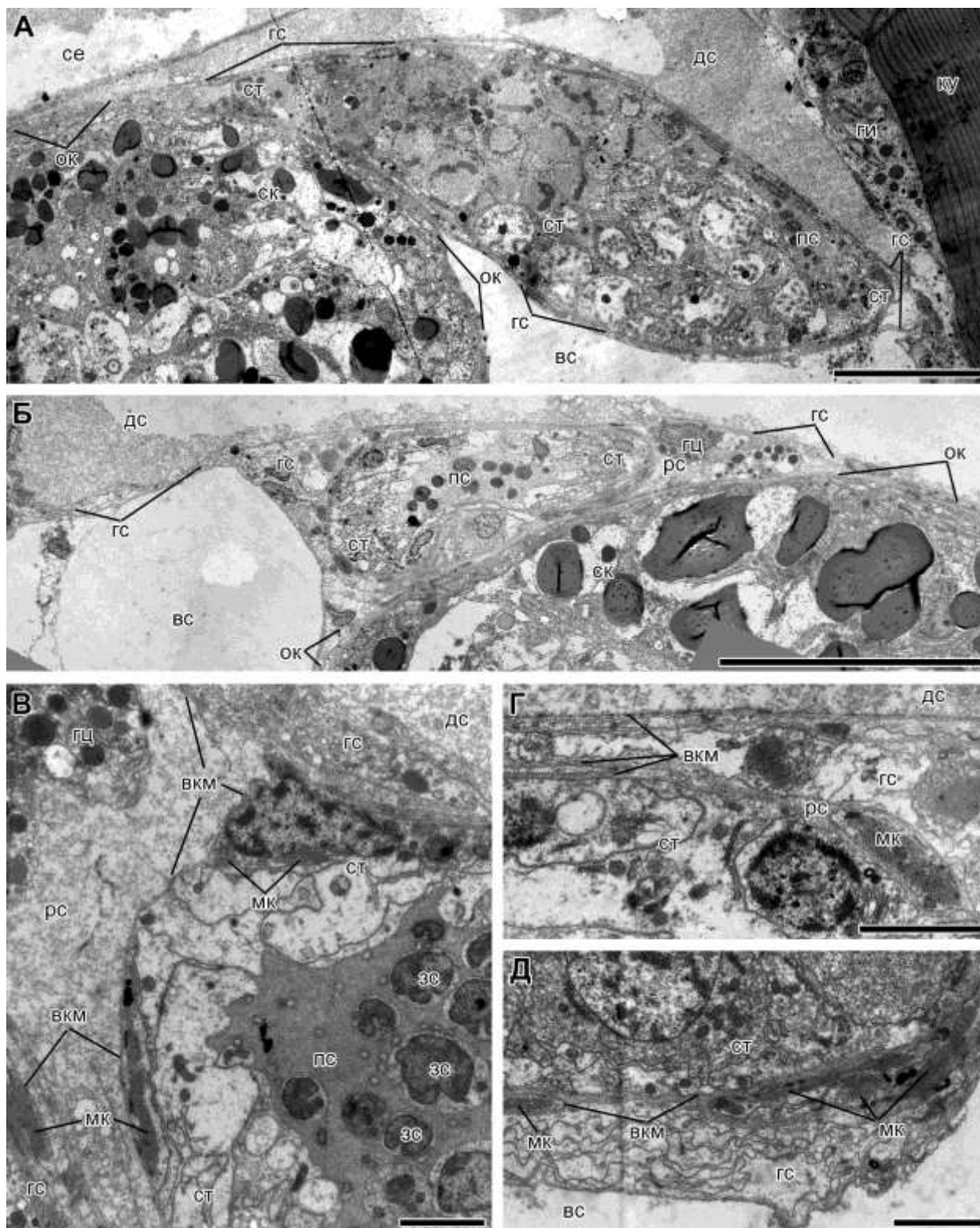


Рис. 51. Взаимное расположение семенника и горизонтальной септы у *N. brevivostre*. ТЭМ. Поперечные срезы. А — семенник и горизонтальная септа в туловище; Б — семенник и горизонтальная септа в проксимальной части коксы 2; В — фрагмент дорсо-медиальной стенки семенника; Г — фрагмент дорсальной стенки семенника; Д — фрагмент вентральной стенки семенника. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; ги — гиподерма; гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; дс — дорсальный синус гемоцеля; зс — зрелые сперматозоиды; ку — кутикула; мк — мышечная клетка; ок — обкладка средней кишки; пс — полость семенника; рс — репродуктивный синус гемоцеля; се — сердце; ст — стенка семенника. Масштабные отрезки: А, Б — 20 мкм; В–Д — 2 мкм.

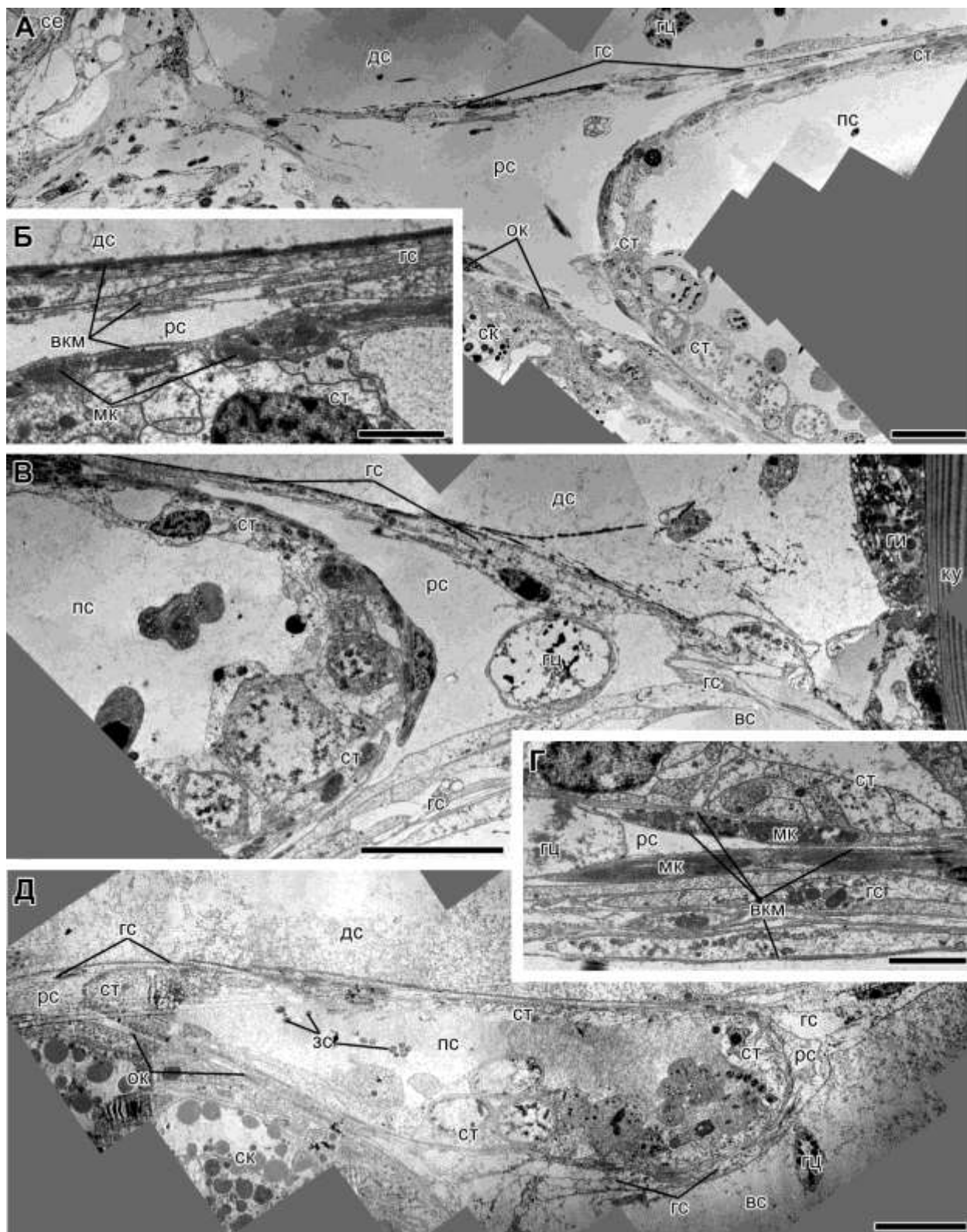


Рис. 52. Взаимное расположение семенника и горизонтальной септы у *N. grossipes*. ТЭМ. А — медиальная часть семенника и горизонтальной септы в туловище; Б — фрагмент дорсальной стенки семенника; В — латеральная часть семенника и горизонтальной септы; Г — фрагмент вентральной стенки семенника; Д — семенник и горизонтальная септа в проксимальной части коксы 2. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; ги — гиподерма; гс — горизонтальная септа; гц — гемоцит; дс — дорсальный синус гемоцеля; ку — кутикула; мк — мышечная клетка; ок — обкладка средней кишки; пс — полость семенника; рс — репродуктивный синус гемоцеля; се — сердце; ст — стенка семенника. Масштабные отрезки: А, В — 10 мкм; Б, Г, Д — 2 мкм.

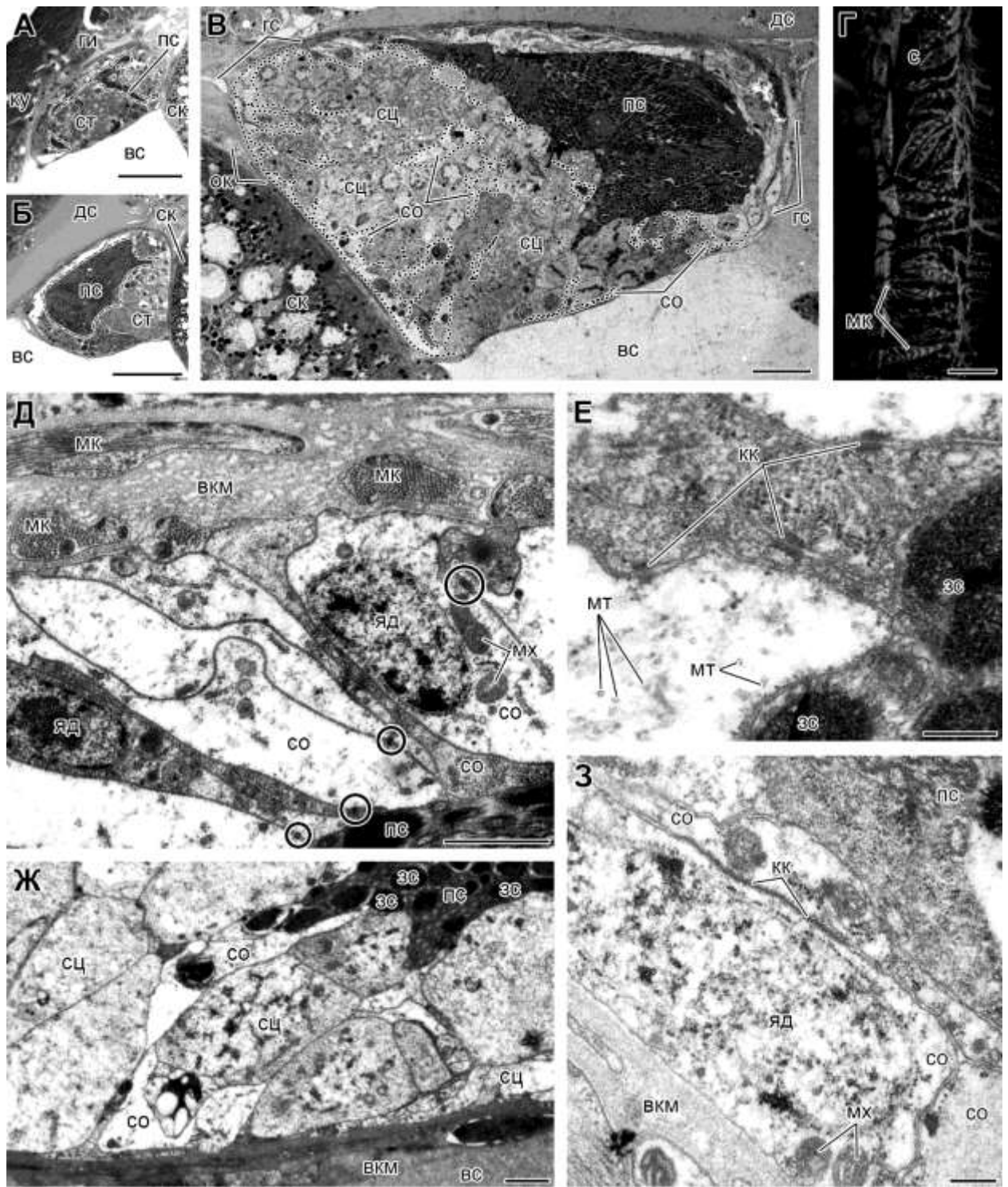


Рис. 53. Строение стенки семенника *P. femoratum*. **А, Б** — полутонкие срезы; **В, Д–З** — ТЭМ; **Г** — КЛСМ, окрашивание фаллоидином. **А** — поперечный срез одной ветви семенника в 1-м туловищном сегменте; **Б** — поперечный срез одной ветви семенника в 3-м туловищном сегменте; **В** — поперечный срез через семенник (3-й сегмент туловища) при большем увеличении; **Г** — фрагмент семенника в туловище, вид с дорсальной стороны; **Д** — фрагмент дорсальной стенки семенника в туловище; **Е** — апикальные части клеток дорсальной стенки; **Ж** — вентральная стенка семенника в туловище; **З** — щелевой контакт между соматическими клетками вентральной стенки. Пунктир на **А** и **Б** отмечает границы полости семенника; точки **В** очерчивают контуры соматических клеток стенки семенника. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; ги — гиподерма; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; зс — зрелые сперматозоиды; кк — клеточный контакт; ку — кутикула; мк — мышечная клетка; мт — микротрубочки; мх — митохондрии; ок — обкладка средней кишки; пс — полость семенника; с — семенник; ск — средняя кишка; со — соматические клетки стенки семенника; ст — стенка семенника; сц — сперматоциты на разных стадиях развития; яд — ядро. Кругочками обведены клеточные контакты. Масштабные отрезки: **А, Б, Г** — 50 мкм; **В** — 10 мкм; **Д, Ж** — 1 мкм; **Е, З** — 0,2 мкм.

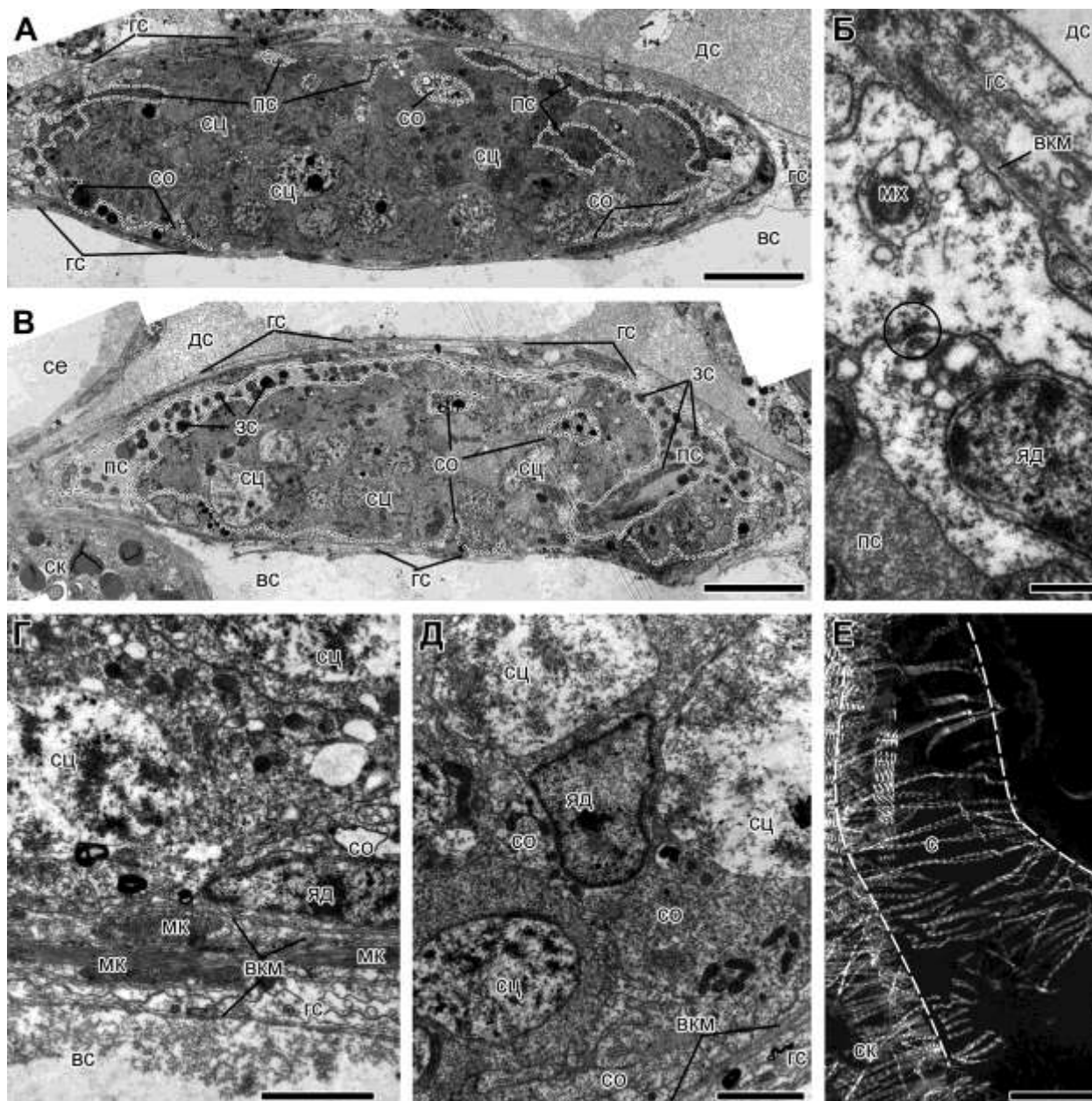


Рис. 54. Строение стенки семенника *N. brevirostre*. А–Д — ТЭМ; Е — КЛСМ, окрашивание фаллоидином. А — поперечный срез одной ветви семенника в 1-м туловищном сегменте; Б — фрагмент дорсальной стенки семенника; В — поперечный срез одной ветви семенника в 3-м туловищном сегменте; Г, Д — фрагменты вентральной стенки семенника в туловище; Е — участок семенника в туловище, вид с дорсальной стороны. Пунктир на А и Б отмечает границы полости семенника; точки на А и Б обозначают контуры соматических клеток стенки семенника; белый пунктир на Е обозначает границы семенника. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; зс — зрелые сперматозоиды; мк — мышечная клетка; мх — митохондрии; пс — полость семенника; с — семенник; ск — средняя кишка; со — соматические клетки стенки семенника; ст — стенка семенника; сц — сперматозоиды на разных стадиях развития; яд — ядро. Кругочками обведены клеточные контакты. Масштабные отрезки: А, В — 10 мкм; Б — 0,5 мкм; Г, Д — 1 мкм; Е — 20 мкм.

Семенник и в туловищной части, и в педальных отростка на всём их протяжении окружён кольцевыми мышечными клетками (Рис. 50Б, В; 51В–Д; 52Б, Г; 53Г; 54Е; 55) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Phoxichilidium (Рис. 50; 53)

Дорсальный листок септы *P. femoratum* на промежутке от сердца до семенника представлен только слоем ВКМ (Рис. 50А). Этот ВКМ представлен рядом электронно-

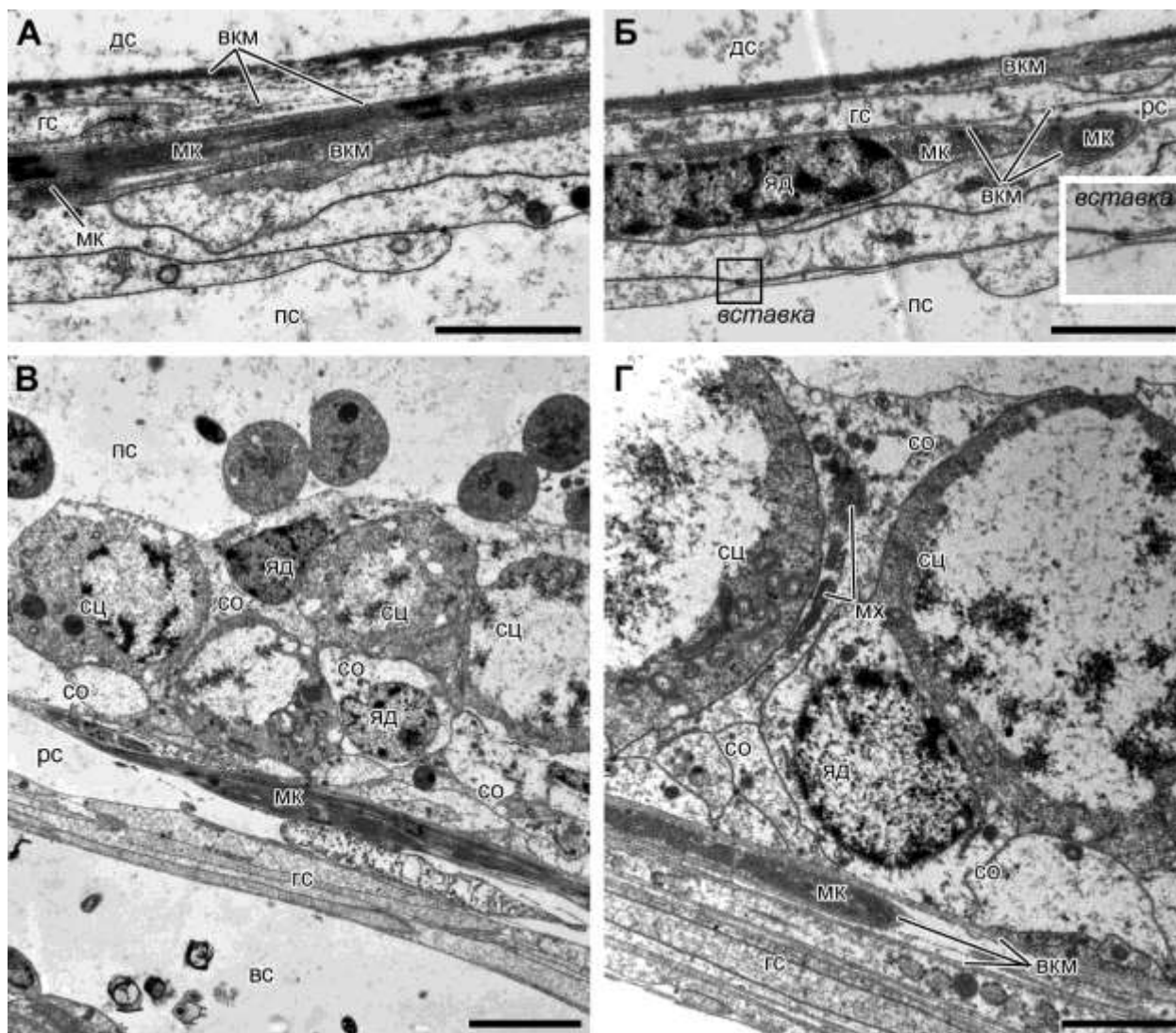


Рис. 55. Структура стенки семенника *N. grossipes*. ТЭМ. Поперечные срезы. А, Б — фрагменты дорсальной стенки семенника в туловище; В, Г — фрагменты вентральной стенки семенника в туловище. Вставка на Б показывает клеточный контакт при большем увеличении. Сокращения: вкм — внеклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; мк — мышечная клетка; мх — митохондрии; пс — полость семенника; рс — репродуктивный синус гемоцеля; со — соматические клетки стенки семенника; сц — сперматозоиды на разных стадиях развития; яд — ядро. Масштабные отрезки: А, Б, Г — 2 мкм; В — 10 мкм.

плотных фрагментов размером примерно $1 \times 0,25$ мкм (Рис. 50А, Б). Над дорсальной стороной семенника септа тоже практически лишена клеток, её такой же характерный фрагментированный ВКМ прилегает к ВКМ семенника (Рис. 50А, Б). ВКМ семенника и септы сливаются в единый слой везде, кроме медиально-ориентированной стенки семенника (Рис. 50). В педальных отростках ВКМ септы и стенки семенника не разделены промежутком и сливаются в единый слой (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Просвет семенника очень плотно заполнен зрелыми сперматозоидами, так что они соприкасаются друг с другом (Рис. 50А; 53В) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

На дорсальной стороне эпителий толстый: 2–5 мкм, образован столбчатыми клетками (Рис. 53Д). На некоторых участках, где полость семенника плотно заполнена многочисленными сперматозоидами и расширена, клетки эпителия дорсальной стенки

уплощаются, и их очертания на срезе принимают неправильную форму (Рис. 53В). В вентральном эпителии иногда встречаются щелевые контакты между соматическими клетками (Рис. 53З) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

ВКМ эпителия семенника с дорсальной стороны очень толстый и губчатый, мышечные клетки лежат в его толще и местами прилегают к эпителию семенника (Рис. 50Б; 53Д). С вентральной стороны слой ВКМ намного тоньше (Рис. 50В; 53Ж) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

***Nymphon* (Рис. 51; 52; 54; 55)**

Септа окружает семенник непрерывным слоем клеток по всей площади стенки семенника (Рис. 51А, Б; 52А, В, Д). ВКМ септы тонкий, как правило, с ВКМ стенки семенника не сливается, хотя расстояние между ними может быть очень небольшим (Рис. 51В–Г; 52Б, Г; 55). Медиально и латерально синус, отгороженный листками горизонтальной септы, расширяется, причём, у *N. grossipes* в большей степени, чем у *N. brevirostre* (Рис. 51А; 52А, В).

Зрелые сперматозоиды никогда не заполняют просвет семенника полностью, лежат свободно, на расстоянии друг от друга (Рис. 51В; 54В).

Дорсальный эпителий тонкий: 0,5–3 мкм, образован уплощёнными клетками (Рис. 54А–В; 55А, Б).

ВКМ стенки семенника тонкий. Мышечные клетки лежат как в стенке семенника, так и в горизонтальной септе (Рис. 54; 55). У *N. grossipes* мускульная обкладка семенника усилена по сравнению с *N. brevirostre*, в основном, за счёт увеличения числа клеток, лежащих в горизонтальной септе, а не в стенке самого семенника.

4.6. Семяпровод

Семяпровод устроен одинаково у всех изученных видов. В ходильных ногах 2–4-й пар у *Phoxichilidium* и 3–4-й у *Nymphon* pedalные отростки продолжают семяпроводами. Семяпровод идёт диагонально к стенке тела в толще септы. Возле стенки тела семяпровод изгибается и огибает дивертикул средней кишки, переходя на вентральную сторону к гонопору, расположенному в дистальной части коксы 2 (Рис. 8Ж; 56А, В; 57А, Б, Д, Ж) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Семяпровод подразделён на две зоны. В проксимальной части семяпровода (почти $\frac{3}{4}$ его длины) его стенка имеет такую же структуру, что и дорсальная стенка семенника. Мышечные клетки встречаются в толстом ВКМ, одевающем семяпровод, и в собственно эпителиальной стенке семяпровода, кольцевые, в совокупности образуют несколько слоёв

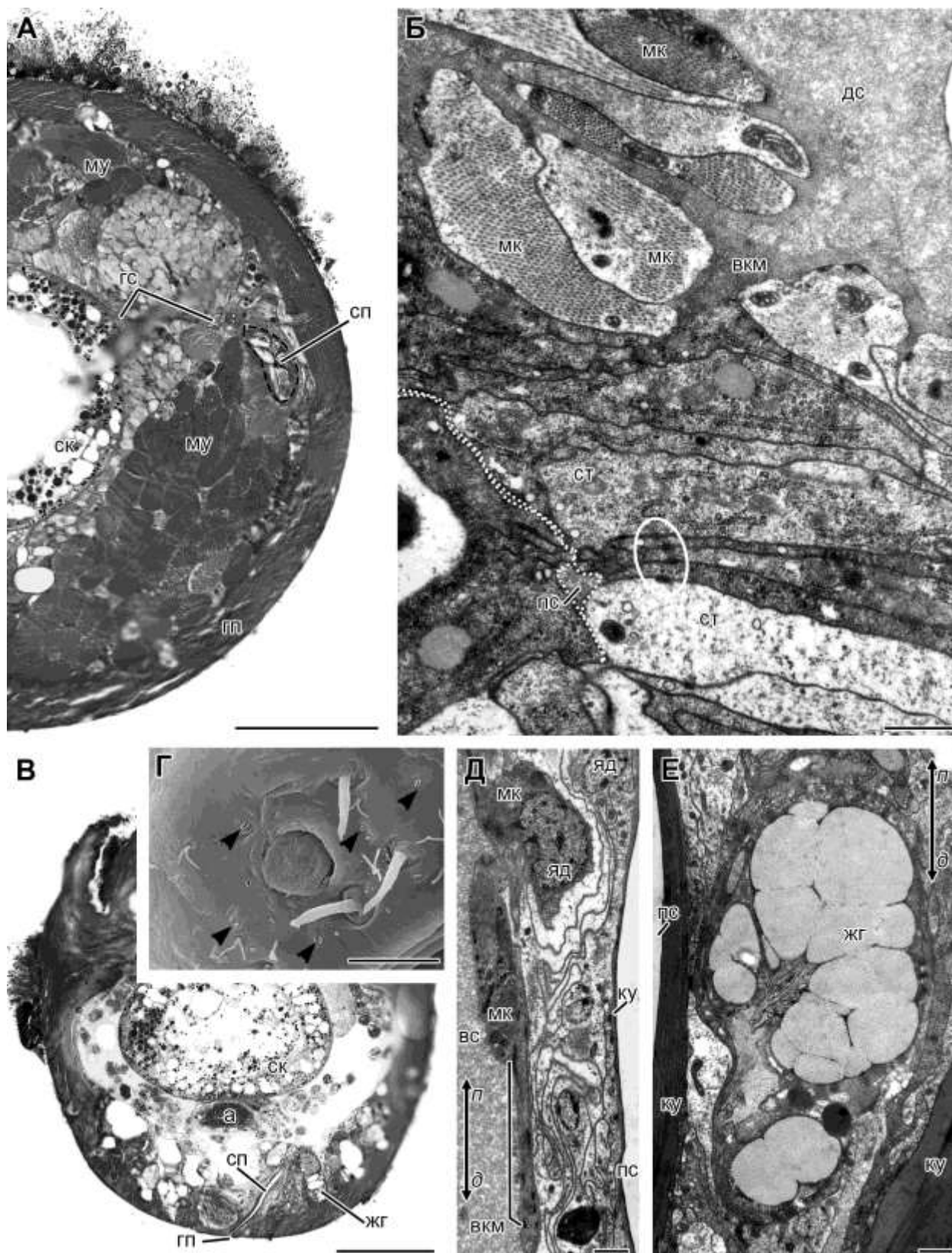


Рис. 56. Семяпровод и мужской гонопор *P. femoratum*. А, В — полутонкие срезы; Б, Д, Е — ТЭМ; Г — СЭМ. А — поперечный срез через коксу 2 на уровне проксимальной части семяпровода; Б — фрагмент стенки семяпровода в его проксимальной части; В — поперечный срез коксу 2 на уровне дистальной части семяпровода и гонопора; Г — гонопор; Д, Е — фрагменты стенки дистальной части семяпровода, Д — проксимальнее, Е — вблизи гонопора. Пунктир на Б обозначает контуры полости семяпровода. Сокращения: а — аподема; вкм — внеклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; гп — гонопор; гс — горизонтальная септа; д — дистальное направление; дс — дорсальный синус гемоцеля; жг — железы гонопора; ку — кутикула; МК — мышечная клетка; му — пучок мускулатуры; п — проксимальное направление; пс — полость семяпровода; ск — средняя кишка; сп — семяпровод; ст — клетки стенки семяпровода; яд — ядро. Кругочком обведены клеточные контакты; наконечники отмечают поры желёз. Масштабные отрезки: А, В — 50 мкм; Б, Д, Е — 1 мкм; Г — 20 мкм.

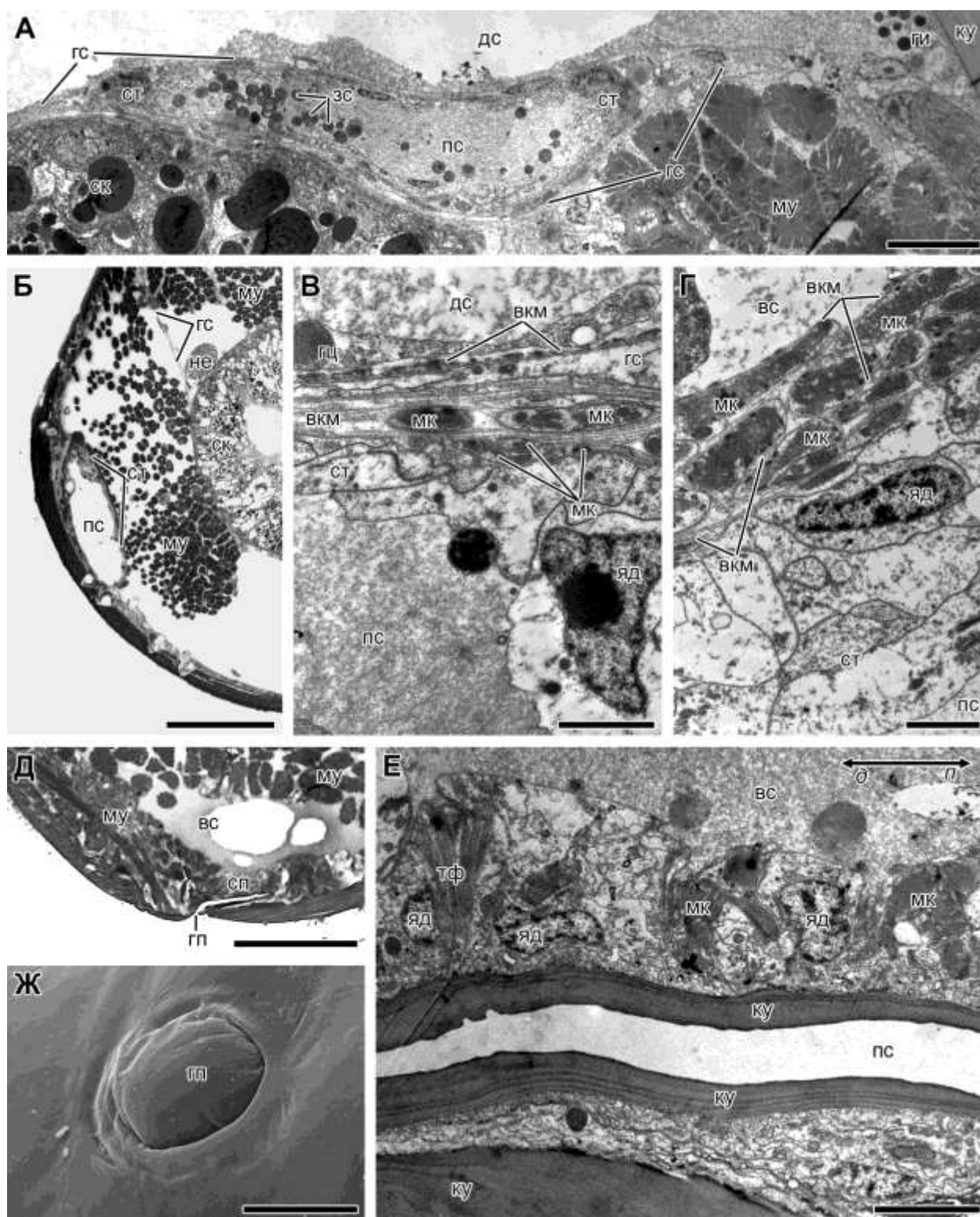


Рис. 57. Семяпровод и мужской гонопор *Nymphon*. А, В, Г, Е — ТЭМ; Б, Д — полутонкие срезы; Ж — СЭМ. А, В, Д, Ж — *N. brevivire*; Б, Г, Е — *N. grossipes*. А — поперечный срез через семяпровод в проксимальной части; Б — поперечный срез через коксу 2 на уровне проксимальной части семяпровода; В, Г — фрагменты стенки семяпровода в его проксимальной части; Д — поперечный срез коксы 2 через гонопор и дистальную часть семяпровода; Е — участок стенки дистальной части семяпровода; Ж — гонопор. Сокращения: вкм — внесклеточный матрикс; вс — вентральный синус гемоцеля; гп — гонопор; гс — горизонтальная септа; д — дистальное направление; дс — дорсальный синус гемоцеля; зс — зрелые сперматозоиды; ку — кутикула; мк — мышечная клетка; му — соматические мышцы; п — проксимальное направление; пс — полость семяпровода; ск — средняя кишка; сп — семяпровод; ст — клетки стенки семяпровода; тф — тонофиламенты; яд — ядро. Масштабные отрезки: А, Е — 5 мкм; Б, Д — 50 мкм; В, Г — 2 мкм; Ж — 20 мкм.

(Рис. 56Б; 57В, Г). В дистальной четверти семяпровода его эпителий сходен с гиподермой и секретирует кутикулярную выстилку, толщина которой увеличивается в проксимодистальном направлении (Рис. 56Д, Е; 57Е). Клетки эпителия семяпровода в дистальном участке имеют кубическую форму, их боковые поверхности образуют интердигитации (Рис. 56Д; 57Е). В цитоплазме содержатся отдельные митохондрии и диктиосомы. Дистальный участок семяпровода окружён преимущественно кольцевыми мышечными клетками, которые одеты тонким собственным ВКМ (Рис. 56Д; 57Е). Мышечные элементы здесь развиты слабее, чем в проксимальной части семяпровода (Рис. 56Б, Д; 57В, Г, Е) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

На протяжении семяпровода не обнаружено открывающихся в него желёз или протоков. Только у *Phoxichilidium* вокруг гонопора имеется скопление эпидермальных желез, открывающихся щелевидными порами, но они целиком встроены в гиподерму и ничем существенно не отличаются от обычных кожных желёз на гистологическом и ультраструктурном уровне (Рис. 56Г, Е) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

4.7. Сперматогенез и строение сперматозоида

Сперматогенез протекает одинаково у всех изученных видов. Все стадии сперматогенеза равномерно распределены и по туловищной части семенника (Рис. 58Ж; 59А), и по всей длине педальных отростков. Сперматогенез происходит в вентральной стенке семенника (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Сперматогонии (Рис. 58А) представляют собой округлые клетки примерно 5 мкм в диаметре, со сферическим ядром размером около 3,5 мкм. Кариоплазма электронно-плотная, гранулы гетерохроматина немногочисленные, ядрышко центральное диаметром около 1 мкм (Рис. 59А; 60Б; 61А). Цитоплазма электронно-тёмная, заполнена свободными рибосомами и многочисленными митохондриями, встречаются отдельные диктиосомы. От соматических клеток сперматогонии отличаются формой ядра и плотностью цитоплазмы. На всём протяжении семенника часто встречаются делящиеся половые клетки (видны веретёна деления) (Рис. 59Б; 61В). Сперматогонии располагаются всегда по одному, каждый окружён выростами соматических клеток, которые изолируют сперматогонии друг от друга (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Сперматоциты (Рис. 58Б) по размерам и структуре цитоплазмы очень похожи на сперматогонии. Ядра на стадии сперматоцитов увеличиваются и достигают 4–5 мкм в диаметре у *Phoxichilidium* и 6–8 — у *Nymphon*; кариоплазма становится более электронно-прозрачной, появляются многочисленные продолговатые гранулы гетерохроматина (Рис. 59В, Г; 60В; 61Б). Сперматоциты располагаются кластерами, клетки внутри одного

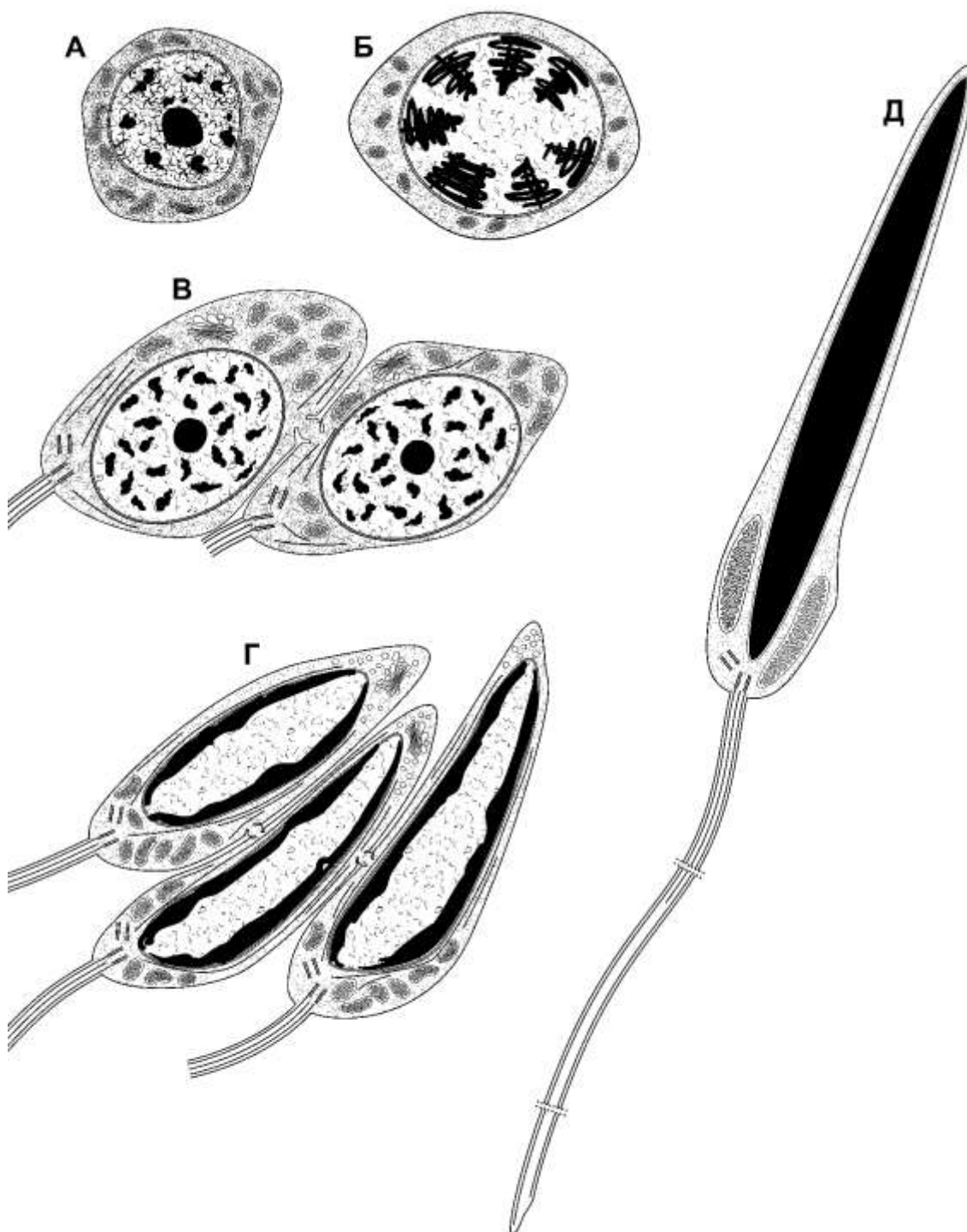


Рис. 58. Сперматогенез и сперматозоид. Схемы. А — сперматогоний; Б — сперматоцит на стадии пахитены; В — ранние сперматиды соединённые мостиками; Г — поздние сперматиды соединённые мостиками; Д — зрелый сперматозоид.

кластера соединены цитоплазматическими мостиками диаметром около 0,5 мкм (Рис. 59Г, Д), кластеры отделены друг от друга тонкими выростами соматических клеток. В кластерах сперматоцитов происходит мейоз: по периферии ядра на стадии пахитены видны характерные крупные гранулы гетерохроматина, содержащие синаптонемные комплексы (Рис. 60В, Г; 61Б) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

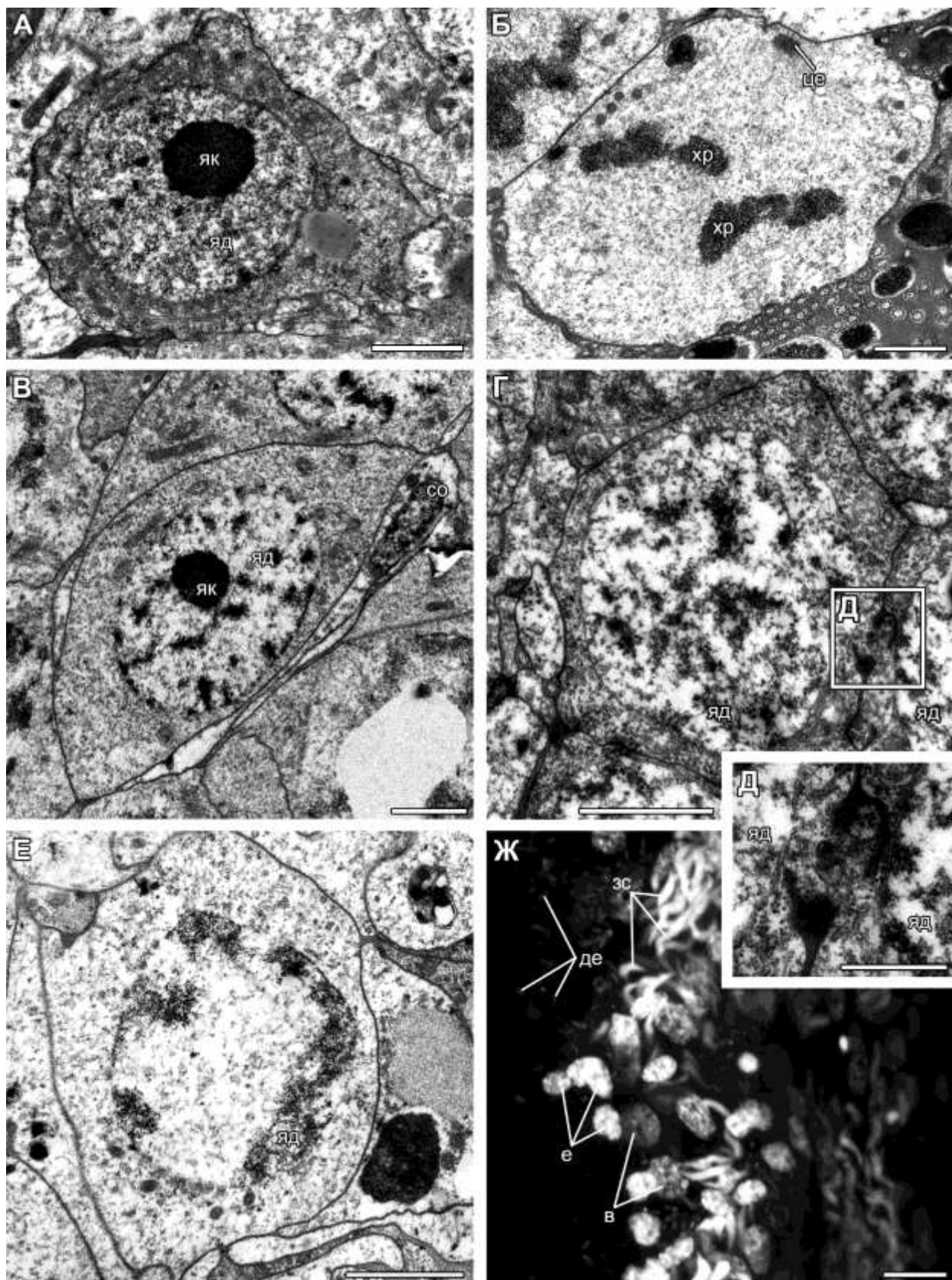


Рис. 59. Сперматогенез *P. femoratum*. А–Е — ТЭМ; Ж — КЛСМ, окрашивание ДАПИ. А — сперматогоний; Б — деление половой клетки; В–Д — сперматоциты: В — общий вид, Г — мостик, соединяющий сперматоциты, Д — мостик при большем увеличении; Е — ранняя сперматίδα, поперечный срез; Ж — участок семенника в туловище. Сокращения: в — ядра сперматоцитов, на тех же стадиях, что на рис. 22В, Г; де — хроматин делящихся половых клеток; е — ядра сперматид, на тех же стадиях, что на рис. 22Е; зс — ядра зрелых сперматозоидов; со — соматические клетки стенки семенника; хр — хроматин; це — центриоль; яд — ядро; як — ядрышко. Масштабные отрезки: А–Г, Е — 1 мкм; Д — 0,5 мкм; Ж — 10 мкм.

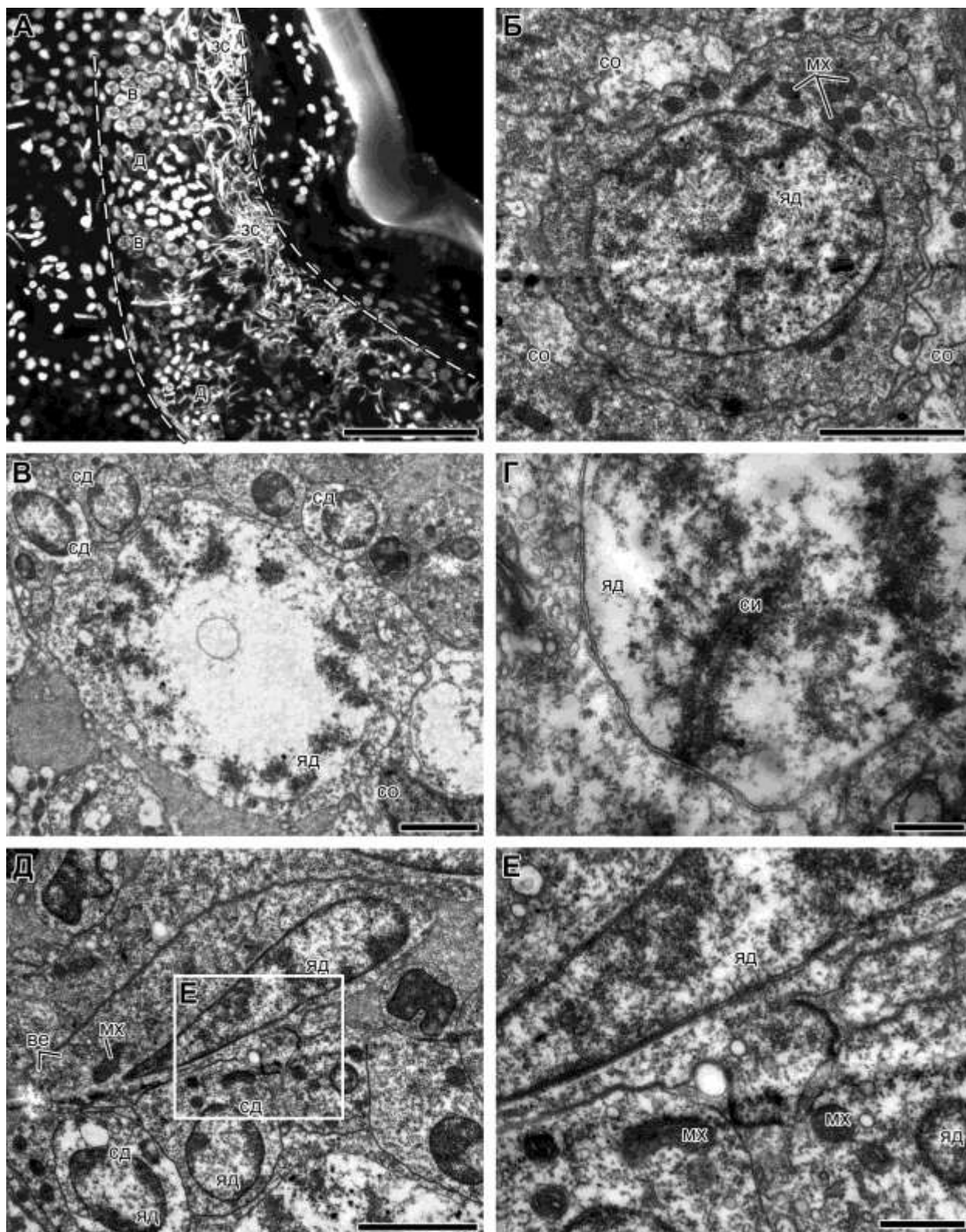


Рис. 60. Сперматогенез *N. brevivirostre*. А — КЛСМ, окрашивание ДАПИ; Б–Е — ТЭМ. А — участок семенника в туловище; Б — сперматогоний; В — сперматоцит на стадии пахитены; Г — синаптонемный комплекс на большем увеличении; Д — сперматиды; Е — мостик, соединяющий сперматиды, при большем увеличении. Сокращения: в — ядра сперматоцитов на тех же стадиях, как на рис. 22В; д — ядра сперматид, на тех же стадиях, как на рис. 22Д; зс — зрелые сперматозоиды; мх — митохондрия; сд — поперечно срезанные сперматиды; си — синаптонемный комплекс; со — соматические клетки стенки семенника; яд — ядро. Масштабные отрезки: А — 50 мкм; Б, В, Д — 2 мкм; Г, Е — 0,5 мкм.

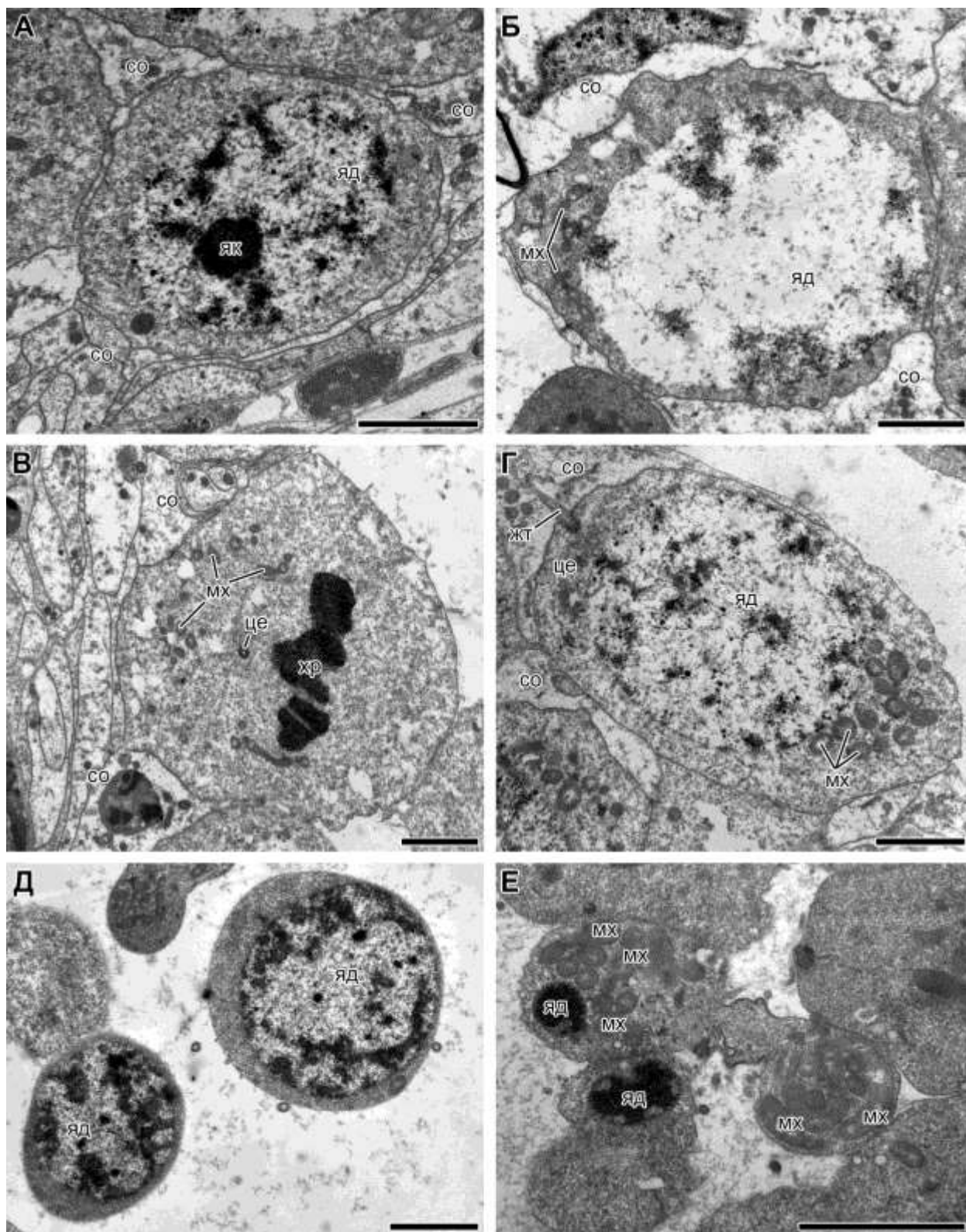


Рис. 61. Сперматогенез *N. grossipes*. ТЭМ. А — сперматогоний; **Б** — сперматоцит на стадии пахитены; **В** — деление половой клетки; **Г–Е** — сперматиды от самых ранних (**Г**) до самых поздних (**Е**). Сокращения: жт – жгутик; мх – митохондрия; со – соматические клетки стенки семенника; хр – хроматин; це – центриоль; яд – ядро; як – ядрышко. Масштабные отрезки: А–Е — 2 мкм.

Сперматиды (Рис. 58В, Г) самых ранних стадий похожи на сперматоциты по форме, размеру и структуре цитоплазмы (Рис. 61Г). Постепенно гетерохроматин собирается под ядерной оболочкой; кариоплазма остаётся светлой, поэтому ядра на поперечных срезах имеют характерный вид колец (Рис. 59Е; 60В, Д; 61Д). По мере созревания ядро и клетка удлиняются (Рис. 60Д), хроматин конденсируется, пока эухроматин почти полностью не исчезнет. В цитоплазме рибосомы и диктиосомы исчезают. До того, как диктиосомы исчезнут полностью, их и скопления везикул можно на дальнем от жгутика конце клетки (Рис. 60Д). Вокруг ядра образуется слой продольных микротрубочек, тесно прилегающих к поверхности ядерной оболочки. Уже у ранних сперматид формируется жгутик (Рис. 61Г). Сперматиды располагаются кластерами и соединены мостиками (Рис. 60Д, Е; 61Е) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Зрелые сперматозоиды (Рис. 58Д) находятся в полости семенника и устроены сходно у всех изученных видов. У сперматозоида удлинённая головка, слегка вздутая на заднем конце, и хвост примерно в два раза длиннее головки (Рис. 62А; 63А). Длина головки сперматозоида у всех изученных видов составляет около 20 мкм. Никаких структур, которые можно было бы интерпретировать как акросому, не было обнаружено ни на продольных, ни на поперечных срезах на разных уровнях. Ядро имеет веретенообразную форму, занимая всю длину головки. Ядро в основном заполнено гетерохроматином, но в центральной области сохраняется несколько участков эухроматина. У обоих изученных видов *Nymphon* поверхность ядра сперматозоида покрыта продольными складками (Рис. 63Б–Е), а у *Phoxichilidium* ровная (Рис. 62Б, В). На заднем конце головки вокруг ядра располагаются митохондрии: четыре-шесть у *Phoxichilidium* (Рис. 62В) и шесть-восемь — у обоих видов *Nymphon* (Рис. 63В). В заднем участке головки располагаются две взаимно перпендикулярные центриоли, одна из которых служит базальным телом жгутика (Рис. 62Г, Е; 63Б). Ядро окружено слоем продольных микротрубочек, прилегающих к поверхности ядерной оболочки (Рис. 62Б, В; 63В, Д, Е). Аксома жгутика у всех изученных видов модифицированная: микротрубочки расположены по формуле $9 \times 2 + 0$ (Рис. 62Б, В; 63Г). Иногда встречаются срезы жгутиков с аксомами с формулой $9 \times 2 + 2$ (Рис. 62Б, В; 63Б, Г, чёрные наконечники) и срезы меньшего диаметра, содержащие только один дуплет микротрубочек (Рис. 62В; 63Г, Е, белые наконечник). Неясно, представляют ли последние два варианта жгутики с отклонениями от типичной для данных видов структуры, или же они отражают разницу в строении нормального жгутика сперматозоида на разных уровнях (на рис. 58Д представлен второй вариант интерпретации) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

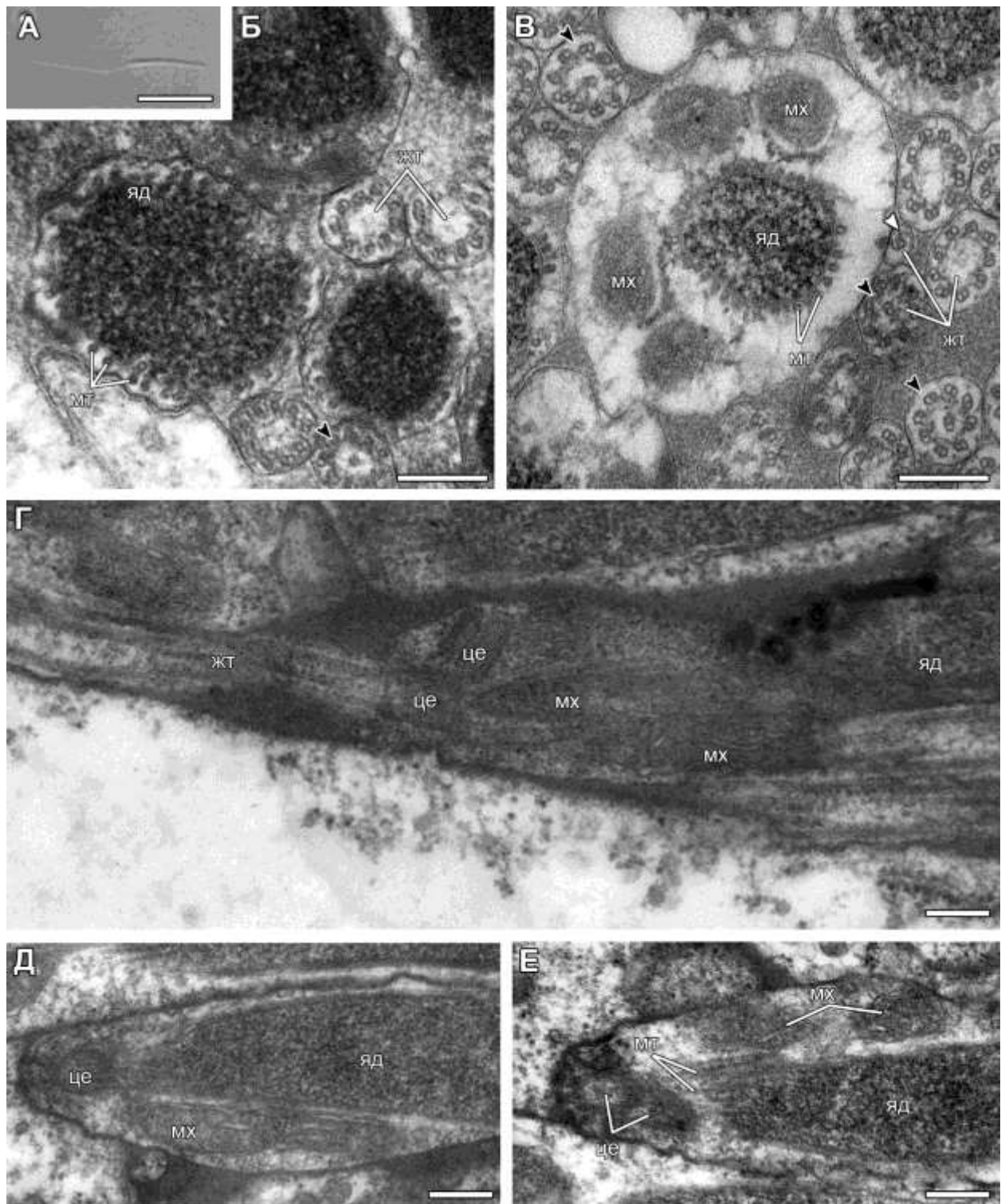


Рис. 62. Зрелый сперматозоид *P. femoratum*. А — фазовый контраст; Б–Е — ТЭМ. А — живой сперматозоид; Б — поперечный срез через головку в средней части; В — поперечный срез через головку в задней части; Г–Е — продольные срезы через заднюю часть головки, Д и Е — срезы из одной серии. Сокращения: жт — жгутик; мт — микротрубочки; мх — митохондрии; це — центриоль; яд — ядро. Чёрные наконечники отмечают аксономы с центральным дуплетом микротрубочек; белые наконечник — срез жгутика с единственным дуплетом микротрубочек. Масштабные отрезки: А — 20 мкм; Б–Е — 0,2 мкм.

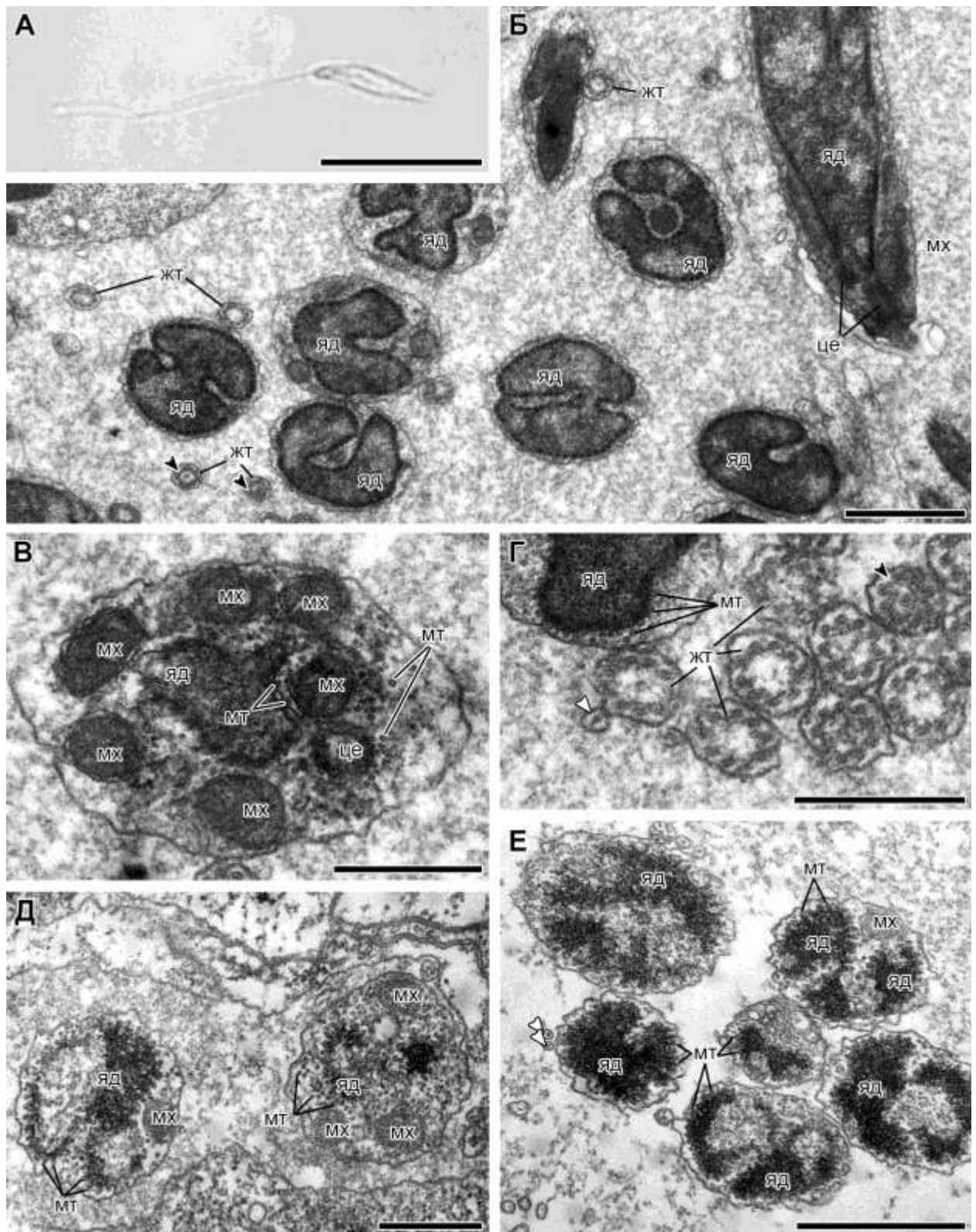


Рис. 63. Зрелый сперматозоид *Nymphon*. А — фазовый контраст; Б–Е — ТЭМ. А, Д, Е — *N. grossipes*; Б–Г — *N. brevirostre*. А — живой сперматозоид; Б, В, Д, Е — срезы через головки сперматозоидов на разных уровнях; Г — поперечные срезы жгутиков. Сокращения: жт — жгутик; мт — микротрубочки; мх — митохондрии; це — центриоль; яд — ядро. Чёрные наконечники отмечают аксономы с центральной парой микротрубочек; белые наконечник — срез жгутика с единственным дууплетом микротрубочек. Масштабные отрезки: А — 20 мкм; Б, Е — 1 мкм; В–Д — 0,5 мкм.

4.8. Бедренные железы

У самцов всех изученных видов имеются бедренные железы, открывающиеся на кутикуле полями пор диаметром около 0,5 мкм.

Phoxichilidium (Рис. 64)

Бедренные железы открываются на дорсальной стороне бёдер продольным рядом из 5–7 поровых полей на каждом бедре (Рис. 64А). Размер одного поля пор около 40×70 мкм, на каждом поле открывается несколько десятков пор (Рис. 64Б). Каждому поровому полю соответствует группа желёз, обычных неспециализированных клеток гиподермы в этой области практически нет. Железы крупные, они выпячиваются из гиподермы в гемоцель, целиком заполняя его дорсальный синус и сдавливая вентральный синус и дивертикул средней кишки (Рис. 64В) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Каждая железа состоит из нескольких секреторных клеток, открывающихся в общий проток, обкладочные клетки обнаружены не были (Рис. 64В, Г). Все железистые клетки имеют единообразное строение. Они каплевидной формы, плотно заполнены крупными (1–3 мкм) электронно-прозрачными вакуолями неправильной формы (Рис. 64В). Цитоплазма между вакуолями содержит шЭПР и отдельные митохондрии (Рис. 64Д). Иногда шЭПР образует цистерны размером около 0,5 мкм с содержимым умеренной электронной плотности – по-видимому, предшественником секрета. Ядра клеток сжаты секреторными вакуолями и имеют неправильную форму, оттеснены на периферию клетки (Рис. 64В, Г). Кариоплазма электронно-тёмная, гранулы гетерохроматина неправильной формы, в центре ядра расположено ядрышко (Рис. 64Г). Протоки от каждой группы желёз идут в гиподерме. Каждый проток выстлан электронно-светлой однородной прокутикулой с тёмной эпикутикулой (Рис. 64Е) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Nymphon (Рис. 65)

У обоих изученных видов данного рода обнаружены характерные поля пор (6–9 полей на каждом бедре, размер одного поля пор около 50×100 мкм, на каждом поле открывается 5–30 пор) на поверхности кутикулы бедра самца и на полутонких срезах выявлены сами бедренные железы, но их ультраструктуру удалось описать только для *N. grossipes*. В отличие от бедренных желёз *Phoxichilidium*, у *Nymphon* бедренные железы помещаются в пределах утолщенной (около 30 мкм по сравнению с «фоновой» толщиной 10–20 мкм) гиподермы, не выступая в гемоцель (Рис. 65А, Б).

Железа представляет собой группу секреторных клеток, открывающихся общим протоком. Обкладочные клетки не обнаружены. Секреторные клетки уплощенные, имеют ядра неправильной формы с ядрышком и гранулами гетерохроматина по периферии (Рис.

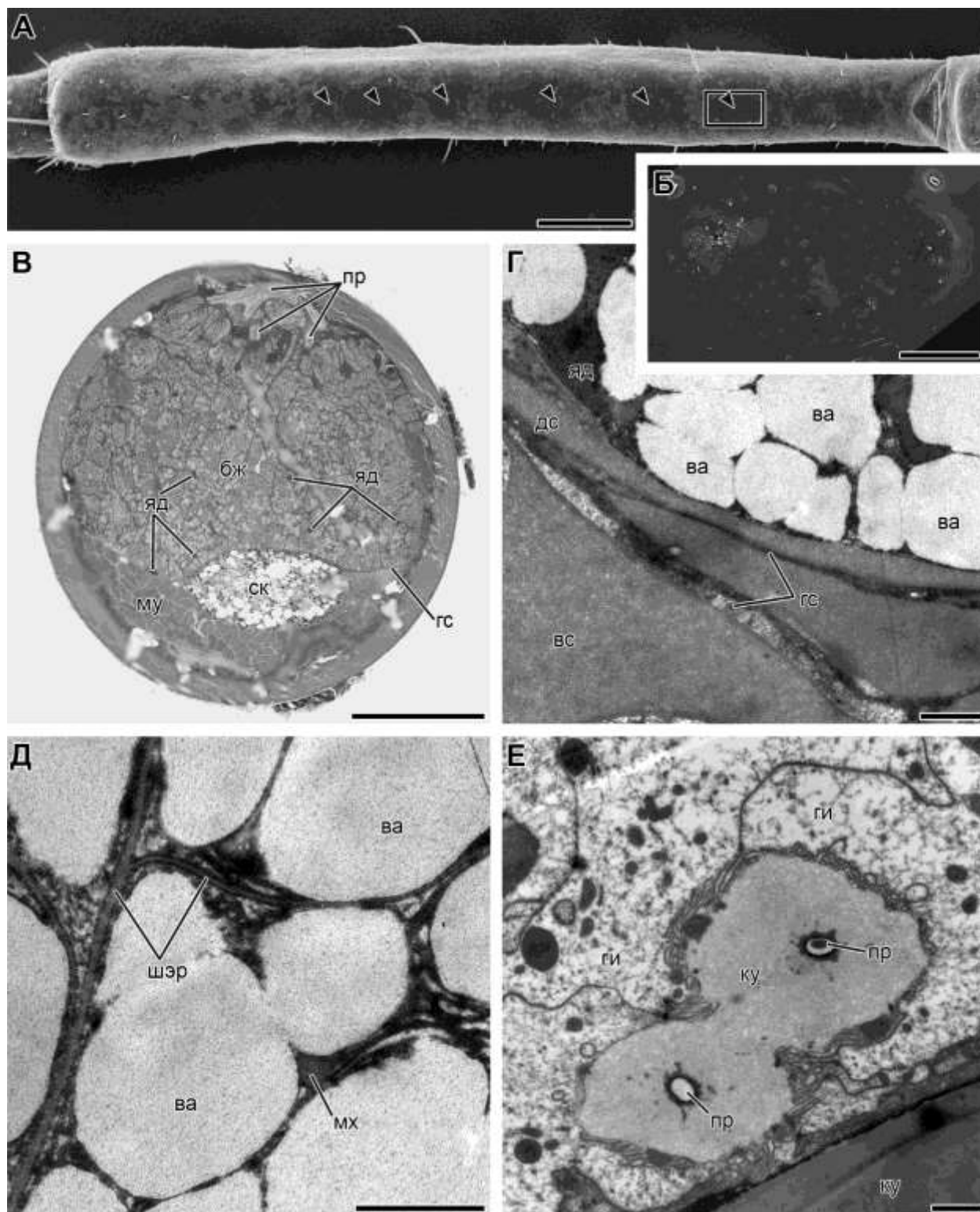


Рис. 64. Бедренные железы самцов *P. femoratum*. А, Б — СЭМ; В — полутонкий срез; Г–Е — ТЭМ. А — бедро, вид с дорсальной стороны; Б — поле пор бедренных желёз; В — поперечный срез через бедро; Г — базальный участок бедренной железы; Д — участок клетки бедренной железы; Е — протоки бедренных желёз в гиподерме. Сокращения: бж — бедренные железы; ва — вакуоли; вс — вентральный синус гемоцеля; ги — клетки гиподермы; гс — горизонтальная септа; дс — дорсальный синус гемоцеля; ку — кутикула; му — пучок мускулатуры; мх — митохондрия; пр — протоки; ск — средняя кишка; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яд — ядра клеток бедренных желёз. Масштабные отрезки: А — 200 мкм; Б — 20 мкм; В — 100 мкм; Г–Е — 1 мкм.

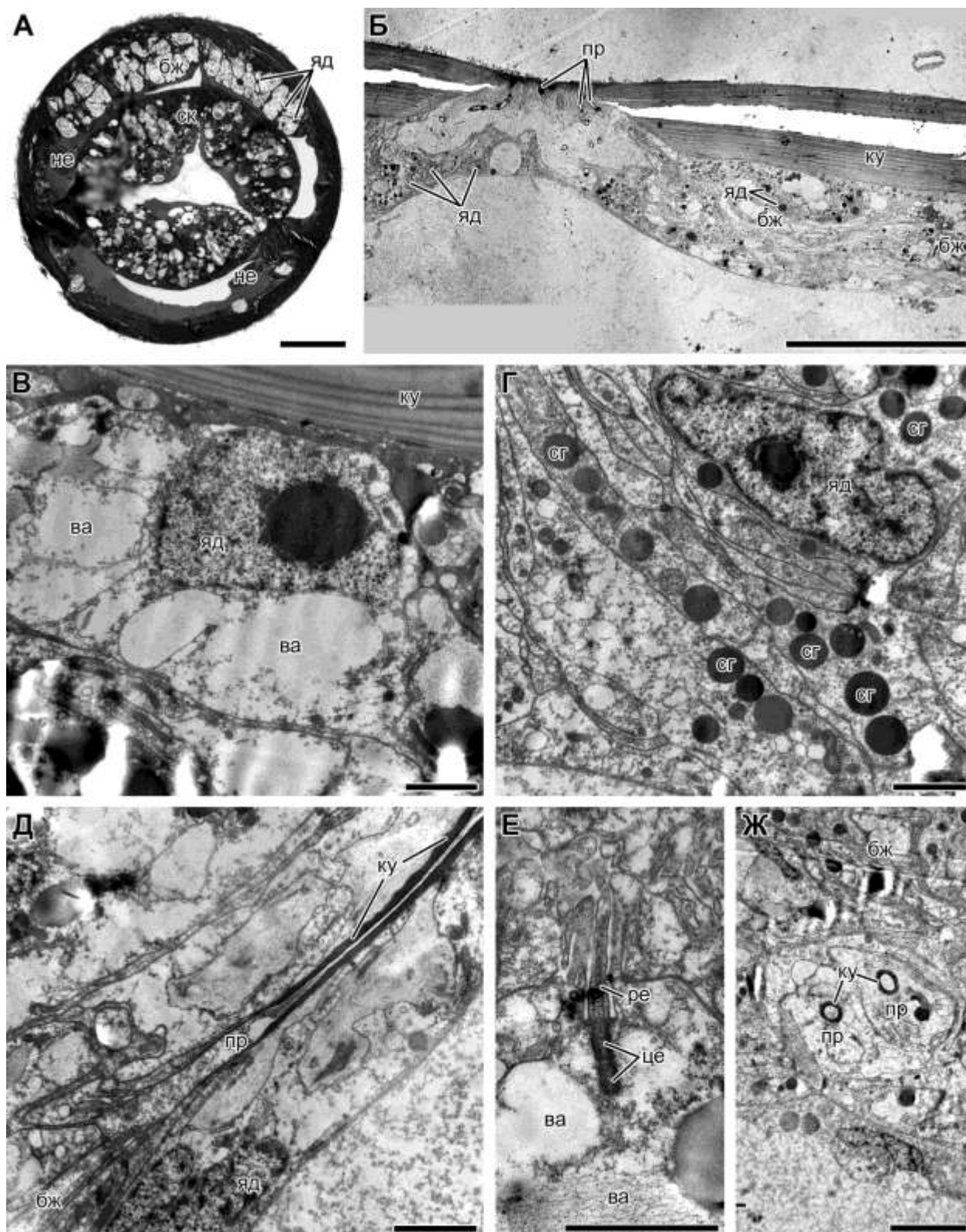


Рис. 65. Бедренные железы самцов *Nymphon*. А — полутонкий срез; Б–Ж — ТЭМ. А — *N. brevivirostre*; Б–Ж — *N. grossipes*. А — поперечный срез через бедро; Б — продольный срез через поле пор и группу желёз; В, Г — участок цитоплазмы клеток бедренной железы; Д, Ж — протоки бедренных желёз в гиподерме; Е — ресничка в апикальной части клетки бедренной железы. Сокращения: бж — бедренные железы; ва — вакуоли; ку — кутикула; не — нерв; пр — протоки; ре — ресничка; сг — секреторная гранула; ск — средняя кишка; це — центриоли; яд — ядро. Масштабные отрезки: А, Б — 50 мкм; В–Е — 2 мкм; Ж — 5 мкм.

65Б–Г). Выявлено два типа секреторных клеток по структуре секрета: 1) заполненные везикулами неправильной формы с волокнистым электронно-светлым содержимым (Рис. 65В); 2) содержащие электронно-плотные сферические гранулы диаметром около 1 мкм (Рис. 65Г). В состав каждой железы входят клетки обоих структурных типов. В апикальных частях клеток были обнаружены микроворсинки и короткие реснички, они располагаются в небольшой камере, от которой и начинается проток железы (Рис. 65Д, Е). Проток каждой отдельной железы выстлан кутикулой, проходит в толще гиподермы (Рис. 65Д, Ж) и открывается наружу самостоятельной порой в пределах порового поля (Рис. 65Б); протоки отдельных желез не сливаются.

4.9. Железы яйценосных ножек

Phoxichilidium (Рис. 66)

У *P. femoratum* яйценосные ножки и соответствующие железы имеются только у самцов. Железы целиком занимают полость двух дистальных сегментов яйценосных ножек (Рис. 66А). Каждая железа состоит из двух или более крупных железистых клеток с ядрами неправильной формы и цитоплазмой, заполненной крупными (2–7 мкм) электронно-прозрачными вакуолями, сливающимися друг с другом, и цистернами шЭПР. Вокруг ядра расположены гранулы со средней электронной плотностью (Рис. 66Б, В). Клетки обкладки не найдены (Рис. 66Г). Железы яйценосных ножек открываются такими же щелевидными порами, как и обычные кожные железы пикногонид. Отверстия желёз разбросаны по всей поверхности двух дистальных сегментов без какой-либо выраженной закономерности (Рис. 66Д, Е) (Petrova, Bogomolova, 2024b).

Nymphon (Рис. 67)

Яйценосные ножки и железы яйценосных ножек имеются у обоих полов. Железы расположены в стригилиусе — четырёх дистальных сегментах конечности (Рис. 67А, Б, Г, Д). Поры, которыми открываются эти железы, найти не удалось, однако в перистых шипах стригилиуса обнаружены протоки, проходящие в гиподерме и кутикуле (Рис. 67В) и, по всей видимости, относящиеся к этим железам. Цитоплазма железистых клеток заполнена электронно-светлыми везикулами неправильной формы, размером от 0,5 до 4 мкм. Участки цитоплазмы между везикулами содержат шЭПР (Рис. 67Е–З).

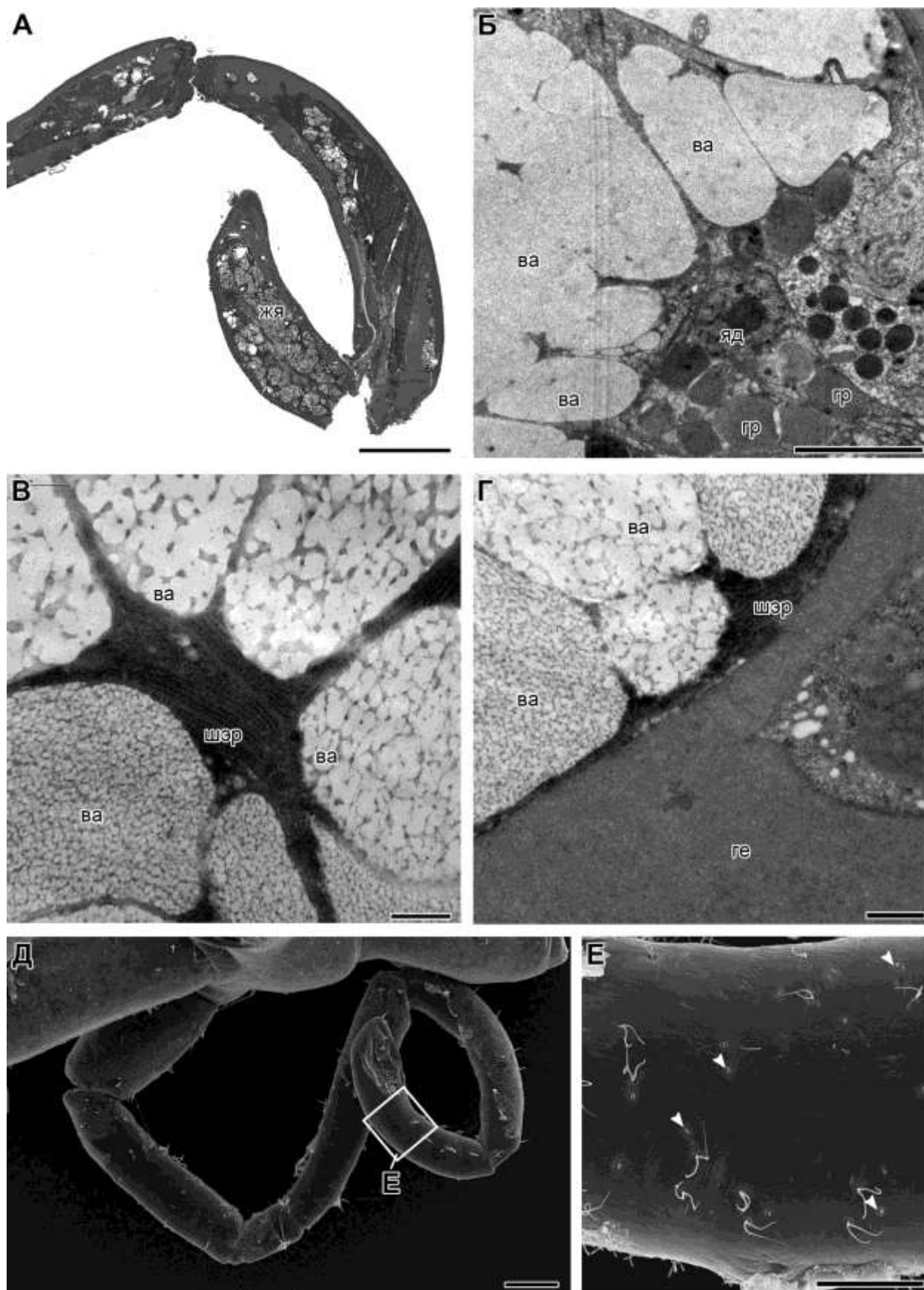


Рис. 66. Железы яйценосных ножек *P. femoratum*. А — полутонкий срез; Б–Г — ТЭМ, Д–Е — СЭМ. А — продольный срез через дистальные сегменты яйценосной ножки; Б, Б' — участки цитоплазмы железистой клетки; Г — базальный участок железы; Д — общий вид яйценосной ножки; Е — увеличенный фрагмент кутикулы дистального сегмента яйценосной ножки. Сокращения: ва — вакуоли; ге — гемоцель; гр — гранула; жя — железы яйценосных ножек; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум. Наконечники отмечают отверстия желёз. Масштабные отрезки: А, Д — 200 мкм; Б — 5 мкм; Б', Г — 0,5 мкм; Е — 50 мкм.

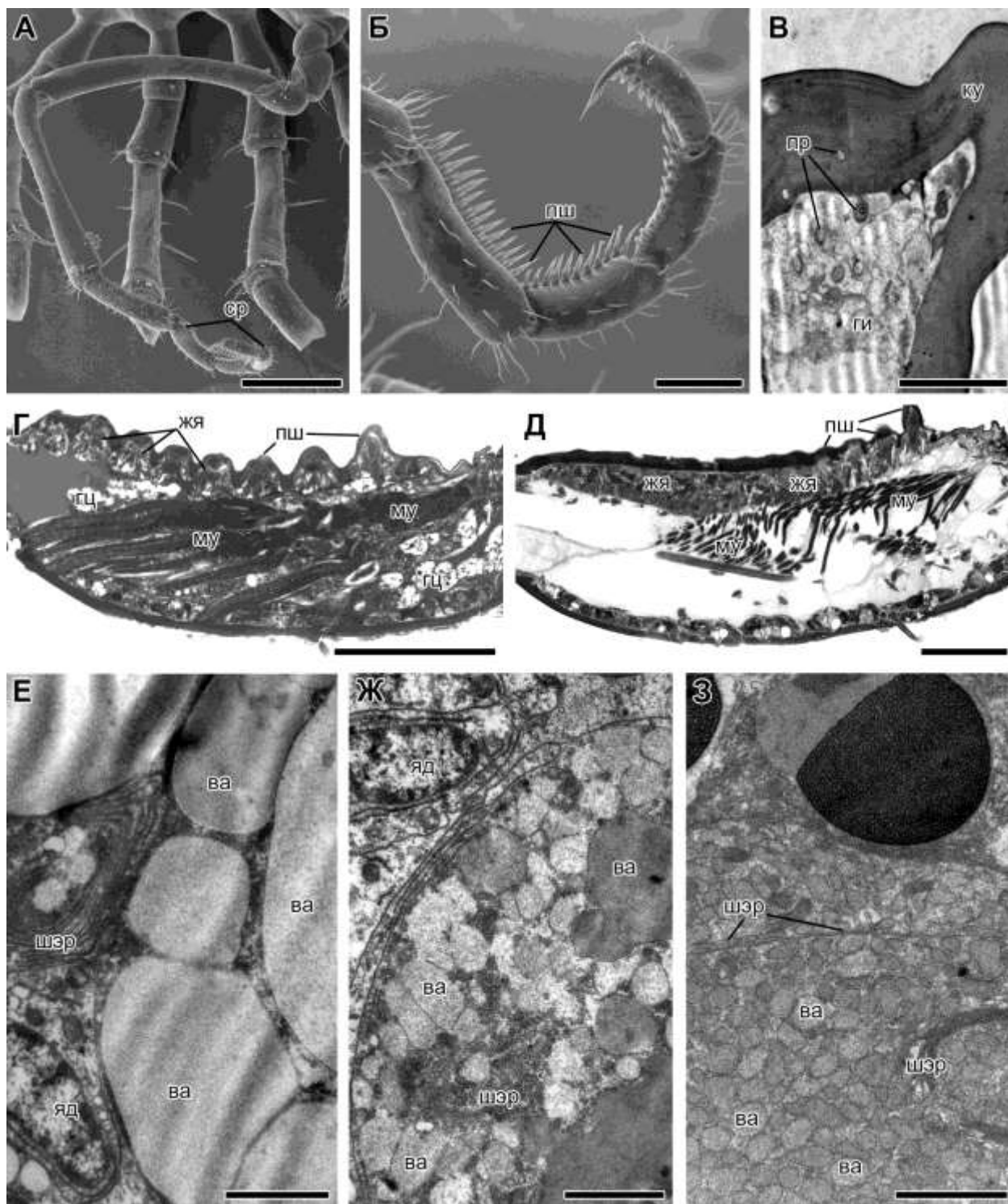


Рис. 67. Желёзы яйценосных ножек *Nymphon*. А, Б — СЭМ; В, Е–З — ТЭМ, Г, Д — полутонкие срезы. А–В, З — *N. brevirostre*; Д–Ж — *N. grossipes*. А — яйценосная ножка самца; Б — стригилюс (7–10-й сегменты яйценосной ножки); В — срез через кончик перистого шипа стригилюса; Г, Д — продольные срезы через 9-й сегмент яйценосной ножки; Е–З — участки клеток желёз яйценосных ножек. Сокращения: ва — вакуоли; ги — гиподерма; гц — гемоцит; жя — железы яйценосных ножек; ку — кутикула; му — пучок мускулатуры; пр — протоки желёз яйценосных ножек; пш — перистые шипы; ср — стригилюс; шэр — шероховатый эндоплазматический ретикулум; яд — ядро. Масштабные отрезки: А — 1 мм; Б — 200 мкм; В — 5 мкм; Г, Д — 100 мкм; Е–З — 2 мкм.

4.10. Соотношение полов и размерный половой диморфизм

Промеры, сделанные для данного раздела изображены на Рис. 7

Phoxichilidium (Таблицы 3, 4; Рис. 68, 69)

Всего было собрано 50 самцов и 51 самка.

У *P. femoratum* значительно различаются некоторые абсолютные размеры самцов и самок. У самок шире все сегменты ног и длиннее бёдра и голени 1; у самцов шире туловища с учётом туловищных отростков и длиннее коксы 1. При этом, туловища без учёта туловищных отростков шире у самок, то есть, у самцов длиннее туловищные отростки (Таблица 3) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Анализ главных компонент чётко разделяет самцов и самок. На компоненты ГК1 и ГК2 пришлось 84,5% и 13,9% от общей вариации соответственно (Рис. 68). ГК1 в основном представляет собой длину ног, с высоким вкладом длины бедра (0,78) и длины голени 1 (0,53). ГК2 отражает пропорции туловища и длину коксы 2 с примерно равными вкладами длины туловища (0,56), ширины туловища (0,55) и длины коксы 2 (0,51). Средние значения главных компонент значительно различались для полов (тест Стьюдента, $DF=30$; ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=0,25$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=-0,28$, $t=3,71$, $p<0,001$; ГК2 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,13$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,15$, $t=5,77$, $p<0,001$). На Рис. 68 видно, что имеются два исключения: особи не сгруппировавшиеся с другими особями

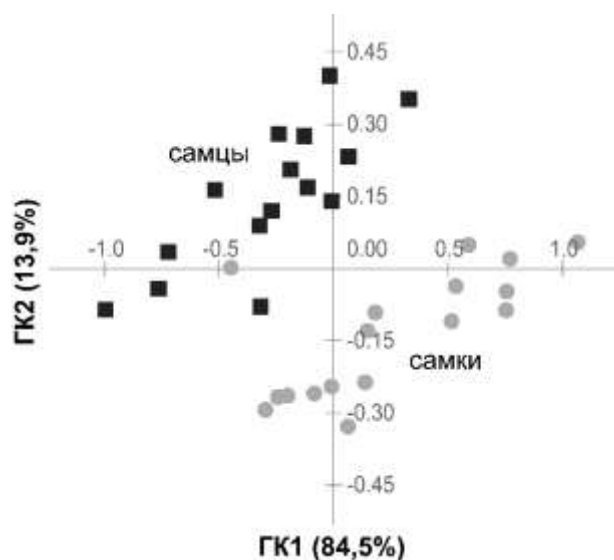


Рис. 68. Результаты анализа полового диморфизма *P. femoratum* методом главных компонент: абсолютные размеры. Тёмно-серыми квадратами обозначены самцы; светло-серыми кругами обозначены самки.

Таблица 3. Размеры самок и самцов *P. femoratum*. ИПД (индекс полового диморфизма, $\text{ИПД}=\bar{x}_{\text{самки}}/\bar{x}_{\text{самцы}}-1$; Lovich, Gibbons 1992). Для теста Стьюдента $df=30$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,04$; $N=32$ (17 самок и 15 самцов). Сокращения: д – длина; то – туловищные отростки; ш – ширина; СО – стандартное отклонение. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы; подчеркнуты те, по которым $|\text{ИПД}|>\text{СО}/\bar{x}$.

	самки ($\bar{x}\pm\text{CO}$)	самцы ($\bar{x}\pm\text{CO}$)	t	P	ИПД
д туловища	1,86 $\pm$ 0,20	1,85 $\pm$ 0,18	0,23	0,830	0,01
ш туловища+то*	0,93 $\pm$ 0,10	1,05 $\pm$ 0,12	3,16	0,004	-0,11
<u>ш туловища*</u>	0,47 $\pm$ 0,06	0,35 $\pm$ 0,07	5,04	<0,001	0,34
ш коксы2*	0,30 $\pm$ 0,03	0,27 $\pm$ 0,03	2,92	0,007	0,11
<u>д коксы2*</u>	0,68 $\pm$ 0,11	0,8 $\pm$ 0,09	3,36	0,002	-0,15
<u>ш бедра*</u>	0,39 $\pm$ 0,05	0,28 $\pm$ 0,04	7,74	<0,001	0,39
<u>д бедра*</u>	2,19 $\pm$ 0,31	1,69 $\pm$ 0,24	5,07	<0,001	0,30
<u>ш голени1*</u>	0,28 $\pm$ 0,03	0,24 $\pm$ 0,03	3,54	0,001	0,17
<u>д голени1*</u>	1,87 $\pm$ 0,27	1,63 $\pm$ 0,19	2,94	0,006	0,15

своего пола. Одна самки оказалась в пределах группы самцов. Кроме того, один из самых маленьких самцов (длина туловища 1,62 мм) продемонстрировал показатели ГК1 и ГК2, близкие к показателям самок. Неверно идентифицированная самка была единственной самкой в выборке с двумя ходильными ногами, ампутированными на ранней ювенильной стадии, а затем регенерировавшими (ноги имеют примерно 4/5 нормальной длины, что является признаком регенерации в течение нескольких стадий (Petrova, Bogomolova, 2023)). Неповрежденные ходильные ноги самки также были заметно короче среднего для самок (длина бедра — 1,64 мм; длина голени 1 — 1,4 мм) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Пропорции сегментов также различаются у самцов и самок. У самок по сравнению с самцами коксы 2 и бедра. Пропорции голени 1 не различаются у разных полов (Таблица 4). Самка, которая была ошибочно отнесена к самцам алгоритмом анализа главных компонент, всё же имеет более широкие коксы 2 и бедра (интактных ног), чем характерно для самцов (для коксы 2 отношение ширины к длине — 0,4; для бедра — 0,19) (Petrova, Bogomolova, 2025b). При анализе диморфизма пропорций методом главных компонент самцы и самки также чётко разделяются (Рис. 69), статистически значимые различия есть только по ГК1, описывающей 77,96% различий (тест Стьюдента, $DF=30$; $GK1$ $\bar{x}_{\text{самки}}=0,06$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=-0,07$, $t=10,53$, $p<0,001$). $GK1$ отражает, в основном, пропорции коксы (0,86) и пропорции туловища (-0,50).

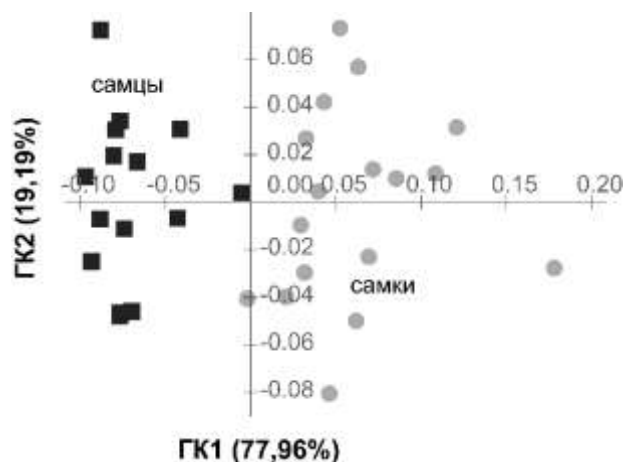


Рис. 69. Результаты анализа полового диморфизма *P. femoratum* методом главных компонент: пропорции сегментов ходильных ног и туловища. Тёмно-серыми квадратами обозначены самцы; светло-серыми кругами обозначены самки.

Таблица 4. Пропорции сегментов ходильных ног у самцов и самок *P. femoratum*. Для теста Стьюдента $df=30$, критическое значение $t_{(\alpha=0.05)}=2,04$; $N=32$ (17 самок и 15 самцов). Сокращения: д – длина; ш – ширина; СО – стандартное отклонение. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы.

	самки ($\bar{x} \pm CO$)	самцы ($\bar{x} \pm CO$)	t	P
кокса2 ш/д*	0,44 $\pm$ 0,04	0,33 $\pm$ 0,03	8,49	<0,001
бедра ш/д*	0,18 $\pm$ 0,01	0,16 $\pm$ 0,01	3,07	0,005
голень1 ш/д	0,15 $\pm$ 0,01	0,15 $\pm$ 0,01	0,06	0,95

Nymphon (Таблицы 5–12; Рис. 70–72)

Всего было собрано 118 самцов и 121 самец *N. brevirostre*; 61 самец и 54 самки *N. grossipes*.

Абсолютные размеры некоторых сегментов статистически значимо различаются между полами у обоих видов. Ярче всего диморфизм проявляется в длине яйценосных ножек: у самцов длина 4 и 5 сегментов превышает таковые у самок примерно в полтора раза

(Таблицы 5, 6). Это единственные параметры, по которым индекс полового диморфизма (ИПД) заметно превышает стандартное отклонение от среднего внутри особей одного пола (Таблицы 5, 6). Кроме того, у самцов шире туловища с учётом туловищных отростков и длиннее коксы 2, а у самок коксы 2 шире, а бёдра шире и длиннее, чем у самцов (Таблицы 5, 6). Однако, несмотря на то что средние значения для каждого пола показывают статистически значимую разницу, величина ИПД по этим параметрам сопоставима с величиной стандартного отклонения от среднего внутри одного пола (Таблицы 5, 6). В случае *N. grossipes* статистическая значимость различий в длине бедра между самцами и самками невысока ($P=0,026$). Ширина туловища без учёта туловищных отростков у самцов

Таблица 5. Размеры самок и самцов *N. brevivrostre*. ИПД (индекс полового диморфизма, $\text{ИПД} = \bar{x}_{\text{самки}} / \bar{x}_{\text{самцы}} - 1$; Lovich, Gibbons 1992). Для теста Стьюдента $df=40$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,02$; $N=42$ (23 самок и 19 самцов). Сокращения: д – длина; ш – ширина; СО – стандартное отклонение; 4-6ян – 4-6 сегменты яйценосных ножек соответственно. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы; подчеркнуты те, по которым $|\text{ИПД}| > \text{СО} / \bar{x}$.

	самки ($\bar{x} \pm \text{СО}$)	самцы ($\bar{x} \pm \text{СО}$)	t	P	ИПД
д туловища*	2,96 $\pm$ 0,17	2,84 $\pm$ 0,19	2,32	0,026	0,04
<u>ш туловища+то*</u>	1,57 $\pm$ 0,15	1,79 $\pm$ 0,13	4,89	<0,001	-0,12
ш туловища	0,38 $\pm$ 0,03	0,37 $\pm$ 0,04	1,24	0,223	0,03
<u>д 4 сегмента ян*</u>	0,86 $\pm$ 0,09	1,60 $\pm$ 0,18	17,62	<0,001	-0,46
<u>д 5 сегмента ян*</u>	0,86 $\pm$ 0,09	1,53 $\pm$ 0,18	16,08	<0,001	-0,44
<u>д 6 сегмента ян*</u>	0,55 $\pm$ 0,05	0,64 $\pm$ 0,07	5,33	<0,001	-0,15
<u>ш коксы2*</u>	0,40 $\pm$ 0,02	0,35 $\pm$ 0,03	7,20	<0,001	0,14
д коксы2*	1,23 $\pm$ 0,14	1,36 $\pm$ 0,11	3,05	0,004	-0,10
<u>ш бедра*</u>	0,41 $\pm$ 0,03	0,34 $\pm$ 0,03	7,20	<0,001	0,21
<u>д бедра*</u>	3,31 $\pm$ 0,33	2,99 $\pm$ 0,31	3,24	0,002	0,11
ш голени1*	0,29 $\pm$ 0,02	0,31 $\pm$ 0,03	2,88	0,006	-0,06
д голени1	3,13 $\pm$ 0,24	3,17 $\pm$ 0,40	0,41	0,681	-0,01

Таблица 6. Размеры самок и самцов *N. grossipes*. ИПД (индекс полового диморфизма, $\text{ИПД} = \bar{x}_{\text{самки}} / \bar{x}_{\text{самцы}} - 1$; Lovich, Gibbons 1992). Для теста Стьюдента $df=46$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,01$; $N=48$ (25 самок и 23 самца). Сокращения: д – длина; ш – ширина; СО – стандартное отклонение; 4-6ян – 4-6 сегменты яйценосных ножек соответственно. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы; подчеркнуты те, по которым $|\text{ИПД}| > \text{СО} / \bar{x}$.

	самки ($\bar{x} \pm \text{СО}$)	самцы ($\bar{x} \pm \text{СО}$)	t	P	ИПД
д туловища	3,98 $\pm$ 0,38	4,21 $\pm$ 0,49	1,86	0,069	-0,05
<u>ш туловища+то*</u>	2,42 $\pm$ 0,22	2,74 $\pm$ 0,32	4,14	<0,001	-0,12
<u>ш туловища*</u>	0,69 $\pm$ 0,07	0,81 $\pm$ 0,08	5,52	<0,001	-0,15
<u>д 4 сегмента ян*</u>	1,94 $\pm$ 0,25	3,02 $\pm$ 0,32	13,66	<0,001	-0,36
<u>д 5 сегмента ян*</u>	1,86 $\pm$ 0,15	3,15 $\pm$ 0,40	15,90	<0,001	-0,41
<u>д 6 сегмента ян*</u>	1,11 $\pm$ 0,12	1,27 $\pm$ 0,12	4,82	<0,001	-0,13
<u>ш коксы2*</u>	0,81 $\pm$ 0,08	0,65 $\pm$ 0,08	7,40	<0,001	0,25
<u>д коксы2*</u>	2,17 $\pm$ 0,29	2,75 $\pm$ 0,31	6,96	<0,001	-0,21
<u>ш бедра*</u>	0,69 $\pm$ 0,07	0,58 $\pm$ 0,06	5,78	<0,001	0,18
д бедра*	5,66 $\pm$ 0,64	5,28 $\pm$ 0,52	2,30	0,026	0,07
ш голени1	0,53 $\pm$ 0,07	0,50 $\pm$ 0,05	1,32	0,194	0,04
д голени1*	5,86 $\pm$ 0,57	5,30 $\pm$ 0,92	2,73	0,009	0,11

и самок *N. brevirostre* одинакова (то есть, у самцов длиннее туловищные отростки) (Таблица 5). У самцов *N. grossipes* ширина туловища без учёта туловищных отростков больше, чем у самок (Таблица 6).

Кроме того, можно отметить некоторую разницу в длине туловища и размерах голени 1. У *N. brevirostre* и *N. grossipes* эти различия противоположны. Самки *N. brevirostre* имеют туловища на 4% (ИПД=4%) длиннее, чем самцы. Голени 1 самок этого вида короче и уже, чем у самцов (Таблица 5). У *N. grossipes* средняя длина туловища самок на 5% меньше, чем у самцов (ИПД=-0,05), а голени 1 у самок шире и длиннее (Таблица 6). Однако, во всех случаях различия между самками и самцами (ИПД) сопоставимы или меньше, чем стандартное отклонение от среднего для одного пола, статистическая значимость различий невелика. для длины голени 1 у *N. brevirostre* и ширины голени 1 у *N. grossipes* различия вовсе не имеют статистической значимости (Таблицы 5, 6).

При анализе промеров методом главных компонент у обоих видов самцы и самки чётко разделяются на две группы (Рис. 70А, Б). Статистически значимые различия между полами имеются только по ГК1 (тест Стьюдента, *N. brevirostre*: DF=40; ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,49$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,60$, $t=19,34$, $p<0,001$; *N. grossipes*: DF=46; ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,94$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=1,02$, $t=18,66$, $p<0,001$). В обоих случаях наибольший вклад в ГК1 вносят длины четвёртого и пятого сегментов яйценосных ножек (*N. brevirostre*: д 4ян — 0,68, д 5ян — 0,62; *N. grossipes*: д 4ян — 0,54, д 5ян — 0,65), а у *N. grossipes* заметный вклад дают также длины коксы 2 (0,31) и голени 1 (-0,32).

Если исключить из анализа главных компонент промеры сегментов яйценосных ножек (учитывать только диморфизм по размерам туловища и сегментов ног), то самцы и самки у обоих видов разделяются значительно хуже (Рис. 70В, Г). По ГК1, описывающей 59,10% различий у *N. brevirostre* и 57,26% у *N. grossipes*, статистически достоверных различий между полами не наблюдается (тест Стьюдента, *N. brevirostre*: DF=40, ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=0,09$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=-0,11$, $t=1,47$, $p=0,1493$; *N. grossipes*: DF=46, ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=0,24$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=-0,27$, $t=2,02$, $p=0,049$). Статистически значимые различия у обоих видов имеются по ГК2 и ГК3 (тест Стьюдента, *N. brevirostre*: DF=40, ГК2 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,17$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,20$; $t=5,94$, $p<0,001$, ГК3 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,06$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,07$, $t=2,51$, $p=0,016$; *N. grossipes*: DF=46, ГК2 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,35$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,38$; $t=5,48$, $p<0,001$, ГК3 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,2$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,22$, $t=4,41$, $p<0,001$). ГК2 и ГК3 описывают 23,00% и 9,79% различий соответственно у *N. brevirostre*, и 24,90% и 10,66% — у *N. grossipes*. ГК2 и ГК3 у обоих видов составлены главным образом длиной и шириной туловища и длинами сегментов ног (Таблица 7).

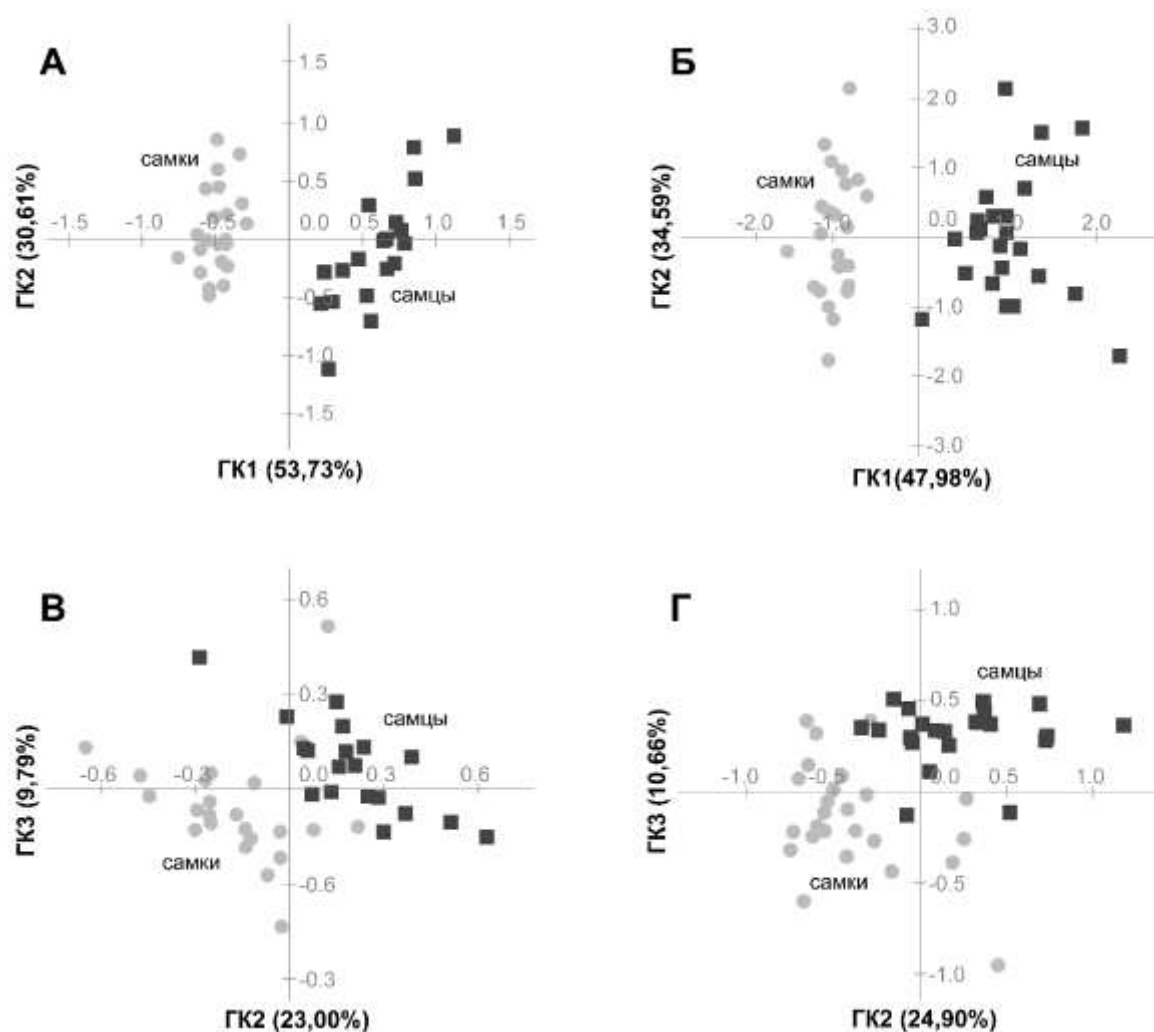


Рис. 70. Результаты анализа полового диморфизма *Nymphon*: абсолютные размеры. А, В — *N. brevirostre*; Б, Г — *N. grossipes*. А, Б — анализ по всем промерам; В, Г — анализ промеров только туловища и ходильных ног, с исключёнными промерами яйценосных ножек. Тёмно-серыми квадратами обозначены самцы; светло-серыми кругами обозначены самки.

Так как выявленные различия в длине туловища между самцами и самками могут маскировать отличия в размерах сегментов ног (относительно длины туловища), для *Nymphon* нормировали и промеры сегментов ног на длину туловища. При сравнении параметров, нормированных на длину туловища, самки обоих видов имеют более широкие коксы 2 и бёдра, а самцы — более длинные коксы 2. Статистическая значимость всех различий не вызывает сомнений: $P < 0,001$ (Таблицы 8, 9). У *N.*

Таблица 7. Состав главных компонент разделяющих самцов и самок *Nymphon*. Сокращения: ГК — главная компонента, д — длина; ш — ширина. Подчёркнуты значения, главным образом определяющие каждую компоненту.

	<i>N. brevirostre</i>		<i>N. grossipes</i>	
	ГК2	ГК3	ГК2	ГК3
д туловища	-0,13	<u>-0,45</u>	-0,13	<u>-0,45</u>
ш туловища	<u>0,42</u>	<u>0,56</u>	<u>0,42</u>	<u>0,56</u>
ш коксы2	-0,06	-0,05	-0,06	-0,05
д коксы2	<u>0,28</u>	<u>0,46</u>	<u>0,28</u>	<u>0,46</u>
ш бедра	-0,08	-0,08	-0,08	-0,08
д бедра	<u>-0,59</u>	<u>0,32</u>	<u>-0,59</u>	<u>0,32</u>
ш голени1	0,04	0,02	0,04	0,02
д голени1	<u>0,61</u>	<u>-0,40</u>	<u>0,61</u>	<u>-0,40</u>

grossipes также различается длина бёдер и длина и ширина голени 1: у самок они больше (Таблица 9). У самок *N. brevirostre* бёдра самок несколько длиннее, а голени несколько уже, чем у самцов, но разница статистически достоверна только для ширины голени. По длинам

Таблица 8. Сравнение размеров, нормированных на длину туловища у самцов и самок *N. brevirostre*. Для теста Стьюдента $df=40$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,02$; $N=42$ (23 самки и 19 самцов). Сокращения: бе – бедро; г1 – голень1; д – длина; к2 – кокса 2; ту – туловище; ш – ширина; СО – стандартное отклонение; 4-бян – 4-6 сегменты яйценосных ножек соответственно. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы; подчеркнуты те, для которых значимость не вызывает сомнений (значения t сильно превышают критические, $P<0,001$).

	самки ($\bar{x}\pm CO$)	самцы ($\bar{x}\pm CO$)	t	P
<u>ш к2/д ту*</u>	0,14 $\pm$ 0,01	0,12 $\pm$ 0,01	5,08	<0,001
<u>д к2/д ту*</u>	0,42 $\pm$ 0,06	0,48 $\pm$ 0,03	4,10	<0,001
<u>ш бе/д ту*</u>	0,14 $\pm$ 0,01	0,12 $\pm$ 0,01	6,60	<0,001
д бе/д ту*	1,12 $\pm$ 0,09	1,06 $\pm$ 0,10	2,09	0,043
<u>ш г1/д ту*</u>	0,10 $\pm$ 0,01	0,11 $\pm$ 0,01	5,09	<0,001
д г1/д ту	1,06 $\pm$ 0,09	1,10 $\pm$ 0,09	2,02	0,050

Таблица 9. Сравнение размеров, нормированных на длину туловища у самцов и самок *N. grossipes*. Для теста Стьюдента $df=46$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,01$; $N=48$ (25 самок и 23 самца). Сокращения: бе – бедро; г1 – голень1; д – длина; к2 – кокса 2; ту – туловище; ш – ширина; СО – стандартное отклонение; 4-бян – 4-6 сегменты яйценосных ножек соответственно. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы; подчеркнуты те, для которых значимость не вызывает сомнений (значения t сильно превышают критические, $P<0,001$).

	самки ($\bar{x}\pm CO$)	самцы ($\bar{x}\pm CO$)	t	P
<u>ш к2/д ту*</u>	0,2 $\pm$ 0,02	0,16 $\pm$ 0,01	12,14	<0,001
<u>д к2/д ту*</u>	0,55 $\pm$ 0,07	0,66 $\pm$ 0,07	6,04	<0,001
<u>ш бе/д ту*</u>	0,17 $\pm$ 0,02	0,14 $\pm$ 0,01	8,6	<0,001
<u>д бе/д ту*</u>	1,42 $\pm$ 0,12	1,26 $\pm$ 0,12	5	<0,001
<u>ш г1/д ту*</u>	0,13 $\pm$ 0,01	0,12 $\pm$ 0,01	3,27	0,002
<u>д г1/д ту*</u>	1,48 $\pm$ 0,14	1,27 $\pm$ 0,22	4,34	<0,001

бедро и голени значения t пограничные, статистическая значимость различий невелика (Таблица 8).

Анализ промеров (за исключением яйценосных ножек), нормированных на длину туловища, методом главных компонент даёт разную картину для двух изученных видов *Nymphon*. У *N. brevirostre* самцы и самки различаются слабо (Рис. 71А). По ГК1, описывающей 52,25% общего разброса, статистических значимых различий между полами нет (тест Стьюдента, $DF=40$; ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,03$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,04$, $t=1,89$, $p=0,066$). Статистически значимые межполовые различия выявлены по ГК2 (29,94%), ГК3 (13,63%) и ГК5 (0,59%) (Таблица 10). ГК2 и ГК3 составлены, в основном, шириной туловища и длинами сегментов ног, а ГК5 шириной коксы 2 и бедра (Таблица 11). У *N. grossipes* самцы и самки разделяются лучше, чем у *N. brevirostre* (Рис. 71Б).

Статистически значимые различия между полами выявлены по ГК1 и ГК3, описывающим 70,67% и 11,22% различий соответственно (тест Стьюдента: $DF=46$, ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=0,13$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=-0,14$; $t=5,44$, $p<0,001$; ГК3 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,5$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,06$, $t=5,67$, $p<0,001$). ГК1 составлена, в основном, длиной бедра (0,49) и голени 1 (0,86); ГК3 —

Таблица 10. Главные компоненты, разделяющие самцов и самок *N. brevirostre* по данным с поправкой на длину туловища. Для теста Стьюдента $df=40$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,02$; $N=42$ (23 самки и 19 самцов). Сокращения: ГК – главная компонента.

	самки ($\bar{x}$)	самцы ($\bar{x}$)	t	P
ГК2	0,06	-0,07	5,88	<0,001
ГК3	0,06	-0,07	2,49	0,017
ГК5	0,005	-0,006	2,97	0,005

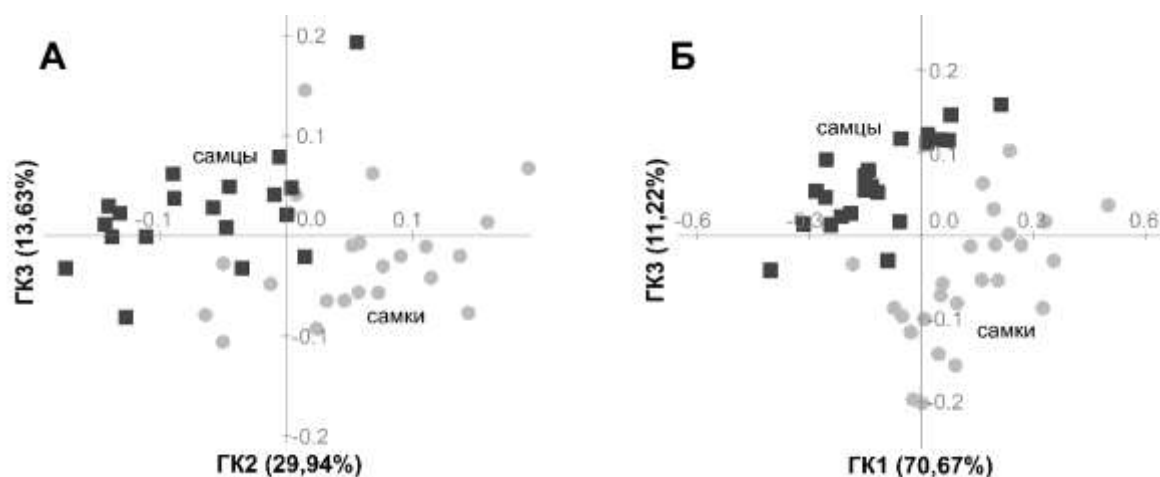


Рис. 71. Результаты анализа полового диморфизма *Nymphon*: размеры нормированные на длину туловища. А — *N. brevivirostre*; Б — *N. grossipes*. Тёмно-серыми квадратами обозначены самцы; светло-серыми кругами обозначены самки.

Таблица 11. Состав главных компонент разделяющих самцов и самок *N. brevivirostre* по данным с поправкой на длину туловища. Сокращения: ГК – главная компонента, бе – бедро; г1 – голень 1; д – длина; к2 – кокса 2; ту – туловище; ш – ширина. Подчёркнуты значения, главным образом определяющие каждую компоненту.

	ГК2	ГК3	ГК5
ш ту/д ту	<u>-0,36</u>	<u>0,59</u>	0,07
ш к2/д ту	0,06	-0,03	<u>0,60</u>
д к2/д ту	<u>-0,20</u>	<u>0,45</u>	0,04
ш бе/д ту	0,08	-0,06	<u>0,78</u>
д бе/д ту	<u>0,84</u>	0,11	-0,09
ш г1/д ту	-0,03	0,02	-0,11
д г1/д ту	<u>-0,33</u>	<u>-0,66</u>	-0,02

длинами коксы 2 (0,81), бедра (-0,34), голени 1 (0,26) и шириной туловища (0,38). По ГК2, описывающей 15,01% общего разброса самцы и самки статистически неразличимы (тест Стьюдента: $DF=46$, $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,005$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,005$; $t=0,33$, $p=0,74$).

Пропорции яйценосных ножек, туловища и сегментов ходильных ног у обоих изученных видов *Nymphon* также значимо различаются между полами. Два самых длинных сегмента яйценосных ножек (четвёртый и пятый) у самцов пропорционально увеличены относительно

шестого по сравнению с самками (Таблицы 12, 13). У *N. grossipes* пятый несколько длиннее относительно четвёртого, чем у самок, но достоверность различий невысока ($P=0,017$) (Таблица 13). То есть, увеличение длины яйценосных ножек у самцов происходит, в основном, именно за счёт четвёртого и пятого сегментов. Отношение ширины туловища к его длине у самок меньше, чем у самцов. Отношение ширины кокс 2 и бёдер к их длинам у самок больше (Таблицы 12, 13). Для голени 1 отношение ширины к длине у самок *N. brevivirostre* несколько меньше, чем у самцов, но значимость различий невелика (пограничное значение t , высокое значение p) (Таблица 12). Пропорции голени 1 у самцов и самок *N. grossipes* статистически не различаются (Таблица 13).

При анализе пропорций (отношений ширины к длине) туловища и сегментов ходильных ног методом главных компонент самцы и самки обоих видов *Nymphon* чётко разделяются (Рис. 72). В обоих случаях статистически значимые различия между полами

Таблица 12. Пропорции туловища, яйценосных ножек и сегментов ходильных ног у самцов и самок *N. brevirostre*. Для теста Стьюдента $df=40$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,02$; $N=42$ (23 самок и 19 самцов). Сокращения: д – длина; ш – ширина; СО – стандартное отклонение; 4-бян – 4-6 сегменты яйценосных ножек соответственно. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы.

	самки ($\bar{x} \pm CO$)	самцы ($\bar{x} \pm CO$)	t	P
туловище ш/д*	0,53 $\pm$ 0,06	0,63 $\pm$ 0,03	6,54	<0,001
кокса2 ш/д*	0,33 $\pm$ 0,03	0,26 $\pm$ 0,01	9,00	<0,001
бедро ш/д*	0,13 $\pm$ 0,01	0,12 $\pm$ 0,01	2,75	0,009
голень ш/д*	0,09 $\pm$ 0,01	0,10 $\pm$ 0,01	2,41	0,021
д 4ян/д 5ян	1,00 $\pm$ 0,12	1,05 $\pm$ 0,09	1,35	0,183
д 4ян/д 6ян*	1,58 $\pm$ 0,22	2,50 $\pm$ 0,26	12,87	<0,001
д 5ян/д 6ян*	1,58 $\pm$ 0,19	2,39 $\pm$ 0,24	12,32	<0,001

Таблица 13. Пропорции туловища, яйценосных ножек и сегментов ходильных ног у самцов и самок *N. grossipes*. Для теста Стьюдента $df=46$, критическое значение $t_{(\alpha=0,05)}=2,01$; $N=48$ (25 самок и 23 самца). Сокращения: д – длина; ш – ширина; СО – стандартное отклонение; 4-бян – 4-6 сегменты яйценосных ножек соответственно. Звёздочками помечены параметры, различия между которыми статистически значимы.

	самки ($\bar{x} \pm CO$)	самцы ($\bar{x} \pm CO$)	t	P
туловище ш/д*	0,61 $\pm$ 0,04	0,65 $\pm$ 0,06	3,00	0,005
кокса2 ш/д*	0,38 $\pm$ 0,03	0,24 $\pm$ 0,02	17,97	<0,001
бедро ш/д*	0,12 $\pm$ 0,01	0,11 $\pm$ 0,01	3,29	0,002
голень ш/д	0,09 $\pm$ 0,01	0,10 $\pm$ 0,03	1,31	0,196
д 4ян/д 5ян*	1,05 $\pm$ 0,13	0,96 $\pm$ 0,09	2,48	0,017
д 4ян/д 6ян*	1,76 $\pm$ 0,24	2,39 $\pm$ 0,25	9,28	<0,001
д 5ян/д 6ян*	1,69 $\pm$ 0,13	2,49 $\pm$ 0,33	11,93	<0,001

наблюдаются только по ГК1 (тест Стьюдента, *N. brevirostre*: $DF=40$; ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=-0,06$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=0,07$, $t=8,2$, $p<0,001$; *N. grossipes*: $DF=46$; ГК1 $\bar{x}_{\text{самки}}=0,07$, $\bar{x}_{\text{самцы}}=-0,08$, $t=14,68$, $p<0,001$). ГК1 описывает 85,86% различий у *N. brevirostre* и 70,33% — у *N. grossipes*, наибольший вклад в неё вносят соотношение ширины и длины туловища (*N. brevirostre* — 0,87; *N. grossipes* — -0,44) и ширины и длины коксы 2 (*N. brevirostre* — -0,48; *N. grossipes* — 0,89). У *N. brevirostre* самая мелкая самка (длина туловища 2,76 мм) по пропорциям методом главных компонент была помещена среди самцов (Рис. 72), никаких травм у неё обнаружено не было, в бедренных сегментах присутствовали ооциты, что исключает ошибочную идентификацию особи в качестве половозрелой.

4.11. Репродуктивное поведение

Репродуктивное поведение изученных видов включает спаривание и последующую заботу о потомстве, которую осуществляют самцы.

Спаривание можно разделить на следующие стадии: 1) поиск партнёра и образование пары, 2) ожидание в амплексусе, 3) откладка яиц, 4) перенос кладки, 5) формовка кладки и расставание пары. У *Phoxichilidium* формовка кладки отсутствует, пара расстаётся при переносе кладки от самки к самцу (Рис 73) (Petrova, Bogomolova, 2025b). У

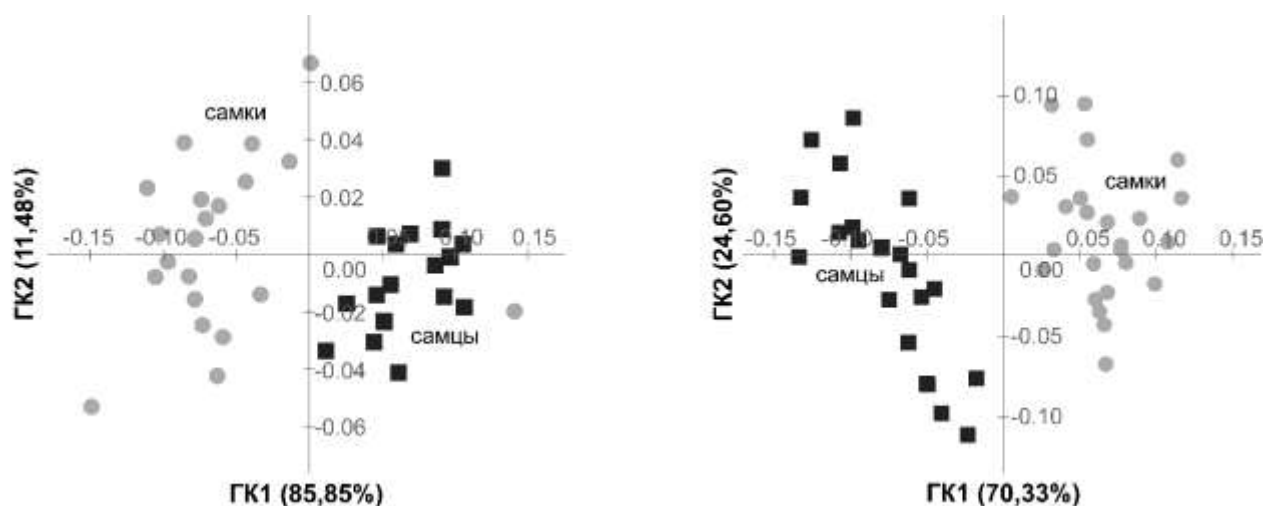


Рис. 72. Результаты анализа полового диморфизма *Nymphon*: пропорции сегментов ходильных ног и туловища. А — *N. brevistre*; Б — *N. grossipes*. Тёмно-серыми квадратами обозначены самцы; светло-серыми кругами обозначены самки.

Nymphon за переносом кладки следует её формовка кладки, занимающая продолжительное время, лишь затем пара расстанется (Рис. 74).

4.11.1. Поиск партнёра и формирование пары

Phoxichilidium (Рис. 75)

После того, как животных ссаживали в разнополых группах (по два самца и две самки), они приступали к спариванию в течение 0,5–1 часов. Самцы быстро обнаруживали самок и приближались к ним; ни самец, ни самка не совершали никаких предварительных действий, которые можно было бы истолковать как подготовку к спариванию. Самец забирался самке на спинную сторону, где располагался голова к голове, обхватывая яйценосными ножками передние боковые туловищные отростки самки (Рис. 75А, Б). Дополнительно самец закреплялся, удерживая самку за её ходильные ноги с помощью своих проподусов и коготков (Рис. 75Б, В). Сначала самец захватывал самку за

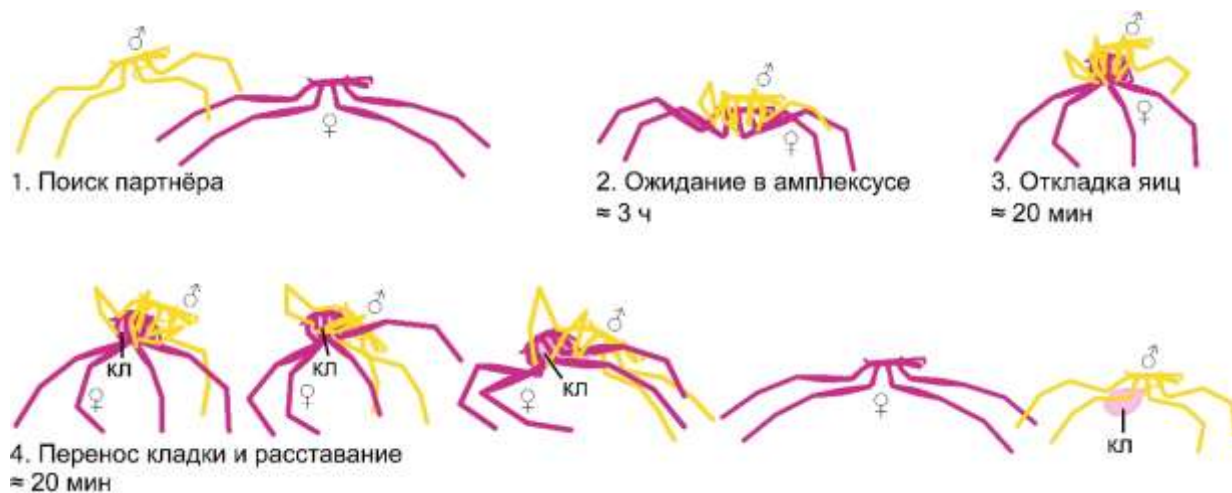


Рис. 73. Схема спаривания *P. femoratum*. Сокращения: кл – кладка.

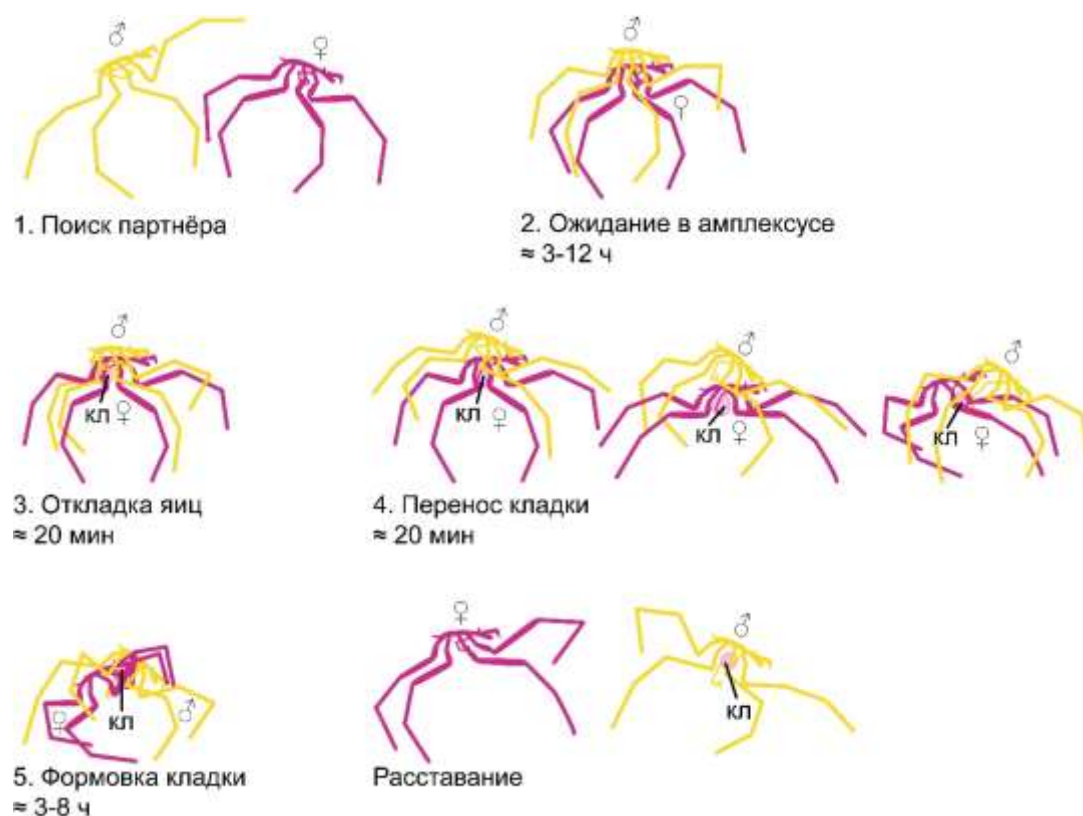


Рис. 74. Схема спаривания *Nymphon*. Сокращения: кл – кладка.

произвольные участки ходильных ног, либо вообще не держался ногами (Рис. 75А, Б). Затем он пытался зафиксировать свои 2–4-ю пары ног, обхватив коксы 3 1–3-й ног самки. В финальном положении 2–4-я ноги самца находились между 1–4-й ногами самки и удерживали 1–3-и ноги самки за коксы 2, а 1-я пара ног самца оставалась свободной (Рис. 75В) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

В семи из 42 наблюдений два самца садились на одну самку одновременно, один под другим. В такой ситуации через некоторое время (0,5–3 часа) наблюдали, что один из самцов спаривался с самкой, а другой покидал группу и спаривался со второй самкой позже либо не спаривался совсем в течение эксперимента в данной группе. В двух случаях совместное «ожидание» двух самцов длилось двое суток и заканчивалось распадом группы без откладки яиц. Никаких агрессивных взаимодействий между самцами не наблюдали (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Nymphon (Рис. 76)

Предварительных «ухаживаний», как и у *Phoxichilidium*, не наблюдалось. Попытки двух самцов спариться с одной самкой или группы из двух самок и одного самца не наблюдали.

У обоих видов *Nymphon* поза «амплексуса» одинакова. При образовании пары самец в первую очередь заводит свои яйценосные ножки между вторым и третьим туловищными

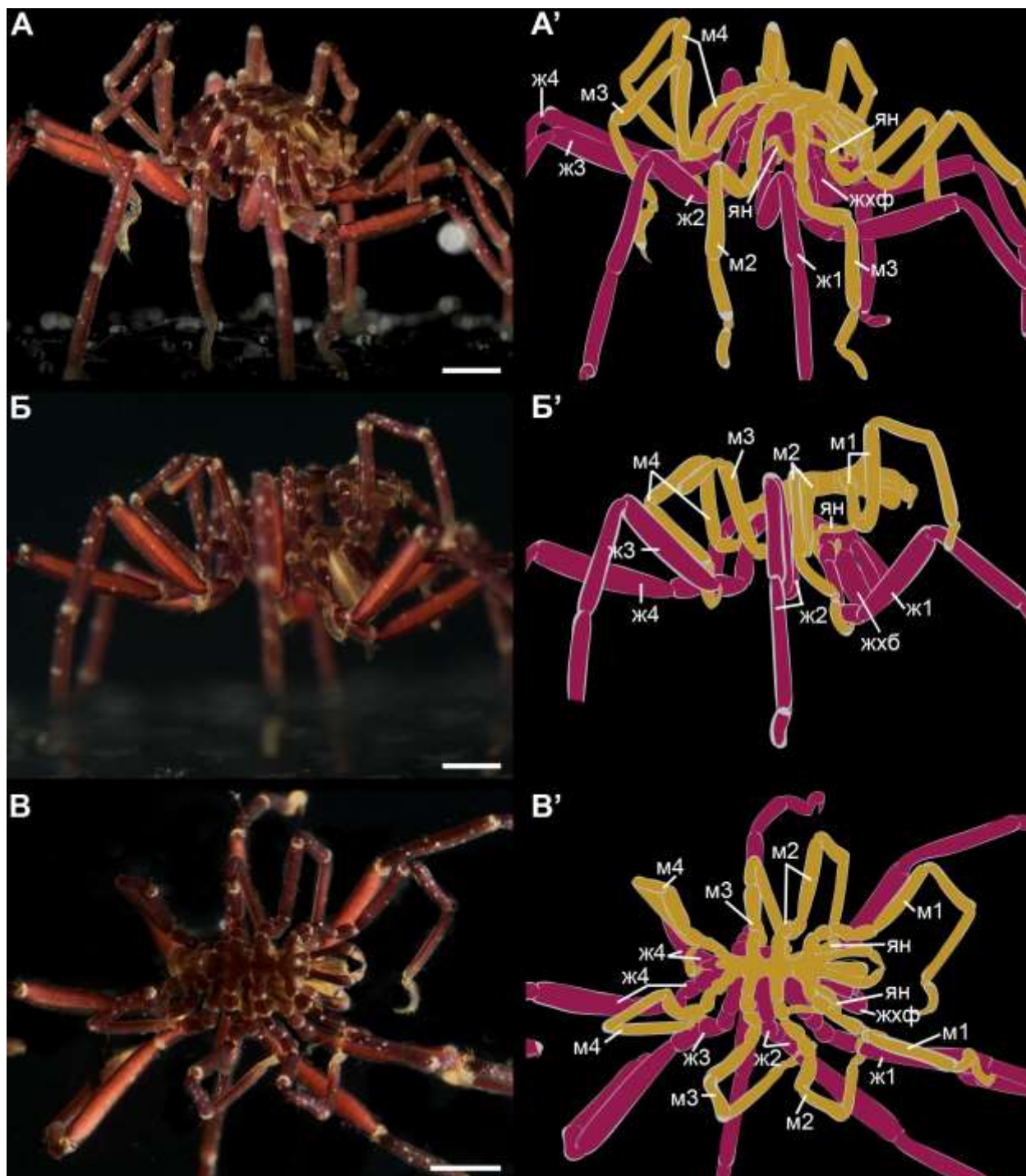


Рис. 75. Ожидание в амплексусе: *P. femoratum*. А–В — фотографии пар во время ожидания; А'–В' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям; самцы — жёлтые, самки — пурпурные, на В' прорисованы только конечности правой стороны. А — начало ожидания, самец ещё не занял окончательную позицию; Б — вид пары в окончательной позиции сбоку; В — вид пары в окончательной позиции со спинной стороны. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки; жхб — хобот самки; жхф — хелифоры самки; м1–4 — ходильные ноги самца; ян — яйценосная ножка. Масштабные отрезки: А–В — 1 мм.



Рис. 76. Ожидание в амплексуе: *N. grossipes*. А — фотография пары во время ожидания; А' — силуэты, прорисованные по этой же фотографии: самец — жёлтый, самка — пурпурная, прорисованы только конечности правой стороны (хелифоры с обеих сторон тела). Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки; жп — пальпа самки; жхб — хобот самки; жхф — хелифоры самки; жян — яйценосная ножка самки; м1–4 — ходильные ноги самца; мп — пальпа самца; мхб — хобот самца; мхф — хелифоры самца; мян — яйценосная ножка самца. Масштабный отрезок: 2 мм.

отростками самки. Затем он захватывает основания хелифор самки клешнями своих хелифор и вытягивает свои яйценозные ножки, подстраивая их положение так, чтобы стригиллюсы оказались впереди вторых туловищных отростков самки (Рис. 76).

4.11.2. Ожидание в амplexусе

Ожидание в амplexусе — самая продолжительная стадия спаривания, в течение которой самец сохраняет постоянную позу на спинной стороне самки. При этом, самка может передвигаться. Несколько раз наблюдали, что самка в это время продолжала удерживать клешнями (и, вероятно, есть) фрагмент кормового объекта (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Phoxichilidium

У *P. femoratum* ожидание длилось от 2–3 часов до пары дней. Если ожидание продолжалось более 5–7 часов, оно обычно заканчивалось разделением пары без формирования кладки. Когда самец занимал позу «амplexуса», он начинал «приседать», сгибая проксимальные суставы конечностей примерно дважды в минуту. Эти движения продолжались с той же периодичностью на протяжении всей стадии ожидания (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Иногда самки могли оказывать сопротивление, отталкивая ноги самца своими ногами, в частности, или их что-то беспокоило (например, яркий свет) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Nymphon

У обоих изученных видов рода ожидание в амplexусе длилось 3–12 часов, могло продолжаться до суток. На протяжении стадии ожидания самец не совершает никаких специфических движений. Ходильные ноги обеих особей во время ожидания остаются свободными, касаются субстрата.

4.11.3. Откладка яиц и оплодотворение

***Phoxichilidium* (Рис. 77–79)**

Спустя некоторое время ожидания в позе «амplexуса» в бёдрах самки становились заметны перистальтические сокращения вителлярия (Рис. 77Б, В), которые продолжались до окончания откладки яиц. Сокращался только вителлярный, дивертикул средней кишки оставался неподвижным. В ходе одного спаривания сокращались вителлярии всех четырёх пар ног одновременно (Рис. 77Б, В). К концу откладки яиц перистальтические волны в вителлярии становились реже и постепенно исчезали (Petrova, Bogomolova, 2025b).

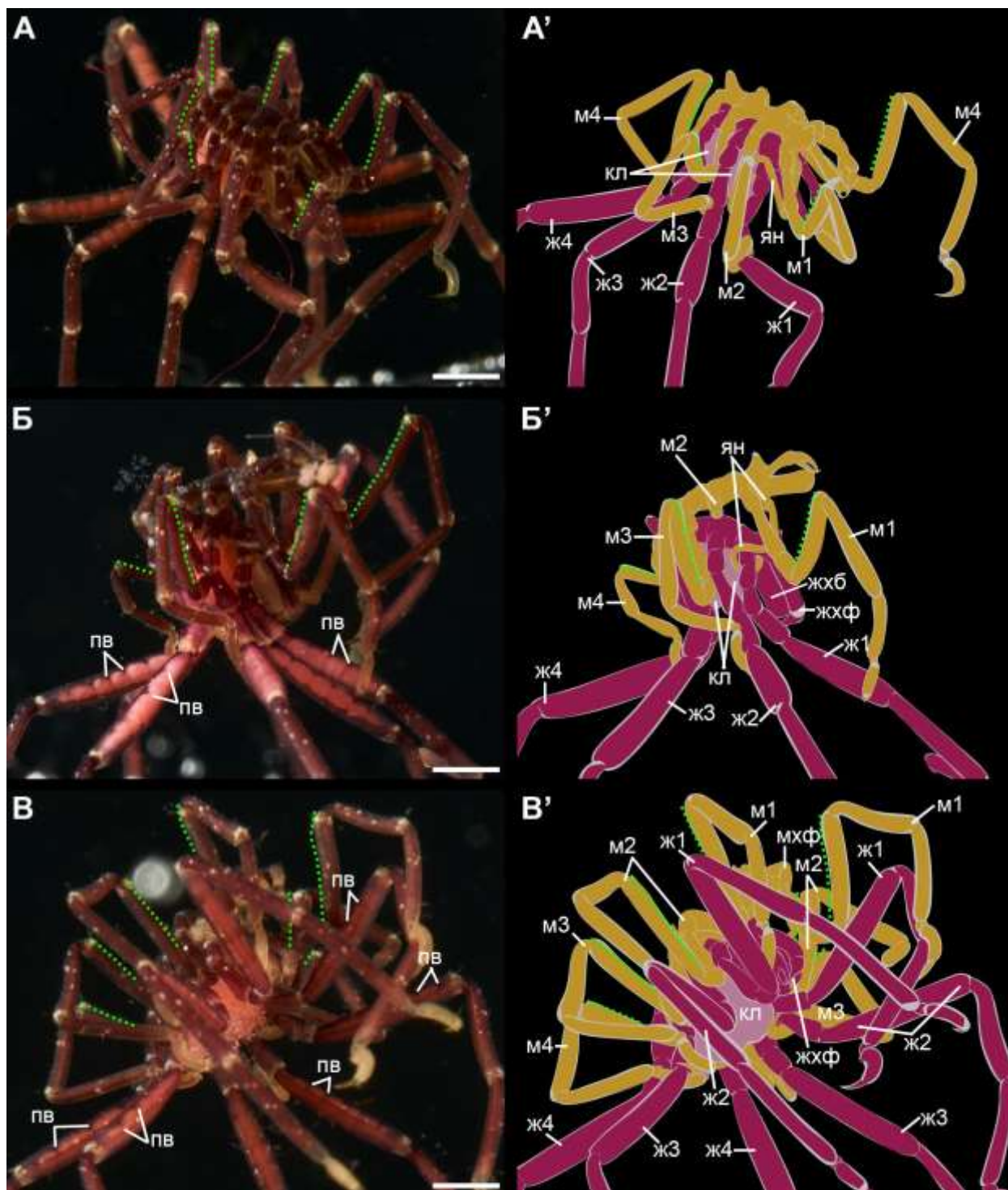


Рис. 77. Откладка яиц: *P. femoratum*. А–В — фотографии пар во время откладки яиц; А'–В' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям: самцы — жёлтые, самки — пурпурные, на Б' прорисованы только конечности правой стороны. А — вид пары дорсолатерально; Б — вид сбоку, у самца правая ходильная нога 2-й пары ампутирована; В — вид с вентролатеральной стороны. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки; жхб — хобот самки; жхф — хелифоры самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги самца; мхф — хелифоры самца; пв — перистальтические волны в отростках яйчника; ян — яйценосная ножка. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Масштабные отрезки: А–В — 1 мм.

Вскоре после начала сокращения вителляриев самка сгибала ноги так, что их проксимальные части формировали «купол», и откладывала яйца в этот купол (Рис. 77). Самец в продолжение всего времени откладки яиц оставался в том же положении, что и во время ожидания, но «приседающие» движения прекращались. Коксы 2–4-х ходильных ног самца располагались между коксами ног самки и соприкасались с формирующейся кладкой (Рис. 77; 78) — в таком положении мужские гонопоры оказывались в непосредственной близости от массы отложенных яиц, но были отдалены от женских гонопоров (Рис. 78). Первая пара ходильных ног самца, на которой гонопоров нет, оставалась свободной, их коксы находились на большом расстоянии от формирующейся кладки (Рис. 77А, Б; 78) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

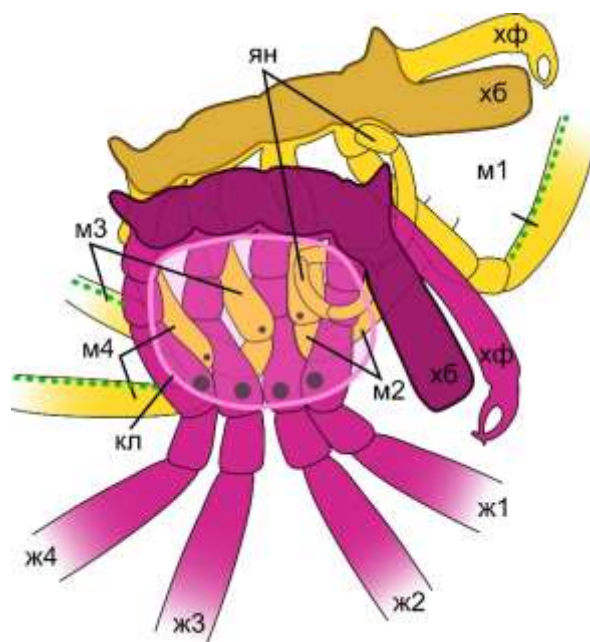


Рис. 78. Пара *P. femoratum* во время откладки яиц. Схема, сагиттальный «разрез». Самец жёлтый, самка — пурпурная, прорисованы только конечности левой стороны. Сокращения: ж1–4 – ходильные ноги самки; кл – кладка; м1–4 – ходильные ноги самца; хб – хобот; хф – хелифоры; ян – яйценосная ножка. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Крупные чёрные круги – гонопоры самки, маленькие чёрные круги – гонопоры самца. Зелёные точки отмечают примерное положение бедренных желёз самца.

Сперматозоиды можно было обнаружить в формирующейся кладке, а именно в матриксе, соединяющем яйца (Рис. 79), в любой момент в течение откладки яиц. После отбора яиц в любой момент откладки они развивались нормально (см. раздел 4.11.5 Судьба кладок по завершении спаривания) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

***Nymphon* (Рис. 80–82)**

Откладка яиц занимает около 30–40 минут. Положение туловища и ходильных ног самки и самца во время откладки яиц остаётся таким же, как во время стадии ожидания. Самка собирает откладываемые яйца своими яйценосными ножками и держит ими формирующуюся массу яиц. Положение массы яиц за время откладки меняется: сначала самка удерживает её ближе к переднему концу тела (Рис. 80А, Б), затем перемещает назад (Рис. 80В, Г; 81). В последние 10–15 минут откладки яиц в вителляриях передних двух пар ног зрелых яиц больше не видно, и их гонопоры находятся далеко от кладки; в это же время в вителляриях задних ног ещё просматриваются крупные (зрелые) ооциты. Внимательно наблюдать пары в самом начале откладки яиц не удалось, но следует отметить, что в

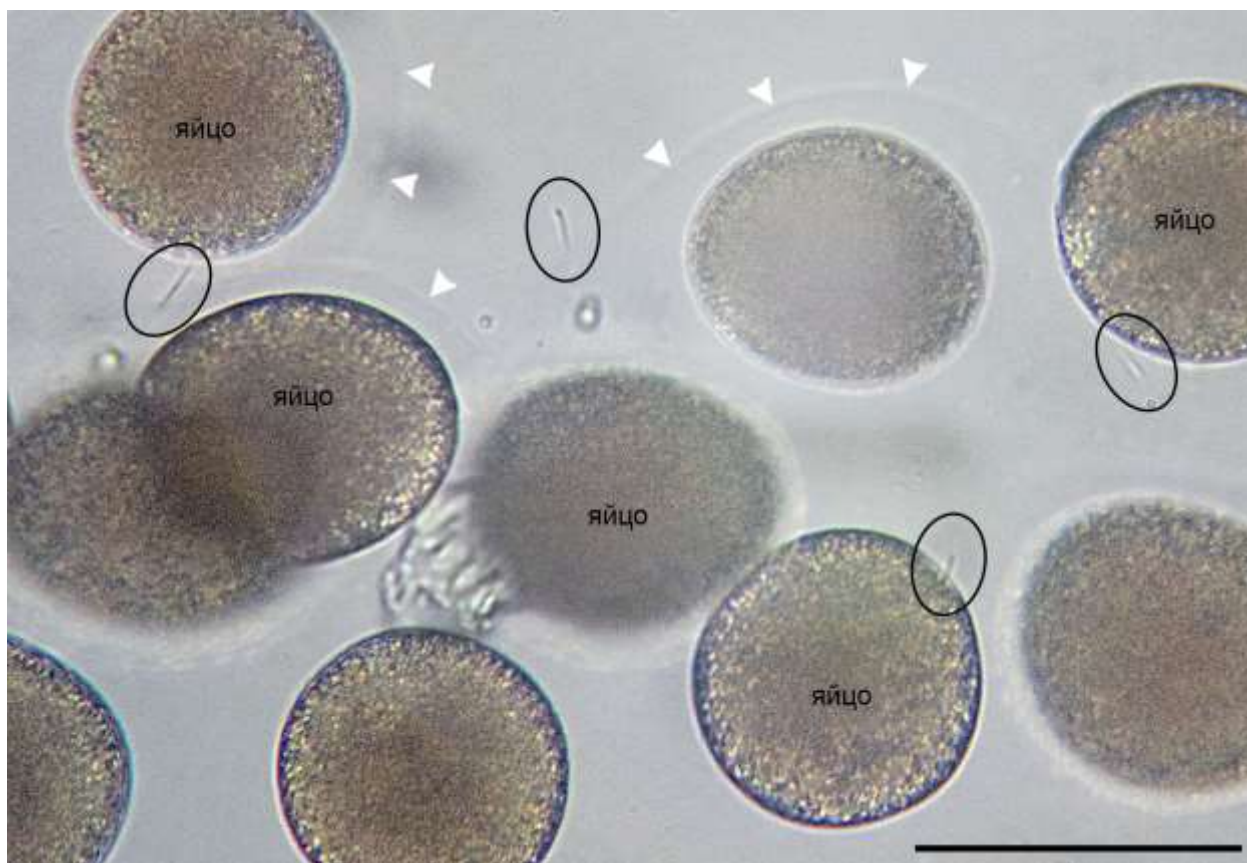


Рис. 79. Оплодотворение: *P. femoratum*. Световая микрофотография фрагмента кладки, взятой у пары во время откладки яиц. Овалами обведены сперматозоиды, наконечники отмечают границы разбухших вителлиновых оболочек. Масштабный отрезок: 50 мкм.

последние 10–15 минут откладки яиц перистальтические волны (Рис. 80Б) заметны только в вителляриях задних ног, а в передних ногах в это время вителлярий не сокращается.

Вскоре после начала откладки яиц самкой самец приближает коксы 2 двух задних пар ног к формирующейся кладке, далеко вдвигая их между третьей и четвёртой парами и позади четвёртой пары ходильных ног самки (Рис. 80Б–Г; 82). Гонопоры самца не контактируют с кладкой постоянно (Рис. 80Б), однако регулярно приходят в соприкосновение с ней, когда самка передвигает массу отложенных яиц яйценосными ножками. Некоторое время после того, как откладка яиц завершилась, пара остаётся неподвижной, самка держит кладку вблизи гонопоров самца (Рис. 80Г; 81).

Размер выборки не позволил отбирать яйца у пар на ранних этапах формирования кладки, наблюдать сперматозоиды в матриксе не удалось. Яйца, отобранные у пар в конце откладки яиц или у пар, распавшихся во время откладки яиц, развивались нормально (см. раздел 4.11.5 Судьба кладок по завершении спаривания).

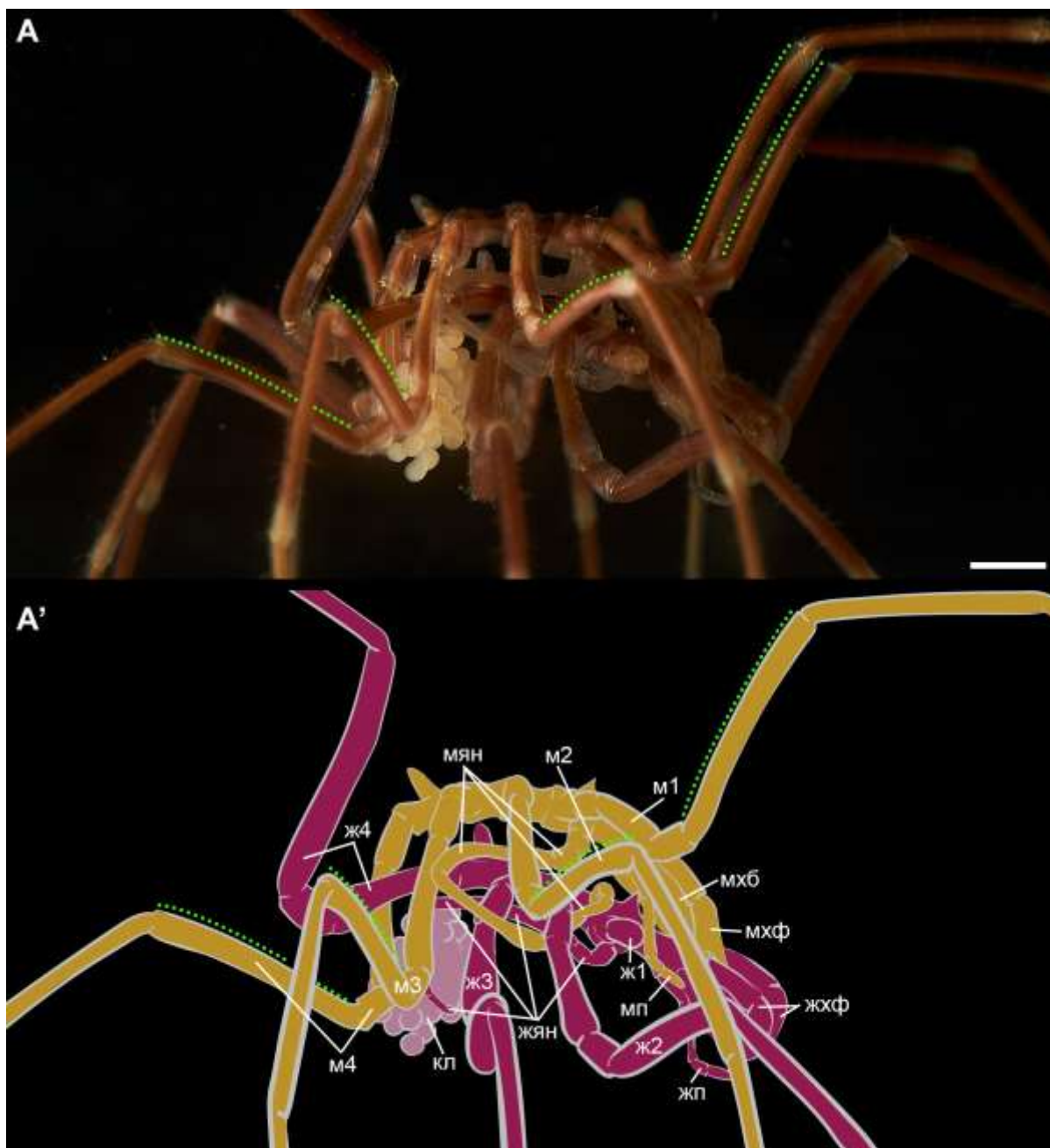


Рис. 81. Откладка яиц: *N. grossipes*. А — фотография пары незадолго до завершения откладки яиц и начала переноса кладки; А' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям: самец — жёлтый, самка — пурпурная, прорисованы только конечности правой стороны и обе хелифоры самки. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки, ходильная нога 1 самки ампутирована; жп — пальпа самки; жхб — хобот самки; жхф — хелифоры самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги самца; мп — пальпа самца; мхб — хобот самца; мхф — хелифоры самца; мян — яйценосная ножка самца. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Масштабный отрезок: 2 мм.

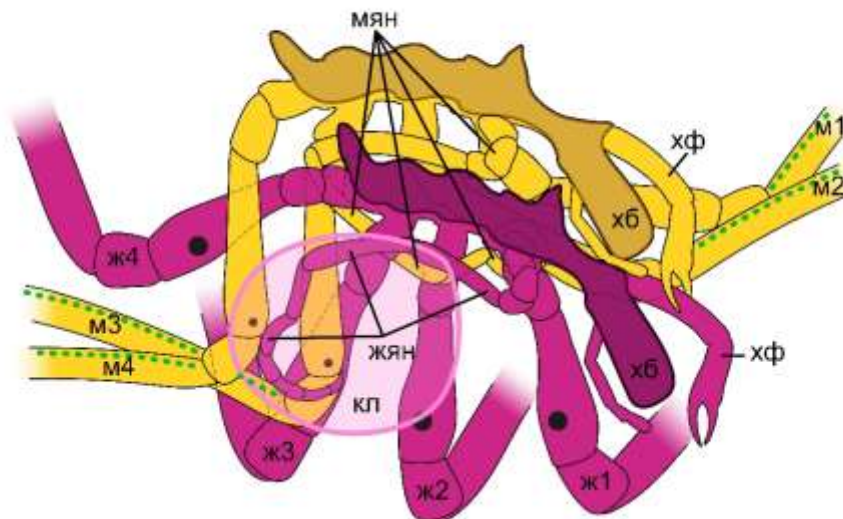


Рис. 82. Пара *Nymphon* во время откладки яиц. Схема, сагиттальный «разрез». Самец жёлтый, самка – пурпурная, прорисованы только конечности левой стороны. Сокращения: ж1–4 – ходильные ноги 1–4 самки; жян – яйценосная ножка самки; кл – кладка; м1–4 – ходильные ноги 1–4 самца; мян – яйценосная ножка самца; хб – хобот; хф – хелифоры. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Крупные чёрные круги – гонопоры самки, маленькие чёрные круги – гонопоры самца. Зелёные точки отмечают примерное положение бедренных желёз самца.

4.11.4. Перенос и формовка кладки; расставание пары

Phoxichilidium (Рис. 83, 84)

Когда самка заканчивает откладывать яйца, самец освобождает яйценосные ножки, отпуская её передние туловищные отростки, и подаётся вперёд, продолжая удерживаться за ноги самки своими ходильными ногами (Рис. 83А). Таким образом, туловище самца оказывается впереди туловища самки. Затем самец протягивает яйценосные ножки назад, по направлению к кладке. Он подцепляет кладку одной из яйценосных ножек и начинает тянуть её, перемещаясь вперёд (Рис. 83Б). Одновременно самка подаётся назад, упираясь ходильными ногами. В результате натяжения кладка отлипает от ног и брюшной стороны самки и остаётся на яйценосной ножке самца (Рис. 83В, Г). После того, как самец забирает кладку и уходит от самки, он не производит никаких дополнительных действий с кладкой. Так как самец подцепляет формирующуюся кладку кончиком яйценосной ножки, самые свежие кладки оказываются на яйценосных ножках самца всегда в самом дистальном положении (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Бедренные железы самца остаются на расстоянии от формирующейся кладки на всех этапах спаривания (Рис. 77, 78, 83). Никаких признаков переноса секрета бедренных желёз в формирующуюся кладку не наблюдали. Нанесение цианоакрилатного клея на область поровых полей бедренных желёз не нарушало нормальное поведение ни на одном из этапов спаривания и не влияло на морфологию кладок (Petrova, Bogomolova, 2025b).

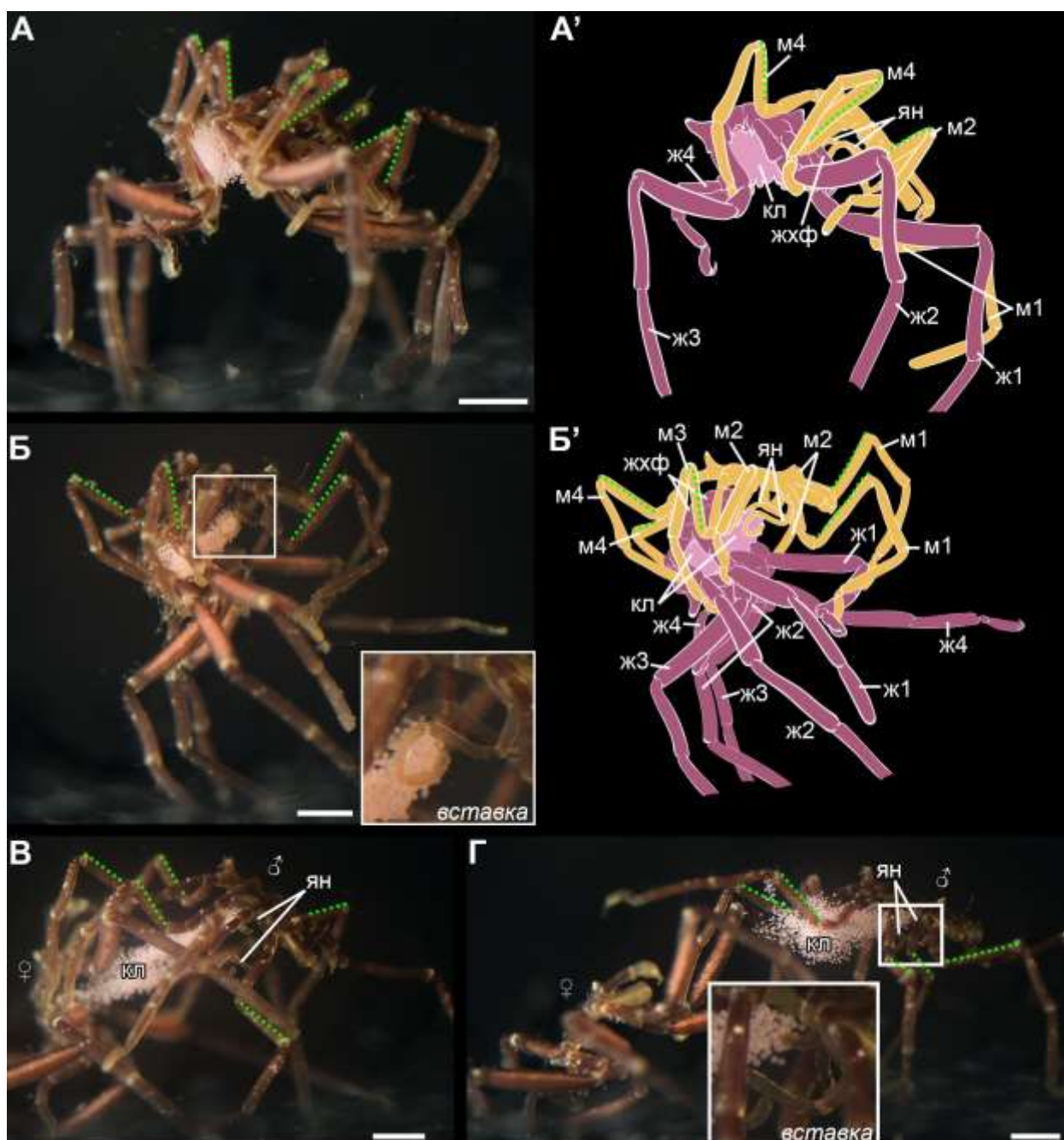


Рис. 83. Формирование кладки и расставание пары: *P. femoratum*. А–Г — серия фотографий расстающейся пары; А', Б' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям: самцы — жёлтые, самки — пурпурные, на А' прорисованы только конечности правой стороны. Вставки показывают увеличенные фрагменты фотографий, на которых видно положение яйценосных ножек самца. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки; жхф — хелифоры самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги самца; ян — яйценосная ножка. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Масштабные отрезки: А–Г — 1 мм.

У самцов, собранных с кладками, было отмечено до 14 кладок, примерно равномерно распределённых между левой и правой яйценосными ножками. Самые старые кладки имеют кремовую окраску, свежие — ярко-розовую. Кладки не сливаются друг с другом (Рис. 84) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Nymphon (Рис. 85–90)

После завершения откладки яиц самкой самец приподнимается и высвобождает свои яйценосные ножки, затем отпускает хелифоры самки и перемещается вперёд по отношению

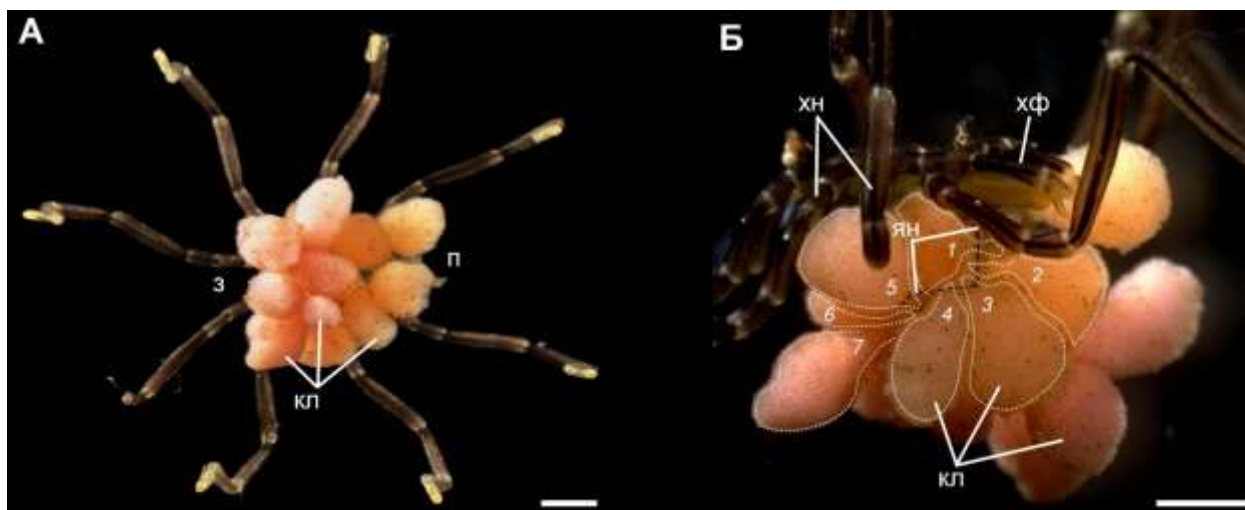


Рис. 84. Самцы *P. femoratum* с кладками, собранные в природе. Фотографии живых животных. **А** — вид с вентральной стороны; **Б** — вид сбоку. Сокращения: з — задний конец тела; кл — кладка; п — передний конец тела; хн — ходильные ноги; хф — хелифоры; ян — яйценосная ножка (её положение показано пунктиром, так как сама ножка скрыта кладками). Кладки на фото **Б** пронумерованы от самых старых к свежим, контуры отдельных кладок отмечены точками. Масштабные отрезки: **А, Б** — 1 мм.

к ней (Рис. 85, 86А-В), а одну из яйценосных ножек вытягивает назад, по направлению к кладке (Рис. 86В), которую старается нащупать. При этом самец совершает приседающие движения, сгибая ноги, и совершает зачерпывающие движения яйценосными ножками. Самка в это время несколько раз приподнимает своими яйценосными ножками и протягивает вперёд кладку (Рис. 86Б, В), пока она не соприкоснётся с яйценосными ножками самца. Самка оборачивает кладку вокруг яйценосной ножки самца (Рис. 86Г, 87) и начинает уплотнять кладку. Она прижимает кладку к вентральной поверхности своего головного сегмента и основанию хобота яйценосными ножками снизу и проксимальными сегментами ходильных ног передней пары с боков (Рис. 87; 88А, Б). Коксы 2 и 3 первых ходильных ног самки и дистальные (начиная с 5-го) сегменты яйценосных ножек самки наиболее тесно соприкасаются с кладкой (Рис. 87; 88; 89) и совершают утрамбовывающие движения. Дорсальные поверхности бёдер самца, где открываются поры бедренных желез, всё это время остаются далеко от формирующейся кладки (Рис. 80–82; 85–89).

Формовка кладки может длиться от 1–2 до 12–16 часов. Если на одной и той же яйценосной ножке более одной кладки, то все они разного возраста (о чём можно судить по стадиям развития эмбрионов), и порядок их формирования и расположения всегда единообразный. Максимальное число кладок на одной ножке — три, из них всегда самая старшая кладка располагается дистально, вторая по возрасту занимает проксимальное положение, а самая свежая помещается между ними и часто бывает деформирована предшествующими кладками (Рис. 90).

В самом начале передачи и формирования кладки пары часто распадаются при беспокойстве, например от яркого света: самец и самка разворачиваются так, что самец не

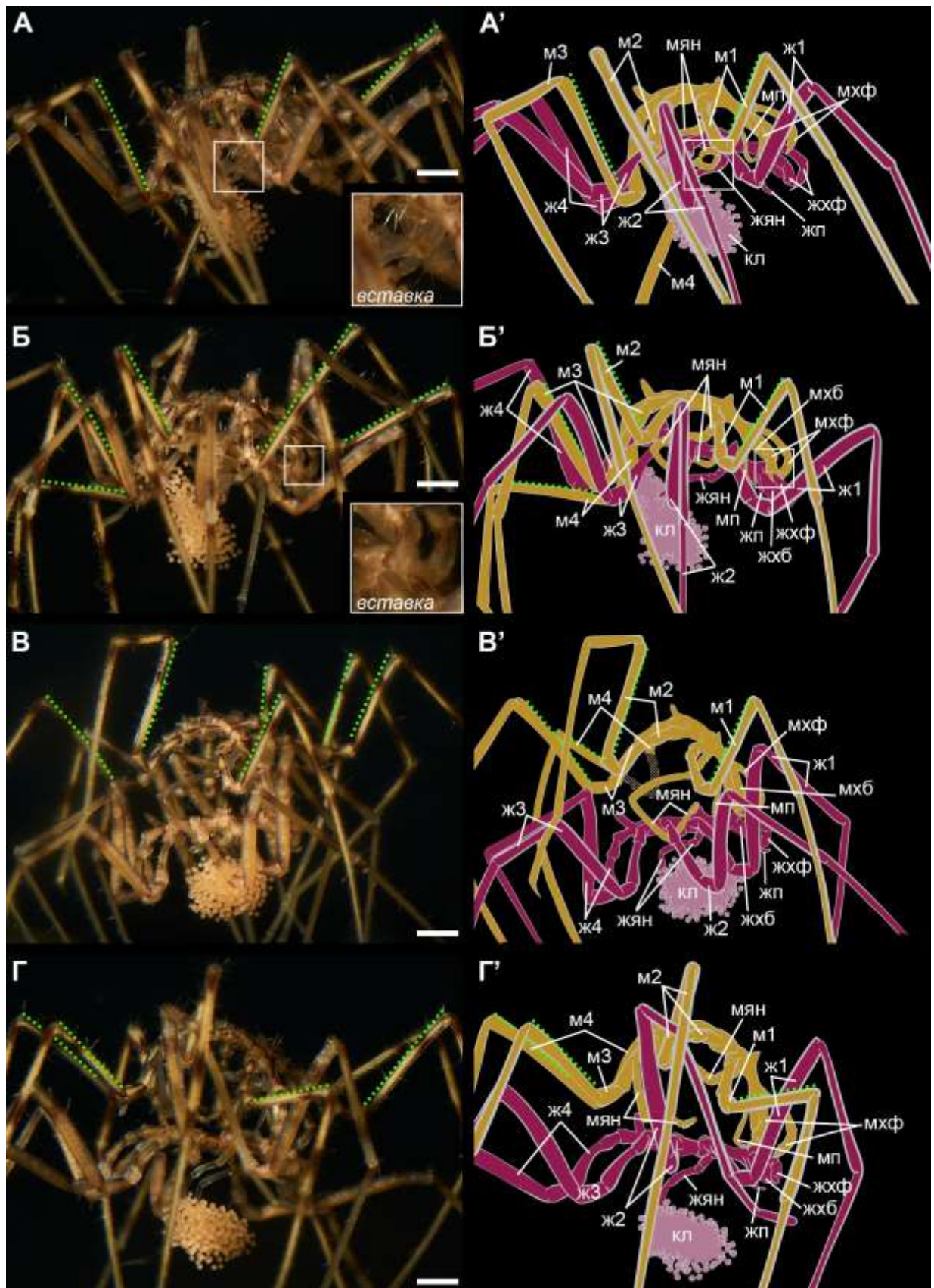


Рис. 85. Перенос кладки у *N. brevivrostre*. А–Г — последовательные фотографии пары, в которой самка перемещает кладку на яйценосную ножку самца, начальный этап; А'–Г' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям: самцы — жёлтые, самки — пурпурные, прорисованы только конечности правой стороны и обе хелифоры. Вставки показывают увеличенные фрагменты фотографий, на которых видно положение хелифор (вставка Б) и яйценосных ножек (вставка А) самца. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самца; жп — пальпы самки; жхб — хобот самки; жхф — хелифоры самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги самца; мп — пальпы самца; мхб — хобот самца; мхф — хелифоры самца; мян — яйценосная ножка самца. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Масштабные отрезки: А–Г — 1 мм.

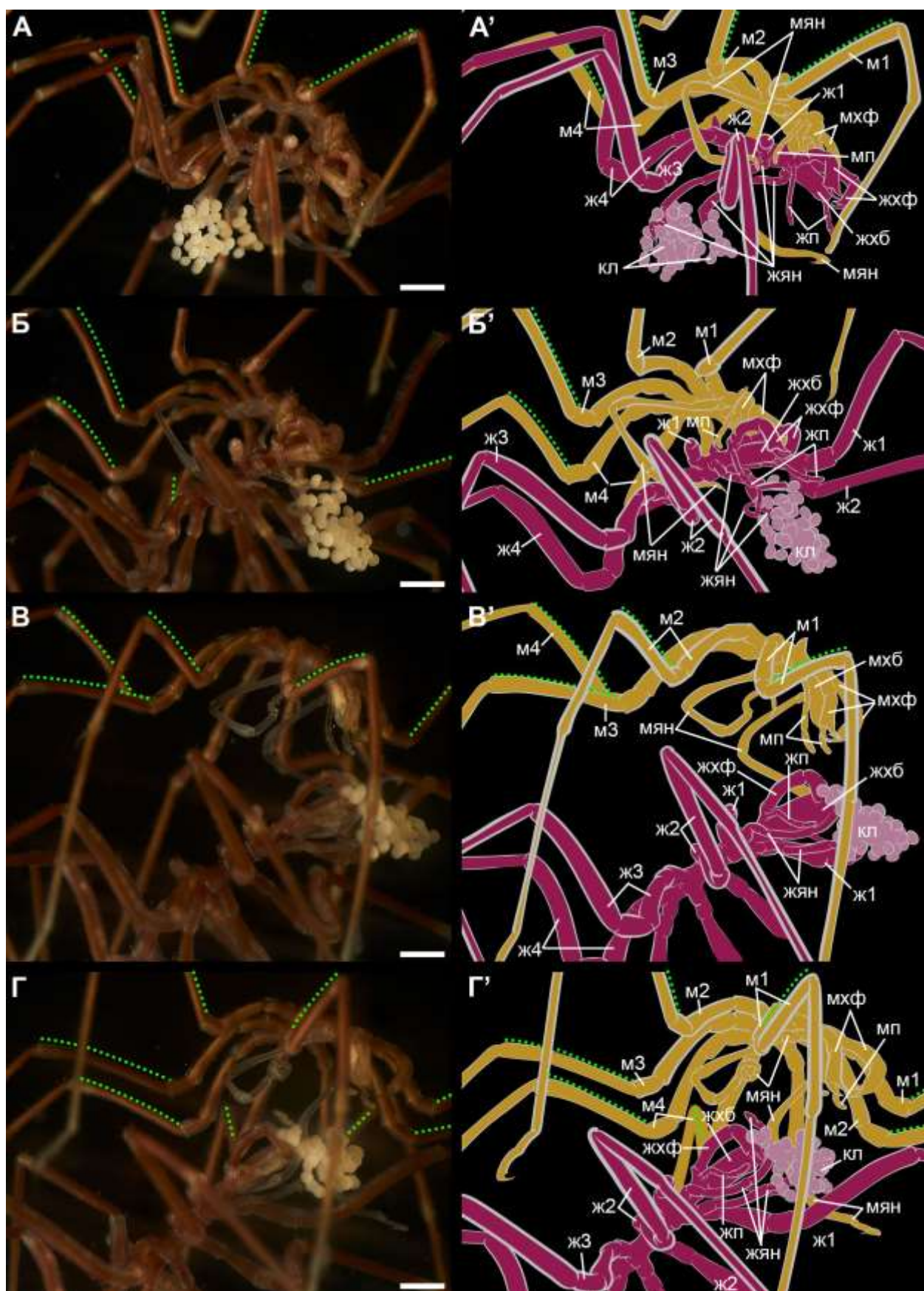


Рис. 86. Перенос кладки у *N. grossipes*. А–Г — последовательные фотографии пары, в которой самка перемещает кладку на яйценосную ножку самца; А'–Г' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям: самцы — жёлтые, самки — пурпурные. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки; жп — пальпа самки; жхб — хобот самки; жхф — хелифоры самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги самца; мп — пальпа самца; мхб — хобот самца; мхф — хелифоры самца; мян — яйценосная ножка самца. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Масштабные отрезки: А–Г — 2 мм.

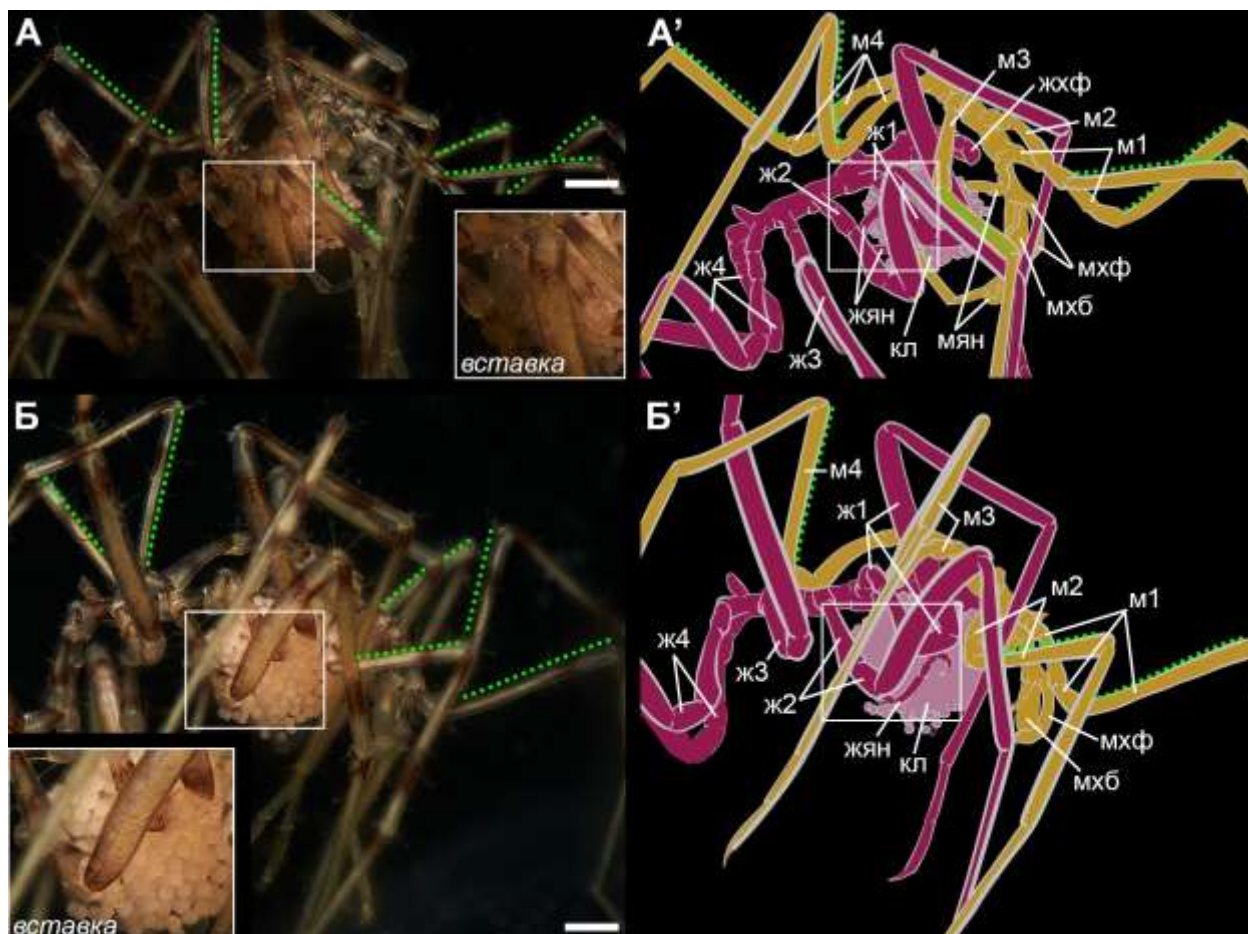


Рис. 87. Формовка кладки у *N. brevivrostre*. А–Б — фотографии пары, в которой самка формирует кладку на яйценосной ножке самца, с разного ракурса; А'–Б' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям: самец — жёлтый, самка — пурпурные, прорисованы только конечности правой стороны. Вставки показывают увеличенные фрагменты фотографий, на которых видно яйценосные ножки самки. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки; жхф — хелифоры самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги самца; мхб — хобот самца; мхф — хелифоры самца; мян — яйценосная ножка самца. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Масштабные отрезки: А–Б — 1 мм.

может нащупать кладку. После этого некоторое время каждое животное совершает движения, характерные для этого этапа спаривания: самка протягивает кладку вперёд, а самец тянется яйценосной ножкой назад. Если передать кладку самцу не удаётся, самка съедает её.

4.11.5. Судьба кладок по завершении спаривания

Полное описание эмбрионального развития не входит в круг задач данной работы. Однако для того, чтобы убедиться, что оплодотворение яиц произошло, и установить момент оплодотворения, мы проводили наблюдения за развитием эмбрионов в кладках.

У всех изученных видов кладки, снятые с яйценосных ножек самцов, зарастали микроорганизмами независимо от возраста кладки. Микроорганизмы проникали в матрикс кладки; вокруг неё образовывалось мицелиальное «облако» (Petrova, Bogomolova, 2025b).

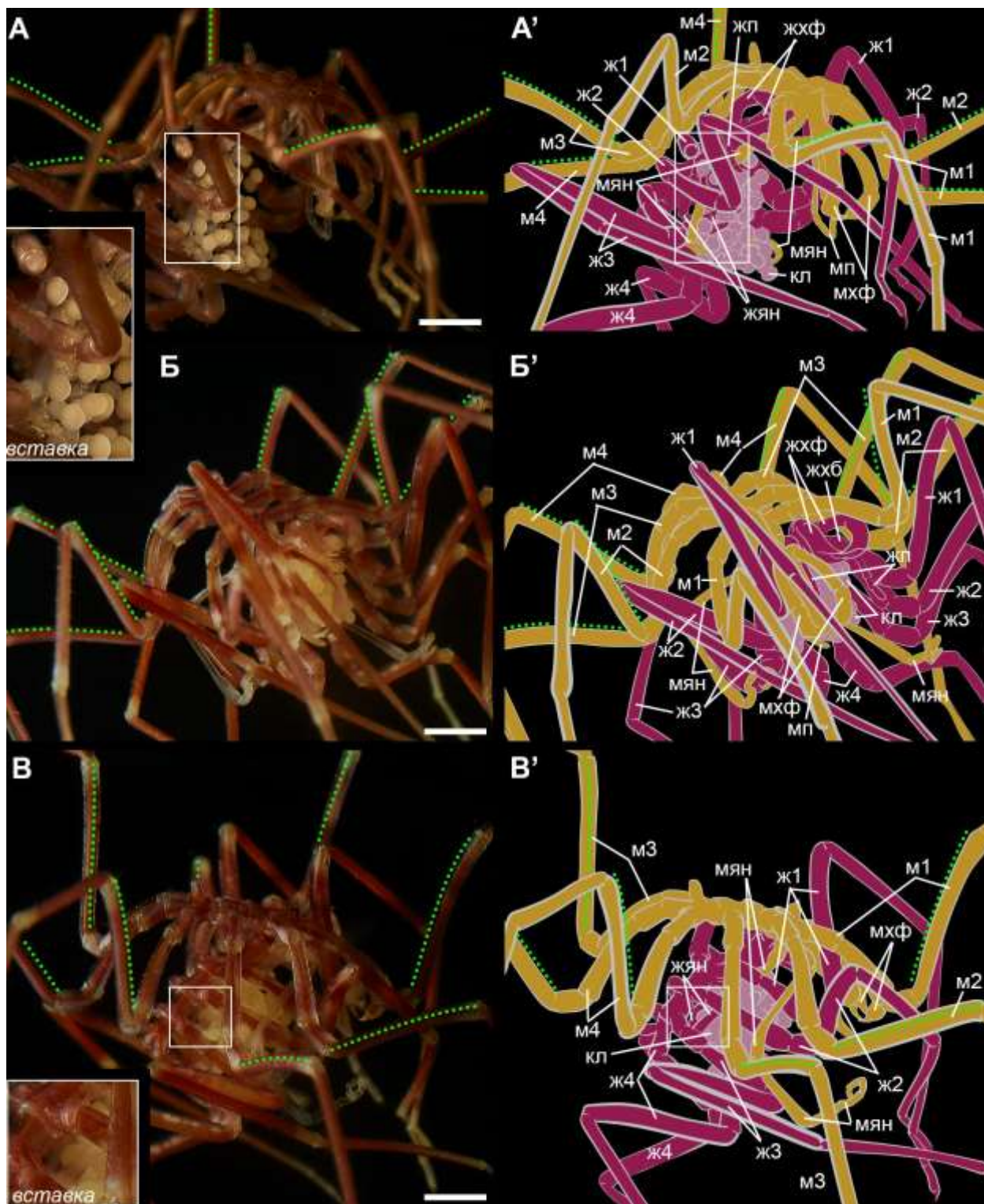
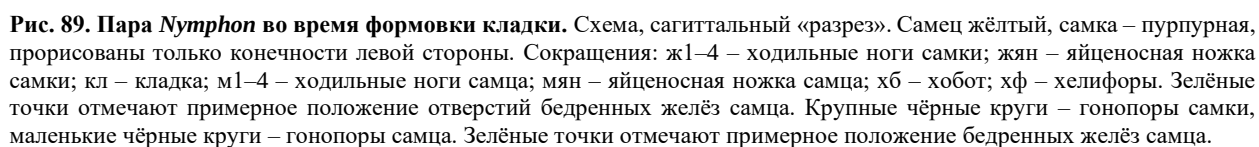


Рис. 88. Формовка кладки у *N. grossipes*. А–В — фотографии пар, в которых самка формирует кладку на яйценосной ножке самца; А'–В' — силуэты, прорисованные по этим же фотографиям: самец — жёлтый, самка — пурпурная. А — пара в самом начале формовки кладки, первая правая ходильная нога самки ампутирована; Б, В — пара на более позднем этапе формовки кладки; А, Б — вид с антеролатеральной стороны; В — вид латерально. Вставки показывают увеличенные фрагменты фотографий, на которых видно яйценосные ножки самки. Сокращения: ж1–4 — ходильные ноги самки; жп — пальпа самки; жхб — хобот самки; жхф — хелифоры самки; кл — кладка; м1–4 — ходильные ноги самца; мп — пальпа самца; мхф — хелифоры самца; мян — яйценосная ножка самца. Зелёные точки отмечают примерное положение отверстий бедренных желёз самца. Масштабные отрезки: А–В — 2 мм.



В кладках, оставленных на яйценосных ножках самцов, развитие протекало следующим образом: первое деление дробления происходило примерно через 12 часов после откладки яиц, дробление и гастрюляция завершались за три дня, на 4-й день становился виден зачаток хелифор, а на 6-й день появлялись зачатки всех личиночных конечностей. На 15–16-й день в яйцах были видны полностью сформированные, подвижные протонимфы. Вылупление происходило через 16–21 день после откладки яиц (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Из десятка кладок, снятых с ножек самцов в первый день после формирования, личинки вылупились только из двух кладок (в нормальный срок, на 18–21-й день), в остальных эмбрионы погибли, так как кладки успели зарасти микроорганизмами. Яйца во всех кладках, отнятых у самцов через 5–10 дней после формирования, успешно развивались до вылупления личинок, вылупление происходило на 16–21 день (Petrova, Bogomolova, 2025b).

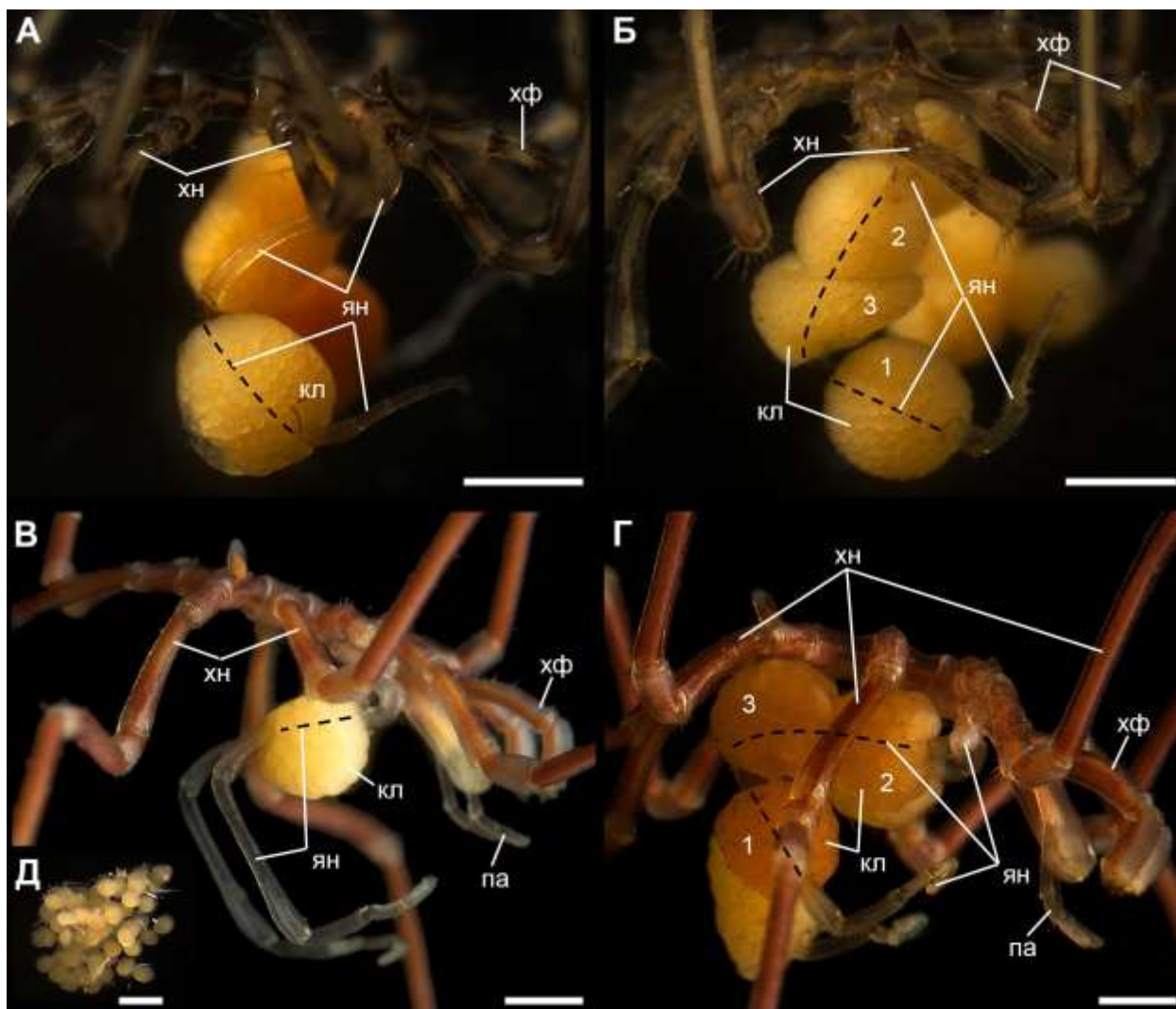


Рис. 90. Самцы *Nymphon* с кладками, собранные в природе. Фотографии живых животных, вид сбоку. А, Б — *N. brevirostre*; В, Г — *N. grossipes*; Д — несформированная (потерянная самкой при переносе) кладка *N. grossipes* спустя сутки после откладки. Кладки на фотографиях Б, Г пронумерованы от самой старшей к самой свежей, возраст кладок определяли по числу бластомеров в дробящихся яйцах. Сокращения: кл – кладка; па – пальпа; хн – ходильные ноги; хф – хелифоры; ян – яйценосная ножка. Масштабные отрезки: А–Д — 1 мм.

Эмбрионы в яйцах, отнятых у самок во время откладки яиц (до передачи кладки самцу), развивались. Их развитие шло синхронно с эмбрионами из кладок, оставшихся на яйценосных ножках самцов или отнятых у самцов после расставания пары. Яйца, взятые у самок до передачи самцу, со временем полностью обрастали микроорганизмами и погибали, но до этого в них успевало пройти дробление, и у эмбрионов начинали формироваться конечности (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Nymphon

У *Nymphon* в интактных кладках первое деление дробления происходило примерно через двое суток после откладки яиц. Дробление и гастрюляция завершались к концу первой недели. Через две недели после откладки кладки становился заметен зародышевый диск, а через три недели — зачатки хелифор. Дальнейшее развитие не прослеживали.

У *Nymphon* кладки с неповреждённым наружным слоем («коркой» (см. раздел 4.12 Морфология кладок) заметно зарастают через четыре-пять дней после того, как их сняли с яйценосных ножек самца и погибают примерно через две недели. Повреждённые или несформированные (взятые у пары во время откладки) кладки зарастают и погибают быстрее, за семь-десять дней, то есть в те же сроки, что и кладки *Phoxichilidium*.

В кладках, снятых с яйценосных ножек самцов, матрикс был заражен микроорганизмами и все эмбрионы погибли через две-три недели, но до этого эмбрионы развивались синхронно с эмбрионами в интактных кладках.

4.12. Морфология кладок

Phoxichilidium (Рис. 91)

После откладки яиц и контакта с водой вителлиновая оболочка сильно набухает, разрыхляется, и расположение волокон в ней теряет упорядоченность (Рис. 91Д–Ж). Набухшая вителлиновая оболочка липкая и скрепляет отложенные яйца. На следующий день после откладки слизистые вителлиновые оболочки, скрепляющие яйца, слегка сжимаются, и кладка становится плотнее, приобретает более чёткую форму. Оставшиеся на периферии отдельные яйца, не попавшие в основную массу кладки, часто отпадают и теряются (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Кладка *P. femoratum* неправильно-каплевидная, с тонкой «ручкой» на узком конце, сквозь которую продевается яйценосная ножка самца (Рис. 91А). Пропорции кладок значительно варьируют, они могут быть более и менее вытянутыми, иногда имеют небольшие выступы. Яйца в кладке отделены друг от друга толстым слоем матрикса, расположены без какого-либо правильного порядка (Рис. 91А, Б, Г). В кладках, собранных во время откладки яиц, сразу после неё или через день, матрикс, окружающий яйца, состоял исключительно из набухших вителлиновых оболочек, других компонентов не обнаружено (Рис. 91В–Ж) (Petrova, Bogomolova, 2025b).

Nymphon (Рис. 92, 93)

Сразу же после откладки, до формовки самкой, кладка очень рыхлая, её край нечёткий (Рис. 92А). Яйца склеены между собой вителлиновыми оболочками (Рис. 92), толщина которых значительно увеличивается по сравнению с оболочкой зрелых ооцитов в вителлярии. На ТЭМ в основном электронно-прозрачном матриксе встречаются более плотные фибриллы без чёткого рисунка и поперечно-исчерченные фибриллы, такие же, как в вителлиновых оболочках вителлогенных ооцитов (Рис. 92В–Е). Вероятно, плотные

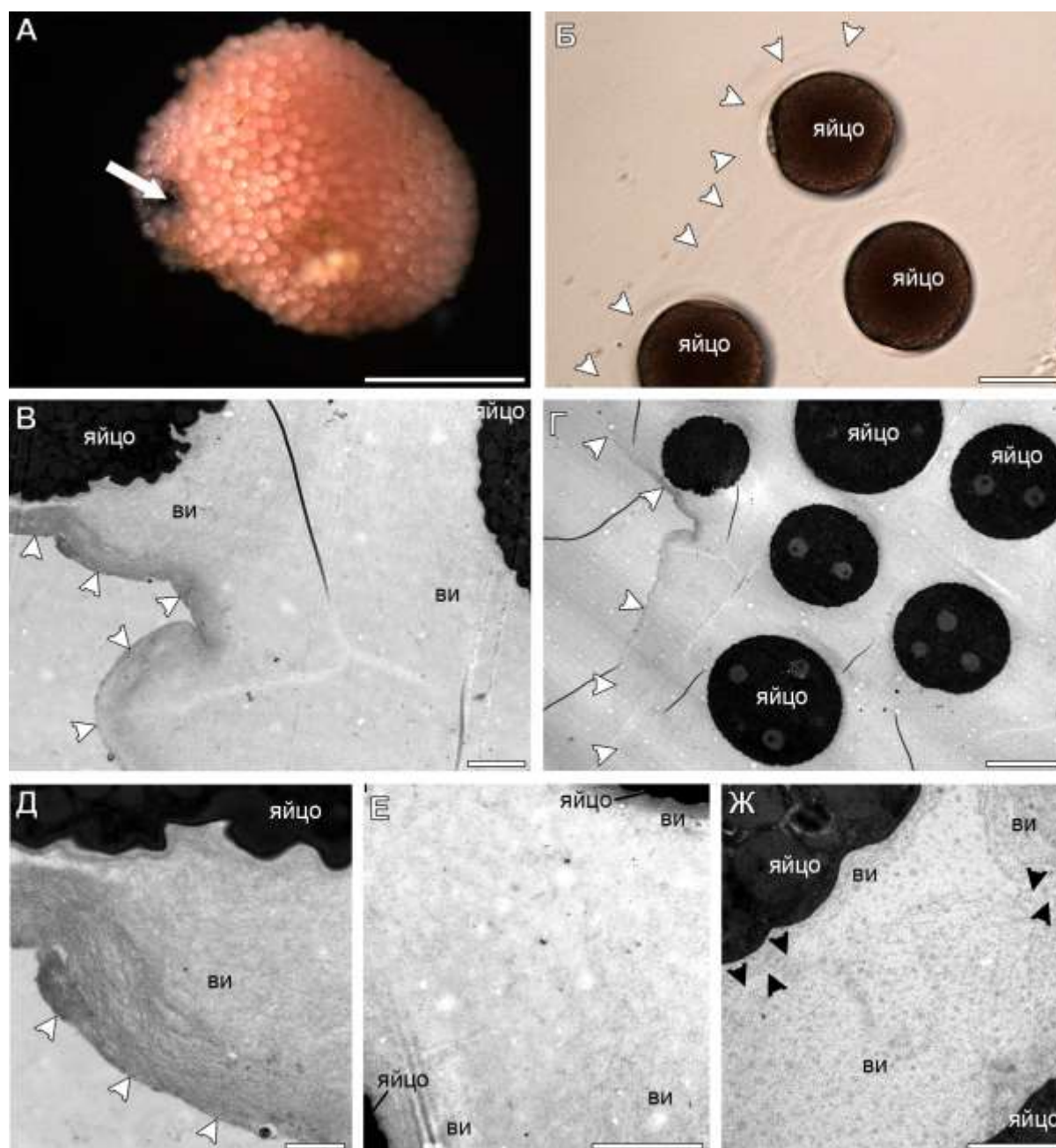


Рис. 91. Строение сформированной кладки *P. femoratum*. А, Б — световые микрофотографии живых кладок; В–Ж — ТЭМ. А — внешний вид кладки через сутки после откладки; Б — фрагмент на периферии кладки через 9 часов после откладки; В–Д — фрагменты на периферии кладки через 26 часов после откладки; Е, Ж — фрагменты из центра кладки: Е — через 26 часов после откладки, Ж — через 9 часов после откладки. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка. Стрелка показывает отверстие в кладке, через которое была продета яйценосная ножка самца; белые наконечники отмечают край кладки; чёрные — границы вителлиновых оболочек отдельных яиц. Сравнение изображений В–Ж показывает, что белые и тёмные точки являются артефактами подготовки образцов, а не структурными элементами матрикса кладки. Масштабные отрезки: А — 500 мкм; Б, Г — 25 мкм; В, Е — 5 мкм; Д, Ж — 1 мкм.

фибриллы являются поперечно-исчерченными фибриллами, на которых по каким-то причинам (например, уровень или направление среза) не просматривается исчерченность, так как на некоторых участках хорошо видно, что в пределах одной плотной фибриллы имеются участки как с рисунком, так и без него (Рис. 92Д). По-видимому, оболочки разбухают в морской воде, что подтверждается не только увеличением их толщины, но и более редким, рыхлым расположением волокон и поперечно-исчерченных фибрилл (Рис.

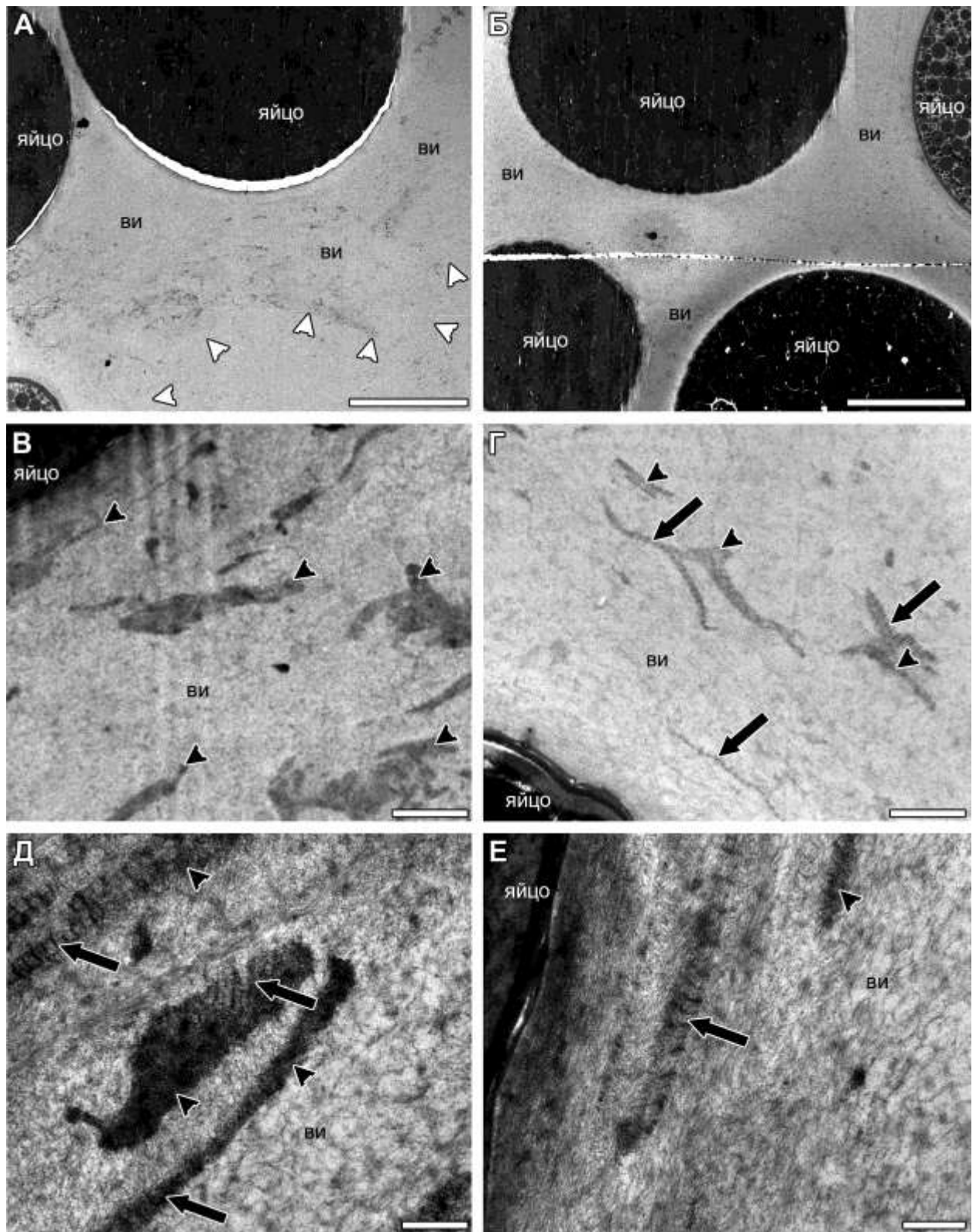


Рис. 92. Строение несформированной кладки *N. brevivire*. ТЭМ. А, В, Д — участки на периферии кладки; Б, Г, Е — участки из центра кладки. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка. Чёрные стрелки указывают на поперечно-исчерченные волокна; белые наконечники отмечают край кладки; чёрные наконечники отмечают электронно-плотные волокна. Масштабные отрезки: А, Б — 50 мкм; В, Г — 2 мкм; Д, Е — 0,5 мкм.

92В–Е). Оболочки образуют матрикс кладки, который никак не различается по структуре на поверхности и в центре кладки (Рис. 92). Если такую несформированную кладку отнять у пары, то примерно через сутки оболочки немного сжимаются, но кладка остаётся рыхлой (Рис. 90Д).

После формовки кладка принимает форму, приближенную к сферической (Рис. 90; 93А, Б), с каналом в центре, через который проходит яйценосная ножка самца (Рис. 93Б). Яйца прижаты друг к другу настолько плотно, что деформируются и становятся не шарообразными, а многогранными (Рис. 93А, Б). Кладка покрыта снаружи плотной прозрачной и гладкой «коркой». На ультратонком срезе край кладки чётко очерчен (Рис. 93В, Г). Матрикс в промежутках между яйцами становится плотнее за счёт уменьшения расстояния между волокнами (Рис. 93Г). Структура матрикса остаётся, в общем, той же: волокнистой, с участками повышенной электронной плотности и отдельными поперечно-исчерченными волокнами, но период исчерченности волокон увеличивается (Рис. 93Ж). Слой матрикса по краю кладки толще, чем между яйцами, но никакой особой оболочки, отличающейся по структуре от основного матрикса, кладка не имеет (Рис. 93В–Ж).

4.13. Формирование оболочки оплодотворения

У *P. femoratum* удалось наблюдать формирование оболочки оплодотворения. Она формируется в течение первых семи часов после откладки (Petrova, Bogomolova, 2024a).

Цитоплазма зрелых яйцеклеток, в основном, заполнена гранулами желтка, между ними по всему объёму цитоплазмы распределены цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами (Рис. 94А). Форма этих цистерн отличается от таковых на более ранних стадиях вителлогенеза: они удлинены так, что гранулы внутри них выстраиваются в один ряд (Рис. 94А). После откладки и оплодотворения яиц цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами претерпевают изменения. Сразу после откладки они ещё заметны, но края гранул внутри них выглядят расплывшимися, гранулы сливаются друг с другом (Рис. 94Б). Через три часа после оплодотворения цистерн шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами в цитоплазме яйца уже не заметно, но появляются скопления мелких электронно-плотных гранул от 50 до 200 нм диаметром (Рис. 94В), которые местами сливаются с оолеммой (Рис. 94Г, Д). В то же время становится заметна оболочка оплодотворения (Рис. 94В–Д). Через семь часов после откладки оболочка оплодотворения достигает своей окончательной толщины, а мелкие электронно-плотные гранулы больше не наблюдаются в цитоплазме (Рис. 94Е) (Petrova, Bogomolova, 2024a).

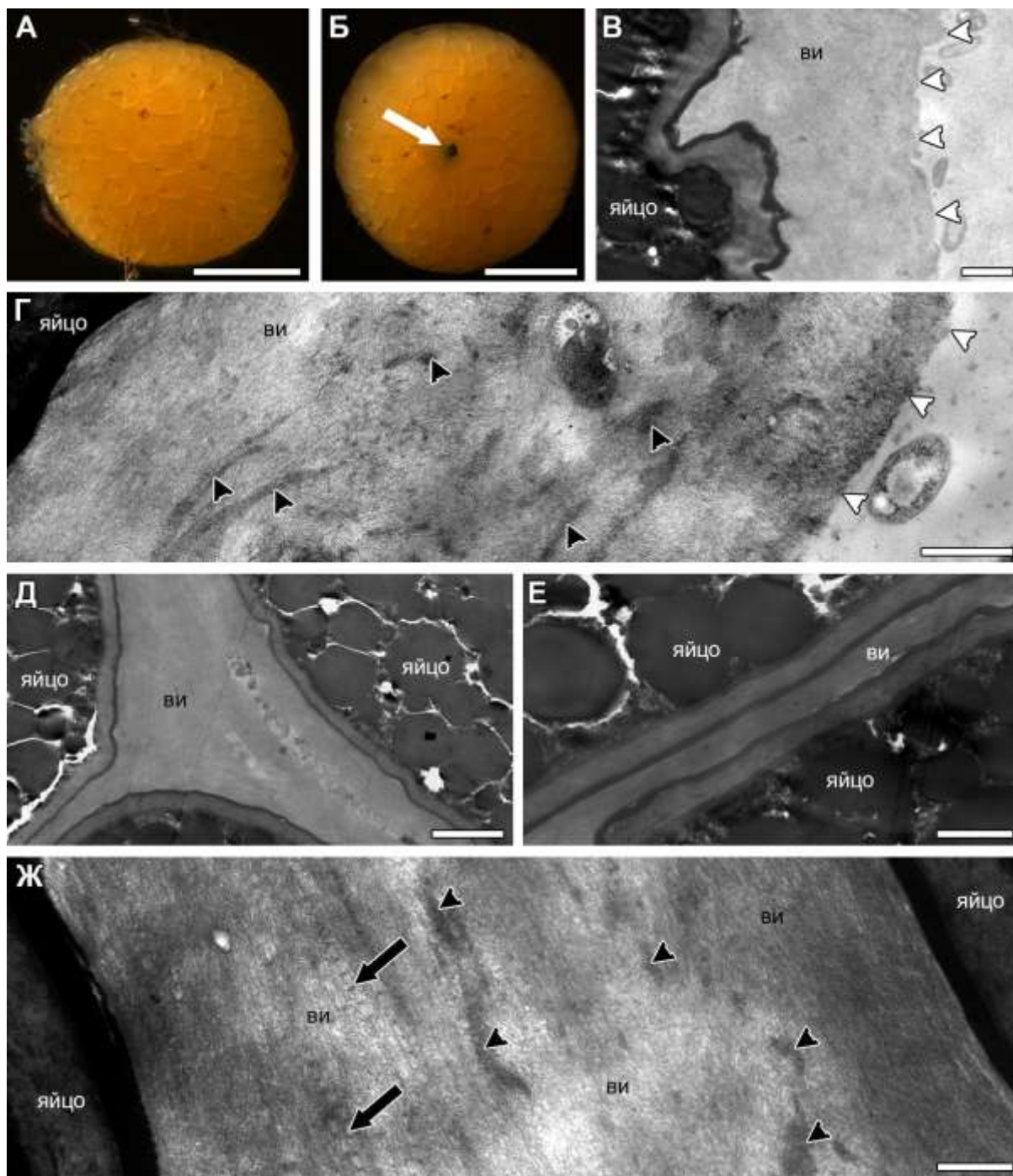


Рис. 93. Строение сформированной кладки *N. brevirostre*. А, Б — фотографии живых кладок; В–Ж — ТЭМ. А, Б — внешний вид сформированной кладки; А — вид сбоку; Б — вид с полюса; В, Г — фрагменты яйца на периферии кладки; Д–Ж — фрагменты из центра кладки. Сокращения: ви – вителлиновая оболочка. Белая стрелка показывает отверстие в кладке, через которое была продета яйценосная ножка самца; чёрные стрелки указывают на поперечно-исчерченные волокна; белые наконечники отмечают край кладки; чёрные наконечники отмечают электронно-плотные волокна. Масштабные отрезки: А, Б — 500 мкм; В, Е — 2 мкм; Г — 1 мкм; Д — 5 мкм; Ж — 0,5 мкм.

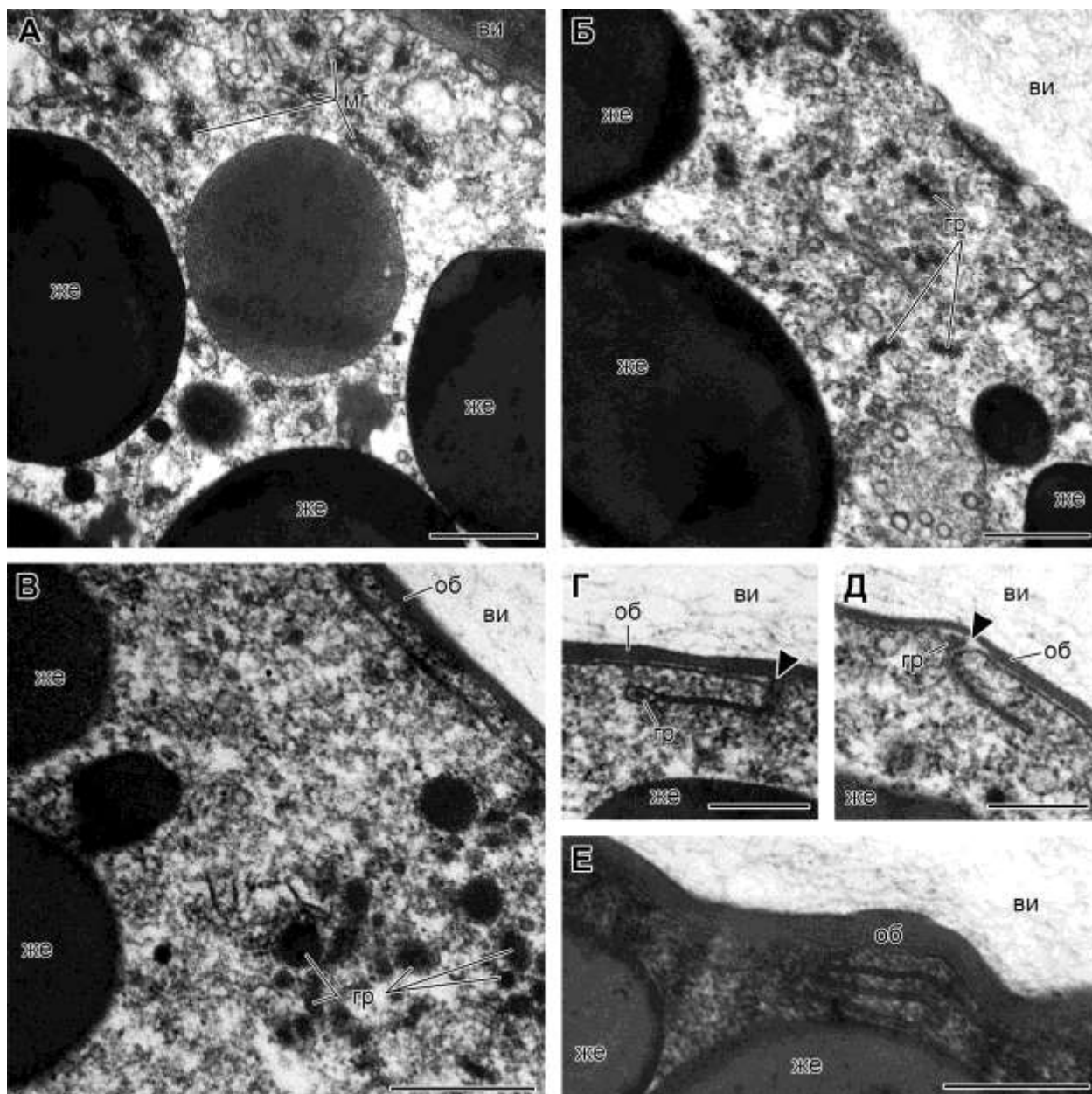


Рис. 94. Формирование оболочки оплодотворения у *P. femoratum*. ТЭМ. А — зрелый ооцит до откладки; Б — яйцо вскоре после откладки; В–Д — яйцо через 3 часа после откладки; Е — яйцо через 7 часов после откладки. Сокращения: ви — вителлиновая оболочка; гр — гранулы, предположительно, образовавшиеся в цистернах шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; же — желточные гранулы; мг — цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами; об — оболочка оплодотворения. Наконечники отмечают места слияния гранул с формирующейся оболочкой оплодотворения. Масштабные отрезки: А–В, Е — 0,5 мкм; Г, Д — 0,3 мкм.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Общая анатомия

5.1.1. Общая организация репродуктивной системы *Русноgonida*.

Общая анатомия репродуктивной системы у трёх видов, изученных в данной работе, соответствует ранее опубликованным описаниям гонад других морских пауков (Dohrn, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; King, Jarvis, 1970; Jarvis, King, 1975; El-Hawawi, King, 1978; Jarvis, King, 1978; El-Hawawi, King, 1983; Arnaud, Bamber, 1988; Miyazaki, Makioka, 1988; Miyazaki, Makioka, 1989; Miyazaki, Makioka, 1990; Miyazaki, 1996b; Miyazaki, Biliński, 2006). Расположение гонад в той или иной тагме сильно варьирует среди Panarthropoda (Рис. 3), как и сам тагмозис (см. раздел 2.2 Краткие сведения о репродуктивной биологии Panarthropoda). Как правило, гонада находится в наиболее крупной тагме, и обычно в той, для которой локомоторная функция не является ведущей, а значит, меньше мышц, связанных с локомоцией, и не происходит значительной деформации при движении. Объём туловища морских пауков сильно уменьшен, а количество сегментов сокращено по сравнению с остальными хелицеровыми и гипотетическими предковыми формами членистоногих (Dunlop, Lamsdell, 2017), поэтому, как и многие другие органы (см. раздел 2.3.1 Общая анатомия Русноgonida), репродуктивная система Русноgonida частично перемещается в конечности. Яичник оказывается зонирован на гермариий, транспортную зону и вителлярий (см. раздел 5.2.1 Функциональное зонирование яичника), как это характерно для миниатюризированных форм арахнид (Dunlop, 2019). По всей видимости, зонирование позволяет экономить пространство в полости туловища и является апоморфным признаком Русноgonida, так как для мечехвостов, базальных семейств отрядов арахнид и базальных групп ракообразных характерны яичники без ярко выраженного функционального зонирования (см. раздел 2.2 Краткие сведения о репродуктивной биологии Panarthropoda).

Тело Русноgonida практически целиком соответствует просоме Euchelicerata (Dunlop, Lamsdell, 2017), то есть гонада пикногонид расположена в теле так же, как у мечехвостов. Восьмой сегмент, на котором открываются гонопоры у всех Euchelicerata (см. раздел 2.2.1.1 Euchelicerata), у морских пауков редуцирован (Dunlop, Lamsdell, 2017). Русноgonida являются единственной группой членистоногих со множественными, вынесенными далеко на конечностях гонопорами. Вторичность множественных гонопоров морских пауков не вызывает сомнений (Legg et al., 2013). Вынесение их на конечности, очевидно, также является вторичным и, вероятно, связано 1) с функциональным

зонированием яичника и сокращением пути вывода зрелых ооцитов (см. раздел 5.2.1 Функциональное зонирование яичника); 2) необходимостью разместить мужские гонопоры вблизи формирующейся кладки при оплодотворении. Второе предположение подтверждается тем, что количество гонопоров различается у самцов разных видов (см. разделы 2.3.3.2 Мужская репродуктивная система и сперматогенез *Ruspogonida* и 4.1 Общая анатомия). Во время откладки кладки приходят в соприкосновение с кладкой только те ноги, на которых расположены гонопоры, соответственно варьирует и поза самца при спаривании (см. раздел 4.11.3 Откладка яиц и оплодотворение).

У изученных нами видов морских пауков гонодуks короткие и просто устроенные, отсутствуют какие-либо приспособления для резервирования сперм, стенки гонад и гонодуks не обладают секреторной активностью, то есть, у морских пауков отсутствует секрет, сопровождающий гаметы. Лишь у самок *Phoxichilidium* обнаружены железы, открывающиеся в яйцевод, что вряд ли является типичным для морских пауков случаем (см. раздел 5.7 Вспомогательные железы репродуктивной системы). По всей видимости, это состояние является плезиоморфным для членистоногих (см. раздел 2.2 Краткие сведения о репродуктивной биологии *Panarthropoda*) и связано с наружным оплодотворением.

5.1.2. Положение гонады в полости тела. Репродуктивный синус гемоцеля

В более ранних работах было отмечено, что гонады *Nymphon brevirostre* (*Nymphonidae*), *Propallene longiceps* (*Callipallenidae*), *Phoxichilidium femoratum* и нескольких видов *Anoplodactylus* (*Phoxichilidiidae*), *Cilunculus armatus* и *Ammothella biunguiculata* (*Ammotheidae*) окружены горизонтальной септой, по крайней мере, в тех отдельных участках, которые были описаны в исследованиях (Miyazaki, 1998; Miyazaki, Biliński, 2006; Богомолова, Малахов, 2011; Alexeeva, Tamberg, 2023). В ходе данной работы удалось установить, что и у *Phoxichilidium femoratum*, и у двух видов *Nymphon* ткань горизонтальной септы окружает как мужскую, так и женскую гонаду на всём её протяжении и с дорсальной, и с вентральной стороны. Септа подразделена на дорсальный и вентральный листки, которые огораживают отдельный синус гемоцеля, в котором и лежит гонада. Мы предлагаем называть его репродуктивным синусом. Он заключен между двумя листками горизонтальной септы, гонадой и кишечником и выстлан их базальными пластинками. На всём протяжении репродуктивного синуса одна из его стенок представлена обкладкой средней кишки. Ранее высказывались гипотезы о гомологии горизонтальной септы морских пауков с перикардальной септой остальных членистоногих (Clarke, 1979), с эндостернитом хелицеровых и периневральной септой насекомых (Firstman, 1973) и слившимися перикардальной и периневральной септами

(Miyazaki, 1998). Наши данные согласуются с гипотезой Миядзаки. Таким образом репродуктивный синус морских пауков оказывается гомологичен перивисцеральному синусу остальных членистоногих. Косвенно данную гипотезу может подтверждать и то, что у изученных нами видов репродуктивный синус лучше выражен у более крупных животных. Возможно, причиной его редукции и слияния двух септ было уменьшение размеров тела пикногонид.

У самок всех изученных нами видов репродуктивный синус хорошо выражен в туловище, на уровне кокс 1–2 узкий, а с середины коксы 2 и дистальнее синус особенно объёмен. Объём репродуктивного синуса коррелирует с подразделением яичника на функциональные зоны: гермарий, транспортную зону и вителлярый (см. раздел 5.2.1 Функциональное зонирование яичника), что косвенно свидетельствует о возможном трофическом значении репродуктивного синуса. У самок репродуктивный синус содержит растущие вителлогенные ооциты (см. разделы 4.2.2 Дистальная часть педальных отростков, 4.4.2 Вителлогенез). Обособление узкого гемоцельного отсека между кишкой и гонадой может способствовать концентрации питательных веществ, поступающих от кишечных дивертикулов, в гемолимфе вокруг вителлогенных ооцитов. У самцов репродуктивный синус выражен только в туловищной части гонады, а в педальных отростках узкий, щелевидный (см. раздел 4.5 Гистологическое строение семенника). Меньший объём репродуктивного синуса гемоцеля у самцов по сравнению с самками можно связать с тем, что у самцов он не имеет той же трофической функции: сперматогенез протекает в стенках гонады, и мелкие мужские гаметы не проходят длительный этап накопления питательных веществ.

5.1.3. Взаимоотношение гонады и горизонтальной септы.

До сих пор взаимоотношение между гонадой и горизонтальной септой у морских пауков не было подробно описано: есть всего две работы, обращающие внимание на этот вопрос на ультраструктурном уровне (Богомоллова, Малахов, 2011; Alexeeva, Tamberg, 2023). В ходе данной работы было обнаружено, что у самок *Phoxichilidium femoratum* в вителлярии горизонтальная септа и дорсальная стенка яичника сливаются (см. раздел 4.2.2 Дистальная часть педальных отростков). Интересно, что Алексеева и Тамберг для того же вида описывают дорсальный листок горизонтальной септы как отдельный слой, отделённый от дорсальной стенки яичника двумя слоями ВКМ, разделёнными узким синусом гемоцеля (Alexeeva, Tamberg, 2023). Возможно, имеются внутривидовые вариации по этому признаку. У изученных нами видов *Nymphon* гонада и дорсальный листок горизонтальной септы не сливаются, но соединены подвесками, по которым ВКМ стенки

яичника переходит в ВКМ горизонтальной септы (см. раздел 4.2. Гистологическое и ультраструктурное строение яичника).

Онтогенез мезодермальных структур (включая гонады) у морских пауков не был прослежен полностью. У поздних эмбрионов и ранних личинок *N. gracile*, *Pycnogonum litorale*, *Achelia simplissima*, *A. laevis*, *A. vulgaris* (COSTA, 1861) нескольких видов пикногонид был описан единый массивный неэпителизованный мезодермальный зачаток, лежащий с дорсальной стороны от кишечника (Meisenheimer, 1902; Догель, 1913; Berry, 1980; Koch et al., 2014; Alexeeva et al., 2019). У протонимфонов *N. brevirostre* подобные зачатки не были найдены (Alexeeva et al., 2017). Дальнейшее развитие мезодермальных зачатков не было описано (Meisenheimer, 1902; Догель, 1913; Berry, 1980; Koch et al., 2014; Alexeeva et al., 2018; Alexeeva, Tamberg, 2021), и осталось неясно, развиваются ли и септы, и гонада из общего зачатка, либо гонады закладываются позже, независимо от формирования септы. Горизонтальной септе морских пауков традиционно приписывают мезодермальное происхождение (Firstman, 1973; Clarke, 1979; Miyazaki, 1998). Так как недифференцированные мезодермальные зачатки на момент формирования гонад у ювенильных особей пикногонид не обнаруживались (Догель, 1913; Alexeeva et al., 2018; Alexeeva, Tamberg, 2021), можно предположить, что источником тканей для формирующейся гонады является горизонтальная септа. Недавно было показано, что именно таким образом развиваются саккулулы экскреторных органов (нефридиев) пикногонид (Alexeeva et al., 2024). Частичное слияние стенки яичника и септы у взрослых животных косвенно свидетельствует, что они могут иметь общее происхождение, и мы допускаем, что гонада берёт начало от клеток горизонтальной септы, как и саккулус нефридия. Окончательные выводы об общем или независимом развитии септы и гонады в онтогенезе можно будет сделать только по итогам планомерного исследования развития гонад у морских пауков, которое не входило в задачи настоящей работы.

5.2. Оогенез *Pycnogonida*

5.2.1. Функциональное зонирование яичника

Традиционно яичник морских пауков подразделяли на две функциональные зоны: гермариий в туловищной части и вителлярий в педальных отростках. В гермариии начинается мейоз, а в вителлярии происходит вителлогенез (Dohrn, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Vamber, 1988; Miyazaki, Makioka, 1988) (см. раздел 2.3.3.1 Женская репродуктивная система *Pycnogonida*). В ходе данной работы было обнаружено, что в пределах области, которую традиционно называют гермарием, ооциты на разных стадиях развития

распределены неоднородно. Самые ранние стадии (ооциты на первых стадиях мейоза) находятся только в туловищной части, там же появляются превителлогенные ооциты. В проксимальной части педальных отростков встречаются только превителлогенные ооциты, никаких признаков вителлогенеза в этой части гонады не наблюдается. Сами гонады на этом уровне имеют значительно меньшее сечение, чем в туловищной части. На продольных срезах ног видно, что в проксимальной части педальных отростков ооциты вытянуты вдоль оси гонады (см. раздел 4.4 Оогенез). Эти факты можно интерпретировать так: в проксимальной части туловищных отростков превителлогенные ооциты перемещаются из гермария в вителлярый. Вителлогенез происходит только в дистальной части педальных отростков яичника. Таким образом, у изученных нами видов яичник можно подразделить на три функциональных зоны (Рис. 95): 1) собственно гермарий, который располагается в туловище; 2) транспортная зона, занимающая проксимальную часть педальных отростков; 3) собственно вителлярый, то есть участки педальных отростков дистальнее середины коксы 2.

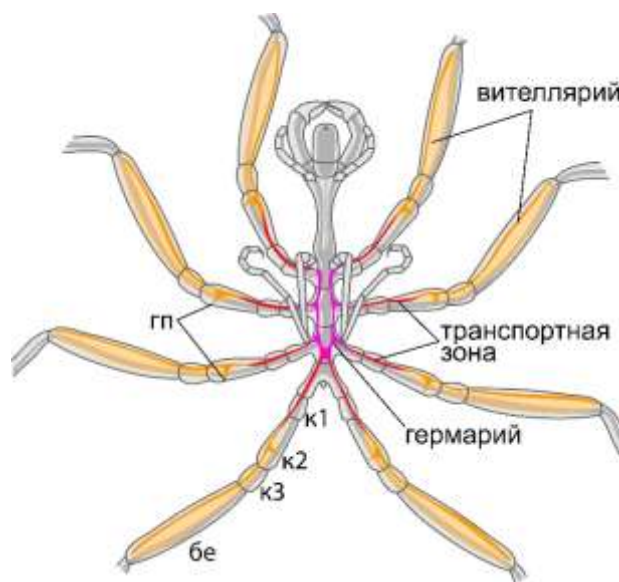


Рис. 95. Функциональное подразделение яичника *Ruspogonida* по результатам данной работы. Схема, вид с вентральной стороны. Сокращения: бе – бедро; гп – гонопоры; к1–3 – коксы 1–3. Светло-серым показана пищеварительная система; розовым – гермарий; красным – транспортная зона; оранжевым – вителлярый; более светлый оттенок оранжевого показывает расширенный репродуктивный синус гемоцеля, в который выпячиваются вителлогенные ооциты.

5.2.2. Воспроизводство пула ооцитов

В гермарию яичника у *Phoxichilidium femoratum* были обнаружены делящиеся половые клетки. Поскольку мейоз ооцитов морских пауков завершается после оплодотворения (Догель, 1913; Berry, 1980, личные наблюдения), обнаруженные деления могут быть только митотическими. У изученных нами видов *Nymphon* делящиеся половые клетки в гермарию не наблюдались. Ранее на наличие или отсутствие делений в герминативной зоне яичника обратили внимание только у одного вида морских пауков, *Propallene longiceps*, у которого также не были выявлены деления половых клеток в гермарию (Miyazaki, Biliński, 2006). Миядзаки и Билински связывают отсутствие делящихся клеток в гермарию с тем, что пул ооцитов у взрослых пикногонид не пополняется (Miyazaki, Biliński, 2006; Miyazaki, Biliński, 2006; Miyazaki, Makioka, 2010; Miyazaki, Makioka, 2012).

Однако, как видно из полученных нами данных это верно, как минимум, не для всех пикногонид.

Известно, что у морских пауков продолжительность сезона размножения варьирует: какие-то виды размножаются в течение 1–2 месяцев в году, в то время как у других размножение идёт в течение большей части года (Jarvis, King, 1978). У видов с кратким сезоном размножения ооциты в вителляриях созревают синхронно, а у видов с растянутым — асинхронно (Jarvis, King, 1978). *Phoxichilidium femoratum* имеет растянутый сезон размножения и, по полученным нами данным, самки этого вида могут спариваться неоднократно в течение всего сезона. Можно предположить, что у этого вида пул ооцитов возобновляется в течение сезона размножения. У обоих изученных нами видов *Nymphon* сезон размножения достаточно короткий (около 1–1,5 месяцев), причём материал был собран во время активного размножения каждого вида. Вполне можно предположить, что массовый митоз оогониев можно было наблюдать незадолго до начала сезона размножения. Чтобы исключить или подтвердить возможность пополнения пула ооцитов перед следующим сезоном размножения у подобных видов необходимы систематические наблюдения за состоянием гонад в течение всего года и установление продолжительности жизни каждого вида.

5.2.3. Тельца Бальбиани

У всех изученных нами видов были обнаружены особые агрегаты органелл — митохондриальные облака (см. раздел 4.4.2.2 Митохондриальные облака). Подобные структуры, в состав которых обязательно входит электронно-плотная, богатая РНК цитоплазма, и с которыми часто ассоциированы митохондрии, описаны в ооцитах большинства групп животных и называются тельцами Бальбиани (Guraya, 1979; Kloc et al., 2004). Считается, что тельца Бальбиани отвечают за агрегацию и распределение в ооплазме РНК, в частности, маркеров зародышевой линии (Kloc et al., 2004; Kloc et al., 2014) и за сортировку митохондрий (Bilinski et al., 2017). Для большей части животных, и хелицеровые не исключение, об этих структурах имеются только морфологические и, реже, цитохимические данные (Kloc et al., 2004; Kloc et al., 2014).

У изученных нами пикногонид ультраструктура и судьба телец Бальбиани совпадает с тем, что описано для паука *Pholcus phalangioides* (FÜSSL, 1775) (Jedrzejowska, Kubrakiewicz, 2007): очень просто устроенные структуры, содержащие только электронно-плотную цитоплазму и митохондрии, присутствуют только на ранних этапах вителлогенеза, а затем перемещаются в периферический слой ооплазмы и исчезают, распадаясь на мелкие фрагменты. Среди Panarthropoda тельца Бальбиани были описаны также у других пауков,

скорпионов, насекомых и ракообразных (Guraya, 1979; Kloc et al., 2004; Bilinski et al., 2017). У всех изученных в этом отношении представителей тельца Бальбиани сильно различаются по структуре и поведению во время вителлогенеза (Guraya, 1979; Kloc et al., 2004). Судя по всему, ситуация, представленная у *P. phalangioides*, является плезиоморфной для пауков (Jedrzejowska, Kubrakiewicz, 2007). Полученные в ходе данной работы данные позволяют предположить, что просто устроенные, перемещающиеся в ходе вителлогенеза в перефирический слой ооцита, тельца Бальбиани являются плезиоморфным вариантом, как минимум, для Chelicerata.

5.2.4. Формирование вителлиновой оболочки и роль цистерн шЭПР в вителлогенезе

Одна из самых заметных черт вителлогенных ооцитов морских пауков — округлые цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами. По результатам нашей работы можно сделать вывод, что у *Phoxichilidium femoratum* подобные цистерны шЭПР принимают участие в 1) формировании желтка (см. раздел 4.4.2 Вителлогенез); 2) формировании вителлиновой оболочки (см. раздел 4.4.2.1 Формирование вителлиновой оболочки), 3) формировании оболочки оплодотворения (см. раздел 4.13 Формирование оболочки оплодотворения). У изученных видов *Nymphon* такие цистерны шЭПР часто встречались в непосредственном контакте с оолеммой, и в этом случае они были меньше по размеру и содержали меньшее число гранул, чем те цистерны, что встречаются глубже в ооплазме и, вероятно, заполнены предшественниками желтка. По всей видимости, у *Nymphon* часть компонентов вителлиновой оболочки также содержится в цистернах шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами, хоть застать момент экзоцитоза и зафиксировать его на электронограммах и не удалось.

Формирование желтка является общепринятой функцией цистерн шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами у всех видов морских пауков с изученным вителлогенезом. Мелкие электронно-плотные гранулы в цистернах шЭПР увеличиваются в числе и начинают сливаться друг с другом, размер цистерн при этом тоже растёт (King, Jarvis, 1970; Jarvis, King, 1972; Jarvis, King, 1978; Miyazaki, Biliński, 2006; Biliński et al., 2008; Alexeeva, Tamberg, 2023).

Вителлиновая оболочка у всех изученных нами видов формируется из двух источников: цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами и везикулы, образовавшиеся в аппарате Гольджи (различающиеся по форме у представителей двух изученных родов). Формирование вителлиновой оболочки ранее было описано всего для двух морских пауков: *Propallene longiceps* (Biliński et al., 2008) и *Phoxichilidium femoratum* (Alexeeva, Tamberg, 2023). По данным Билински с соавторами, цистерны шЭПР с мелкими

электронно-плотными гранулами у *Propallene longiceps* сливаются с оолеммой и принимают участие в формировании вителлиновой оболочки на первом этапе, а на втором этапе происходит слияние с оолеммой везикул, сформированных в аппарате Гольджи (Biliński et al., 2008). Алексеева и Тамберг работали с одним из видов, изученных в данной работе — *Phoxichilidium femoratum*, но их описание формирования вителлиновой оболочки отличается от наших данных. По данным Алексеевой и Тамберг единственным источником материала для вителлиновой оболочки являются электронно-прозрачные пузырьки, собирающиеся под оолеммой в период формирования вителлиновой оболочки и более нигде в ооплазме не встречающиеся. Однако, происхождение этих пузырьков прослежено не было (Alexeeva, Tamberg, 2023). Оолема во время вителлогенеза образует множество микроворсинок, и электронно-прозрачные везикулы могут представлять собой косо срезанные инвагинации мембраны между микроворсинками. В данной работе подобные пузырьки у *P. femoratum* не были обнаружены. По оригинальным данным формирование вителлиновой оболочки у *P. femoratum* очень похоже на описанное для *Propallene longiceps* (Biliński et al., 2008) и также состоит из двух последовательных этапов, из которых во время первого с оолеммой сливаются цистерны шЭПР, а во время второго — везикулы сформированные в аппарате Гольджи. У обоих видов *Nymphon*, в отличие от *P. longiceps* и *Phoxichilidium*, чётких этапов формирования вителлиновой оболочки выделить не удаётся: цистерны шЭПР и везикулы, сформированные в аппарате Гольджи обнаруживаются в непосредственной близости от оолеммы одновременно.

Ультраструктура вителлиновой оболочки у изученных нами видов *Nymphon* и *Phoxichilidium femoratum* и у описанной ранее *Propallene longiceps* различается. У *Nymphon* вителлиновая оболочка, составленная из слоёв тонких волокон, содержит толстые поперечно-исчерченные фибриллы. Вителлиновая оболочка *Phoxichilidium femoratum* представлена лишь слоями тонких волокон. О различиях состава вителлиновой оболочки говорит и то, что у *Nymphon*, в отличие от *Phoxichilidium femoratum*, она интенсивно окрашивается фаллоидином (то есть, видимо, содержит фибриллярный актин). (см. раздел 4.4.2.1 Формирование вителлиновой оболочки). Вителлиновая оболочка у *Propallene longiceps* гомогенна по структуре (Biliński et al., 2008). У всех этих видов кладки различаются по форме. У *Nymphon* кладки компактные, вителлиновые оболочки разбухают после откладки, затем сильно сжимаются; у *Phoxichilidium femoratum* кладка рыхлая, вителлиновые оболочки остаются разбухшими (см. раздел 4.12 Морфология кладок); у *Propallene longiceps* яйца в кладке скреплены цементом бедренных желёз самца (Biliński et al., 2008). Вероятно, различия в строении вителлиновой оболочки связаны с разными её функциями у разных видов при формировании кладки.

Формирование оболочки оплодотворения до сих пор не было описано у морских пауков. В этой работе удалось проследить его для *Phoxichilidium femoratum*: источником материала для оболочки оплодотворения, по всей видимости, служат цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами. В конце вителлогенеза эти цистерны меняют форму: становятся более вытянутыми и плоскими, а после формирования оболочки оплодотворения подобных цистерн шЭПР больше не наблюдается (см. раздел 4.13 Формирование оболочки оплодотворения). Алексеева и Тамберг и Билински с соавторами тоже отмечают, что у зрелых ооцитов *P. femoratum* в цитоплазме остаются цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами (Biliński et al., 2008; Alexeeva, Tamberg, 2023). Алексеева и Тамберг трактуют это как продолжение вителлогенеза вплоть до оплодотворения (Alexeeva, Tamberg, 2023), а Билински с соавторами предполагают участие оставшихся цистерн шЭПР в формировании оболочки оплодотворения по аналогии со сходными структурами ракообразных — дисковидными тельцами (Biliński et al., 2008). Наши данные подтверждают предположение Билински с соавторами.

Таким образом, цистерны шЭПР с мелкими электронно-плотными гранулами обнаруживаемые в вителлогенных ооцитах *Ruspogonida* при одинаковой ультраструктуре, очевидно, выполняют различные функции и должны различаться по химическому составу. Это делает их похожими на дисковидные тельца ракообразных, которые также формируются в шЭПР и которым также приписывают участие в формировании желтка, вителлиновой оболочки и оболочки оплодотворения (Jaglarz, Bilinski, 2020). Вполне вероятно, что подобные структуры являются общими для всех членистоногих.

5.2.5. Стебельки. Участие соматических клеток в вителлогенезе

У всех изученных в ходе данной работы видов вителлогенные ооциты контактируют с группой соматических клеток, образующих стебелёк. Ультраструктурные признаки — формирование окаймлённых пузырьков и впадин, говорят о том, что во время вителлогенеза происходит поглощение ооцитом фрагментов клеток стебелька. Поглощённые фрагменты стебелька могут служить дополнительным источником питательных веществ для ооцита или быть микровезикулами, транспортирующими РНК (Kasprowicz-Maluski et al., 2017). В пользу последней гипотезы для *Phoxichilidium femoratum* говорит повышенная концентрация РНК в ооплазме вблизи стебелька (см. раздел 4.4.2.3 Стебельки). Косвенным подтверждением участия стебелька в вителлогенезе может служить и изменение поверхности контакта клеток стебелька с ооцитом, причём ультраструктурные признаки активного взаимодействия встречаются именно на стадии активного синтеза и накопления желтка. Таким образом, оогенез изученных нами видов морских пауков можно

охарактеризовать как фолликулярный. Предположения об участии клеток стебелька морских пауков в вителлогенезе, основанные на том, что поверхность контакта стебелька и ооцита имеет сложную форму, были высказаны и ранее для двух представителей семейства Ammotheidae (Miyazaki, Biliński, 2006) и *Propallene longiceps* (Callipallenidae) (Biliński et al., 2008). Таким образом, на данный момент фолликулярный оогенез был показан для представителей надсемейств Nymphonoidea и Phoxichilidioidea и вероятен для двух представителей надсемейства Ammotheoidea. Таким образом, свидетельства о фолликулярном оогенезе есть для достаточно далёких друг от друга видов морских пауков, а значит этот тип оогенеза может быть плезиоморфным для них состоянием. Однако для более обоснованных предположений не хватает данных о характере вителлогенеза у Colossendeoidea.

Участие стебелька в синтезе питательных веществ у других хелицеровых предполагали неоднократно (см. обзор в Jędrzejowska, 2019). Большая часть этих предположений была основана на том, что клетки стебелька контактируют с ооцитом, образуя микроворсинки, и имеют хорошо развитый синтетический аппарат (Seitz, 1971; Witaliński, Zuwała, 1981; Soranzo et al., 2000; Morishita et al., 2003). Впрочем, существуют и работы, утверждающие обратное на основании слабо развитого синтетического аппарата клеток стебелька (Weygoldt et al., 1972; Miyazaki et al., 2001; Jędrzejowska et al., 2013; Alberti, Palacios-Vargas, 2015; Alexeeva, Tamberg, 2023).

Для Panarthropoda, в целом, характерно созревание ооцитов в ассоциации с соматическими клетками (см. раздел 2.2 Краткие сведения о репродуктивной биологии Panarthropoda). У насекомых и некоторых клад ракообразных образуются сложные фолликулы, клетки которых полностью окружают ооцит, образуют сложные контакты друг с другом и ооцитом и участвуют в синтезе вителлогенина и вителлиновой оболочки и поляризации ооцита (Jaglarz et al., 2014; Jaglarz, Bilinski, 2020). Вероятно такие фолликулы несколько раз развивались у представителей разных ветвей Pancrustacea независимо друг от друга (Jaglarz et al., 2014). У базальных клад ракообразных и у многоножек ооцит контактирует всего с несколькими соматическими клетками стенки яичника (Kubrakiewicz et al., 2012; Chikami, Yahata, 2025), как и у хелицеровых (Jędrzejowska, 2019). То же самое характерно и для онихофор (Mayer, Tait, 2009). Таким образом, развитие ооцитов в контакте с несколькими клетками стенки яичника является плезиоморфным для членистоногих.

5.2.6. Особенности вителлогнеза у морских пауков с различными репродуктивными стратегиями

Полученные нами данные и выборка таксонов, изученных в данной работе, позволяет впервые предпринять попытку сравнения оогенеза у морских пауков с разными размерами яиц (разными репродуктивными стратегиями). Различия, потенциально связанные с репродуктивными стратегиями, выявлены в числе клеток, входящих в стебелёк, продолжительности существования телец Бальбиани и расположении сайтов эндоцитоза.

Количество клеток стебелька у *Phoxichilidium femoratum*, вида с мелкими яйцами, самое маленькое; стебельки вида с самыми крупными яйцами, *Nymphon grossipes*, состояли из наибольшего числа клеток (см. раздел 4.4.2.3 Стебельки). Пропорциональное увеличение числа клеток стебельков и яиц согласуется как с механической, так и с питающей функциями стебельков. Более крупные яйца будут требовать как большего количества питательных веществ, так и большего числа клеток для фиксации на стенке яичника. К сожалению, в других работах по оогенезу морских пауков не обращали внимания на число клеток стебелька, поэтому сравнение полученных нами с данными по ранее изученным видам невозможно.

Тельца Бальбиани среди изученных в данной работе пикногонид наиболее чётко очерчены и сохраняются дольше всего у вида с самыми крупными яйцами — *N. grossipes* (см. раздел 4.4.2.2 Митохондриальные облака). Среди ранее изученных в этом отношении морских пауков тельца Бальбиани были отмечены также для вида с крупными яйцами и лецитотрофными личинками — *Propallene longiceps* (Biliński et al., 2008). Кроме того, образования, похожие на обнаруженные нами тельца Бальбиани, изображены на схемах вителлогенных ооцитов *N. gracile*, вида с яйцами среднего размера (Jarvis, King, 1978). Для видов с более мелкими (Jarvis, King, 1972, 1975; Alexeeva, Tamberg, 2023) или средними (Miyazaki, Biliński, 2006) яйцами тельца Бальбиани в опубликованной литературе не упоминаются, что косвенно говорит о том, что они могут быть выражены менее ярко. Учитывая, что основные функции, которые приписывают тельцам Бальбиани — сортировка РНК и митохондрий, необходимых для развития яйца (Kloc и др., 2004, 2014; Bilinski et al., 2017), вполне логично, что в более крупных яйцах они будут иметь больший размер и большую плотность.

Мы наблюдали ультраструктурные признаки эндоцитоза у всех изученных видов. Кроме того, ранее они были описаны также для *Nymphon gracile* (Nymphonidae), *Achelia echinata* (Ammonotheidae), *Pycnogonum littorale* (Pycnogonidae) и *Endeis laevis* (Endeidae) (Jarvis, King, 1972, 1975, 1978). Эндоцитоз, происходящий на поверхности вителлогенных

ооцитов, говорит о том, что ооцит получает какие-то вещества извне, в данном случае из клеток стебелька или гемолимфы. Это наблюдение вместе с хорошо развитым синтетическим аппаратом ооцитов говорит о том, что, вероятно, вителлогенез *Pycnogonida* аутогетеросинтетический (сочетает автосинтез и гетеросинтез). Однако, у изученных нами видов гранулы желтка в первую очередь появляются ближе к ядру, в центре ооцита (см. раздел 4.4.2 Вителлогенез), что считается признаком автосинтетического происхождения желтка (Eckelbarger, 1979; Jaglarz, Bilinski, 2020). Возможно, вклад гетеросинтетического механизма образования желтка слишком мал, или поглощённые вещества проходят дополнительную модификацию в аппарате Гольджи. Интересно, что *P. femoratum* и *N. brevirostre* эндоцитоз происходит только в области стебелька — ооцит поглощает фрагменты клеток стебелька. У *N. grossipes* эндоцитоз идёт по всей поверхности оолеммы (см. раздел 4.4.2 Вителлогенез). Вероятно, у *N. grossipes* вклад гетеросинтетического вителлогенина выше, чем у видов с более мелкими яйцами. Автосинтез считается плезиоморфным для Metazoa состоянием (Eckelbarger, Hodgson, 2021). Для ракообразных предполагают независимый переход от автосинтетического вителлогенеза к гетеросинтетическому у нескольких разных групп (Jaglarz, Bilinski, 2020). Наши наблюдения позволяют предположить, что у пикногонид вителлогенез аутогетеросинтетический, при этом, у видов с более крупными яйцами вителлогенез доля гетеросинтетического желтка выше.

5.3. Сперматогенез *Pycnogonida*

Семенники всех изученных в данной работе видов не имеют функционального зонирования: все стадии сперматогенеза равномерно распределены по всему семеннику, единственное различие — количество зрелых сперматозоидов в полости семенника, которое растёт по направлению от передних к задним сегментам (см. раздел 4.7 Сперматогенез и строение сперматозоида). Это совпадает с тем, что описано для *Cilunculus armatus* (Ammonotheidae) (Miyazaki, 1996b). У *Achelia echinata* (Ammonotheidae) и *Pycnogonum litorale* (Pycnogonidae) отмечено обратное: сперматогенез идёт только в передней части туловища, наблюдается антеро-постериорный градиент стадий развития половых клеток (King, El-Hawawi, 1978; El-Hawawi, King, 1983).

У трёх изученных нами видов морских пауков соматические клетки окружают кластеры развивающихся половых клеток. То же самое было отмечено ранее для *Nymphon brevirostre* (Богомолова, Малахов, 2011). У остальных хелицеровых отростки соматических клеток стенки семенника также разделяют отдельные кластеры сперматоцитов и сперматид

(Fahrenbach, 1973; Jespersen, 1978; Alberti, Palacios-Vargas, 1987; Shatrov, 1998; Talarico et al., 2008; Witaliński, 2014; Lipke, Michalik, 2015). У представителей базальных групп ракообразных (Remipedia, Cephalocarida, Branchiopoda) тоже описана подобная картина (López Greco, 2013), как и у онихофор (Ruhberg, Storch, 1976; Storch, Ruhberg, 1990). Вероятно, развитие созревающих сперматоцитов и сперматид в кластерах, разделённых отростками соматических клеток стенки семенника — плезиоморфная черта членистоногих.

Соматические клетки семенника у изученных нами видов не проявляют никакой секреторной активности и имеют плохо развитый синтетический аппарат и малочисленные митохондрии (см. раздел 4.7 Гистологическое строение семенника) — по всей видимости, их метаболическая активность низкая. В цитоплазме соматических клеток семенника множество микротрубочек, и, по всей видимости, основная роль соматических клеток семенника сводится к механической поддержке половых клеток. Для других пикногонид ультраструктура соматических клеток семенника не описана. У мечехвостов соматические клетки семенника тоже выполняют только механическую роль и не участвуют в сперматогенезе и формировании эякулята (Fahrenbach, 1973). У остальных членистоногих и у онихофор соматические клетки семенника имеют высокую метаболическую активность и семенную жидкость, сопровождающую сперматозоиды при формировании сперматофора или прямой передаче спермы самке (Ruhberg, Storch, 1976; Storch, Ruhberg, 1990; Peretti, Battán-Horenstein, 2003; Talarico et al., 2008; Michalik, 2009; López Greco, 2013; Michalik, Ramírez, 2014). У морских пауков и мечехвоста, по-видимому, семенная жидкость такие вещества не секретируется, что коррелирует с внешним оплодотворением, в отличие от остальных членистоногих и онихофор. Вероятно, обильный секрет, сопровождающий сперматозоиды, необходим только для обеспечения среды сперматозоидам при внутреннем оплодотворении.

5.4. Момент оплодотворения и строение сперматозоида у *Psycnogonida*

5.4.1. Момент оплодотворения

У всех изученных нами видов оплодотворение происходит в момент откладки яиц в слизистом матриксе кладки, образованном вителлиновыми оболочками. Об этом свидетельствует: 1) обнаружение сперматозоидов в кладке у *Phoxichilidium femoratum* (см. раздел 4.11.3 Откладка яиц и оплодотворение) (у *Nymphon* сперматозоиды в кладке наблюдать не удалось из-за невысокой концентрации сперматозоидов и большого размера яиц и, как следствие, большой минимально-возможной толщины препарата); 2) нормальное

развитие яиц, взятых до завершения кладки и у *P. femoratum*, и у *Nymphon*, следовательно, яйца были оплодотворены к моменту изъятия кладок (см. раздел 4.11.5 Судьба кладок по завершении спаривания). Оплодотворение яиц одновременно с их откладкой предполагали и для *Propallene longiceps* на основании движений ног самца и нормального развития яиц в кладках, изъятых до окончания формирования (Nakamura, Sekiguchi, 1980). Кроме того, оплодотворение до передачи яиц самцу и до формирования им кладки предполагают для *Parapallene avida* STOCK, 1973, так как вителлиновые оболочки у этого вида быстро затвердевают в воде (Hooper, 1980). Для *Achelia simplissima* и *Nymphon gracile* предполагают, что самец оплодотворяет кладки уже после того, как самка передала ему отложенные яйца и кладки были сформированы. Эти предположения основаны на том, что кладки, которые были отняты у родителей до формовки, не развивались (King, Jarvis, 1970; Burris, 2011a). К сожалению, в этих работах не уточняют методы наблюдения за развитием кладок, что затрудняет интерпретацию результатов: нельзя исключить, что гибель эмбрионов была следствием поражения изъятых у самца кладки микроорганизмами.

5.4.2. Ультраструктура и функциональная морфология сперматозоида

Наши данные об ультраструктуре сперматозоидов в основном соответствуют ранее опубликованным данным по *N. gracile* и нескольким представителям семейства Ammotheidae (Deurs van, 1974a; El-Hawawi, King, 1978; El-Hawawi, King, 1983). Единственное отличие заключается в том, что у по нашим данным в основании жгутика находится две перпендикулярных центриоли (см. раздел 4.7 Сперматогенез и строение сперматозоида), в то время как у описанных ранее сперматозоидов *Achelia echinata* и *Nymphon gracile* найдена всего одна центриоль (Deurs van, 1974a; El-Hawawi, King, 1978; El-Hawawi, King, 1983). Однако, нельзя исключить, что вторая центриоль у остальных видов имеется и была пропущена при изучении ультраструктуры сперматозоидов. Надежно установить количество центриолей можно по серии продольных и/или поперечных ультратонких срезов через шейку сперматозоида, а таких серий в ранее проведённых исследованиях не делали.

Общее строение сперматозоидов у изученных нами видов (см. раздел 4.7 Сперматогенез и строение сперматозоида) и описанных ранее сперматозоидов *N. gracile* и представителей семейства Ammotheidae одинаково (Deurs van, 1974a; El-Hawawi, King, 1978; El-Hawawi, King, 1983) и характерно для оплодотворения в слизистой кладке: это сперматозоиды с длинной головкой и жгутиком, подвижные (Pitnick et al., 2009). Исходя из этого, логично предположить, что оплодотворение у всех перечисленных пикногонид также

происходит одинаково: в слизистой массе откладываемых яиц до формирования кладки самцом. Из всех описанных сперматозоидов пикногонид выделяется только сперматозоид *Pycnogonum litorale*, у которого он нитевидный и неподвижный (King, El-Hawawi, 1978). По сравнению с остальными тремя описанными в отношении структуры сперматозоида семействами, морфология *P. litorale* выглядит специализированной: женские гонопоры открываются только на одной паре ходильных ног и со спинной стороны. При спаривании положение мужских и женских гонопоров *P. litorale* отличается от того, что мы наблюдали у *Phoxichilidium femoratum* и *Nymphon*: гонопоры самца и самки практически соприкасаются (Prell, 1910). Таким образом, биология размножения *Pycnogonum litorale*, судя по всему, видоизменена по сравнению с другими морскими пауками, что согласуется с необычной морфологией сперматозоидов. Таким образом, скорее всего, плезиоморфны для морских пауков модифицированные сперматозоиды — с вытянутой головкой, жгутиковые.

Кроме пикногонид наружное оплодотворение без участия сперматофора и происходящее вне выводковых сумок описано только для мечехвостов (см. раздел **Ошибка! Источник ссылки не найден.** Краткие сведения о репродуктивной биологии *P. anarthropoda*). Несмотря на то, что и у морских пауков, и у мечехвостов оплодотворение наружное, их сперматозоиды существенно различаются. Сперматозоид мечехвостов, на первый взгляд является типичной акваспермой: компактная головка, длинный жгутик (Fahrenbach, 1973; Alberti, Janssen, 1986; Alberti, 1995; Pitnick et al., 2009), в то же время мужская гамета морских пауков — модифицированный сперматозоид, характерный для оплодотворения в слизистых кладках (Pitnick et al., 2009). Это соотносится и с различиями способа оплодотворения: у морских пауков сперматозоиды выделяются в слизистую кладку, а у мечехвостов выпускаются в воду на достаточно большом расстоянии от яиц (Brockmann, 1990; Brockmann et al., 1994; Brockmann et al., 2015).

На первый взгляд, строение сперматозоида и способ оплодотворения мечехвоста кажутся плезиоморфными по сравнению с таковыми у морских пауков, но при более внимательном рассмотрении обнаруживается неоднозначность такого вывода. Сперматозоид мечехвоста имеет некоторые особенности, которые больше соответствуют жгутиковым или спирально-жгутиковым сперматозоидам арахнид, чем сперматозоидам морских пауков: 1) акросомный филамент, 2) соосные центриоли, 3) отсутствие выраженной «шейки».

- 1) Акросомный филамент — наиболее характерная особенность сперматозоидов зухелицерат. Это цитоскелетный тяж, который начинается от акросомы и идёт назад, проходя внутри ядра в канале, выстланном двумембранной ядерной оболочкой (Alberti, 1995). У паукообразных канал с акросомным филаментом

либо пронизывает ядро насквозь, либо слепо заканчивается внутри ядра (Alberti, 1995) (Рис. 96В, Г). У мечехвостов акросомный филамент также присутствует, и его длина намного превышает длину ядра; выйдя из канала на заднем конце ядра, филамент закручивается вокруг него по спирали (Fahrenbach, 1973; Alberti, Janssen, 1986) (Рис. 96Б). У морских пауков акросома отсутствует (что, вероятно, является апоморфией, см. обсуждение ниже), никаких следов акросомного филамента также обнаружено не было (Рис. 96А).

- 2) Соосное расположение центриолей друг за другом. Как у паукообразных, так и у мечехвостов центриоли выстраиваются друг за другом в особой ямке или канале в задней части ядра (*implantation fossa*) (Alberti, 1995) (Рис. 96Б–Г). У морских пауков, по полученным в ходе этой работы данным, центриоли перпендикулярны

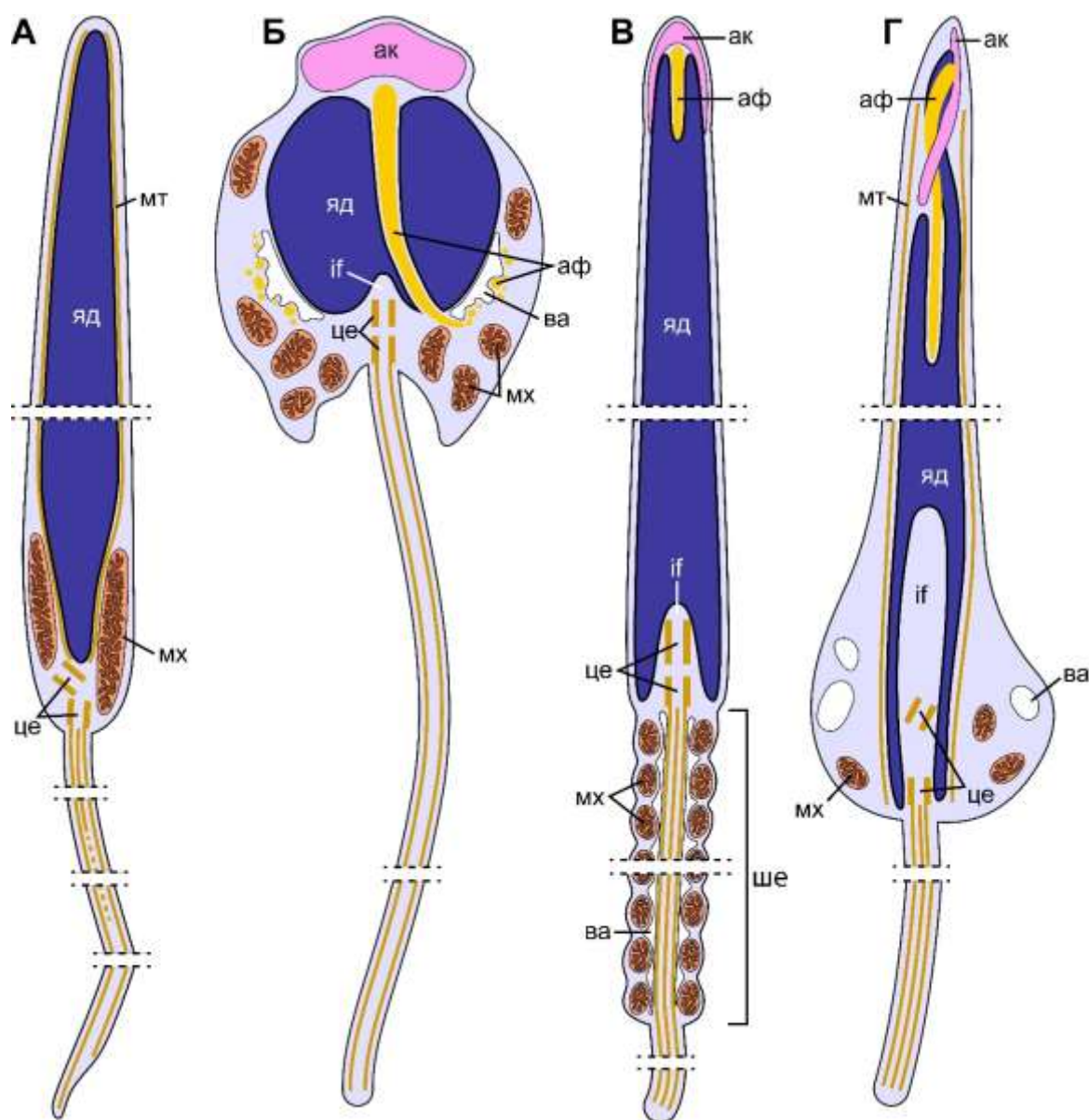


Рис. 96. Строение сперматозоидов Chelicerata: сравнение. Схемы. А — Pycnogonida (ориг. данные); Б — Xiphosura (по Fahrenbach, 1994); В — Scorpiones (по Michalik and Mercati, 2010); Г — Pseudoscorpiones, до сворачивания (по Alberti and Palacios-Vargas, 1987). Сокращения: ак – акросома; аф – акросомальный филамент; ва – вакуоль; мт – микротрубочки; мх – митохондрии; ше – шейка; це – центриоли, яд – ядро, if – *implantation fossa*.

друг другу, а *implantation fossa* отсутствует (Рис. 96А), что интерпретируется как плезиоморфный признак в строении сперматозоидов животных (Pitnick et al., 2009).

- 3) Шейка сперматозоида — участок сперматозоида за ядром, в котором начинается жгутик и собраны митохондрии, её наличие считается, в целом, плезиоморфным признаком (Pitnick et al., 2009). У мечехвоста шейка сперматозоида вовсе отсутствует: митохондрии мелкие и равномерно распределены по всей цитоплазме (Fahrenbach, 1973; Alberti, Janssen, 1986; Alberti, 1995) (Рис. 96Б). У пикногонид шейка не выражена, так как жгутик начинается сразу за ядром, но митохондрии собраны в задней части головки, вокруг заднего конца ядра и центриолей (Deurs van, 1974a; El-Hawawi, King, 1978, 1983, ориг. данные) (Рис. 96А). Среди паукообразных у скорпионов и фрин шейка сперматозоида выражена и содержит только митохондрии и основание жгутика (Рис. 96В), а у псевдоскорпионов митохондрии собираются в задней части сперматозоида перед началом его сворачивания (Рис. 96Г) (Alberti, 1995). По степени выраженности шейки сперматозоид пикногонид более сходен с мужскими гаметами арахнид, чем сперматозоид мечехвоста.

Таким образом, сперматозоид пикногонид имеет больше признаков, обычно считающихся плезиоморфными, чем сперматозоид мечехвостов, что неожиданно, если исходить из гипотезы о том, что размножение мечехвостов наименее модифицировано среди хелицерных. С другой стороны, заключение, что сперматозоид мечехвостов сильно модифицирован и во многом напоминает сперматозоиды паукообразных, согласуется с недавними работами по молекулярной филогении Chelicerata, в которых мечехвостов помещают среди арахнид и не исключают их вторичный переход к водному образу жизни и наружному оплодотворению (Ballesteros, Sharma, 2019; Noah et al., 2020; Ban et al., 2022; Ballesteros et al., 2022). В то же время, все модификации сперматозоида пикногонид объясняются оплодотворением в слизистой кладке и не позволяют предполагать вторичный переход к наружному оплодотворению. Апоморфным признаком сперматозоида морских пауков, вероятно, является отсутствие акросомы, так как у остальных Panarthropoda подвижные жгутиковые сперматозоиды имеют акросому (Baccetti et al., 1976; Ruhberg, Storch, 1976; Storch, Ruhberg, 1990; Alberti, 1995; Marotta, Ruhberg, 2004; Minelli, 2011a; Scheller, 2011; Szucsich, Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015; Dallai et al., 2016; Gottardo et al., 2016; Sugiura, Matsumoto, 2021). Исчезновение акросомы характерно для животных, чьи яйца лишены плотных яйцевых оболочек (Pitnick et al., 2009), что, на основании наших данных, можно отнести и к Rysnognonida.

Подвижные жгутиковые сперматозоиды с вытянутой головкой, в целом, характерны для Panarthropoda: Onychophora (Baccetti et al., 1976; Ruhberg, Storch, 1976; Storch, Ruhberg, 1990; Marotta, Ruhberg, 2004), Tardigrada (Sugiura, Matsumoto, 2021), Arachnida (Alberti, 1995), Hexapoda (Dallai et al., 2016; Gottardo et al., 2016), Myriapoda (Minelli, 2011; Scheller, 2011; Szucsich, Scheller, 2011; Minelli, Michalik, 2015), даже при сперматофорном или внутреннем оплодотворении. При наличии разнообразия в морфологии сперматозоидов в пределах той или иной группы, сперматозоиды с вытянутой головкой и жгутиком встречаются у представителей базальных ветвей. Учитывая, что в современных работах по филогении хелицеровых мечехвостов помещают в кроне арахнид (Giribet, Edgecombe, 2019; Ballesteros et al., 2022; Sharma, Gavish-Regev, 2025), вполне вероятно, что плезиоморфным состоянием для членистоногих является не аквасперма, а именно модифицированный для оплодотворения в слизи сперматозоид. То есть, возможно, исходным для членистоногих является не оплодотворение в толще воды, а оплодотворение внутри компактных слизистых кладок.

5.4.3. Выведение ооцитов

В единственной опубликованной работе, где вопрос о механизме выведения ооцитов у морских пауков обсуждали с опорой на живые наблюдения, было высказано предположение, что ооциты при откладке яиц выталкиваются с помощью сокращений дивертикула средней кишки (Nakamura, Sekiguchi, 1980). Возникновение такой гипотезы закономерно: дивертикулы средней кишки в конечностях морских пауков имеют мускульную обкладку и постоянно сокращаются, что способствует не только распределению пищи, но и, возможно, циркуляции гемолимфы (Woods et al., 2017). Для насекомых, ракообразных и паукообразных тоже было показано выведение ооцитов с помощью мускулатуры, лежащей вне яичника, например, соматической (Talarico et al., 2009; Chapman et al., 2013; Subramoniam, 2017). Во время наших наблюдений дивертикул средней кишки оставался неподвижным в течение всего времени откладки яиц (см. раздел 4.11.3 Откладка яиц и оплодотворение). При этом, у *Phoxichilidium femoratum* и *Nymphon brevirostre* удалось наблюдать перистальтические волны в вителлярии. Вителлярый окружён кольцевыми мышечными клетками (см. раздел 4.2.2 Дистальная часть педальных отростков), и следует предположить, что именно эти мышечные клетки обеспечивают перистальтические сокращения вителлярия и выталкивают ооциты.

Расхождение между нашими данными и наблюдениями Накамура и Секигучи, вероятно, объясняется тем, что объект их наблюдений, *Propallene longiceps* — очень мелкий вид с крупными яйцами: один вителлярый вмещает всего два созревающих ооцита

(Nakamura, Sekiguchi, 1980). Вполне вероятно, что при большом диаметре яиц перистальтическая волна сопоставима по длине с диаметром ооцита и потому незаметна на тонкой и прозрачной стенке вителлярия. Так, в данной работе перистальтические волны у *N. grossipes*, размеры яиц которого близки к таковым *P. longiceps* также не удалось пронаблюдать. При этом, мускулатура стенок вителлярия у *N. grossipes* развита сильнее, чем у *N. brevirostre* и *P. femoratum*, что говорит о том, что скорее всего, механизм выведения ооцитов у этого вида не отличается от двух других.

5.5. Размерный половой диморфизм и его связь с системой спариваний

Соотношение полов у всех изученных нами видов близко к 1:1.

У всех изученных в данной работе видов выражен половой диморфизм. Ярче всего он проявляется в отношении яйценосных ножек. Для *Phoxichilidium femoratum* как для представителя семейства Phoxichilidiidae характерно отсутствие яйценосных ножек у самок (Hedgpeth, 1948; Турпаева, 2009). У *Nymphon* яйценосные ножки присутствуют у обоих полов (Hedgpeth, 1948; Турпаева, 2009), однако у обоих изученных нами видов они значительно различаются по длине у самцов и самок, что и является самым ярким проявлением диморфизма. Длина яйценосных ножек у самцов увеличивается в большей степени за счёт удлинения четвёртого и пятого сегментов (Рис. 97), на которых у самцов располагаются кладки. Скорее всего, увеличение длины яйценосных ножек самцов объясняется тем, что на них располагаются вынашиваемые кладки.

Помимо наличия/различной длины яйценосных ножек, для всех изученных нами видов характерен размерный половой диморфизм, причём по большинству измеренных параметров самки оказываются крупнее самцов (Рис. 97). Предлагается два возможных объяснения более крупных размеров самок относительно самцов: 1) отбор на повышение плодовитости: более крупные самки производят больше потомства (Andersson, 1994; Ramirez Llodra, 2002) и 2) смена половых ролей и конкуренция самок за спаривания: более крупные самки получают преимущество в оплодотворении (Andersson, 1994).

У морских пауков о потомстве заботятся самцы, что характерно для многих других видов со сменой половых ролей и конкуренцией самок за спаривания (Andersson, 1994). По этой причине большинство предшествующих работ о размножении пикногонид было посвящено проверке гипотезы о смене половых ролей. Ни прямые наблюдения, ни генетические исследования не выявляют более высокой конкуренции за возможность спаривания между особями какого-либо одного из полов и показывают, что главный ограничивающий фактор для количества спариваний — вероятность встречи (Berry, 1980;

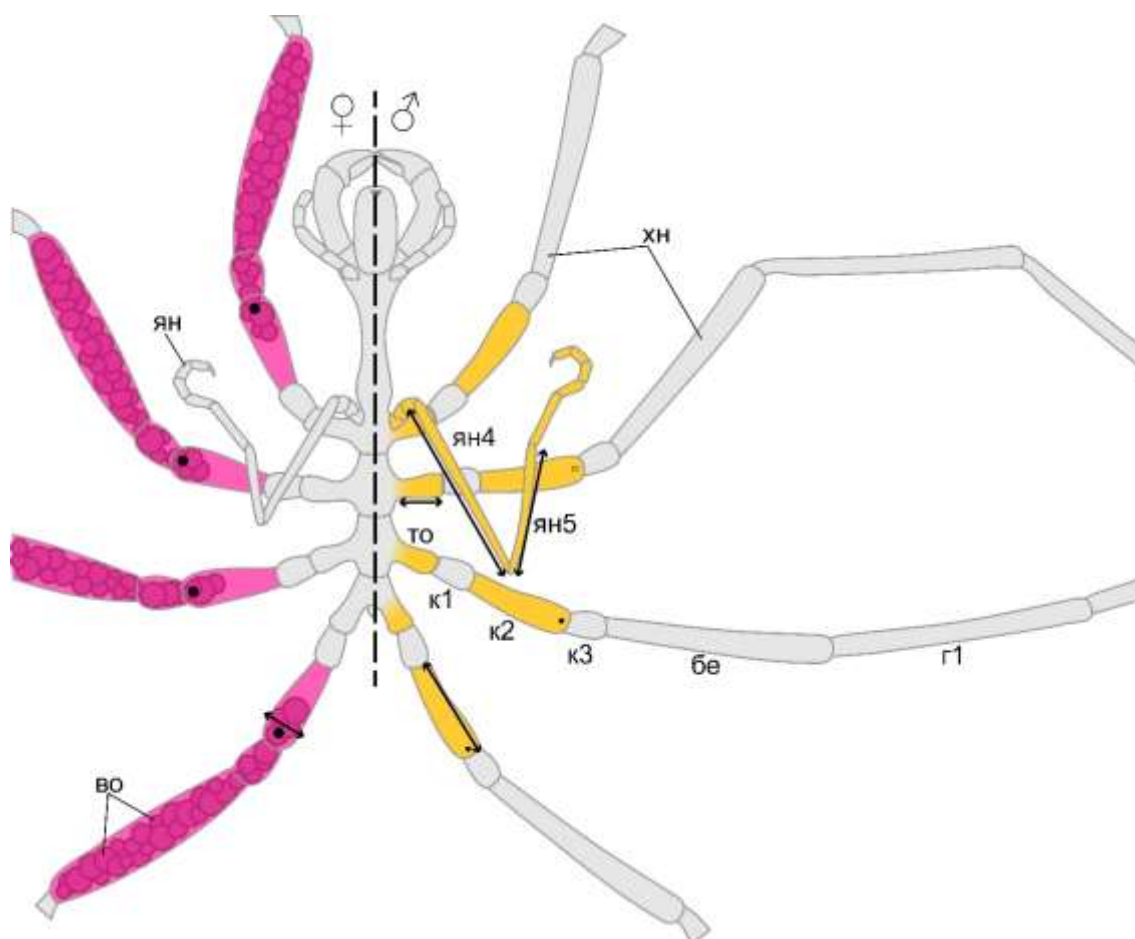


Рис. 97. Размерный половой диморфизм изученных видов *Русноgonida*. Схема, вид с вентральной стороны. Сокращения: бе – бедро; во – вителлогенные ооциты; г1 – голень 1; к1–3 – кокса 1–3; то – туловищные отростки; хн – ходильные ноги; ян – яйценосная ножка; ян4–5 – 4–5 сегменты яйценосных ножек, соответственно. Жёлтым выделены те части, которые увеличены у самцов, розовым – те, которые увеличены у самок; крупные чёрные круги обозначают гонопоры самок, маленькие чёрные круги – гонопоры самцов (на 2-й паре ходильных ног гонопор самца отмечен незакрашенным кругом, так как имеется только у *P. femoratum* и отсутствует у *Nymphon*). У самок *Phoxichilidium* яйценосные ножки отсутствуют. Стрелки показывают в каком направлении происходит большее увеличение, если размеры увеличиваются непропорционально (поперечные стрелки указывают на расширение, продольные – на удлинение).

Nakamura, Sekiguchi, 1980; Barreto, Avise, 2008; Barreto, Avise, 2010; Barreto, Avise, 2011; Burris, 2011c). Агрессия по отношению друг к другу между особями одного пола у морских пауков была отмечена лишь однажды для *Propallene saengeri* STAPLES, 1979 (Bain, Govedich, 2004a), причем наблюдали всего за тремя особями (один самец, две самки), и в заметке нет описания собственно поведения, имеется лишь его интерпретация. Таким образом, строгие аргументы в поддержку гипотезы о конкуренции самок пикногонид за спаривания на данный момент отсутствуют.

Все проявления полового диморфизма, выявленные в настоящей работе, хорошо объяснимы с функциональной точки зрения. У всех изученных нами видов самые яркие различия в пропорциях затрагивают ширину туловища с учётом туловищных отростков и коксы 2: туловище самцов расширено за счёт удлинения туловищных отростков, а коксы 2 удлинены по сравнению с самками (Рис. 97). Интересно, что наибольший вклад в увеличение ширины туловища длина туловищных отростков вносит у самого мелкого из

изученных видов — *Phoxichilidium femoratum*, в то время как у самого крупного — *N. grossipes* ширина туловища и длина туловищных отростков увеличиваются пропорционально. Большая длина туловищных отростков и длина кокс 2 самцов, вероятно, позволяют расположить гонопоры ближе к массе яиц во время их откладки, чтобы повысить вероятность оплодотворения. У самок увеличены (главным образом, за счёт ширины) коксы 2 и бёдра (Рис. 97), в которых расположены вителлярии, за счёт чего появляется дополнительное пространство для созревающих яиц. Из всех изученных нами видов ярче всего размерный половой диморфизм кокс 2 и бёдер — сегментов ног, где созревают ооциты, выражен у *P. femoratum*, который производит большое количество мелких яиц и мелких личинок с эндопаразитическим развитием. Аналогичные проявления полового диморфизма описаны у *Ammonothea hilgendorfi* (Ammonotheidae) (Barreto, Avise, 2008), причём у этого вида он выражен даже сильнее, чем у *P. femoratum*. *A. hilgendorfi*, как и *P. femoratum*, производит множество мелких личинок (Brenneis et al., 2017). У обоих изученных нами видов *Nymphon* яйца крупнее, а личинок вылупляется меньше, чем у *P. femoratum*, и половой диморфизм кокс 2 и бёдер у них выражен слабее. Такое различие в степени выраженности диморфизма между видами с различной репродуктивной стратегией согласуется с гипотезой об отборе на повышение плодовитости.

5.6. Механизм формовки кладки и классификация яйценосных ножек

Под формовкой кладки здесь подразумеваются стереотипные активные действия, направленные на придание ей определённой формы, дополнительное уплотнение, разделение общей массы отложенных яиц на отдельные кладки, размещение кладок на яйценосных ножках самца в определённом положении и т.п. У всех изученных в ходе данной работы видов самцы не принимают участия в формовке кладки: у *Phoxichilidium* формовка вовсе отсутствует, а у *Nymphon* формирует кладку самка. Наши данные по *Phoxichilidium* сопоставимы с опубликованными описаниями спаривания *Pycnogonum littorale* (Prell, 1910; Schmidt, Bückmann, 1971), у которых также отсутствует этап формовки кладки. Наши данные о ведущей роли самок в формовке кладки у *Nymphon brevirostre* и *N. grossipes* расходятся с ранее опубликованными наблюдениями за морскими пауками, формирующими кладку: во всех предыдущих наблюдениях формовку кладки приписывают самцу (*Achelia simplissima* (Burris, 2011c); *Propallene longiceps* (Nakamura, Sekiguchi, 1980); *Parapallene avida* (Hooper, 1980); *Nymphon gracile* (King, Jarvis, 1970); *Colossendeis megalonyx* (Moran et al., 2024)). Ранее было выдвинуто предположение о том, что способ формовки кладки коррелирует с морфологией яйценосных ножек (Bain, Govedich, 2004b;

Bamber, 2007). Бэйн и Говедич (Bain, Govedich, 2004b) предложили выделить три морфофункциональных типа яйценосных ножек у морских пауков (подробнее см. раздел 2.3.4 Репродуктивное поведение Ruspogonida).

Согласно классификации Бейн и Говедич яйценосные ножки семейства Nymphonidae относятся к нимфониidному типу. К тому же типу относятся и яйценосные ножки семейств Callipallenidae и Colossendeidae (Bain, Govedich, 2004b; Sabroux et al., 2023), для нескольких представителей которых опубликованы наблюдения о спариваниях и формовке кладки (*Propallene longiceps* (Nakamura, Sekiguchi, 1980); *Parapallene avida* (Hooper, 1980); *N. gracile* (King, Jarvis, 1970); *C. megalonyx* (Moran et al., 2024)). При этом, конечная форма кладок у всех описанных в этом отношении пикногонид с нимфониidными яйценосными ножками разная (Рис. 98): плотные шары у *Nymphon*, (см. раздел 4.12 Морфология кладок), браслеты у *Propallene* (Nakamura, Sekiguchi, 1980), аморфные массы у *Colossendeis* (Moran et al., 2024). При детальном изучении видно, что и яйценосные ножки Nymphonidae и Callipallenidae и Colossendeidae различаются (Рис. 98): у Nymphonidae и Callipallenidae всего по одному ряду перистых шипов, у Colossendeidae перистые шипы располагаются полями (Hedgpeth, 1948; Турпаева, 2009). К тому же, яйценосные ножки такого типа очень гибкие и подвижные и считаются близкими к исходной для Pantopoda форме, специализированной для автогруминга (Bamber, 2007).

Яйценосные ножки Phoxichilidiidae по классификации Бейн и Говедич отнесены к фоксихилидиidному типу, как и яйценосные ножки Ruspogonidae. Однако, кроме отсутствия этапа формовки, спаривания манипуляции с кладкой и форма готовой кладки *Phoxichilidium femoratum* и *Ruspogonum litorale* мало чем напоминают друг друга. Если у *Phoxichilidium* в результате спаривания формируется небольшая кладка (см. раздел 4.12 Морфология кладок), то у *Ruspogonum* кладка объёмная, занимающая всё пространство с брюшной стороны самца (Prell, 1910; Schmidt, Bückmann, 1971; Tomaschko et al., 1997). У *Phoxichilidium* кладка оформляется за счёт давления проксимальных сегментов ног самки, самец подцепляет её яйценосной ножкой (см. раздел 4.11.4 Формирование и перенос кладки и расставание пары). У *Ruspogonum* женские гонопоры открываются на спинной стороне, так что кладка оказывается между спинной стороной самки и брюшной стороной самца. Так как яйценосные ножки самца слишком малы для того, чтобы собрать яйца в кладку, предполагается, что они собираются в единую массу за счёт фактуры кутикулы (Schmidt, Bückmann, 1971). Яйценосные ножки *Phoxichilidium* и *Ruspogonum* значительно

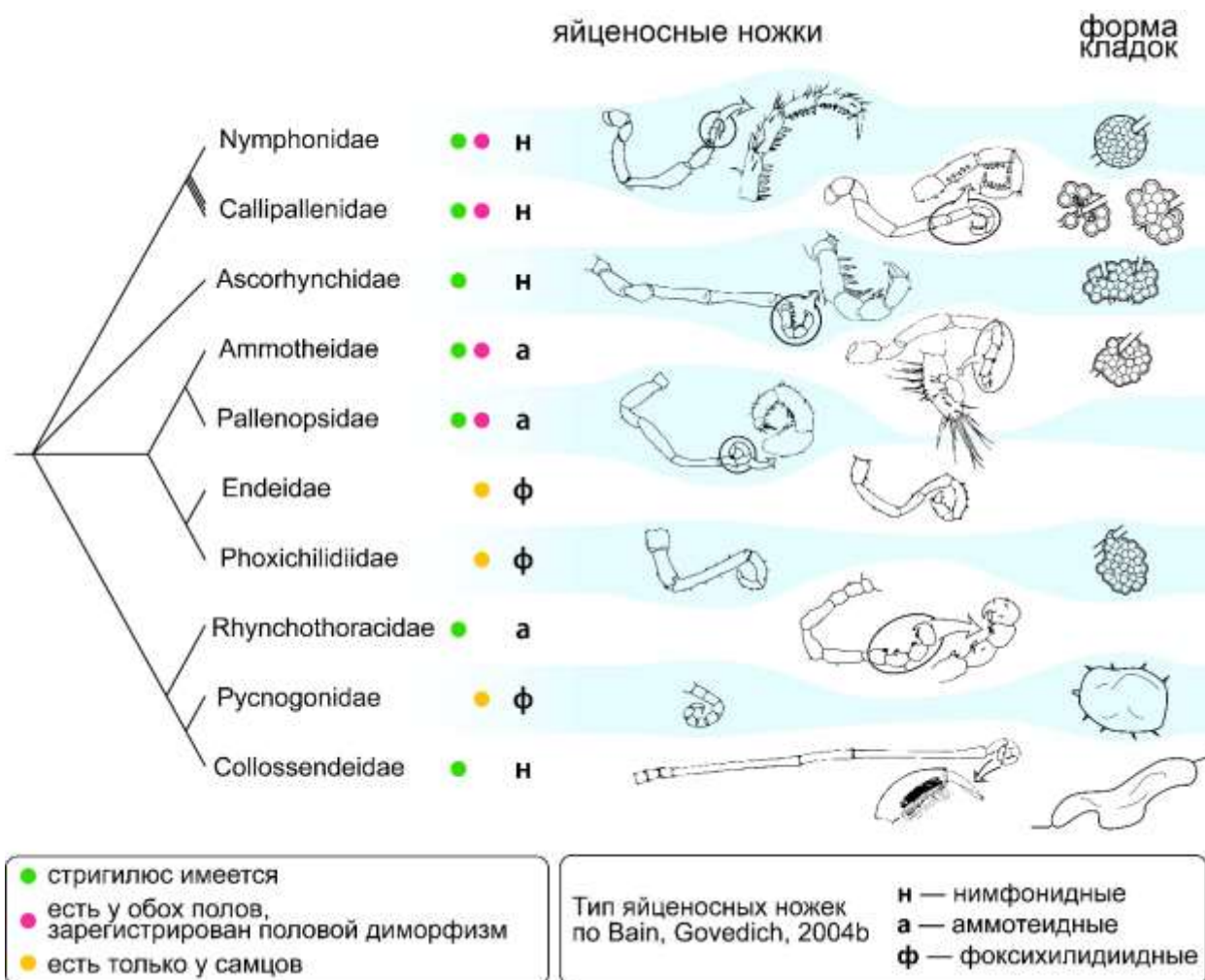


Рис. 98. Соотнесение формы кладок и морфологии яйценосных ножек с филогенией Pycnogonida. Филогенетическое древо и характеристики яйценосных ножек приведены по Sabroux et al., 2023. Изображения яйценосных ножек приведены для Phoxichilidiidae, Endeidae, Pycnogonidae, Ammotheidae, Nymphonidae, Pallenopsidae по Bamber, 2007; для Callipallenidae по Staples, 2015; для Ascorhynchidae по Wolf et al., 2022; для Colossendeidae по Cano-Sanchez, Lopez-Gonzalez, 2023; для Rhynchothoracidae по Staples, 2019. Кладки изображены по оригинальным данным (Nymphonidae, Phoxichilidiidae), материалам из работ Cole, 1901 (Phoxichilidiidae); Nakamura, Sekiguchi, 1980, Hooper, 1980 (Callipallenidae); Barreto, Avise, 2008, Burris, 2011 (Ammotheidae); Prell, 1910, Schmidt, Bückmann, 1971, Barreto, Avise, 2010 (Pycnogonidae); Moran et al., 2024 (Colossendeidae), Ballesteros et al. 2021 (Ascorhynchidae) и неопубликованным собственным данным (Ascorhynchidae, Callipallenidae, Ammotheidae).

различаются по относительному размеру и количеству сегментов (Hedgpeth, 1948; Турпаева, 2009).

Таким образом, как минимум два типа яйценосных ножек по Бейн и Говедич не соотносятся однозначным образом со способом формовки кладки. Учитывая, высокое разнообразие форм кладок и морфологии яйценосных ножек (Рис. 98), логичнее выглядит предположение о том, что форма кладки — признак специфичный для семейств (или даже более мелких групп). Для того, чтобы понять соотносится ли морфология яйценосных ножек со способами манипуляции кладкой или же изменяется под действием каких-либо иных факторов, необходимо изучение репродуктивного поведения большей выборки пикногонид с разнообразной морфологией кладок и яйценосных ножек.

5.7. Вспомогательные железы репродуктивной системы

5.7.1. Железы женских гонопоров

У самок всех изученных нами видов были найдены железы, окружающие гонопор. При этом, у *Phoxichilidium femoratum* железистый аппарат развит очень хорошо, железы крупные, двух разных типов. У *Nymphon* железы небольшие, все устроены единообразно (раздел 4.3.2 Железы женского гонопора). До сих пор железы возле гонопоров морских пауков были отмечены лишь Алексеевой и Тамберг у *P. femoratum*, причём в этой работе упоминается лишь один тип желёз (Alexeeva, Tamberg, 2023). Наличие яйцевода у пантопод было впервые продемонстрировано только в 1989 году (Miyazaki, Makioka, 1989). Опубликованные данные по анатомии яйцевода у других видов морских пауков ограничены работами того же коллектива авторов и охватывают виды из семейств Callipallenidae, Endeidae, Phoxichilidiidae и Ammotheidae. Железы гонопора в работах не упоминаются ни для одного из видов, не видны на опубликованных фотографиях гистологических срезов через яйцевод и гонопор *Cilunculus armatus*, *Endeis nodosa* HILTON, 1942 и *Propallene longiceps* (Miyazaki, Makioka, 1989, 1990, 1991, 2010). Впрочем, в данных работах исследования проводили только методом классической «парафиновой» гистологии, и железы гонопоров могли быть не видны или неотличимы от обычных кожных желёз на толстых срезах, если они развиты не столь сильно, как у *Phoxichilidium femoratum*. То есть, видимо, сильное развитие желёз, открывающихся в яйцевод и вокруг гонопора не характерно для Респногонид. Судя по положению, железы женских гонопоров могут вырабатывать секрет, создающий оптимальную среду для оплодотворения или модифицирующий вителлиновые оболочки, например, для лучшей адгезии яиц между собой.

5.7.2. Бедренные железы самцов

Традиционная точка зрения относительно функции бедренных желез самцов состоит в том, что они вырабатывают «цемент», скрепляющий яйца в кладках морских пауков, и это мнение воспроизводилось в литературе более ста лет (Dohrn, 1881; Hoek, 1881; Helfer, Schlottke, 1935; Arnaud, Bamber, 1988; Bain, Govedich, 2004b; Sabroux et al., 2023). В действительности, имеется всего одно прямое наблюдение, свидетельствующее в пользу именно такой функции бедренных желез: у *Propallene longiceps* самец собирает некий секрет с поверхности бедренных сегментов своих ног и покрывает им яйца, собирая их в кладки в виде браслетов (Nakamura, Sekiguchi, 1980). Упоминается, что самец *Parapallene*

avida уже после того, как откладка яиц завершена и пара распалась, время от времени касается яйценосными ножками бедренных сегментов своих ног в той области, где открываются железы (Ноорег, 1980); данное указание можно отнести к разряду косвенных. По результатам наблюдений за спариваниями *Phoxichilidium femoratum* и обоих видов *Nymphon* в ходе данной работы цементная функция их бедренных желёз представляется маловероятной. На всех этапах формирования кладки отверстия бедренных желёз самца остаются далеко от кладки (см. раздел 4.11.4 Перенос и формирование кладки; расставание пары). Более того, малая подвижность яйценосных ножек *P. femoratum*, дополнительно ограниченная большим количеством кладок, вкупе с расположением отверстий бедренных желёз на спинной стороне бёдер делает перенесение их секрета на кладку невозможным для этого вида. В цементе кладок *P. femoratum* и *N. brevirostre* не удалось обнаружить каких-либо составляющих кроме вителлиновых оболочек яиц (см. раздел 4.12 Морфология кладок). Таким образом, цементная функция бедренных желёз по нашим данным представляется маловероятной.

У *P. femoratum* заклеивание отверстий бедренных желёз цианакрилатным клеем не отразилось ни на частоте спариваний, ни на поведении животных, ни на форме кладок. Это говорит о том, что либо секрет желёз способен проникать через цианакрилатный клей, либо не играет роли в процессах спаривания и/или формовки кладок. Половой диморфизм по наличию бедренных желёз говорит о том, что, вероятно, они задействованы в размножении, хотя и не в формировании кладки. Можно предположить следующие функции: привлечение половых партнёров, выделение веществ, способствующих окончательному созреванию яйцеклеток и овуляции у самки, выделение фунги- и/или бактерицидных веществ, защищающих самца и кладки от обрастания микроорганизмами. Проверка этих гипотез требует дополнительных экспериментов и изучения химического состава секрета бедренных желёз самцов пикногонид.

5.7.3. Железы яйценосных ножек

В ходе данной работы впервые описаны железы яйценосных ножек морских пауков (см. раздел 4.9 Железы яйценосных ножек). Самцы морских пауков вынашивают кладки на яйценосных ножках. Если снять кладки с яйценосных ножек, то они быстро зарастают микроорганизмами и погибают (см. раздел 4.11.5 Судьба кладок по заверении спаривания), следовательно, самец каким-то образом защищает кладки от обрастания. В отличие от большинства ракообразных (Вауер, 2013), у морских пауков не описан груминг кладок и их вентиляция. Для *Nymphon* движения яйценосных ножек с кладками иногда интерпретируют

как вентиляцию кладок (King, Jarvis, 1970), но так как кладка плотная и компактная, то эти движения вряд ли способны обеспечить значительное улучшение вентиляции. Кроме того, по нашим наблюдениям, у обоих *Nymphon* стереотипные движения яйценосных ножек отсутствуют и их характер не меняется при появлении кладок. Все движения яйценосных ножек, которые нам удалось наблюдать были медленными и нерегулярными. Следовательно, маловероятно, что подобные движения могут обеспечивать вентиляцию кладок. Таким образом, вероятно, самец обеспечивает защиту кладок за счёт выделения какого-либо бактерицидного секрета. Так как железы яйценосных ножек находятся ближе всего к вынашиваемым кладкам, вполне вероятно, что эту функцию выполняет именно их секрет.

Интересно, что у *Nymphon*, у которых яйценосные ножки развиты у обоих полов, обсуждаемые железы имеются и у самцов, и у самок. Яйценосные ножки используются морскими пауками для автогруминга — очищения кутикулы от налипающего детрита и обрастаний, более того, предполагается, что такая их функция может быть первичной (Bamber, 2007). При груминге морские пауки протягивают ходильные ноги через кольцообразно согнутый стригилюс яйценосных ножек. Возможно, что железы, расположенные в стригилюсе, могут выделять ядовитые и/или репеллентные для обрастателей вещества. Это предположение согласуется и с возможным участием желёз яйценосных ножек в защите кладок от обрастаний.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная работа представляет собой первое комплексное исследование половой системы и репродуктивной биологии *Ruspogonida*, выполненное на трёх видах с разными стратегиями размножения и таксономическим положением. Впервые детально описана ультраструктура всех функциональных зон гонад и весь гаметогенез, проведены полные наблюдения за репродуктивным поведением.

Общая анатомия репродуктивной системы всех изученных видов соответствует типичной для пикногонид. В данной работе впервые описан репродуктивный синус гемоцеля, в котором расположена гонада. В результате исследования ультраструктуры гонады и оогенеза в яичнике выделена транспортная зона между гермарием и вителлярием, которую ранее не описывали. Показано, что вителлогенез является фолликулярным, и впервые выявлены межвидовые различия в его деталях, коррелирующие с размером яиц. Описан вспомогательный железистый аппарат репродуктивной системы. Прямыми наблюдениями впервые достоверно подтверждено наружное оплодотворение,

происходящее в момент откладки яиц. Полученные в результате наблюдений за репродуктивным поведением данные ставят под сомнение традиционную гипотезу о ключевой роли самца в формовке кладки и цементной функции его бедренных желёз. Сопоставление репродуктивного поведения и строения кладок у трёх видов позволяет предположить, что форма кладки различается у видов из разных семейств и сходна у видов одного рода, несмотря на различия в их стратегиях размножения. Характер полового диморфизма указывает на его связь с отбором на повышение плодовитости, необходимостью сближения гонопоров самца с кладкой во время наружного оплодотворения и адаптацией яйценосных ножек для вынашивания потомства.

Обособление протяжённой транспортной зоны, разделяющей гермарий и вителлярий, в яичниках и множественные гонопоры могут рассматриваться как апоморфные признаки, связанные с уменьшением объёма туловища *Ruspogonida*. Общая организация половой системы (слабое развитие железистого аппарата, отсутствие усложнений гонодуктов) и гаметогенез сохраняют плезиоморфные для членистоногих черты, что можно объяснить сохранением у этой группы наружного оплодотворения.

Таким образом, работа вносит фундаментальный вклад в понимание репродуктивной биологии морских пауков и предоставляет новые данные для сравнительной анатомии членистоногих.

7. ВЫВОДЫ

1. У всех изученных видов гонады имеют типичное для морских пауков строение: U-образную туловищную часть и pedalные отростки. Гонады располагаются в репродуктивном синусе гемоцеля, ограниченном горизонтальной септой и средней кишкой. Частичное слияние гонады с септой указывает на их возможное развитие из общего мезодермального зачатка.

2. В яичнике выявлено три функциональные зоны: впервые выделена транспортная зона помимо ранее описанных гермария и вителлярия. В семенниках все стадии сперматогенеза распределены равномерно, без выраженного градиента.

3. Оогенез *Ruspogonida* фолликулярный. Вителлогенез аутогетеросинтетический, но при увеличении размера яиц доля гетеросинтетического желтка растёт. Выведение зрелых ооцитов осуществляется за счёт собственной мускулатуры яичника. Сперматогенез протекает в кластерах, разделённых отростками соматических клеток.

4. Впервые прямыми наблюдениями и экспериментально показано, что оплодотворение является наружным и происходит во время откладки яиц. Сперматозоиды всех изученных видов устроены единообразно и типичны для оплодотворения в слизистом матриксе.

5. У всех изученных видов самцы не участвуют в формовке кладок, вопреки традиционным представлениям. Не подтверждено, что секрет бедренных желез самцов обеспечивает "цементирование" кладки. Яйца в кладке склеены вителлиновыми оболочками. У *Nymphon* самка дополнительно активно формирует компактную сферическую кладку.

6. Выявлен половой диморфизм в организации железистого аппарата. К вспомогательным железам половой системы можно отнести железы женского гонопора и бедренные железы самцов. Впервые описаны железы яйценосных ножек, характерные для обоих полов и, вероятно, участвующие в защите кладки от обрастаний.

7. У всех изученных видов выявлен половой диморфизм по числу и расположению гонопоров, межвидовые различия у самцов коррелируют с позой животных при спаривании. Выражен размерный половой диморфизм, он объясняется необходимостью приблизить гонопоры самца к кладке в момент оплодотворения и отбором на увеличение плодовитости самок.

8. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богомоллова Е. В. Личинки трёх видов морских пауков рода *Nymphon* (Arthropoda: Pycnogonida) из Белого моря // Биология моря. 2007. Т. 33. № 3. С. 182–196.
2. Богомоллова Е. В., Малахов В. В. Тонкая морфология личинок морских пауков (Arthropoda, Pycnogonida) Белого моря // Зоология Беспозвоночных. 2004. Т. 1. № 1. С. 3–28.
3. Богомоллова Е. В., Малахов В. В. Лецитотрофный протонимфон – особый тип развития морских пауков (Arthropoda, Pycnogonida) // Доклады Академии наук. 2006. Т. 409. № 4. С. 562–565.
4. Богомоллова Е. В., Малахов В. В. Организация полости тела у морского паука *Nymphon brevirostre* Hodge, 1863 (Arthropoda: Pycnogonida) // Биология моря. 2011. Т. 37. № 5. С. 339–356.
5. Турпаева Е. П. Класс Pycnogonida (Pantopoda) — морские пауки // Иллюстрированные определители свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. Коловратки, морские пауки и ракообразные. Иллюстрированные определители свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. / под ред. Б. И. Сиренко. Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2009. Р. 22–51.

6. Догель В. А. Материалы по истории развития Pantopoda // 1913.
7. Зоология беспозвоночных. Т.1: от простейших до моллюсков и артропод. Пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова / под ред. В. Вестхайде, Р. Ригера. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2008a. iv+512+iv p.
8. Зоология беспозвоночных. Т.2: от артропод до иглокожих и хордовых.. Пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова / под ред. В. Вестхайде, Р. Ригера. : Т-во науч. изд. КМК, 2008b. 935 p.
9. Alberti G. Comparative spermatology of Chelicerata: review and perspective // Mem. Mus. natn. Hist. nat. 1995. V. 166. P. 203–230.
10. Alberti G. Double spermatogenesis in Chelicerata // J. Morphol. 2005. V. 266. № 3. P. 281–297.
11. Alberti G., Janssen H. H. On the fine structure of spermatozoa of *Tachypleus gigas* (Xiphosura, Merostomata) // International Journal of Invertebrate Reproduction and Development. 1986. V. 9. № 3. P. 309–319.
12. Alberti G., Palacios-Vargas J. G. Fine structure of spermatogenesis and mature spermatozoa in *Cryptocellus boneti* Bolivar y Pieltain, 1941 (Arachnida, Ricinulei) // Journal of Ultrastructure Research. 1984. V. 87. № 1. P. 1–12.
13. Alberti G., Palacios-Vargas J. G. Fine Structure of Spermatozoa and Spermatogenesis of *Schizomus palciosi*, Reddell and Cokendolpher, 1986 (Arachnida: Uropygi, Schizomida) // 1987. V. 137. P. 1–14.
14. Alberti G., Palacios-Vargas J. G. Fine structure of the ovary of *Schizomus palaciosi* (Arachnida: Schizomida) // Soil Organisms. 2015. V. 87. № 2. P. 153–168.
15. Alexeeva N., Bogomolova E., Tamberg Y. Excretory glands of sea spiders (Pycnogonida, Nymphonidae) // Arthropod Structure & Development. 2024. V. 83. P. 101403.
16. Alexeeva N., Bogomolova E., Tamberg Y., Shunatova N. Oligomeric larvae of the pycnogonids revisited // Journal of Morphology. 2017. V. 278. № 9. P. 1284–1304.
17. Alexeeva N., Tamberg Y. Anatomical changes in postembryonic development of *Pycnogonum litorale* // Journal of Morphology. 2021. V. 282. № 3. P. 329–354.
18. Alexeeva N., Tamberg Y. Early lecithotrophic stages of *Nymphon grossipes*, and the role of larval appendages and glands in different larval types of pycnogonids // Journal of Morphology. 2022. V. 283. № 3. P. 296–312.
19. Alexeeva N., Tamberg Y. Ultrastructure of the female pedal gonad in *Phoxichilidium femoratum* (Chelicerata, Pycnogonida). // Arthropod Structure & Development. 2023. V. 76. P. 101295.
20. Alexeeva N., Tamberg Y., Shunatova N. Postembryonic development of pycnogonids: a deeper look inside // Arthropod Structure & Development. 2018. V. 47. № 3. P. 299–317.
21. Alexeeva N., Tamberg Y., Shunatova N. The (not very) typical protonymphs of *Pycnogonum litorale* // Journal of Morphology. 2019. V. 280. № 9. P. 1370–1392.

22. Alexeeva N. V. The Morphology and Some Data on the Anatomy of Pycnogonids of the Family Colossendeidae (Arthropoda: Chelicerata) // Russ J Mar Biol. 2021. V. 47. № 6. P. 440–450.
23. Althaus S., Jacob A., Graber W., Hofer D., Nentwig W., Kropf C. A double role of sperm in scorpions: The mating plug of *Euscorpius italicus* (Scorpiones: Euscorpiidae) consists of sperm // Journal of Morphology. 2010. V. 271. № 4. P. 383–393.
24. Altiero T., Suzuki A. C., Lorena R. Reproduction, Development and Life Cycles // Water Bears: The Biology of Tardigrades Zoological Monographs. / Ed. R. O. Schill. Cham: Springer International Publishing, 2018. P. 211–247.
25. Andersson M. B. Sexual selection. Princeton, N.J: Princeton University Press, 1994. 599 p.
26. Arabi J., Cruaud C., Couloux A., Hassanin A. Studying sources of incongruence in arthropod molecular phylogenies: Sea spiders (Pycnogonida) as a case study // Comptes Rendus. Biologies. 2010. V. 333. № 5. P. 438–453.
27. Arango C. Morphological phylogenetics of the sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) // Organisms Diversity & Evolution. 2002. V. 2. № 2. P. 107–125.
28. Arango C. P. Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2003. V. 28. № 3. P. 588–600.
29. 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.
30. Arnaud F., Bamber R. N. The Biology of Pycnogonida // Advances in Marine Biology. 1988. V. 24. P. 1–96.
31. Baccetti B. Insect Sperm Cells // Advances in Insect Physiology. : Elsevier, 1972. P. 315–397.
32. Baccetti B. Evolutionary trends in sperm structure // Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology. 1986. V. 85. № 1. P. 29–36.
33. Baccetti B., Dallai R., Burrini A. G., Selmi G. Fine Structure of The Spermatozoon of an Onychophoran, *Peripatopsis* // Tissue and Cell. 1976. V. 8. № 4. P. 659–672.
34. Bain B. A., Govedich F. R. Mating behaviour, female aggression and infanticide in *Propallene saengeri* (Pycnogonida: Callipallenidae) // The Victorian Naturalist. 2004a. V. 121. № 4. P. 168–171.
35. Bain B. A., Govedich F. R. Courtship and mating behavior in the Pycnogonida (Chelicerata: Class Pycnogonida): a summary // Invertebrate Reproduction & Development. 2004b. V. 46. № 1. P. 63–79.
36. Ballesteros J. A., Santibáñez-López C. E., Baker C. M., et al. Comprehensive species sampling and sophisticated algorithmic approaches refute the monophyly of Arachnida // Molecular Biology and Evolution. 2022. V. 39. № 2. P. 1–29.

37. Ballesteros J. A., Setton E. V. W., Santibáñez-López C. E., et al. Phylogenomic Resolution of Sea Spider Diversification through Integration of Multiple Data Classes // *Molecular Biology and Evolution*. 2021. V. 38. № 2. P. 686–701.
38. Ballesteros J. A., Sharma P. P. A Critical Appraisal of the Placement of Xiphosura (Chelicerata) with Account of Known Sources of Phylogenetic Error // *Systematic Biology*. 2019. V. 68. № 6. P. 896–917.
39. Bamber R. N. A holistic re-interpretation of the phylogeny of the Pycnogonida Latreille, 1810 (Arthropoda) // *Zootaxa*. 2007. V. 312. № 1668. P. 295–312.
40. Ban X. C., Shao Z. K., Wu L. J., Sun J. T., Xue X. F. Highly diversified mitochondrial genomes provide new evidence for interordinal relationships in the Arachnida // *Cladistics*. 2022. V. 38. № 4. P. 452–464.
41. Barresi M. J. F., Gilbert S. F. *Developmental biology*. New York: Oxford university press, 2023. № International 13th ed.
42. Barreto F. S., Avise J. C. Polygynandry and sexual size dimorphism in the sea spider *Ammothea hilgendorfi* (Pycnogonida: Ammotheidae), a marine arthropod with brood-carrying males // *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. № 18. P. 4164–4175.
43. Barreto F. S., Avise J. C. Quantitative measures of sexual selection reveal no evidence for sex-role reversal in a sea spider with prolonged paternal care // *Proc. R. Soc. B*. 2010. V. 277. № 1696. P. 2951–2956.
44. Barreto F. S., Avise J. C. The genetic mating system of a sea spider with male-biased sexual size dimorphism: evidence for paternity skew despite random mating success // *Behav Ecol Sociobiol*. 2011. V. 65. № 8. P. 1595–1604.
45. Bauer R. T. Adaptive Modification of Appendages for Grooming (Cleaning, Antifouling) and Reproduction in the Crustacea // *Functional Morphology and Diversity* / Ed. L. Watling, M. Thiel.: Oxford University Press, 2013. P. 337–375.
46. Bernot J. P., Owen C. L., Wolfe J. M., Meland K., Olesen J., Crandall K. A. Major Revisions in Pancrustacean Phylogeny and Evidence of Sensitivity to Taxon Sampling // *Molecular Biology and Evolution*. 2023. V. 40. № 8. P. msad175.
47. Berry M. B. The embryological development of *Achelia sawayai* (Ammotheidae, Pycnogonida), with notes on some phases of the behavior and anatomy of the adult, and on the phylogenetic position of the Pycnogonida // 1980.
48. Bertolani R. Evolution of the Reproductive Mechanisms in Tardigrades — A Review // *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*. 2001. V. 240. № 3–4. P. 247–252.
49. Bilinski S. The ovary of Entognatha // *The Insect Ovary*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1994. P. 7–30.
50. Bilinski S. M., Dallai R. Gonads and gametes as indicators of speciation, arthropod phylogeny and taxonomic understanding // *Arthropod Structure and Development*. 2014. V. 43. № 4. P. 255–256.

51. Bilinski S. M., Kloc M., Tworzydło W. Selection of mitochondria in female germline cells: is Balbiani body implicated in this process? // J Assist Reprod Genet. 2017. V. 34. № 11. P. 1405–1412.
52. Biliński S. M., Szymańska B., Miyazaki K. Formation of an egg envelope in the pycnogonid, *Propallene longiceps* (Pycnogonida, Callipallenidae) // Arthropod Structure & Development. 2008. V. 37. № 2. P. 155–162.
53. Birkhead T. R., Hosken D. J., Pitnick S. *Sperm Biology*. : Elsevier, 2009.
54. Botton M. L., Shuster C. N., Sekiguchi K., Sugita H. Amplexus and Mating Behavior in the Japanese Horseshoe Crab, *Tachypleus tridentatus* // Zoological Science. 1996. V. 13. № 1. P. 151–159.
55. Brenneis G., Bogomolova E. V., Arango C. P., Krapp F. From egg to “no-body”: an overview and revision of developmental pathways in the ancient arthropod lineage Pycnogonida // Front Zool. 2017. V. 14. № 1. P. 6.
56. Brenneis G., Wagner D. Mating observation of giant sea spiders (Pycnogonida: Colossendeidae) // Mar. Biodivers. 2023. V. 53. № 3. P. 45.
57. Brockmann C., Mummert R., Ruhberg H., Storch V. The female genital system of *Ooperipatellus decoratus* (Onychophora, Peripatopsidae): An ultrastructural study // Journal of Morphology. 2001. V. 249. № 2. P. 77–88.
58. Brockmann H. J. Mating behavior of horseshoe crabs, *Limulus polyphemus* // Behav. 1990. V. 114. № 1–4. P. 206–220.
59. Brockmann H. J., Colson T., Potts W. Sperm competition in horseshoe crabs (*Limulus polyphemus*) // Behav Ecol Sociobiol. 1994. V. 35. № 3. P. 153–160.
60. Brockmann H. J., Johnson S. L., Smith M. D., Sasson D. Mating tactics of the american horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) // Changing Global Perspectives on Horseshoe Crab Biology, Conservation and Management / Ed. R. H. Carmichael, M. L. Botton, P. K. S. Shin, S. G. Cheung. Cham: Springer International Publishing, 2015. P. 321–351.
61. Büning J. *The Insect Ovary*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1994.
62. Burris Z. P. Larval types, courtship and mating behaviors, and the costs associated with exclusive male parental care in the sea spider *Achelia simplissima* (Pycnogonida) // 2010.
63. Burris Z. P. Costs of exclusive male parental care in the sea spider *Achelia simplissima* (Arthropoda: Pycnogonida) // Mar Biol. 2011a. V. 158. № 2. P. 381–390.
64. Burris Z. P. Larval morphologies and potential developmental modes of eight sea spider species (Arthropoda: Pycnogonida) from the southern Oregon coast // J. Mar. Biol. Ass. 2011b. V. 91. № 4. P. 845–855.
65. Burris Z. P. The polygamous mating system of the sea spider *Achelia simplissima* // Invertebrate Reproduction & Development. 2011c. V. 55. № 3. P. 162–167.
66. Cano-Sánchez E., López-González P. J. New findings and two new species of the genus *Colossendeis* Jarzynsky, 1870 (Pycnogonida, Colossendeidae), with a morphometric analysis for species from the Southern Ocean // Mar. Biodivers. 2023. V. 53. № 2. P. 24.

67. Carpenter G. H. Notes on the segmentation and phylogeny of the Arthropoda // Quarterly journal of microscopical science. 1905. V. 49. № 195. P. 469–491.
68. Carvajal-Castro J. D., López-Aguirre Y., Ospina-L A. M., Santos J. C., Rojas B., Vargas-Salinas F. Much more than a clasp: evolutionary patterns of amplexus diversity in anurans // Biological Journal of the Linnean Society. 2020. V. 129. № 3. P. 652–663.
69. Chapman R. F., Simpson S. J., Douglas A. E. The insects: structure and function. New York: Cambridge university press, 2013. № 5. 959 p.
70. Chikami Y., Yahata K. Histological Study of the Ovarian Follicle Epithelium in *Hyleoglomeris* (Diplopoda, Glomerida, Glomeridae): Two Subpopulations in the Follicle Epithelial Cells // Arthropodan Embryological Society of Japan. 2019. V. 52. P. 15–18.
71. Chikami Y., Yahata K. The structural and functional modularity of ovarian follicle epithelium in the pill-millipede *Hyleoglomeris japonica* Verhoeff, 1936 (Diplopoda: Glomerida: Glomeridae) // Tissue and Cell. 2024. V. 88. P. 102372.
72. Chikami Y., Yahata K. Soma–germ contact across the basement membrane in the ovary // Biol. Lett. 2025. V. 21. № 4.
73. Clapper D. L., Brown G. G. Sperm motility in the horseshoe crab, *Limulus polyphemus* L // Developmental Biology. 1980. V. 76. № 2. P. 341–349.
74. Clarke K. U. Visceral Anatomy and Arthropod Phylogeny // Arthropod Phylogeny / Ed. A. P. Gupta. New York. 1979. P. 467–497.
75. Cole L. J. Notes on the habits of Pycnogonids // The Biological Bulletin. 1901. V. 2. № 5. P. 195–207.
76. Dallai R. Overview on spermatogenesis and sperm structure of Hexapoda // Arthropod Structure and Development. 2014. V. 43. № 4. P. 257–290.
77. Dallai R., Gottardo M., Beutel R. G. Structure and Evolution of Insect Sperm: New Interpretations in the Age of Phylogenomics // Annual Review of Entomology. 2016. V. 61. P. 1–23.
78. Deguchi R., Hirohashi N. Fertilization, Comparative // Encyclopedia of Reproduction. : Elsevier, 2018. P. 344–349.
79. Derdak A., Jędrzejowska I., Mąkol J. An overview of chelicerate ovaries, with special reference to mites – myths and facts // Micron. 2023. V. 167. P. 103417.
80. Deurs B. van. Spermatology of Some Pycnogonida (Arthropoda), with Special Reference to a Microtubule-Nuclear Envelope Complex // Acta Zoologica. 1974a. V. 55. № 3. P. 151–162.
81. Deurs B. van. Pycnogonid sperm. An example of inter- and intraspecific axonemal variation // Cell Tissue Res. 1974b. V. 149. № 1. P. 105–111.
82. Dharmarathne W. D. S. C., Herberstein M. E. Limitations of sperm transfer in the complex reproductive system of spiders // Biological Journal of the Linnean Society. 2022. V. 135. № 3. P. 417–428.

83. Dietz L., Dömel J. S., Leese F., Lehmann T., Melzer R. R. Feeding ecology in sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida): what do we know? // *Front Zool.* 2018. V. 15. № 1. P. 7.
84. Dohrn A. Pantopoden des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte // *Fauna und Flora des Golfes von Neapel. III.* Leipzig, 1881. S. 1–252.
85. Dunlop J. A. Miniaturisation in Chelicerata // *Arthropod Structure and Development.* 2019. V. 48. № xxxx. P. 20–34.
86. Dunlop J. A., Alberti G. The affinities of mites and ticks: A review // *J Zoological System.* 2008. V. 46. № 1. P. 1–18.
87. Dunlop J. A., Arango C. P. Pycnogonid affinities: a review // *J Zoological System.* 2005. V. 43. № 1. P. 8–21.
88. Dunlop J. A., Lamsdell J. C. Segmentation and tagmosis in Chelicerata // *Arthropod Structure & Development.* 2017. V. 46. № 3. P. 395–418.
89. Eberhard W. G. Copulatory Courtship and Cryptic Female Choice in Insects // *Biological Reviews.* 1991. V. 66. № 1. P. 1–31.
90. Eckelbarger K. J. Ultrastructural evidence for both autotrophic and heterotrophic yolk formation in the oocytes of an annelid (*Phragmatopoma lapidosa*: polychaeta) // *Tissue and Cell.* 1979. V. 11. № 3. P. 425–443.
91. Eckelbarger K. J., Hodgson A. N. Invertebrate oogenesis – a review and synthesis: comparative ovarian morphology, accessory cell function and the origins of yolk precursors // *Invertebrate Reproduction & Development.* 2021. V. 65. № 2. P. 71–140.
92. Edgecombe G. D. Arthropod origins: integrating paleontological and molecular evidence // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 2020. V. 51. P. 1–25.
93. El-Hawawi A. S. N., King P. E. Spermiogenesis in a pycnogonid *Nymphon gracile* (Leach) // *J. Submicr. Cytol.* 1978. V. 10. № 3. P. 345–365.
94. El-Hawawi A. S. N., King P. E. Spermiogenesis in a pycnogonid *Achelia echinata* Hodge // *Acta Zoologica.* 1983. V. 64. № 4. P. 227–233.
95. Fahrenbach W. H. Spermiogenesis in the horseshoe crab, *Limulus polyphemus* // *Journal of Morphology.* 1973. V. 140. № 1. P. 31–51.
96. Fahrenbach W. H., Arango C. P. Microscopic anatomy of pycnogonida: II. Digestive system. III. Excretory system // *Journal of Morphology.* 2007. V. 268. № 11. P. 917–935.
97. Fernández R., Edgecombe G. D., Giribet G. Exploring Phylogenetic Relationships within Myriapoda and the Effects of Matrix Composition and Occupancy on Phylogenomic Reconstruction // *Syst Biol.* 2016. V. 65. № 5. P. 871–889.
98. Firstman B. The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite // *Journal of Arachnology.* 1973. V. 1. P. 1–54.
99. Foelix F. R. Biology of spiders. Oxford ; New York: Oxford University Press, 2011. № 3rd ed. 432 p.

100. Frankowski K., Miyazaki K., Brenneis G. A microCT-based atlas of the central nervous system and midgut in sea spiders (Pycnogonida) sheds first light on evolutionary trends at the family level // *Front Zool.* 2022. V. 19. № 1. P. 1–34.
101. Garcia C. F., Laino A., Cunningham M. Vitellogenesis and Embryogenesis in Spiders: A Biochemical Perspective // *Insects.* 2025. V. 16. № 4. P. 398.
102. Giribet G., Edgecombe G. D. Reevaluating the Arthropod Tree of Life // *Annu. Rev. Entomol.* 2012. V. 57. № 1. P. 167–186.
103. Giribet G., Edgecombe G. D. The Arthropoda: a phylogenetic framework // *Arthropod Biology and Evolution.* Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2013. P. 17–40.
104. Giribet G., Edgecombe G. D. The phylogeny and evolutionary history of Arthropods // *Current Biology.* 2019. V. 29. № 12. P. R592–R602.
105. Göpel T. Synthesizing foundations in evolutionary morphology and a plea for conceptual explicitness regarding homology concepts // *Front. Ecol. Evol.* 2024. V. 12. P. 1343346.
106. Gottardo M., Dallai R., Mercati D., Hörnschemeyer T., Beutel R. G. The evolution of insect sperm – an unusual character system in a megadiverse group // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research.* 2016. V. 54. № 4. P. 237–256.
107. Gross V., Treffkorn S., Reichelt J., Epple L., Lüter C., Mayer G. Miniaturization of tardigrades (water bears): Morphological and genomic perspectives // *Arthropod Structure and Development.* 2019. V. 48. № xxxx. P. 12–19.
108. Guraya S. S. Recent Advances in the Morphology, Cytochemistry, and Function of Balbiani's Vitelline Body in Animal Oocytes // *International Review of Cytology.* : Elsevier, 1979. P. 249–321.
109. Hedgpeth J. W. On the Evolutionary Significance of the Pycnogonida // *Smithson. Misc. Collect.* 1947. V. 106. № 18. P. 1–53.
110. Hedgpeth J. W. The Pycnogonida of the Western North Atlantic and the Caribbean // *Proceedings of the United States National Museum.* 1948. V. 97. № 3216. P. 157–342.
111. Helfer H., Schlottke E. Pantopoda // *Klassen und Ordnungen des Tierreichs Dr. H.G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* : Akademische Verlagsgesellschaft m.b.h, 1935. S. 1–314.
112. Hodgson A. N. Invertebrate Spermatozoa—Structure and Spermatogenesis // *Archives of Andrology.* 1986. V. 17. № 2. P. 105–114.
113. Hoek P. P. C. Report on the Pycnogonida, dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. // *Report of the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76 under the command of Captain George S. Nares and Captain Frank Tourle Thomson.* Zoology. : London, Edinburgh, Dublin, 1881. № Thomson, C. W. P. 1–167.
114. Hooper J. N. A. Some aspects of the reproductive biology of *Parapellene avida* Stock (Pycnogonida: Callipallenidae) from Northern New South Wales // *The Australian zoologist.* 1980. V. 20. № 3. P. 473–83.

115. Huber B. A., Sinclair B. J., Schmitt M. The evolution of asymmetric genitalia in spiders and insects // *Biological Reviews*. 2007. V. 82. № 4. P. 647–698.
116. Huebner E., Lococo D. J. Oogenesis in a placental viviparous onychophoran // *Tissue and Cell*. 1994. V. 26. № 6. P. 867–889.
117. Jaglarz M. K., Bilinski S. M. Oogenesis in Crustaceans: Ultrastructural Aspects and Selected Regulating Factors // *Reproductive Biology* / Ed. R. Cothran, M. Thiel. : Oxford University Press New York, 2020. № 1. P. 29–59.
118. Jaglarz M. K., Kubrakiewicz J., Bilinski S. M. The ovary structure and oogenesis in the basal crustaceans and hexapods. Possible phylogenetic significance // *Arthropod Structure and Development*. 2014. V. 43. № 4. P. 349–360.
119. Jarvis J. H., King P. E. Reproduction and development in the pycnogonid *Pycnogonum littorale* // *Marine Biology*. 1972. V. 13. № 2. P. 146–154.
120. Jarvis J. H., King P. E. Egg development and the reproductive cycle in the pycnogonid *Endeis laevis* // *Marine Biology*. 1975. V. 33. № 4. P. 331–339.
121. Jarvis J. H., King P. E. Reproductive biology of British pycnogonids (oögenesis and the reproductive cycle) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1978. V. 63. № 1–2. P. 105–132.
122. Jędrzejowska I. Morphology of Ovaries and Oogenesis in Chelicerates // *Evo-Devo: Non-model Species in Cell and Developmental Biology*. Cham: Springer, Cham, 2019. P. 477–494.
123. Jędrzejowska I., Christophoryová J., Garbiec A. Small body size of pseudoscorpions and a distinct architecture of the ovary: A step to miniaturization? // *Journal of Anatomy*. 2021. V. 239. № 5. P. 1182–1195.
124. Jędrzejowska I., Kubrakiewicz J. The Balbiani body in the oocytes of a common cellar spider, *Pholcus phalangoides* (Araneae: Pholcidae) // *Arthropod Structure & Development*. 2007. V. 36. № 3. P. 317–326.
125. Jędrzejowska I., Mazurkiewicz-Kania M., Garbiec A., Kubrakiewicz J. Differentiation and function of the ovarian somatic cells in the pseudoscorpion, *Chelifer cancroides* (Linnaeus, 1761) (Chelicerata: Arachnida: Pseudoscorpionida) // *Arthropod Structure & Development*. 2013. V. 42. № 1. P. 27–36.
126. Jespersen A. The fine structure of spermiogenesis in the Amblypygi and the Uropygi (Arachnida) // *Zoomorphologie*. 1978. V. 89. № 3. P. 237–250.
127. Jezierska M., Miernik A., Sojka J., Student S., Śliwińska M. A., Gross V., Poprawa I. Oogenesis in the tardigrade *Hypsibius exemplaris* Gąsiorek, Stec, Morek & Michalczyk, 2018 (Eutardigrada, Hypsibiidae) // *Micron*. 2021. V. 150. P. 103126.
128. Jovanović Z., Pavković-Lučić S., Ilić B., Vujić V., Dudić B., Makarov S., Lučić L., Tomić V. Mating behaviour and its relationship with morphological features in the millipede *Pachyiulus hungaricus* (Karsch, 1881) (Myriapoda, Diplopoda, Julida) // *Turk J Zool*. 2017. V. 41. P. 1010–1023.

129. Kasprowicz-Maluski A., Kwiatkowski W., Starosta A., Wojtaszek P. Journey from the Center of the Cell - the intra- and intercellular transport of mRNA // *Acta Biochim Pol.* 2017. V. 63. № 4.
130. King P. E., El-Hawawi A. S. N. Spermiogenesis in the pycnogonid *Pycnogonum littorale* (Ström) // *Acta Zoologica.* 1978. V. 59. № 2. P. 97–103.
131. King P. E., Jarvis J. H. Egg development in a littoral pycnogonid *Nymphon gracile* // *Mar. Biol.* 1970. V. 7. № 4. P. 294–304.
132. Kiszewski A. E., Matuschka F.-R., Spielman A. Mating Strategies and Spermiogenesis in Ixodid Ticks // *Annu. Rev. Entomol.* 2001. V. 46. № 1. P. 167–182.
133. Kloc M., Bilinski S., Etkin L. D. The Balbiani Body and Germ Cell Determinants: 150 Years Later // *Current Topics in Developmental Biology.* : Elsevier, 2004. P. 1–36.
134. Kloc M., Jedrzejowska I., Tworzydło W., Bilinski S. M. Balbiani body, nuage and sponge bodies - The germ plasm pathway players // *Arthropod Structure and Development.* 2014. V. 43. № 4. P. 341–348.
135. Koch M., Quast B., Bartolomaeus T. 11 Coeloms and nephridia in annelids and arthropods // *Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life* / Ed. J. W. Wägele, T. Bartolomaeus. : DE GRUYTER, 2014. P. 173–284.
136. Krøyer H. Om Pycnogonidernes Forvandlinger // *Naturhistorik Tidsskrift.* 1840. K: 1. № 3. P. 299–306.
137. Kubrakiewicz J., Jaglarz M. K., Iliffe T. M., Bilinski S. M., Koenemann S. Ovary structure and early oogenesis in the remipede, *Godzillioognomus frondosus* (Crustacea, Remipedia): phylogenetic implications. // *Zoology.* 2012. V. 115. № 4. P. 261–9.
138. Legg D. A., Sutton M. D., Edgecombe G. D. Arthropod fossil data increase congruence of morphological and molecular phylogenies // *Nat Commun.* 2013. V. 4. № 1. P. 2485.
139. Lipke E., Michalik P. Evolutionary Morphology of the Primary Male Reproductive System and Spermatozoa of Goblin Spiders (Oonopidae; Araneae) // *Bulletin of the American Museum of Natural History.* 2015. V. 2015-Sept. № 396. P. 1–72.
140. Loman J. C. C. Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden // *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging.* 1907. B. 2. № 10. S. 255–84.
141. López Greco L. S. Functional Anatomy of the Reproductive System // *Functional morphology and diversity The Natural History of the Crustacea.* / Ed. L. Watling, M. Thiel. New York: Oxford University Press, 2013. P. 413–450.
142. Löscher A., Krenn H. W., Schwaha T., Seiter M. The male reproductive system in whip spiders (Arachnida: Amblypygi) // *Journal of Morphology.* 2022. V. 283. № 5. P. 543–556.
143. Lovich J. E., Gibbons J. W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // *Growth Dev Aging.* 1992. V. 56. № 4. P. 269–281.

144. Lozano-Fernandez J., Giacomelli M., Fleming J. F., Chen A., Vinther J., Thomsen P. F., Glenner H., Palero F., Legg D. A., Iliffe T. M., Pisani D., Olesen J. Pancrustacean Evolution Illuminated by Taxon-Rich Genomic-Scale Data Sets with an Expanded Remipede Sampling // *Genome Biology and Evolution*. 2019. V. 11. № 8. P. 2055–2070.
145. Machado G., Burns M. Reproductive biology of harvestmen (Arachnida: Opiliones): a review of a rapidly evolving research field // *Current Zoology*. 2024. V. 70. № 1. P. 115–135.
146. Machado G., Macías-Ordóñez R. Reproduction // *Harvestmen: The Biology of Opiliones* / Ed. R. Pinto-da-Rocha, G. Machado, G. Giribet. : Harvard University Press, 2007. P. 414–454.
147. Makioka T. Ovarian Structure and Oogenesis in Chelicerates and Other Arthropod // *Proceedings of the Arthropod Embryological Society of Japan*. 1988. V. 23. P. 1–11.
148. Makioka T. A proposed phylogeny of chelicerate ovaries // *Proceedings of the Arthropod Embryological Society of Japan*. 1989. V. 24. P. 13–14.
149. Manton S. M. Studies on the Onychophora, IV - The passage of spermatozoa into the ovary on *Peripatopsis* and the early developments of the ova // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 1938. V. 228. № 556. P. 421–441.
150. Marotta R., Ruhberg H. Sperm ultrastructure of an oviparous and an ovoviviparous onychophoran species (Peripatopsidae) with some phylogenetic considerations // *J Zoological System*. 2004. V. 42. № 4. P. 313–322.
151. Mayer G. *Metaperipatus inae* sp. nov. (Onychophora: Peripatopsidae) from Chile with a novel ovarian type and dermal insemination // *Zootaxa*. 2007. V. 1440. № 1.
152. Mayer G., Franke F. A., Treffkorn S., Gross V., De Sena Oliveira I. Onychophora // *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 3: Ecdysozoa I: Non-Tetraconata* / Ed. A. Wanninger. Vienna: Springer Vienna, 2015. P. 53–98.
153. Mayer G., Tait N. N. Position and development of oocytes in velvet worms shed light on the evolution of the ovary in Onychophora and Arthropoda // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2009. V. 157. № 1. P. 17–33.
154. McLean C. J., Garwood R. J., Brassey C. A. Sexual dimorphism in the Arachnid orders // *PeerJ*. 2018. V. 6. P. e5751.
155. Meisenheimer J. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden // *Z.wiss.Zool*. 1902. B. 72.
156. Mendelson T. C., Shaw K. L. Rapid speciation in an arthropod // *Nature*. 2005. V. 433. № 7024. P. 375–376.
157. Michalik P. The male genital system of spiders (Arachnida, Araneae) with notes on the fine structure of seminal secretions // *Contrib. Nat. Hist*. 2009. V. 12. № 12. P. 959–972.
158. Michalik P., Dallai R., Giusti F., Mercati D., Alberti G. Spermatozoa and spermiogenesis of *Holocnemus pluchei* (Scopoli, 1763) (Pholcidae, Araneae) // *Tissue and Cell*. 2005a. V. 37. № 6. P. 489–497.

159. Michalik P., Mercati D. First investigation of the spermatozoa of a species of the superfamily Scorpionoidea (*Opisthophthalmus penrithorum*, Scorpionidae) with a revision of the evolutionary and phylogenetic implications of sperm structures in scorpions (Chelicerata, Scorpiones) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2010. V. 48. № 2. P. 89–101.
160. Michalik P., Ramírez M. J. Evolutionary morphology of the male reproductive system, spermatozoa and seminal fluid of spiders (Araneae, Arachnida) - Current knowledge and future directions // Arthropod Structure & Development. 2014. V. 43. № 4. P. 291–322.
161. Michalik P., Reiher W., Tinteln-Suhm M., Coyle F. A., Alberti G. Female genital system of the folding-trapdoor spider *Antrodiaetus unicolor* (Hentz, 1842) (Antrodiaetidae, Araneae): Ultrastructural study of form and function with notes on reproductive biology of spiders // J. Morphol. 2005b. V. 263. № 3. P. 284–309.
162. Minelli A. Chilopoda – Reproduction // The Myriapoda Treatise on zoology. / Ed. A. Minelli. Leiden: Brill, 2011a. P. 279–294.
163. Minelli A., Michalik P. Diplopoda — Reproduction // The Myriapoda Treatise on zoology. / Ed. A. Minelli. Leiden: Brill, 2015. P. 237–265.
164. Miyachi Y., Yahata K. Morphological Study of Ovarian Structures in Scolopendromorph Centipedes (Myriapoda: Chilopoda) with Special Reference to the Position of Oocyte Growth // Proceedings Arthropodan Embryological Society of Japan. 2012. V. 47. P. 21–28.
165. Miyazaki K. Scanning electron microscopic observations on the so - called «male genital pore» in the pycnogonid, *Rhynchothorax mediterraneus* (Pycnogonida: Rhynchothoracidae) // Proceedings of the Arthropod Embryological Society of Japan. 1996a. V. 31. P. 1–3.
166. Miyazaki K. Structure of the adult male reproductive system in a pycnogonid, *Cilunculus armatus* (Pycnogonida: Ammotheidae) // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. 1996b. V. 37. № 3–6. P. 329–335.
167. Miyazaki K. Homology of the “Dohrn’s septum” in pycnogonid // Proceedings of the Arthropod Embryological Society of Japan. 1998. V. 33. P. 15–16.
168. Miyazaki K., Biliński S. M. Ultrastructural investigations of the ovary and oogenesis in the pycnogonids *Cilunculus armatus* and *Ammothella biunguiculata* (Pycnogonida, Ammotheidae) // Invertebrate Biology. 2006. V. 125. № 4. P. 346–353.
169. Miyazaki K., Makioka T. Observations on the ovarian structure and oogenesis of some pycnogonids // Proceedings of the Arthropod Embryological Society of Japan. 1988. V. 23. P. 15–16.
170. Miyazaki K., Makioka T. Chelicerate - like oogenesis in *Endeis nodosa* (Pycnogonida; Endeidae) // Proceedings of the Arthropod Embryological Society of Japan. 1989. V. 24. P. 11–12.
171. Miyazaki K., Makioka T. Ovarian structure and oogenesis in pycnogonids: some similarities to those in Chelicerates // Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 1990. V. 25. P. 1–3.
172. Miyazaki K., Makioka T. Structure of the adult female reproductive system and oogenetic mode in the sea spider, *Endeis nodosa* (Pycnogonida; Endeidae) // Journal of Morphology. 1991. V. 209. № 3. P. 257–263.

173. 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 // Invertebrate Reproduction & Development. 2010. V. 54. № 1. P. 35–39.
174. Miyazaki K., Makioka T. Postembryonic development of the female reproductive system in the pycnogonid *Propallene longiceps* (Pycnogonida, Callipallenidae) // Invertebrate Reproduction & Development. 2012. V. 56. № 4. P. 287–292.
175. Miyazaki K., Ueshima R., Makioka T. Structure of the female reproductive system and oogenetic mode in a schizomid, *Schizomus sawadai* (Arachnida, Schizomida) // Invertebrate Reproduction & Development. 2001. V. 40. № 1. P. 1–7.
176. Moran A. L., Lobert G. T., Toh M. W. A. Spawning and larval development of *Colossendeis megalonyx*, a giant Antarctic sea spider // Ecology. 2024. № December 2023. P. 1–5.
177. Morishita R., Aparecida Ferreira S., Santiago Filha A., Ditzel Faraco C. Studies on oogenesis and oviposition in the brown spider *Loxosceles intermedia* (Araneae: Sicariidae) // Anat. Rec. 2003. V. 273A. № 1. P. 575–582.
178. Munilla León T. Evolución y filogenia de los picnogónidos // Boletín de la SEA. 1999. № 26. P. 273–279.
179. Munson J. P. The ovarian egg of *Limulus*. A contribution to the problem of the centrosome and yolk-nucleus // Journal of Morphology. 1898. V. 15. № 2. P. 111–220.
180. Nakamura K., Kano Y., Suzuki N., Namatame T., Kosaku A. 18S rRNA phylogeny of sea spiders with emphasis on the position of Rhynchothoracidae // Mar Biol. 2007. V. 153. № 2. P. 213–223.
181. Nakamura K., Sekiguchi K. Mating behavior and oviposition in the pycnogonid *Propallene longiceps* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1980. V. 2. № 1. P. 163–168.
182. Noah K. E., Hao J., Li L., Sun X., Foley B., Yang Q., Xia X. Major Revisions in Arthropod Phylogeny Through Improved Supermatrix, With Support for Two Possible Waves of Land Invasion by Chelicerates // Evol Bioinform Online. 2020. V. 16. P. 1176934320903735.
183. Norris D. O., Lopez K. H. Hormones and Reproduction in Amphibians and Reptiles // Encyclopedia of Reproduction. : Elsevier, 2018. P. 374–384.
184. Oliver J. H. Tick Reproduction: Sperm Development and Cytogenetics // Physiology of Ticks / Ed. F. D. Obenchain, R. Galun. : Elsevier, 1982. P. 245–275.
185. Ombuya A., Guo J., Liu W. Insect Mating Behaviors: A Review of the Regulatory Role of Neuropeptides // Insects. 2025. V. 16. № 5. P. 506.
186. Ontano A. Z., Gainett G., Aharon S., et al. Taxonomic sampling and rare genomic changes overcome long-branch attraction in the phylogenetic placement of Pseudoscorpions // Molecular Biology and Evolution. 2021. V. 38. № 6. P. 2446–2467.
187. Orr T. J., Brennan P. L. R. Sperm Storage and Delayed Fertilization // Encyclopedia of Reproduction. : Elsevier, 2018. P. 350–355.
188. Owen R. Anatomy of the king crab (*Limulus polyphemus*, Latr.). London: Taylor and Francis, 1873.

189. Packard A. S. The Anatomy, Hystology and Embryology of *Limulus polyphemus*. : The Society, 1880.
190. Pandian T. J. Reproduction and development in minor phyla. Boca Raton: CRC Press, 2021. № First edition. 299 p.
191. Peretti A. V., Battán-Horenstein M. Comparative analysis of the male reproductive system in Borthriuridae Scorpions: Structures associated with the Paraxial Organs and the presence of sperm packages (Chelicerata, Scorpiones) // Zoologischer Anzeiger. 2003. V. 242. № 1. P. 21–31.
192. Peretti A. V., Vrech D. E., Hebets E. A. Solifuge (camel spider) reproductive biology: an untapped taxon for exploring sexual selection // The Journal of Arachnology. 2021. V. 49. № 3. P. 299–316.
193. Petrova M. A., Bogomolova E. V. Cephalic limbs in postembryonic development of sea spiders (Pycnogonida): a review // Invertzool. 2025a. V. 22. № 1. P. 107–136.
194. Petrova M., Bogomolova E. Walking leg regeneration in the sea spider *Nymphon brevirostre* Hodge, 1863 (Pycnogonida) // Arthropod Structure & Development. 2023. V. 77. P. 101310.
195. Petrova M., Bogomolova E. The female reproductive system of the sea spider *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) // Arthropod Structure and Development. 2024a. V. 81. P. 101370.
196. Petrova M., Bogomolova E. The male reproductive system of the sea spider *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) // Arthropod Structure & Development. 2024b. V. 83. P. 101404.
197. Petrova M., Bogomolova E. Live observations on the reproductive behaviour in *Phoxichilidium femoratum* (Rathke, 1799) (Pycnogonida) // Mar Biol. 2025b. V. 172. № 9. P. 151.
198. Pitnick S., Hosken D. J., Birkhead T. R. Sperm morphological diversity // Sperm Biology. : Elsevier, 2009. P. 69–149.
199. Pizzari T., Parker G. A. Sperm competition and sperm phenotype // Sperm Biology. : Elsevier, 2009. P. 207–245.
200. Poprawa I., Janelt K. Reproduction, Gonad Structure, and Oogenesis in Tardigrades // Results and Problems in Cell Differentiation Results and Problems in Cell Differentiation. / Ed. W. Tworzydło, S. M. Bilinski. Cham: Springer International Publishing, 2019. P. 495–513.
201. Porto D. S., Dahdul W. M., Lapp H., Balhoff J. P., Vision T. J., Mabey P. M., Uyeda J. Assessing Bayesian Phylogenetic Information Content of Morphological Data Using Knowledge From Anatomy Ontologies // Systematic Biology. 2022. V. 71. № 6. P. 1290–1306.
202. Prell H. Beitrage zur Kenntniss der Lebensweise einiger Pantopoden // Bergens Museums Aarbok. 1910. B. 10. S. 1–30.
203. Quigley C., Fusani L. Courtship and Mating // Encyclopedia of Reproduction. : Elsevier, 2018. P. 67–71.
204. Ramirez Llodra E. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates // Advances in Marine Biology. : Elsevier, 2002. P. 87–170.

205. Ruhberg H., Storch V. Zur Ultrastruktur von männlichem Genitaltrakt, Spermiocytenogenese und Spermien von *Peripatopsis moseleyi* (Onychophora) // Zoomorphologie. 1976. B. 85. S. 1–15.
206. Sabroux R., Corbari L., Hassanin A. Phylogeny of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) inferred from mitochondrial genome and 18S ribosomal RNA gene sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2023. V. 182. № January. P. 107726.
207. Scheller U. Pauropoda // The Myriapoda Treatise on zoology. / Ed. A. Minelli. Leiden: Brill, 2011. P. 467–508.
208. Schimkewitsch W. Étude sur l'anatomie de l'Epeire // Annales des sciences naturelles. Zoologie. 1884. V. 6. № 17. P. 1–94.
209. Schmidt H.-W., Bückmann D. Beobachtungen zur Lebensweise von *Pycnogonum litorale* (Ström) (Pantopoda) // Oecologia. 1971. B. 7. № 3. S. 242–248.
210. Schneider J., Andrade M. Mating behaviour and sexual selection // Spider Behaviour / Ed. M. E. Herberstein. : Cambridge University Press, 2011. № 1. P. 215–274.
211. Scudder G. G. E. Comparative Morphology of Insect Genitalia // Annu. Rev. Entomol. 1971. V. 16. № 1. P. 379–406.
212. Seiter M., Gredler R. Review of the reproductive behavior and spermatophore morphology in the whip spider genus *Heterophrynus* Pocock, 1894 (Arachnida, Amblypygi), with description of new data and a new species // Zoologischer Anzeiger. 2020. V. 287. P. 1–13.
213. Seitz K.-A. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ooentwicklung und Oogenese bei *Cupiennius salei* Keys. (Araneae, Ctenidae) // Z. Morph. Tiere. 1971. B. 69. № 4. S. 283–317.
214. Sharma P. P., Ballesteros J. A., Santibáñez-López C. E. What Is an “Arachnid”? Consensus, Consilience, and Confirmation Bias in the Phylogenetics of Chelicerata // Diversity. 2021. V. 13. № 11. P. 568.
215. Sharma P. P., Gavish-Regev E. The Evolutionary Biology of Chelicerata // Annu. Rev. Entomol. 2025. V. 70. P. 144–63.
216. Shatrov A. B. Ultrastructure of testes and spermatogenesis in the trombiculid mite, *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger) // Invertebrate Reproduction & Development. 1998. V. 34. № 2–3. P. 233–245.
217. Shultz J. W., Pinto-da-Rocha R. Morphology and Functional Anatomy // Harvestmen: The Biology of Opiliones / Ed. R. Pinto-da-Rocha, G. Machado, G. Giribet. : Harvard University Press, 2007. P. 14–61.
218. Smith M. D., Brockmann H. J. The evolution and maintenance of sexual size dimorphism in horseshoe crabs: an evaluation of six functional hypotheses // Animal Behaviour. 2014. V. 96. P. 127–139.
219. Soranzo L., Stockmann R., Lautie N., Fayet C. Structure of the ovariole of the scorpion *Euscorpius carpathicus* (L.) (Euscorpiidae) before fertilization // 2000.

220. Staples D. A. A reassessment of the pycnogonid genus *Cheilopallene* (Arthropoda, Callipallenidae) with description of a new species from Papua New Guinea // *Zootaxa*. 2015. V. 3995. № 1.
221. Staples D. A. Pycnogonids (Arthropoda, Pycnogonida) from the southwest Indian Ridge // *Zootaxa*. 2019. V. 4567. № 3. P. 401–449.
222. Stock J. H. Indo-West Pacific Pycnogonida collected by some major oceanographic expeditions // *Beaufortia*. 1994. V. 44. № 3. P. 17–77.
223. Storch V., Ruhberg H. Zur Entstehung der Spermatophore von *Opisthopatus cinctipes* Purcell, 1899 (Onychophora, Peripatopsidae) // *Zoomorphologie*. 1977. B. 87. № 3. S. 263–276.
224. Storch V., Ruhberg H. Electron microscopic observations on the male genital tract and sperm development in *Peripatus sedgwicki* (Peripatidae, Onychophora) // *Invertebrate Reproduction & Development*. 1990. V. 17. № 1. P. 47–56.
225. Štys P., Bilinski S. Ovariole types and the phylogeny of hexapods // *Biological Reviews*. 1990. V. 65. № 4. P. 401–429.
226. Štys P., Zrzavy J., Weyda F. Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism // *Biological Reviews*. 1993. V. 68. № 3. P. 365–379.
227. Subramoniam T. Sexual Biology and Reproduction in Crustaceans. Amsterdam: Elsevier/Academic Press, 2017. 508 p.
228. Subramoniam T. Mode of Reproduction: Invertebrate Animals // *Encyclopedia of Reproduction*. : Elsevier, 2018. P. 32–40.
229. Sugiura K., Matsumoto M. Sexual reproductive behaviours of tardigrades: a review // *Invertebrate Reproduction & Development*. 2021. V. 65. № 4. P. 279–287.
230. Sunnucks P., Curach N. C., Young A., French J., Cameron R., Briscoe D. A., Tait N. N. Reproductive biology of the onychophoran *Euperipatoides rowelli* // *Journal of Zoology*. 2000. V. 250. № 4. P. 447–460.
231. Suzuki S. Biparental Care in Insects: Paternal Care, Life History, and the Function of the Nest // *Journal of Insect Science*. 2013. V. 13. № 131. P. 1–16.
232. Szucsich N., Scheller U. Symphyla // *The Myriapoda Treatise on zoology*. / Ed. A. Minelli. Leiden: Brill, 2011. P. 445–446.
233. Tait N. N., Briscoe D. A. Sexual head structures in the Onychophora: unique modifications for sperm transfer // *Journal of Natural History*. 1990. V. 24. № 6. P. 1517–1527.
234. Tait N. N., Norman J. M. Novel mating behaviour in *Florelliceptus stutchburyae* gen. nov., sp. nov. (Onychophora: Peripatopsidae) from Australia // *Journal of Zoology*. 2001. V. 253. № 3. P. 301–308.
235. Talarico G., García Hernández L. F., Michalik P. The male genital system of the New World Ricinulei (Arachnida): Ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis with special emphasis on its phylogenetic implications // *Arthropod Structure & Development*. 2008. V. 37. № 5. P. 396–409.

236. Talarico G., Michalik P. Spermatozoa of an Old World Ricinulei (*Ricinoides karschii*, Ricinoidae) with notes about the relationships of Ricinulei within the Arachnida // Tissue and Cell. 2010. V. 42. № 6. P. 383–390.
237. Talarico G., Zeck-kapp G., Palacios-Vargas J. G. Oogenesis and ovary ultrastructure in *Pseudocellus boneti* (Arachnida : Ricinulei) // Contrib. Nat. Hist. 2009. № 12. P. 1373–1386.
238. Tatarnic N. J., Cassis G., Siva-Jothy M. T. Traumatic Insemination in Terrestrial Arthropods // Annu. Rev. Entomol. 2014. V. 59. № 1. P. 245–261.
239. Tomaschko K.-H., Wilhelm E., Bückmann D. Growth and reproduction of *Pycnogonum litorale* (Pycnogonida) under laboratory conditions // Marine Biology. 1997. V. 129. № 4. P. 595–600.
240. Tripepi S., Saita A. Ultrastructural analysis of spermiogenesis in *Admetus pomilio* (Arachnida, amblypygi) // Journal of Morphology. 1985. V. 184. № 2. P. 111–120.
241. Vujić V., Milovanović J., Jovanović Z., Dudić B., Makarov S., Pavković-Lučić S., Ilić B. Morphology and mating behaviour in the millipede *Megaphyllum unilineatum* (C.L. Koch, 1838) (Myriapoda, Diplopoda, Julida) under laboratory conditions // Contrib. Zool. 2022. V. 91. № 4–5. P. 261–283.
242. Walker M. H., Tait N. N. Studies of embryonic development and the reproductive cycle in ovoviviparous Australian Onychophora (Peripatopsidae) // Journal of Zoology. 2004. V. 264. № 4. P. 333–354.
243. Weygoldt P., Weisemann A., Weismann K. Morphologisch-histologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der Amblypygi unter besonderer Berücksichtigung von *Tarantula marginemaculata* C.L. Koch (Arachnida) // Z. Morph. Tiere. 1972. B. 73. № 3. S. 209–247.
244. White-Cooper H., Doggett K., Ellis R. E. 4 - The evolution of spermatogenesis // Sperm Biology / Ed. T. R. Birkhead, D. J. Hosken, S. Pitnick. London: Academic Press, 2009. P. 151–183.
245. Witaliński W. Gonads and gametogenesis in astigmatic mites (Acariformes: Astigmata) // Arthropod Structure & Development. 2014. V. 43. № 4. P. 323–340.
246. Witaliński W., Zuwała K. Ultrastructural studies of egg envelopes in harvestmen (Chelicerata, Opiliones) // International Journal of Invertebrate Reproduction. 1981. V. 4. № 2. P. 95–106.
247. Wolf L., Melzer R. R., Lehmann T. Rediscovery after 25 years – first photographic documentation and DNA barcoding of the deep-sea pycnogonid species *Ascorhynchus hippos* Turpaeva, 1994 (Chelicerata, Pycnogonida, Ascorhynchidae) from the Kuril-Kamchatka Trench // ZSE. 2022. V. 98. № 2. P. 257–262.
248. Woods H. A., Lane S. J., Shishido C., Tobalske B. W., Arango C. P., Moran A. L. Respiratory gut peristalsis by sea spiders // Current Biology. 2017. V. 27. № 13. P. R638–R639.
249. Wu R., Pisani D., Donoghue P. C. J. The unbearable uncertainty of panarthropod relationships // Biol. Lett. 2023. V. 19. № 1. P. 20220497.
250. Yahata K., Chikami Y., Umetani E. Morphological study of the ovary in *Hanseniella caldaria* (Myriapoda; Symphyla): The position of oocyte-growth and evolution of ovarian structure in Arthropoda // Arthropod Structure and Development. 2018. V. 47. № 6. P. 655–661.

251. Yu H. Y., Chu K. H., Tsang L. M., Ma K. Y. Incomplete lineage sorting and long-branch attraction confound phylogenomic inference of Pancrustacea // *Front. Ecol. Evol.* 2024. V. 12. P. 1243221.
252. *The Myriapoda* / Ed. A. Minelli. Leiden ; Boston: Brill, 2011b. 1 p.
253. *Arthropod Biology and Evolution: Molecules, Development, Morphology* / Ed. A. Minelli, G. Boxshall, G. Fusco. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2013.
254. *Functional Morphology and Diversity* / Ed. L. Watling, M. Thiel. Oxford ; New York: Oxford University Press, 2013. 516 p.
255. *The Myriapoda* / Ed. A. Minelli. Leiden: Brill, 2015. 498 p.
256. *Reproductive Biology* / Ed. R. Cothran, M. Thiel. : Oxford University Press New York, 2020. № 1.