

ПРИРОДА

№.8, 2006 г.

© Богомолова Е.В., Малахов В.В.

Морские пауки

Е.В. Богомолова, В.В. Малахов

Владимир Васильевич Малахов, член-корр. РАН, проф., зав. каф. зоологии беспозвоночных биофака МГУ им. М.В.Ломоносова.

Екатерина Валериевна Богомолова, канд. биол. наук, научн. сотр. той же кафедры.

Чтобы никого не вводить в заблуждение, сразу оговоримся - никаких пауков в море нет. Они вообще крайне неохотно покидают сушу; водный образ жизни ведет лишь один вид - обитающий в пресных водах паук-серебрянка (*Argyroneta aquatica*). Морские пауки - это особая группа беспозвоночных, которая наряду со всем знакомыми паукообразными, ракообразными и насекомыми входит в тип членистоногих - самых многочисленных и разнообразных многоклеточных животных в современной биосфере, освоивших все среды на Земле.

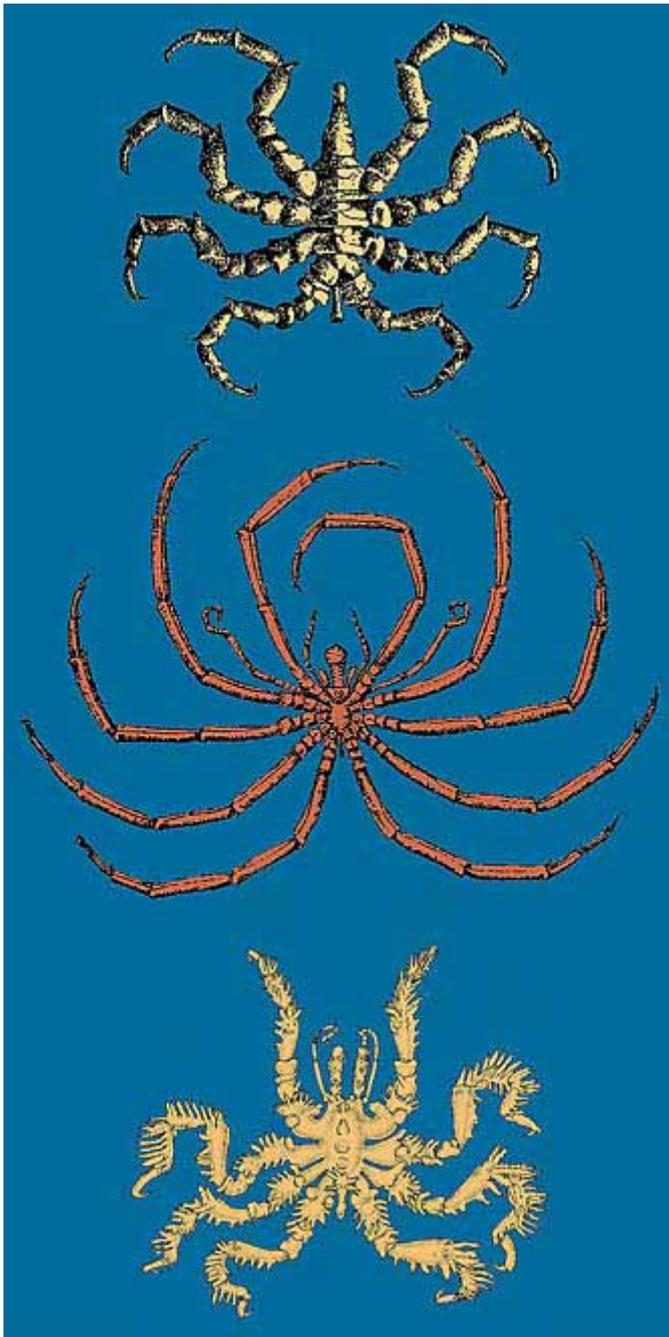
В зоологии морских пауков называют *Pantopoda* (от греч. παντος - весь и ποδι - нога), т.е. “состоящие из одних ног”, или *Pycnogonida* (от греч. πυχνος - частый, плотный и γωνιχ - угол), т.е. “многоугольные” или “многоколенчатые”. Хотя зоологам морские пауки известны с середины XVIII в. (в нашей стране ими занимались выдающиеся ученые В.М.Шимкевич и В.А.Догель) и уже описано более 1200 видов, однако до сих пор плохо изучена фауна пикногонид многих регионов и слабо разработана классификация (нет даже общепринятого деления на отряды).

Морские пауки обитают во всех районах Мирового океана, на всех глубинах от литорали до абиссали и на любых грунтах. Обычно они живут в условиях нормальной океанической солености, лишь немногие виды способны существовать в опресненных водах таких морей, как Черное или Балтийское. Большинство морских пауков - свободноживущие донные животные, некоторые - симбионты донных беспозвоночных: кишечнополостных, иглокожих или моллюсков, а иногда и планктонных организмов (медуз). Отдельные карликовые формы обитают в капиллярных пространствах между частицами морского грунта [1]. Некоторые виды освоили районы подводного вулканизма - гидротермальные зоны.



Самец морского паука *Nymphon longitarse*, пойманный в Белом море. Фото С.А.Белорусцевой

Размеры морских пауков сильно варьируют: от 4 мм до 70 см в размахе ног [1]. Туловище по сравнению с ногами крошечное - от 1 мм до нескольких сантиметров, поэтому выглядят морские пауки очень странно: кажется, что тело животного состоит только из ног. Благодаря покровительственной, маскирующей окраске многие пикногониды - животные с маленьким туловищем и длинными тонкими ногами - превращаются в “привидения”, которые трудно заметить среди водорослей, в зарослях гидроидов или кораллов. К тому же морские пауки очень неторопливы. Одни из них - с массивным дисковидным туловищем и относительно короткими ногами - сидят неподвижно (например, на теле иглокожих или актиний) либо медленно ползают по дну. Другие - стройные с длинными конечностями - способны шагать по дну и даже плавать, перебирая ногами, как при ходьбе, или толчками - складывая и расправляя ноги [1]. Лишь для немногих видов плавание - нормальная форма активности. Как правило, морские пауки оказываются в толще воды случайно и стремятся быстрее опуститься на дно, принимая характерную позу - собирая вместе и заводя ноги за спину, что позволяет уменьшить гидродинамическое сопротивление.



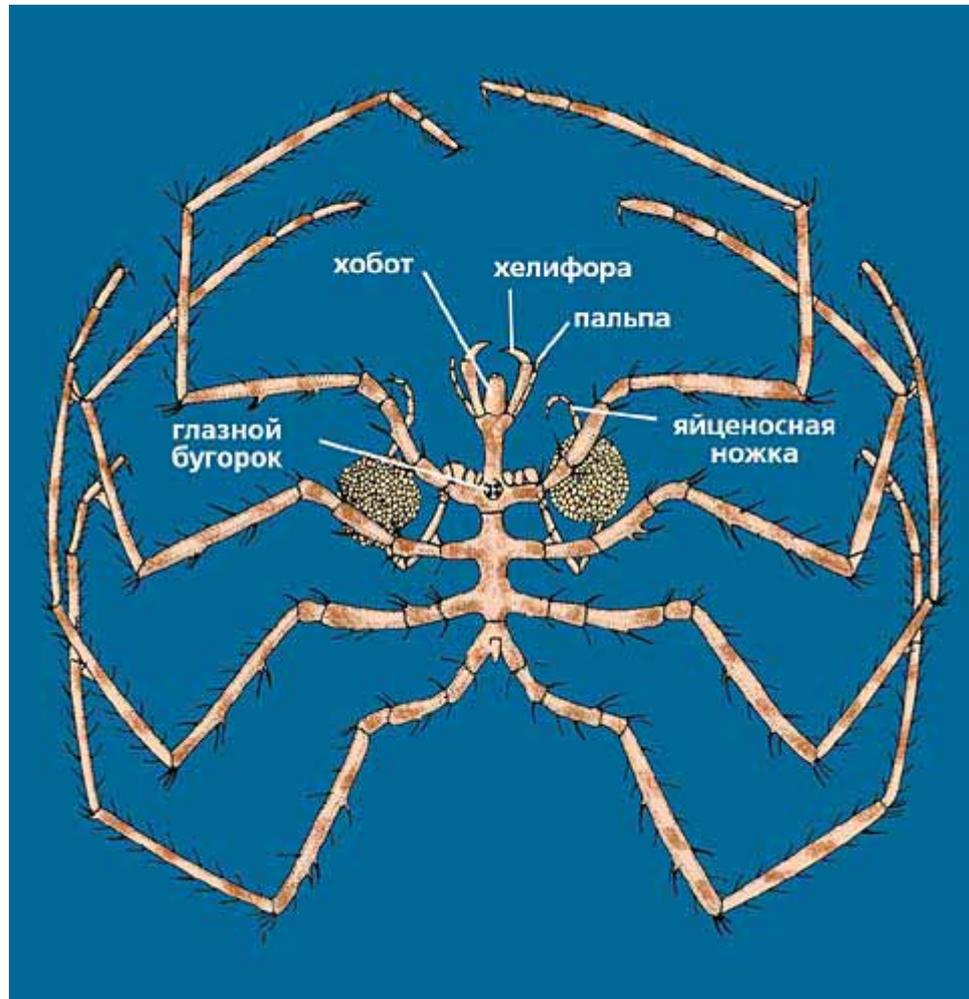
Разнообразие морских пауков по пропорциям тела и набору конечностей.

Сверху вниз: *Pycnogonum litorale* с коротким туловищем и конечностями, нет хелифор, пальп, а у самок - и яйценосных ножек; *Decolopoda australis* с дисковидным туловищем и пятью парами ходильных ног вместо обычных четырех пар; *Nymphopsis spinosissima* с коротким туловищем и ногами с многочисленными выступами.

Строение

Туловище морского паука разделено на четыре сегмента, от которых обычно отходит семь пар конечностей. Четыре из них принадлежат сложному, состоящему из четырех слившихся частей, головному сегменту: вооруженные клешнями хелифоры (с их помощью пикногониды удерживают, разрывают на части, а иногда и ловят добычу), покрытые чувствительными щетинками пальпы, яйценосные ножки и одна пара ходильных ног. Остальные три пары ходильных ног крепятся каждая к своему сегменту. Состоящая из восьми члеников нога отходит от длинного бокового отростка сегмента туловища и заканчивается главным коготком и обычно еще двумя придаточными. Ими морские пауки так крепко цепляются за субстрат, что их трудно извлечь из массы обрастаний, где они кормятся. В природе морские пауки нередко обламывают свои длинные ноги. Часто встречаются особи, у которых некоторые ноги светлее и меньше других, - видимо, так выглядят регенерирующие конечности.

Нередко набор конечностей у пикногонид отличается от типичного, на чем и строится их классификация. Во-первых, могут отсутствовать все три первые пары конечностей или некоторые из них. Для многих видов характерен половой диморфизм: у самок яйценосные ножки отсутствуют или короче, чем у самцов. Во-вторых, число сегментов туловища, а значит, и ходильных ног, тоже может отличаться от обычного: известно семь видов с пятью парами ходильных ног и два - с шестью. Такие многоногие и, как правило, крупные формы встречаются в разных семействах и паразитально схожи с каким-нибудь родом типичных восьминогих морских пауков, от которых, вероятно, и произошли.



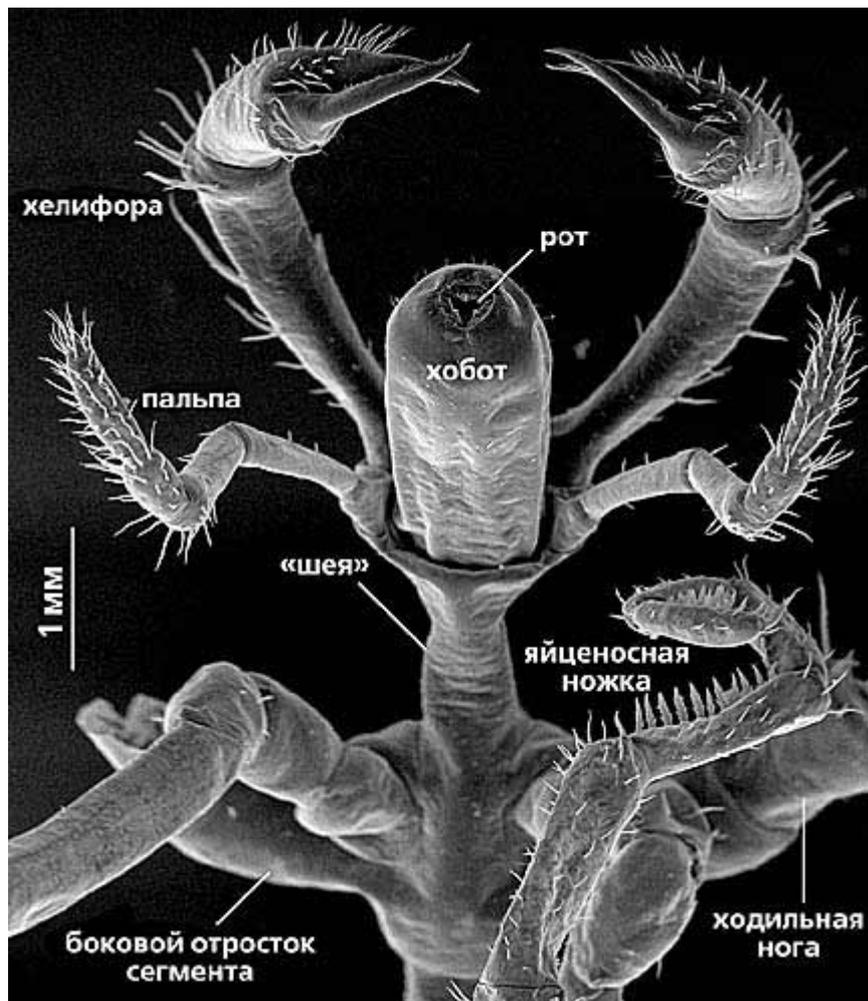


Схема строения морских пауков на примере самца *Nymphon brevivrostre* и микрофотография его головного сегмента (вид с брюшной стороны).
Здесь и далее микрофотографии Е.В.Богомоловой

Полость тела в туловище и ногах разделена горизонтальной перегородкой (септой) на спинной и брюшной отделы, в которых гемолимфа движется в противоположных направлениях. Сердечная трубка в поперечном сечении треугольная: спинная сторона представляет собой просто стенку тела, а боковые сходятся и прикрепляются к кишке со спинной стороны. Сердце пикногонид редуцированное, с тонкими стенками без сплошного слоя сократимых элементов и, по-видимому, не играет важной роли в циркуляции гемолимфы. Возможно, гораздо большее значение для ее движения имеет перистальтика кишечника, оплетенного сетью поперечнополосатых мышечных волокон, и колебания горизонтальной септы.

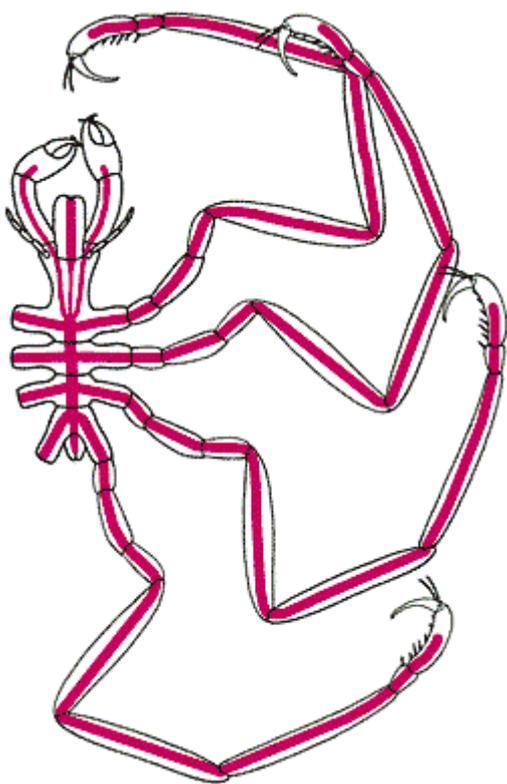
Принято считать, что специализированной дыхательной и выделительной систем у морских пауков нет [2]. Однако недавно у *Nymphopsis spinosissima* описаны органы, которые по строению сходны с выделительными железами других членистоногих, находятся они в базальных члениках хелифор [3]. Кутикула, которая у пикногонид сравнительно тонкая и некальцинированная, пронизана протоками многочисленных кожных желез, что облегчает транспорт газов через покровы. “Дышат” морские пауки всей поверхностью тела - при тонких ногах и небольшом туловище этого достаточно.

Сложных фасеточных глаз, таких как у ракообразных и насекомых, у морских пауков нет. На спинной стороне головного сегмента находится глазной бугорок с двумя парами глазков, которые способны определять лишь направление и интенсивность света, и еще

парой “боковых органов” с невыясненной пока функцией. У глубоководных форм, живущих в полной темноте, глаза, да и сам глазной бугорок обычно редуцированы. Из прочих органов чувств у пикногонид есть щетинки, а также мелкие сенсиллы. Их много на всех участках тела, прежде всего на ногах.

Питание

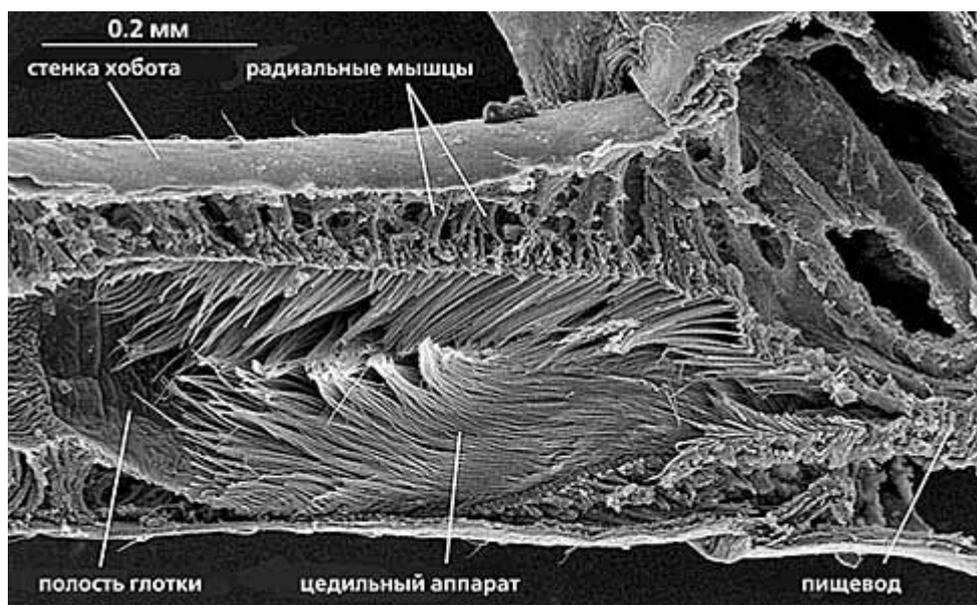
Если чем и напоминают морские пауки наземных, так это способом питания. И у тех, и у других мало пригодных для сбора и измельчения пищи структур: их ротовые аппараты не содержат ни мандибул, ни максилл, которыми обрабатывают пищу ракообразные и насекомые. Настоящие пауки вводят в тело жертвы ферменты и затем поглощают жидкие полупереваренные ткани (наружное пищеварение). Морские же пауки хоботом с Y-образным ртом просто всасывают мягкие ткани беспозвоночных, а переваривают в отростках средней кишки, расположенных в конечностях (!). У настоящих пауков кишка тоже с боковыми отростками, но они никогда не бывают такими длинными, как у пикногонид, и не заходят в конечности.



Пищеварительная система (выделена цветом) морских пауков.

Первичная обработка пищи происходит в глотке (она треугольной формы на поперечном срезе), которая пронизывает весь хобот. Во время питания радиальные и кольцевые мышцы сокращаются, вызывая ритмичное сужение и расширение просвета глотки. В задней ее половине кутикулярная выстилка образует цедильный аппарат, который предназначен для очень тонкого измельчения пищи. Он состоит из многочисленных шипов, расположенных рядами и направленных вперед, ко рту. Шипы перистые: от “ствола” отходят тонкие боковые “бородки”, между которыми остаются промежутки шириной менее 1 мкм. Совокупность шипов и бородок образует сито с очень мелкой ячейкой, поэтому в пищевод попадает каша, не содержащая не только целых клеток жертвы, но даже органоидов (!). Столь тщательное измельчение пищи необходимо для последующего внутриклеточного переваривания внутри отростков средней кишки,

которые доходят почти до конца хелифор и ходильных ног. Заканчивается пищеварительная система пикногонид короткой задней кишкой.



Микрофотография хобота *N.brevirostre* в продольном разрезе.

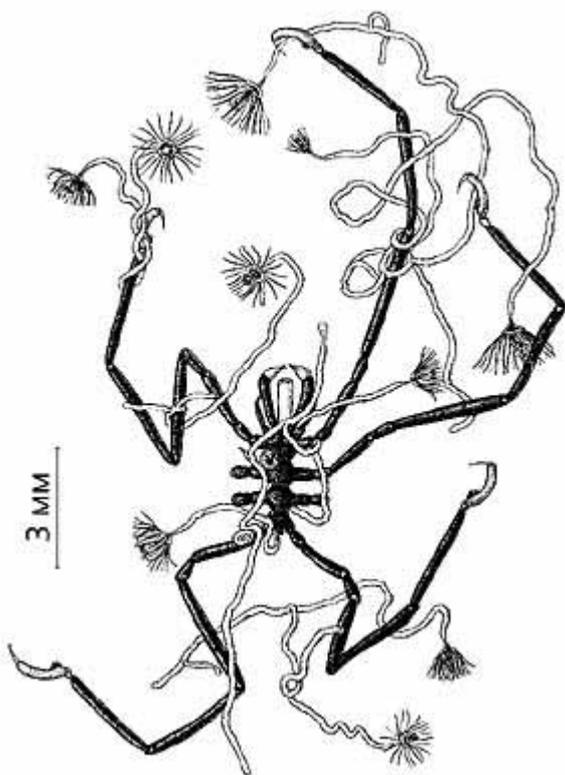
Пищей морским паукам обычно служат прикрепленные ко дну или малоподвижные беспозвоночные с мягким телом, чаще всего кишечнополостные. Их присутствие пикногониды способны чувствовать на расстоянии, для этого у них есть специальные рецепторы, расположенные на туловище, ходильных ногах и хоботе [1]. Многие сублиторальные виды морских пауков питаются на колониях гидроидных полипов: удерживая клешней ножку гидроида, хищник погружает конец хобота в окружающую полип чашечку и высасывает его. У крупной особи *Nymphon* это занимает около минуты. Безусловно, гидроиды, как и все книдарии, умеют защищаться: их стрекательные клетки выстреливают нитью, свернутой в капсуле, содержимое которой токсично для многих беспозвоночных, но, по-видимому, не для морских пауков. Пикногониды с крупным хоботом часто питаются тканями актиний (у таких пикногонид обычно отсутствуют хелифоры), могут целиком поглощать сцифистом - особой полипоидного поколения сцифоидных (например, медузы аурелии). Иногда морские пауки хелифорами отрывают кусочки пищи, подносят ко рту и всасывают хоботом. Многие пикногониды специализируются на питании мшанками, некоторые могут ловить донных ракообразных и полихет. Некоторые морские пауки едят водоросли и детрит, но это исключение. Пикногониды могут переносить длительное (до 18 месяцев!) голодание [1]; физиологические механизмы, обеспечивающие эту способность, пока не изучены.

Сами пикногониды редко служат пищей другим животным. Лишь иногда их доля в содержимом желудков рыб, крабов и креветок бывает столь велика, чтобы можно было говорить об избирательном поедании морских пауков [1].

Эпибионты

Большая площадь поверхности тела при малоподвижном образе жизни способствует тому, что покровы морских пауков в периоды между линьками заселяются разнообразными эпибионтами. Так, при изучении морских пауков Белого моря на их покровах, кроме разнообразных бактерий и водорослей (красных, зеленых, диатомовых), обнаружена богатая фауна, включающая представителей одиннадцати классов беспозвоночных. Чаще

всего встречаются фораминиферы, гидроидные полипы, мшанки, молодь двустворчатых моллюсков. Кроме того, на кутикуле морских пауков поселяются инфузории, камптозои, асцидии. На теле крупных пикногонид можно найти даже усоногих рачков - баянусов. Для большинства организмов, в жизненный цикл которых входит свободноплавающая расселительная стадия, покровы пикногонид - просто твердый субстрат, пригодный для оседания личинок из толщи воды.

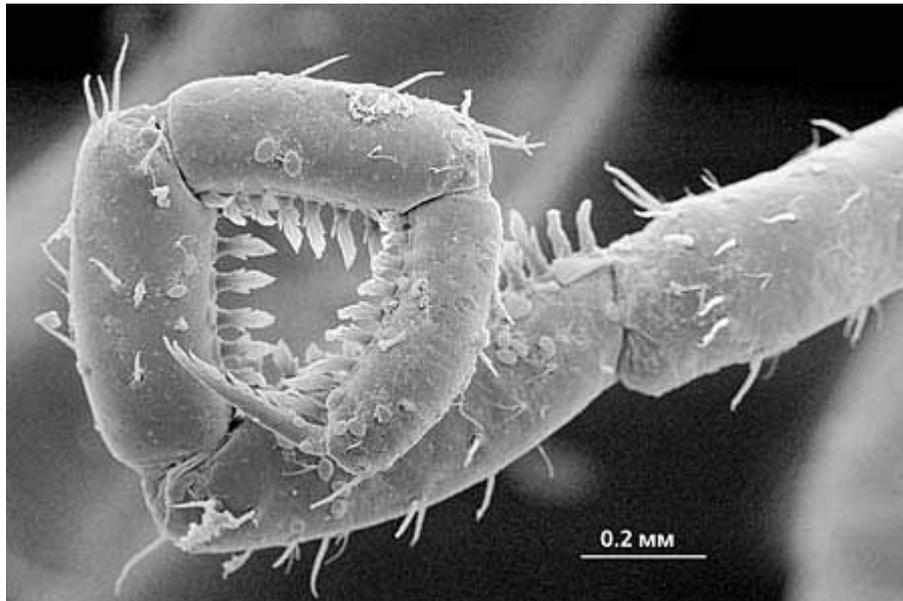


Самец *Phoxichilidium femoratum* из Белого моря.

У него обломаны три ходильные ноги, на кутикуле поселились организмы - обростатели: фораминифера, маленький двустворчатый моллюск, только что опустившийся из толщи воды на дно, и пять колоний крупного гидроида *Tubularia larynx*.

Чаще всего симбионты поселяются на четвертых-шестых члениках ходильных ног, реже - на спинной стороне туловища и боковых отростков, очень редко - на яйценосных ножках, хелифорах и брюшке. Туловище и несколько ходильных ног могут полностью обрастать эпибионтами. Их масса порой сопоставима с массой самого морского паука, тем более что среди обростателей встречаются такие крупные организмы, как гидроид *Tubularia larynx*, найденный на морских пауках *Phoxichilidium femoratum* из Белого моря. Любопытно, что многие животные, поселяющиеся на пикногонидах, входят в их рацион. Так, *Phoxichilidium* не только сам предпочитает питаться *Tubularia*, но и его личинки ведут паразитический образ жизни в гастральной полости этих гидроидных полипов.

Морские пауки умеют очищаться от налипших частиц и непрошенных поселенцев, поочередно протаскивая конечности сквозь свернутую в кольцо яйценосную ножку, на последних члениках которой находится “щетка” из крупных перистых шипов. Сильно изгибая эти ножки, пикногониды могут достать до боковых отростков и даже до глазного бугорка. Кроме того, морских пауков, возможно, защищает секрет многочисленных кожных желез. Однако полностью освободиться от эпибионтов они могут только при линьке.

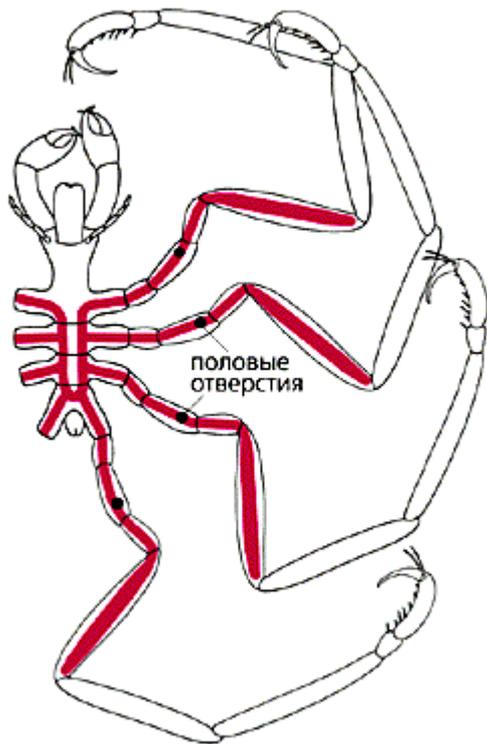


Микрофотография последних члеников яйценосной ножки *N.brevirostre*.

Размножение

Помимо очистки поверхности тела (видимо, это их исходная функция), яйценосные ножки пикногонид играют еще одну важнейшую роль: на этих конечностях самцы вынашивают потомство.

Морские пауки, как правило, раздельнополы (известен лишь один гермафродитный вид - *Ascorhynchus corderoi*). Гонады прилегают к кишке со спинной стороны и образуют отростки, идущие у самцов в ходильные ноги до конца второго членика, а у самок - до конца четвертого, который обычно расширен, поскольку именно там созревают яйцеклетки. В отличие от других членистоногих, у пикногонид нескольких пар половых отверстий, и расположены они не на туловище, а на ходильных ногах (на вторых члениках) [1, 2].



Половая система (выделена цветом) самок морских пауков.

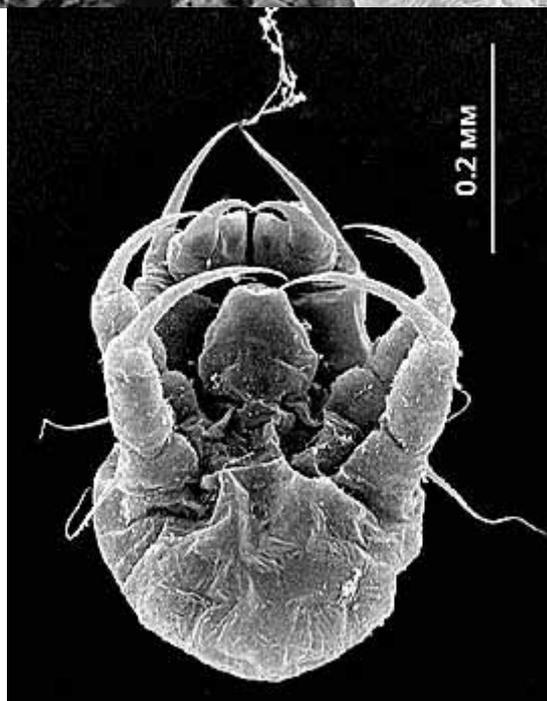
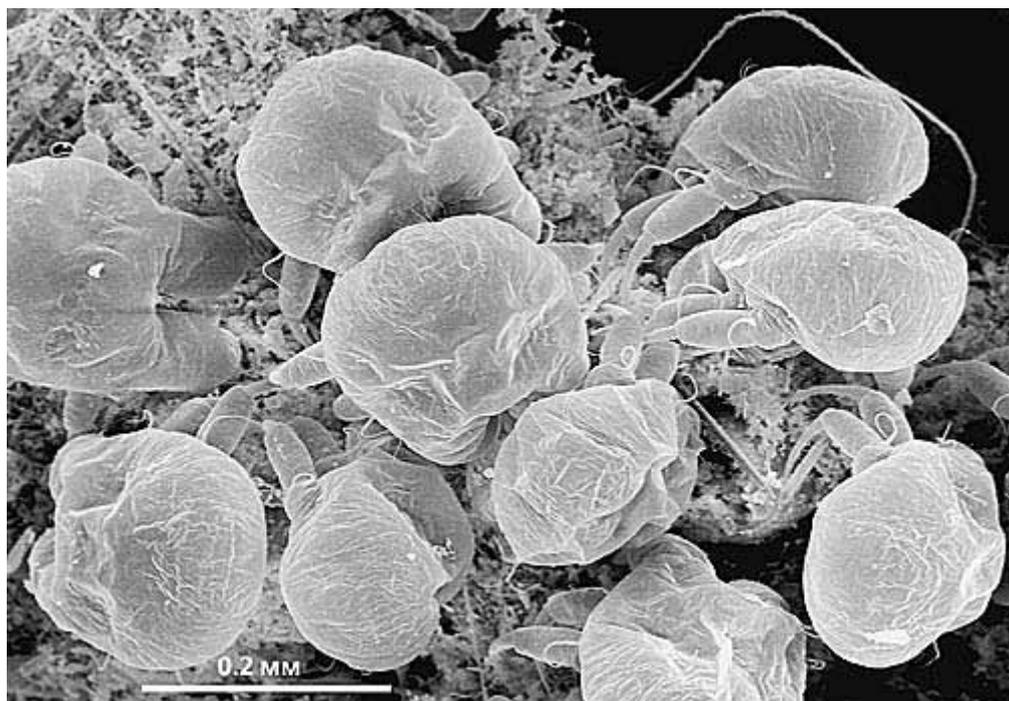
Самка откладывает яйца, размеры которых варьируют от 20 мкм (*Halosoma*) и 30 мкм (*Anoplodactylus*) до 200-300 мкм (*Callipallenidae*) и 500-600 мкм (*Chaetonymphon spinosum* и *Ammonothea tuberculata*) [2], и передает их самцу. Он, в свою очередь, оплодотворяет яйца (у морских пауков оплодотворение наружное) и формирует из них “муфты” (коконы) на своих яйценосных ножках, либо погружает ножки в бесформенную массу яиц.

Яйца в кладке скрепляются студенистым веществом, которое выделяют цементные железы, расположенные на бедренных члениках ходильных ног самца. Спаривание занимает от получаса до нескольких часов, а у некоторых видов (например, *Ruspogonum litorale*) до пяти недель [1]. За сезон размножения самец может спариваться несколько раз, причем с разными самками. В таком случае на его яйценосных ножках может быть несколько коконов, каждый из которых содержит яйца от одной из самок. Дальнейшая забота о новом поколении ложится в прямом смысле на отцовские плечи - самец носит кладки до самых поздних стадий эмбрионального развития, а нередко до вылупления и даже полного развития личинок, которые весьма разнообразны по размерам и образу жизни [4, 5].

Чаще всего из яйца выходит личинка (протонимфон) размером 100-250 мкм с недоразвитым кишечником (нет задней кишки и анального отверстия) и тремя парами конечностей - вооруженными клешнями хелифорами и двумя парами прикрепительных ножек с когтевидным последним члеником. Но не только эти конечности позволяют личинке удерживаться на яйцевом коконе: морские пауки, как и их наземные тезки, умеют делать паутину, но только на стадии личинки. Для этого у них есть прядильный аппарат - железы в хелифорах и прядильные шипы [2, 4].

Во время постэмбрионального развития, сопровождающегося линьками, в зоне роста на заднем конце тела личинки закладываются очередные сегменты с конечностями, а затем и брюшко с анальным отверстием. Вторые и третьи личиночные ножки постепенно исчезают, и на их месте развиваются пальпы и яйценосные ножки. Личинки остаются с

самцом довольно долго (иногда покидают его лишь после нескольких линек), а затем расселяются и начинают питаться на гидроидах как эктопаразиты. Так проходит развитие у многих видов (в основном из семейств *Nymphonidae*, *Ammonotheidae*, *Pycnogonidae*) [4, 5].



Личинки *N.brevirostre*. На яйцевом коконе они удерживаются с помощью паутинных нитей, а также клешней и специальных прикрепительных ножек.

Справа - личинка-протонимфон *Nymphon micronyx* (с брюшной стороны). Видны хоботок, конечности, прядильный шип и паутинная нить.

Для пикногонид из семейства *Phoxichilidiidae* характерны мелкие (около 50 мкм) протонимфоны без прядильного аппарата, но с удлинёнными вторыми и третьими ножками. Прикрепительные приспособления таким личинкам не нужны: они сразу после вылупления оставляют самцов, линяют и проникают в гастральную полость гидроидных

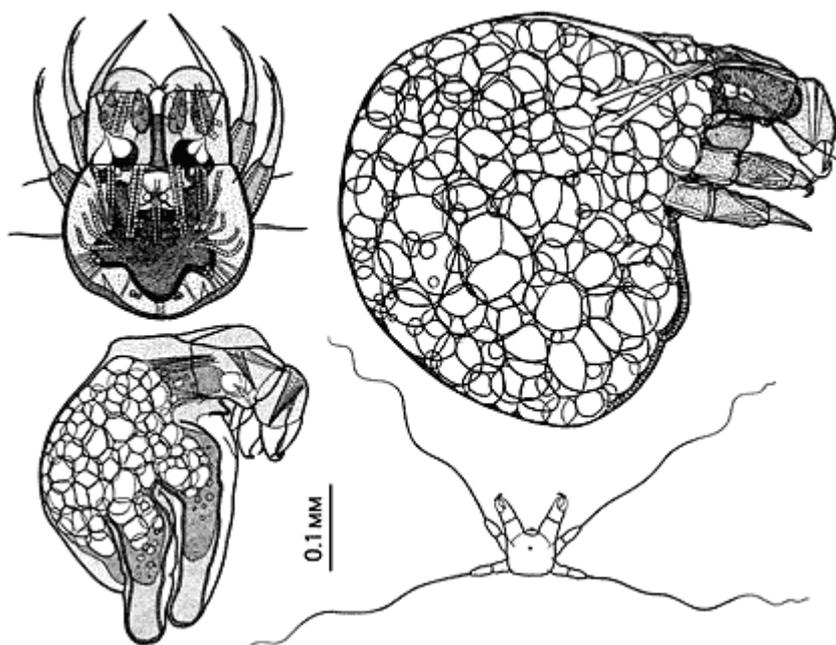
или коралловых полипов. Там личинки паразитируют до тех пор, пока у них не появятся все конечности [4, 5]. Возможно, личинки *Phoxichilidiidae* способны расселяться на значительные расстояния, используя течения (удлиненные ножки помогают им удерживаться в толще воды). Известны находки таких личинок в планктоне [4].

Всего для нескольких видов описан третий вариант развития: протонимфоны паразитируют в мантийной полости двустворчатых моллюсков или трубках седентарных полихет. У таких личинок все ходильные ноги закладываются и развиваются одновременно [5].

У многих морских пауков яйцеклетки и выходящие из них протонимфоны очень крупные, с большим запасом желтка, а прядильный аппарат у них развит особенно сильно. В таком случае молодь очень долго остается на яйценосных ножках самца - до появления всех ног и брюшка, при этом длина тела ювенильных особей может быть всего втрое меньше размеров родителей [4].

При наиболее специализированном варианте лецитотрофного развития, характерном для представителей семейства *Callipallenidae*, из яйца выходит не протонимфон, а уже более поздняя стадия с зачатками двух пар ходильных ног. Молодь покидает родителей, имея хелифоры, две пары развитых ног и брюшко с анальным отверстием. У таких личинок сильно развит прядильный аппарат, а прикрепительные личиночные ножки отсутствуют вовсе [4, 5].

Для некоторых семейств пикногонид характерен определенный тип развития, в других семействах встречаются разные варианты. Для нескольких семейств, в основном глубоководных, личинки не описаны, и как проходит их развитие, до сих пор неизвестно [1, 4, 5].



Разнообразие личинок морских пауков:

- а - типичный протонимфон *Nymphon brevirostre* (эктопаразиты на гидроидных полипах),**
- б - лецитотрофный протонимфон *Nymphon grossipes* до окончания личиночного развития остается на ножках самца и не питается;**
- в - лецитотрофная личинка *Pseudopallene spinipes* уже при выходе из яйца имеет зачатки двух пар**

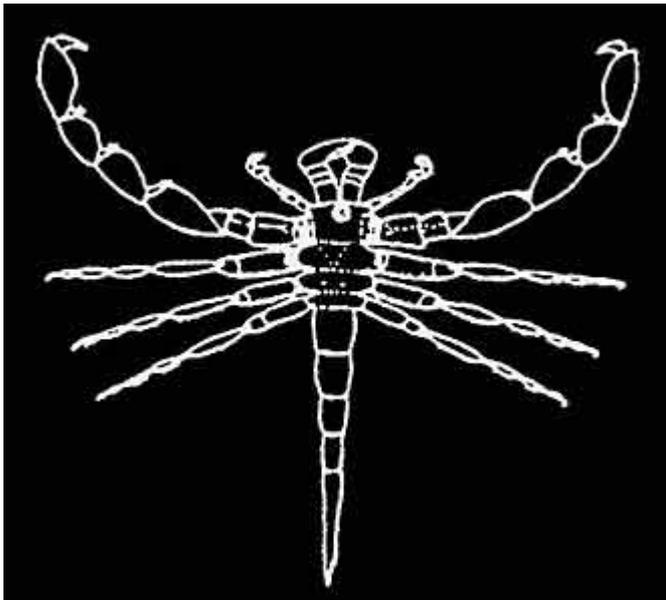
ходильных ног,
г - протонимфон *Phoxichilidium femoratum* с удлинненными жгутовидными ножками (эндопаразиты гидроидов).

Лишь для отдельных видов морских пауков разработаны методики лабораторного содержания, которые помогают полностью описать их развитие. Лучше всего к настоящему времени изучен жизненный цикл и онтогенез *Pycnogonum litorale*. Личинки этого вида паразитируют вначале на гидроидах *Tubularia*, а затем, после замены личиночных конечностей и хоботка дефинитивными, поселяются на актиниях *Metridium*, питаясь их тканями. Продолжительность жизни нескольких особей *Pycnogonum* в лаборатории составила шесть лет (а одна самка прожила девять лет), при этом они периодически линяли и размножались в течение нескольких сезонов [6].

У многих видов морских пауков сезон размножения растянут на несколько месяцев, а у других сравнительно короток. По-видимому, многие формы, живущие у нижней границы литорали, на зиму мигрируют глубже в сублитораль [7]. Жизненные циклы и сезонные миграции у пикногонид изучены очень слабо. То же можно сказать в целом о биологии морских пауков, их функциональной морфологии, физиологии, филогении, палеонтологии. Многие из этих проблем начали разрабатывать только во второй половине XX в.

Родственные связи

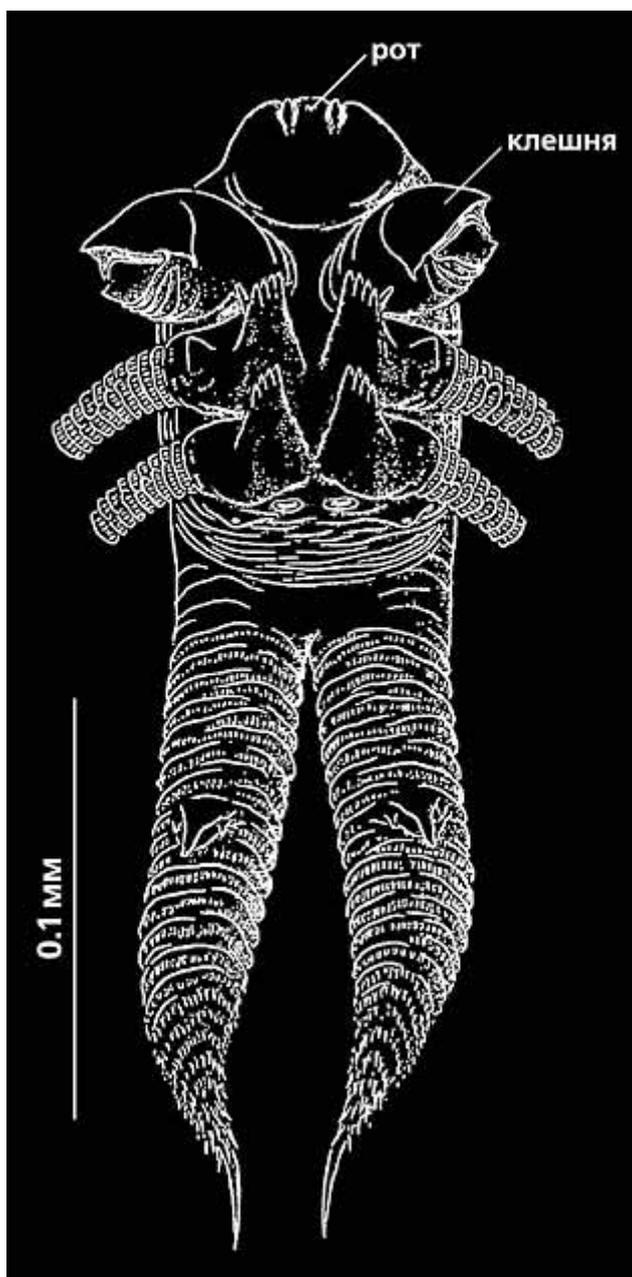
Филогенетические связи пикногонид неясны, окончательно не определено даже их место в системе членистоногих. Совсем недавно для решения этой проблемы стали применять методы молекулярной систематики, однако далеко не исчерпаны и возможности сравнительно-анатомического метода. От ранних гипотез о возможном родстве морских пауков с ракообразными сейчас отказались. Несомненно, эти животные ближе к хелицерным (в эту группу входят мечехвосты, скорпионы, пауки и клещи), нежели к мандибулатам (к ним относятся ракообразные, многоножки и насекомые). Хелифоры и пальпы морских пауков можно рассматривать как гомологи хелицер и педипальп хелицерных, и специалисты, опирающиеся на эту гомологию, включают пикногонид в подтип хелицерных в ранге класса. Такое представление принято не всеми зоологами. Трудно сравнивать отделы тела пикногонид и хелицерных, поскольку анатомия и эмбриология морских пауков изучены недостаточно, кроме того, они обладают уникальными чертами строения. Только у морских пауков есть яйценосные ножки и столь сложно устроенный хобот, обеспечивающий своеобразный механизм поглощения и обработки пищи. Необычны большое число половых отверстий и их локализация на вторых члениках ног. Только морским паукам свойственно столь малое число сегментов, причем, по-видимому, олигомеризация у них не была связана с уменьшением размеров тела. Брюшко современных пикногонид тоже укороченное, сильно редуцированное, однако у ископаемых видов это было не так.



Palaeoisopus problematicus-
ископаемый морской паук с
длинным сегментированным
брюшком [1].

Известно три ископаемых вида морских пауков. Лучше всего реконструирована морфология *Palaeoisopus problematicus*. Это были крупные животные (длина до 20 см) с четырьмя парами ног, приспособленных для плавания. Абдомен *Palaeoisopus*, подразделенный на пять сегментов, был тонким и длинным. На переднем конце тела находился хоботок и хелифоры. Предполагается, что *P.problematicus* жил и питался на морских лилиях, среди которых его находили неоднократно. Любопытно, что и ряд современных видов морских пауков образуют симбиотические связи с иглокожими. *Palaeopantopus maucheri* известен всего по трем экземплярам, головной конец в найденных образцах отсутствует, а абдомен имеет три сегмента [1, 2]. Наконец, третий вид ископаемых пикногонид - *Palaeothea devonica* - практически ничем не отличается от современных форм и имеет маленький несегментированный абдомен [1].

Все палеонтологические находки взрослых пикногонид датируются девоном. Нельзя, однако, утверждать, что пикногониды появились именно тогда (примерно 400 млн лет назад), а не раньше. Ситуацию усложнила находка ископаемого членистоногого *Cambropusnogon klausmuelleri*, которое было идентифицировано как личиночная форма пикногонид [8]. Это означает, что возникновение морских пауков надо отнести по меньшей мере к верхнему кембрию - такова датировка образцов *Cambropusnogon*. Прекрасная сохранность позволила в подробностях описать внешнюю морфологию *Cambropusnogon*. По набору конечностей это животное сопоставимо со второй личиночной стадией пикногонид, смущает только наличие “лишней” пары филаментов (конечностей?) рядом со ртом. В целом, у него почти не найдено деталей строения, характерных для личинок ныне живущих пикногонид, зато обращает на себя внимание совершенно иное строение большинства конечностей. Возможно, *Cambropusnogon* - личинка представителей какой-то не дожившей до нашего времени группы членистоногих и близкого родства с морскими пауками не имеет.



Загадочное ископаемое членистоногое *Cambropusnogon klausmuelleri* из кембрийских отложений [8].

Возможно, это личинка древнего морского паука.

* * *

До сих пор трудно оценить роль пикногонид в морских экосистемах. Между тем численность морских пауков в некоторых районах Мирового океана впечатляюще высока. Так, на литорали и в сублиторали Белого моря с его изрезанными берегами и сильными приливно-отливными течениями развиваются пышные заросли гидроидов. Для морских пауков это очень благоприятные условия. В некоторых местах их численность столь велика, что они должны играть заметную роль в пищевых цепях сублиторальных сообществ, будучи специализированными потребителями гидроидов, которые, в свою очередь, питаются планктоном. Тралы и дночерпатели, опущенные в морях высоких и умеренных широт, в открытых районах океанов, приносят многочисленных пикногонид. Известно, что морские пауки могут образовывать скопления из сотен и тысяч особей. К сожалению, корректной оценкой численности пикногонид, их роли в сообществах зоологи до сих пор не занимались.

Пикногониды представляют большой интерес как реликтовая группа членистоногих, возможно, не связанная с остальными и сохранившая ряд древних черт строения. С другой стороны, организация, жизненная форма морских пауков с их малосегментным редуцированным туловищем и очень длинными конечностями с отростками кишечника и гонад внутри них, уникальна. Скорее всего, пикногониды - самостоятельная ветвь членистоногих, они выработали особый, никому более не свойственный способ жизни в море. Не сумев выйти в другие среды обитания, морские пауки заселили весь Мировой океан и сохранили характерный облик и своеобразный способ питания практически неизменными в течение по крайней мере 400 млн лет.

Литература

1. *Arnaud F., Bamber R.N.* // *Advances in Marine Biology*. 1987. V.24. P.1-96.
2. *Догель В.А.* Класс Многоколенчатых (*Pantopoda*). Руководство по зоологии / Ред. *Л.А.Зенкевич*. М., 1951. С.45-106.
3. *Fahrenbach W.H.* // *J. of Morphology*. 1994. V.222. P.33-48.
4. *Богомолова Е.В., Малахов В.В.* // *Зоологический журн.* 2003. Т.82. Вып.11. С.1-17.
5. *Bain B.A.* // *Invertebrate Reproduction and Development*. 2003. V.43. №3. P.193-222.
6. *Jarvis J.H., King P.E.* // *Marine Biology*. 1972. V.13. P.146-154.
7. *Jarvis J.H., King P.E.* // *Zoological J. of the Linnean Society of London*. 1978. V.63. P.105-131.
8. *Waloszek D., Dunlop J.* // *Paleontology*. 2002. V.45. №3. P.421-446.