

Тип Mollusca обединява около 130000 вида първичноусти, безгръбначни животни. Представителите са предимно морски, по-малко сладководни обитатели, а част от гастроподите са се приспособили към сухоземен начин на живот. Мекотелите притежават белези, които рязко ги отличават от други типове безгръбначни животни. По-важни белези характерни за типа са:

Билатерална симетрия на тялото. При най-примитивните групи мекотели се наблюдава метамерия, а при останалите – липсва. Билатералната симетрия при Gastropoda се загубва вторично.

Тялото е разделено на глава, труп и крак. Главата при някои мекотели е редуцирана в различна степен, а кракът при Cephalopoda се видоизменя в пипала и фунийка.

Наличие на характерна за типа кожна гънка – мантия. Между мантията и тялото се образува мантийна празнина, в която се разполагат група от органи, образуващи т.н. мантиен комплекс от органи.

Характерно за типа е наличието на черупка, която играе роля на външен скелет и приспособление за защита. Тя е продукт на мантията и има разнообразна форма. При някои мекотели черупката е редуцирана в различна степен или липсва.

Телесната празнина е целом. Тя е ограничена до перикардиалната празнина и лумена на гонадите, а между органите е запълнена със съединителна тъкан.

Храносмилателната система се състои от 3 отдела – предно, средно и задно черво. Характерна за типа е появата на многоклетъчни храносмилателни жлези – слюнни жлези и хепатопанкреас и специфичен орган радула.

Дихателната система е представена от първични хриле – ктенидии. Някои мекотели дишат през мантията, с вторични хриле или през повърхността на тялото, а белодробно

дишащите гастроподи – с бял дроб.

Кръвоносната система е отворена. Сърцето е артериално, предсърдно – камерно, разположено в перикардиална торбичка. При *Scaphopoda* кръвоносната система е от лакунарен тип, а при *Cephalopoda* – почти затворена.

Отделителната система е от метанефридиален тип с образуване на 1 или 2 бъбрека, обикновено свързани с перикардиума.

Нервната система е от ганглиен тип. При по-примитивните мекотели тя е с нервен пръстен и 2 двойки нервни ствола. Максималният брой оформени ганглии е 5 чифта, при някои – 3, а при други групи нервната система е силно концентрирана.

Сетивните органи са представени от добре развити хеморецептори, очи, статоцисти и осфрадиуми.

Половата система е различно сложно устроена. Половите жлези се отварят чрез полови проводници в мантийната празнина. При примитивните мекотели половите продукти се извеждат през перикардиума и бъбреците.

Сред мекотелите има разделнополови и протандрични или едновременно хермафродити. Оплождането при примитивните е външно, а при висшите мекотели – вътрешно.

Развитието е с ларва трохофора и велигер, а при сладководните миди – ларва глохидиум. При *Pulmonata* и *Cephalopoda* развитието е пряко.

Представителите на тип *Mollusca* са предимно свободноживеещи и по изключение има и паразити с много напреднал приспособителен стадий на паразитизъм. Морските представители са бентосни и пелагични. Сладководните се характеризират със

значително екологично разнообразие.

Историческото развитие на Мекотели показва някои страни от еволюционния процес на животинския свят:

Еволюирала е храносмилателната система като вътреклетъчното храносмилане се измества от извънклетъчното. Това е свързано и с поява на челюстен апарат и многоклетъчни храносмилателни жлези.

Кръвоносната система се характеризира с поява на предсърдно-камерно сърце, а при висшите молуски и наличие на капилляри.

Отделителната система се характеризира с еволюционно намаляване на метанефридите, удължаване на отделителните канали и засилване на контакта с кръвоносната система.

Нервната система се е усъвършенствала по посока на по-пълно обособяване на ганглиите и същевременно в сливането им в обща нервна маса – “мозък”. По-сложно развитие имат и сетивните органи.

Половата система е еволюирала като при хермафродитните представители се обособяват самостоятелни полови проводници и полови отвори за двата пола.

КЛАС БЕЗПАНЦЕРНИ МЕКОТЕЛИ. Характерна особеност е наличието на бразда на вентралната страна. Не притежават черупка и нямат обособени глава и крак. Радулата е рудиментарна или отсъства. Тялото има червеобразна форма. Мантията обвива тялото и е изпълнена с варовити спикули. Ръбът на мантията среща с коремната страна и образува редуцирана мантийна празнина с форма на улей или коремна бразда, в която е разположен силно редуциран крак.

Аплакофорите водят хищен начин на живот. Те са хермафродитни или разделнополови животни. Развитието е с ларва – трохофора. При ларвата се появяват зачатъци на 7 плочки, които при метаморфозата закърняват и се заместват със спикули.

КЛАС ХИТОНИ (POLYPLACOPHORA). Те са изключително морски, бентосни представители, слабо подвижни. Тялото е с билатерална симетрия, разделено на глава, труп и крак. То е гръбно-коремно сплеснато, с червеникава жълта или зелена окраска.

Главата е слабо развита, обособена от трупа и е коремно разположена. Очи и пипала върху нея липсват. Гръбната кожна покривка на трупа се разраства и образува дебела мантия, която виси от всички страни и напред покрива главата. Мантийната празнина има форма на бразда, разположена между мантийния ръб и крака от двете страни на тялото. Мантийният ръб е силно развит, понякога с космици или варовити спикули.

Кракът на хитоните се намира зад главата и оформя плоско, широко стъпало, което служи като орган на пълзене и за прикрепване към субстрата. Движението се осъществява чрез мускулни контракции и с помощта на отделяното от крака малко количество лигава материя. Прикрепването към субстрата е здраво. Осъществява се освен с крака и с мантийния ръб.

Черупката е съставена от 8 отделни плочки. Те са гръбно разположени като леко се припокриват. Главовата и аналната плочки се различават от останалите, които са еднакви. Плочките са изградени от 2 пласта: външен конхиолинов слой – периостракум, който често е пропит с калциев карбонат и е различно скулптиран и вътрешен, варовит слой.

Храносмилателната система е добре развита и доста дълга. Радулата е съставена от многобройни напречни редове зъби. От устата, храната преминава през глътката и хранопровода. В хранопровода се отварят 2 вида жлези – слюнни, които отделят мукозен секрет и захарни жлези, отделящи амилаза. Хранопроводът се отваря в стомах, в който се извършва механично стриване и химично доразграждане на храната.

В него се отваря и двуделен хепатопанкреас, отделящ храносмилателни ензими. Резорбцията на храносмилателните вещества става в стомаха и тънкото черво. Задното

черво завършва е анус, разположен в задния край на крака.

Дихателната система е изградена от перести хриле – ктенидии. Хрилете са разположени от двете страни на крака, в мантийния жлеб. Вентилирането на мантийната празнина се осигурява от плътното прилепване на мантийния ръб до субстрата и до ръба на крака, което създава затворена система с 2 отвора. Двата отвора се образуват от мантийния ръб, като единият е преден – входящ, през който навлиза водата в мантийната празнина, а другият е заден – изходящ за отделяне на водата.

Кръвоносната система е отворена, съставена от сърце, кръвоносни съдове и лакуни. Сърцето има 2 предсърдия и 1 камера и е разположено в перикардиум. От камерата на сърцето напред излиза аорта, която се отваря на главовия синус. От последния води началото си висцерална артерия Съдовата система е слабо развита и е заместена от лакуни.

Отделителната система при хитоните е изградена от чифтни бъбреци с V образна форма, свързани с перикардиума.

Нервната система е примитивна, съставена от окологълътччен нервен пръстен и 4 нервни ствола.

Сетивните органи са представени от особени образувания – естети. Разположени са по гръбната повърхност на животното и компенсират редуцията на усетни органи по главата. Често групи от естети изграждат прости зрителни рецептори по повърхността на черупката. Ръбът на мантията е осеян с оцели и рецептори (осезателни). Около хрилете се разполагат хеморецептори – епибранхиални брадавици. В устната празнина под радулата се разполага вкусов орган – субрадуларен естет.

Половата система е просто устроена, изградена от чифтни или нечифтна полова жлеза, която не е свързана с перикардиума, чифтни полови проводници и отвори. Хитоните са разделнополови животни, с малки изключения. Оплождането е външно в мантийната празнина, а яйцата се отделят поединично или на групи. При живораждащите видове оплождането е вътрешно. Развитието е с ларва – трохофора, която за разлика от

всички останали молуски метаморфозира направо във възрастно животно.

КЛАС МОНОПЛАКОФОРИ. Обединява най-примитивните черупчести мекотели. Черупката им е нискоконична със закривен връх. Тя е продукт на мантията, която обвива тялото на животното. Тялото е разделено на глава, труп и крак. Главата е малка, редуцирана. Устата е разположена коремно. Кракът е с форма на широко стъпало, снабден с 8 чифта метамерно разположени мускули, които го прибират навътре – ретрактори.

Между мантията и крака е разположена мангийната празнина. Характерно за сърцето е, че се състои от два чифта предсърдия и 2 камери, разположени от двете страни на червото. Нервната система е устроена по типа на амфинеурите. Половите жлези при неопилините са 2 чифта. Гонодуктите им се свързват с метанефридите. Неопилините са разделнополови животни. Оплождането е вътрешно, а развитието – с планктонна ларва с асиметрична черупка, която след метаморфоза става билатерално симетрична.

Моноплакофорите са бавно подвижни или прикрепени дълбокоморски животни.

КЛАС ОХЛЮВИ (GASTROPODA). Гастроподите са предимно водни обитатели, морски и сладководни, но част от тях са преминали към сухоземен начин на живот. Те са единствената група сред Mollusca излезнали на сушата. Характерна особеност за гастроподите е загубването на билатералната симетрия, следствие на което вторично явление е наличието на асиметрия на тялото. При някои представители има мнима билатерална симетрия, която засяга само външния скелет. Асиметрията на тялото се дължи на уникалното явление – торзия, което се среща само при охлювите и на завиване на черупката, при което трупа следва съответните завивки. Торзията е завъртане на висцералната торбичка (трупа) на 180° спрямо главата и крака, в резултат на което мантийната празнина отива напред, а плевровисцералните конективи се кръстосват. При това десните органи на мантийния комплекс се редуцират, а тези от лявата страна се характеризират с усилено развитие.

Черупката на гастроподите е едноделна и е разположена върху гръбната страна на животното. Тя е продукт на мантията и е изградена от 3 пласта. Най-външният пласт е от органично вещество, конхиолинов пласт – *periostracum*. Средният пласт е изграден от калциев карбонат и се нар. *ostracum*. Съставен е от хексагонални призми, разположени перпендикулярно на повърхността на черупката. Вътрешният пласт – *hypostracum* също

е варовиков, но е изграден от ламели – плочки, разположени успоредно на нейната повърхност. С растежа на животното черупката нараства по обем с участието на ръба на мантията и на дебелина – с цялата и външна повърхност. Единият край на черупката завършва сляпо и се нар. връх-арех, а на другия край е разположен отвора – aperture. Между тях се намират завивките – *spirae*. Повечето охлюви имат турбоспирални черупки, на които отделните завивки лежат в различни плоскости. Има и такива с планиспирални черупки, при които завивките лежат в една плоскост, а черупките на някои видове са с формата на калпаче. При спиралнозавитите черупки първите спира се нар. ембрионални, тъй като са образувани още в зародиша.

При допирането на завивките една до друга на външната страна са съединени с шевове, а вътрешните стени могат да образуват кухо или плътно стълбче. Отворът на колумелата се нар. пъп и е изразен по различен начин според характера на образуваното стълбче. Завиването на черупката може да бъде по посока на часовниковата стрелка или обратно. Дяснозавита (дексотропна) е черупка, поставена с върха нагоре и апертура към наблюдаващия, чийто отвор се намира в дясно от оста на завиване, при лявозавита (лейотропна) - отворът е отляво на оста на завиване. При някои гастроподи отворът на черупката има капаче – *operculum*, което е изградено само от конхиолиновия пласт на черупката. При неблагоприятни условия на средата отворът може да се затваря само с временно капаче – *epiphradium*.

Черупката на охлювите се образува още в ларвния стадий. Изградена е от 3 основни пласта и се нар. протоконх. Формата на черупката е различна нискоконична, висококонична, с форма на “витло”, плоскоспираловидна и т.н. Според степента на развитие, черупката може да бъде добре развита и да прибира цялото тяло на животното или частично закърняла, така че не покрива изцяло тялото. Тялото на гастроподите е ясно разделено на глава, труп и крак.

Кожата на охлювите е богата на кожни жлези. Има слюзести кожни жлези, които отделят слюзест секрет, подпомагащ движението. Съществуват и пурпурни жлези, отделящи червен секрет. Мантията образува различно развита мантийна празнина. Ръбът на мантията, заграждащ апертурата се нар. перистом.

Главата е добре обособена. Тя е отделена от трупа чрез леко прищъпване – шийка. Върху главата са разположени устата, очите и 1-2 чифта пипала. Първият чифт има осезателна функция, а на върха на втория се разполагат очите.

Трупът при една част от низшите гастроподи е билатерално симетричен и неясно отграничен от крака. При повечето охлюви симетрията е нарушена от спирално завъртане и той е асиметричен. Мантията, която обвива трупа, не е плътно прилепнала по цялата повърхност към него и образува мантийна празнина с разположения в нея мантиен комплекс от органи.

Кракът е мускулест, като по форма и степен на развитие силно варира в зависимост от начина на живот на охлювите. При пълзящите гастроподи кракът е добре развит, с широка и плоска част за пълзене – оформя се широко стъпало. При много видове в него се намира педална жлеза, която се отваря в дъното на браздата, разделяща крака от главата. Отделената от нея слуз изсъхва бързо и оставя характерна следа. Движението се осъществява в резултат на вълнообразното съкращаване на мускулите на стъпалото отзад напред. Всяка вълна представлява миниатюрна крачка. Контракциите се съпътстват с промени в тургурното състояние на крака, дължащо се на промени в количеството на хемолимфата в хемоцълните му празнини. Движението се улеснява и от секретата на слюзестите жлези и педалната жлеза.

При плаващите форми, кракът има странични израстъци – parapodia, които действат като весла. При някои охлюви кракът е странично сплеснат и превърнат в коремна перка, а при други слабо подвижни, почти прикрепени гастроподи е превърнат във вендуз. Около крака при някои представители се развива гънка – eipodium, която може да носи палпи или пипаловидни израстъци.

Сред охлювите има типични растителноядни и хищни до всеядни видове, както и филтратори и паразити. Наблюдава се диференциация на предното и средното черво, а задното е недиференцирано. Храносмилателната система започва с уста, устна празнина, глътка, в която се отварят слюнните жлези, хранопровод, стомах, в който се отваря хепатопанкреаса, тънко черво, задно черво, което завършва с анус. Храносмилането е частично вътреклетъчно. Извънклетъчното храносмилане се извършва в стомаха.

Радулата при охлювите е добре развита и разнообразна по форма и начин на функциониране. Представлява кутикуларна мембрана, покрита с много напречни редове от рогови зъби. Тя се разполага върху плътно, подвижно езиково образование - одонтофор. Назад радулата навлиза в радуларно влагалище-ектодермален глътъчен девертикул, постлан с еднослоен епител, който непрекъснато се обновява. Броят на зъбите в напречните редове на радулата силно варира. Освен радулата при някои гастроподи горният ръб, заграждащ устната празнина е превърнат в хитинова челюст.

Срещат се и видове, които имат 2 странични челюсти.

При хищните гастроподи устата, радулата и езофагусът се видоизменят в хобот, който се изхвърля навън и прибира в специално влагалище-хоботна торбичка. Хищниците отделят секрет, който деминерализира черупката на жертвите. Секретът се отделя от жлези, разположени при някои представители в крака, а при други на върха на хобота. Радулата може да има и отровни зъби, секретът на които парализира или отравя жертвата.

Хранопроводът при някои гастроподи образува разширение – гуша, преди да се отвори в стомаха. Гушата играе роля на депо или в нея се извършва механично стриване на храната. Тя може да замества стомаха и в нея се извършва голяма част от смилането под действието на слюнния секрет, съдържащ целулаза.

Характерно приспособление за улавяне на храната при гастроподи е хрущялоподобна пръчица от белтъчно вещество-кристално тяло. То е разположено в особена торбичка в предния дял на стомаха и стърчи навън от нея. Върху белтъчното съдържимо са адсорбирани храносмилателни ензими, предимно диастатични-амилаза. От вътрешната страна торбичката е покрита с ресни, чието трептене предизвиква въртене на свободния край на кристалното тяло. Пръчицата се трие в стената на стомаха и постепенно се изтрива, отделяйки храносмилателни ензими.

При пасивното приемане на храната чрез филтриране на планктона и детритуса слюнните жлези отделят секрет, който само слепва хранителните частици и улеснява придвижването на храната. Храненето се подпомага и от ресничестия епител на хрилете. При ектопаразитните гастроподи в устната празнина се намират хитинови челюсти и стилети. Те притежават силно развит фаринкс, чрез който се изсмуква храната. При ендопаразити, които се хранят с кръв е силно развита глътката, като смукателен орган. Важна роля в храносмилателната система изпълнява хепатопанкреасът, който представлява тръбовидни израстъци на средното черво. Той изпълнява секреторна функция, като отделя ензими; храносмилателна-клетките му фагоцитират и довършват смилането на белтъците вътреклетъчно; резорбционна и функция на депо за резервни хранителни вещества.

При водните представители дишането се извършва с хриле-ктенидии. Всеки ктенидий е изграден от 1 ос с редове от хрилни листчета. Хрилете биват: бипектинатни – изградени

от 2 реда филаменти от всяка страна на хрилната ос. Хрилете могат да бъдат 2 или 1, разположено от лявата страна и монопектинатни – с 1 ред филаменти от едната страна и сраснали по цялата дължина с мантията. Ктенидиите са разположени пред сърцето или след него.

Приспособления за вентилация на хрилната празнина при *Prosobranchia* са ключът и сифоните, които разделят навлизащия от излизащия воден ток. При някои представители се запазва 1 от първичните хриле, а при други-редукцията е пълна и обхваща черупката, мантийната празнина и хрилете, като се появяват акцесорни хриле.

При някои представители, преминали вторично към живот на сушата се появяват нови приспособления, свързани с газовата им обмяна. При пулмонатите хрилете са напълно редуцирани и част от мантийната празнина е превърната в дихателен орган – бял дроб. Тя е напълно затворена с изключение на 1 място в областта на ръба и, където образува дихателния отвор, пневмостома. Дъното на мантийната празнина обикновено е изпъкнало, мускулесто и е превърнато в мускулеста диафрагма, която подпомага вентилирането на белия дроб. Съкращаването на неговите мускули, предшествано от отваряне на пневмостомата води до увеличаване на обема на празнината и навлизане на въздух в нея. Следва затваряне на пневмостома и отпускане на мускулите. При това дъното на мантийната празнина се повдига, обемът намалява и налягането се увеличава. Извършва се газообмен през стените на белодробните кръвоносни съдове. Еволюцията на белодробните дихателни органи е свързана с увеличаване на повърхността на мантийната празнина, чрез тръбовидни вгъвания. Слабо е застъпено и кожното дишане. Към белодробно дишащите спадат и представители, вторично преминали към воден начин на живот, като постепенно се стига до редукция в белодробното дишане и поява на псевдохриле.

Кръвоносната система при гастроподите е отворена. Изградена е от предсърдно-камерно сърце, разположено в перикардиум, кръвоносни съдове и лакуни. Двете предсърдия са запазени при низшите гастроподи, а при останалите-дясното предсърдие е закърняло. Някои гастроподи имат къси и слабо разклонени артериални и венозни стволоче, а при други разклоняването е доста напреднало с добре обособени артерии и вени. При повечето гастроподи венозната кръв се събира в система перивисцерални синуси, обхващащи червото, хепатопанкреаса и половите жлези. От тук част от кръвта попада направо в съдовете, влизащи в хрилете и след това в предсърдието. Така при тях кръвта в сърцето е предимно, но не изцяло артериална. Съкращенията на сърцето имат миогенен характер и зависят най-вече от температурата на средата. Кръвта има и формени елементи – амебовидни левкоцити и при повечето гастроподи и дихателен пигмент – хемоцианин, разтворен в кръвната плазма. При сем. *Pulmonata* дихателния пигмент е хемоглобин.

Отделителната система при гастроподи е изградена от компактни метанефридии, които при низши представители образуват 2, а при висшите-1 бъбрек. Единият край на бъбрека се свързва с празнината на перикардиалната торбичка чрез празнината на перикардиалната торбичка чрез малък реноперикардиален отвор, а другият се отваря в мантийната празнина. Бъбреците са торбовидни и стените им отвътре са силно нагънати и богато кръвоснабдени. Екскрецията е свързана с филтрация от целомната празнина и обратно всмукване и секреция в нефридиите. При водните гастроподи азотсъдържащите екскрети са амоняк и амониеви соли. При сухоземните видове, отделянето на екскрети е под формата на малко токсичната и неразтворима пикочна киселина. Кристалите пикочна киселина се натрупват в секреторните клетки на бъбрека и се изхвърлят навън през определени интервали. Хепатопанкреасът изпълнява и екскреторна функция, като екскретите от него се отделят в храносмилателната система и чрез екскрементите излизат във външната среда.

Нервната система се изменя от проста система от нервни клетки и нервни стволоче до дифузно-ганглиев тип. Тя е съставена от 5 двойки ганглии, разположени в различни части на тялото и съединени чрез нервни стволоче-конективи, церебрални, педални, плеврални, париетални и висцерални. Церебралните ганглии са разположени над глътката и са съединени помежду си с церебрални комисури. Те инервират очите, пипалата, статоцистите и глътката. Педалните ганглии са разположени в основата на крака. Те се свързват помежду си с комисури, а чрез конективи – с церебралните и плевралните ганглии. Педалните ганглии инервират мускулатурата на крака. Плевралните ганглии инервират предната част на мантията. Те са разположени почти на нивото на педалните ганглии и чрез конективи се свързват с церебралните и педалните. В долната част на висцералната торбичка се разполагат чифт париетални ганглии, които инервират хрилете и осфрадиите. Париеталните ганглии се съединяват чрез дълги конективи с плевралните и висцералните ганглии. Висцералните ганглии са близко разположени или се сливат помежду си. Те лежат по-високо във висцералната торбичка и инервират вътрешните органи.

Различията в разположението на нервната система са свързани с торзията на тялото, които засягат плевровисцералните конективи и се наблюдава т.н. хиастоневрия. Тя е свързана с прекръстосване на плевровисцералните конективи, така че намиращите се на тяхното протежение париетални ганглии се изместват като левият ганглий отива надясно под червото, а десният се измества на лявата. Различията в разположението на нервната система са свързани с торзията на тялото, които засягат плевровисцералните конективи и се наблюдава т.н. хиастоневрия. Тя е свързана с прекръстосване на плевровисцералните конективи, така че намиращите се на тяхното протежение париетални ганглии се изместват като левият ганглий отива надясно под червото, а десният се измества на лявата страна на тялото над червото. Такъв тип

нервна система се нар. кръстосана или хиастоневрална. При много гастроподи се наблюдава некръстосана или ортоневрална нервна система, при която хиастоневрия обикновено няма, но десния плевровисцерален конектив е по-къс от левия. Нервната система еволюира в 2 насоки: концентриране и сливане на ганглиите и вторично билатерално разположение на ганглиите и техните конективи.

Сетивните органи са добре развити. Очите са различно устроени-прости зрителни ямки до чашковидни очи с диоптричен апарат и ретина. Разположени са на върха или в основата на пипалата, както и по ръба на мантията. При *Helix pomatia* очите са устроени по типа затворен очен мехур и имат двуслойна роговица, сферична леща, покрита със стъкловидно тяло и ретина от 2 вида клетки-пигментни и зрителни.

Сетивните клетки са разпръснати по тялото в онези части, които не са покрити от черупката. Те са особено много по пипалата, краищата на мантията и т.н. Пипалата са 1 или 2 чифта и изпълняват обонятелна и осезателна функция. При някои *Opisthobranchia* пипалата са разширени на свободния край, а обонятелните органи са големи и се нар. ринофори. Органите за равновесие са 1 чифт статоцисти. Те са с форма на мехурчета, чиито вътрешни стени са покрити със сетивни клетки и реснички. Мехурчетата са запълнени с течност с различен брой статолити-варовикови зърна.

Осфрадиумите са хеморецептори, разположени по ктенидиите и не се срещат при гастроподи с редуцирани хриле. По двете им страни се разполагат гънки или листчета, богато снабдени със струпвания от ганглиозни клетки. Осфрадиумите са добре развити при хищни и всеядни гастроподи, които от големи разстояния могат да определят мястото на плячката.

Половата система при гастроподи е различно устроена. *Prosobranchia* са разделнополови, а *Opisthobranchia* и *Pulmonata* – хермафродитни.

Половата жлеза е нечифтна-семенник или овариум при разделнополовите и хермафродитна при хермафродитни представители. Разположена е в спирално завитата част на висцералната торбичка в близост до хепатопанкреаса. Половите проводници-гонодукти при по-низшите представители са свързани с десния нефридий и половите продукти се отделят навън чрез нефридиалния канал. При половата система на висшите гастроподи мантийната част се диференцира от половия канал. Много хермафродитни видове са протандрични като приспособление срещу самооплождането

и сперматозоидите узряват по-рано. При хермафродитни видове с едновременно узряване на яйцата и сперматозоидите се диференцират морфологично и функционално полови проводници за двата пола.

Оплождането при примитивните гастроподи е външно, но при по-голямата част то е вътрешно. При низшите прозобранхии яйцата са обвити в желатинозна материя, а при всички останали гастроподи са снабдени с белтъчно вещество и вторична обвивка и черупка. Яйцата се снасят поединично или на групи.

Развитието на гастроподите е с метаморфоза или пряко. Има и яйцеживородни видове. Ларвните форми са трохофора и велигер. При низшите прозобранхии трохофорната ларва е свободно плаваща, а при всички останали ларвите се развиват в яйцето. При много морски представители велигеровата ларва е свободно плаваща чрез ресничест орган-велум. Велигеровата ларва има очи, крак, пипала и черупка в началото на спирално завиване. По време на велигеровата ларва се извършва торзията на висцералната торбичка на 180 спрямо главата и крака. При бързото извършване на торзията участва ларвен мускул ретрактор, който от едната страна е свързан с върха на черупката, а с другата-с обособяващия се крак, мантията и предната част на храносмилателната система. При сладководните и някои морски прозобранхии и всички пулмонати двете ларвни форми метаморфозират в яйцето.

Най-голяма промяна в еволюцията на гастроподите е торзията на тялото, която не е свързана със завиването на черупката. Торзията засяга висцералната торбичка, мантийната празнина с мантийния комплекс от органи, които преди настъпването и са били разположени в задния край на тялото, а след завиването са преминали в предния край зад главата. Следствие на торзията храносмилателната и нервната системи са били завити под формата на буквата V. Увиването е станало около надлъжната ос на тялото, обратно на часовниковата стрелка, в гръбо-коремно направление. Този начин на увиване на тялото се наблюдава в ембрионалното развитие на рецентните представители, където първоначално ларвите са билатерално симетрични, а след това претърпяват посоченото увиване.

Торзията е най-силно проявена при низшите представители на подклас Prosobranchia. При Opisthobranchia и Pulmonata торзията постепенно инвулира, настъпва развиване в различна степен, поради което в двата подкласа се наблюдава различна до пълна степен на деторзия.

Според теорията на Неф торзията при гастроподите е била предизвикана от плаващ към пълзящ начин на живот. При прадедните плаващи форми, отворът на черупката е бил насочен напред и центърът на тежестта на тялото е бил в задния му край. При преминаване към пълзящ начин на живот черупката е възпрепятствала движението, следствие на което настъпва торзията. При по-низшите представители увиването е било осъществено чрез мускулесто усилие-физиологична торзия, а при по-висшите-чрез неравномерно нарастване на частта на тялото, която свързва крака с висцералната торбичка. Други схващания обясняват торзията като ларвно приспособяване за бързо прибиране на главата и ресничестия велум в черупката при опасност. Торзията е предизвикала редица изменения и поява на нови приспособления: в съседство с главата се разполагат входящия и изходящия отвор на мантийната празнина, които са дошли близо един до друг; изместват се отворите на храносмилателната система близо до главата. В резултат на торзионните изменения в разположението на вътрешните органи става кръстосване на плевровисцералните конективи-хиастоневрия. По-нататъшната еволюция на охлювите, свързана с пълзящия начин на живот е силно развитие на крака и съответно увеличаване обема на черупката. Нарастването на черупката при завиването и в една плоскост също е затруднявало движението, следствие на което тя еволюира чрез несиметрично, спирално завиване около колумелата. По този начин се появява турбоспирално завитата черупка и върхът и се издавал силно в страни. Така се нарушавала устойчивостта на тялото, поради което върхът отклонил назад и нагоре, и се развила и асиметрията на черупката. Това от своя страна е довело до редуция на мантийната празнина от дясната страна на тялото и до повлияване на органи разположени от дясно, които са закърнели напълно.

КЛАС МИДИ (BIVALVIA). Включва предимно морски, бракични и сладководни обитатели. Особеностите в устройството са свързани със слабо подвижния начин на живот като бентосни животни, обитаващи предимно меки тинести или песъчливи дъна на водните басейни. Някои видове миди са прикрепени към субстрата.

Тялото на мидите е с билатерална симетрия, странично сплеснато и с вариращи размери. То е покрито от двуделна мантия, която образува обширна мантийна празнина. Мантията секретира двуделна черупка. Тя е свързана дорзално с лигамент и ключ. Характерна особеност за бивалвиите е напълно редуцираната глава, във връзка с което при мидите липсват радула, челюсти, очи, тентакли.

Черупката се състои от 2 валви. Те са еднакви, симетрични, овално издути половини, свързани подвижно на гръбната страна.

По състав и структура черупката на мидите прилича на тази при охлювите. Състои се от periostracum, ostracum, hypostracum. Варовитите слоеве са изградени от кристален калциев карбонат под формата на калцит, арагонит, органична материя. Върху всяка половина на черупката има изпъкнала част – пъп (umbo), който е разположен в предната част на черупката. По него се разпознава предния край на валвата, с изключение на някои родове. Двете валви на черупката са свързани гръбно чрез органична връзка – лигамент, който е продължение на периостракума. Лигаментът може да бъде външен, от 2 части-външна и вътрешна или да липсва. Той действа антагонистично на мускулите затварячи на черупката. При повечето бивалвии дорзалният край на черупката има особено образование ключ. Той е образуван от вдлъбнатини и израстъци – зъби, които могат да бъдат различни по брой, големина и форма. При затваряне на черупката, зъбите на всяка валва попадат във вдлъбнатини на другата валва. Така ключът осигурява стабилност на черупката и предпазва валвите от плъзгане. Според формата и подреждането на зъбите и вдлъбнатините има няколко вида ключове. Таксодонтният ключ се състои от много на брой зъби със сходна големина и форма, разположени радиално или в една линия. Хетеродонтният ключ се среща най-често, състои се от 2 или 3 кардинални зъба под пъпа и удължени, латерални зъби от двете страни. Дизодонтният ключ се състои от малки, прости зъбчета в предния край.

Двете половини на черупката се затварят с мускули затварячи –адуктори, които обикновено са 2 – преден и заден. Те могат да бъдат различно развити, за което се съди по отпечатъците – местата за прикрепване към валвите. Различават се 3 категории:изомиария – еднакво развити мускулни отпечатъци, анизомиярия – редуция на предния адуктор и мономиария – предният адуктор липсва, а задният е добре развит и мигрира в средата на черупката. Мускулите-адуктори имат гладки мускулни влакна. При някои видове, плаващи чрез бързо затваряне на черупката, мускулите са изградени и от напречно-набраздени мускулни влакна, които работят при бързото затваряне на черупката, а гладките мускулни влакна поддържат мускулния тонус при продължително затворена черупка.

Мантията е двуделна и изцяло покрива тялото. Ръбът на мантията има 3 гънки: вътрешна, която е мускулеста и най-силно развита, средна гънка, с чувствителна функция и външна, която секретира веществата, образувачи черупката. Мантията плътно прилепва до черупката чрез мускулите на вътрешната гънка. Ръбът на прикрепването на мантийните мускули образува линия върху вътрешната повърхност на черупката- мантийна линия. Тя е тънка ивица, която върви на известно разстояние от ръба на черупката. При някои миди краищата на мантията са свободни-отворена мантия, при други-мантията е затворена. Последната е сраснала по цялата дължина с изключение на сифоните и отвора на крака. Понякога между мантията и черупката попадат външни частици, които се обвиват от мантията в седефено вещество и се превръщат в перли.Тази особеност е характерна за някои морски и сладководни видове

бисерни миди.

Кракът при мидите обикновено е добре развит, странично сплеснат, с редуцирано стъпало, което е свързано със заравянето на животните. Заравянето на мидите се извършва чрез мускулестия крак и с помощта на хидростатичното налягане на хемолимфата в него. Издаването на крака навън от черупката се дължи на напълването му с кръв и работата на 1 чифт мускули протрактори, а прибирането се осъществява с 2 чифта мускули ретрактори и от мускулите на самия крак. Връзката между двете валви е подвижна, като зъбите на ключа са слабо развити или липсват, а лигаментът е силно редуциран. Ровенето на мидите в твърдия субстрат се подпомага и от отделяните от животното химични вещества за омекотяване на субстрата. Сред бивалвиите има прикрепени видове с черупката си непосредствено за подложката или с бисусна жлеза, разположена в крака. Мидите могат да късат бисусните нишки и да се преместват на известно разстояние.

Мантийната празнина при миди е разположена в предния край на тялото, от двете страни на крака. В нея са разположени крака, хрилете, осфрадиите, устата и лабиалните палпи, отворите на отделителната система, аналния отвор и отворите на половите жлези. В зависимост от срастването на краищата на мантията вентилирането на мантийната празнина се извършва по различен начин.

При по-висшите видове, входящия отвор се измества в задния край на тялото, което позволява заравяне на животното с предния си край в субстрата. Образуват се сифони, при което ръбовете на мантията се удължават в различна степен и формират входящ и изходящ сифон. Устройството на сифоните е различно-къси и дълги, еднакви или с различна дължина, слети напълно или само в основата. Сифоните могат да се удължават и прибират чрез сифонални мускули ретрактори и в зависимост от напрежението на водата в мантийната празнина. Мантийната празнина при мидите има важно значение за различни жизненоважни процеси на животното – газообмен, хранене, отделяне.

Храносмилателната система е съставена от уста, хранопровод, стомах, хепатопанкреас, средно черво, задно черво и анус. Устата е разположена на предния край на тялото над основата на крака и зад предния мускул адуктор. Около устата обикновено има 2 чифта лабиални палпи, които са различно развити и се поместват в мантийната празнина. Лабиалните палпи са с форма на пластинковидни образувания и са покрити с ресничест епител, подпомагащ попадането на хранителните частици в устния отвор. Отсъстват радула, челюсти, глътка и слюнни жлези. Устата води в къс хранопровод, който се

отваря в торбовиден, обемист стомах. Задната страна на стомаха образува дълго сляпо разширение, чийто епител отделя прозрачна пръчица – кристално тяло.

Крайт на кристалното тяло стърчи в празнината на стомаха, постепенно се разтваря и подпомага главно смилането на растителната храна. Скоростта на въртене на кристалното тяло също варира.

Стомахът е разделен на гръбна част, в която се отварят хранопровода и хепатопанкреаса и коремна част, в която лежи кристалното тяло. Той е покрит с хитин, с изключение на мястото на отваряне на хранопровода и хепатопанкреаса. Приетата храна е обвита в мукозна материя и попада в гръбната част на стомаха, където мукозното вещество се разтваря и освобождава хранителните частици. От тях по-дребните попадат в каналите на хепатопанкреаса и се фагоцитират, а по-едрите се отделят към червото. част от храната се разгражда извънклетъчно в стомаха под действието на смилателни ензими, отделени от хепатопанкреаса, кристално тяло и стените на стомаха. Използването предимно на фитопланктон е довело до освобождаване от кристалното тяло само на амилаза и целулаза за смилане на въглехидратите и липаза за мазнините. Смилането на белтъците е изключително вътреклетъчно. Вътреклетъчното смилане се извършва в тръбичките на хепатопанкреаса, поради което се оформят 2 водни потока: входящ, носещ хранителните частици и изходящ, който изнася несмлени и неусвоените хранителни частици. Тифлозолиът на червото регулира движението на несмлени хранителни частици. Резорбцията на храната се извършва в стомаха, хепатопанкреаса и тънкото черво. Средното черво излиза вентрално от стомаха, спуска се към крака, прави няколко извивки и се отваря към гръбната страна на тялото, където преминава в задно черво. Дължината на средното черво е голяма. То е постлано с ресничест епител и жлези, отделящи слузеста материя. Ректумът пробива перикардиума и камерата на сърцето и чрез ануса се отваря в мантийната празнина.

Храненето при повечето миди е пасивно, чрез филтриране на водата, която е постъпила в мантийната празнина. При по-низшите представители улавянето на храната става посредством образувания хобот от удължената горна страна на устния отвор и от 1 чифт дълги израстъци. При по-висши представители, тези функции се осъществяват от хрилете и лабиалните устни дялове. Във връзка с това хрилете са придобили редица приспособления, които им позволяват да извършват и тази функция – нишките се удължават, а броят им значително се е увеличил. Сортираната храна се разделя на 2: По-дребните частици се насочват към устата, а по-едрите се отстраняват чрез излизащия воден поток от мантийната празнина.

Дихателната система при мидите е изградена от различни по устройство хриле – ктенидии. Хрилете са 1 чифт и се разполагат от двете страни на крака, като разделят мантийната празнина от всяка страна на гръбна или изходяща камера и на по-голяма коремна или входяща камера.

При най-низшите бивалвии от разред Protobranchia ктенидиите са двойно перести. Съставени са от 1 ос, върху която са разположени в 2 реда триъгълни хрилни листчета – гребенести хриле.

При някои хрилните листчета силно се удължават и се превръщат в хрилни нишки. Нишките са прегънати, като съседните са свързани с реснички. Това са т.н. нишковидни хриле. Съществуват и плочести хриле. Всяко хрило представлява двойни решетъчни пластинки, при които съседните нишки са свързани с тъканни връзки. При разред Septibranchia хрилете са закърнели и са превърнати в 1 чифт мускулни пластинки с отвори, които разделят входящите и изходящите камери на мантийната празнина, а газовата обмяна изцяло е поета от мантията.

Кръвоносната система е отворена. Състои се от сърце, артериални и венозни съдове, лакуни и синуси. Сърцето е съставено от 2 предсърдия и 1 камера и е артериално. Разположено е на гръбната страна на тялото и при една част от мидите лежи в перикардиален синус. При повечето представители камерата на сърцето е пронизана от задното черво. При низшите представители камерите също са 2 и има наличие на 2 сърца, което показва, че зачатъците на сърцето първоначално се залагат като чифтни, а по-късно двата зачатъка се сливат в областта на камерите и двете странични предсърдия. От камерата излизат 2 аорти – предна и задна. Предната аорта минава дорзално и носи кръв към предната част на мантията, крака и някои вътрешни органи, а задната – минава вентрално и се разделя на 2 клона. Тя носи кръв към задната част на мантията. От артериите кръвта попада в система от лакуни и накрая се събира в надлъжен нечифтен венозен синус и през венозната система на бъбреците се влива в чифтни хрилни артерии. Пътят на кръвта следва най-общия план на кръвообращението на молуските: сърце, артериални съдове, синуси, тъкани, синуси, венозни съдове, нефридии хриле или направо хриле и сърце. Дихателният пигмент, който може да съдържа кръвта е хемоцианин, по изключение може да бъде хемоглобин. Отделителната система при бивалвиите се състои от чифт бъбреци, които лежат в задната половина на тялото, малко по-ниско от червото. Те имат форма на V-образни удължени тръбовидни торбички с жлезисти стени. Едното рамо се отваря в перикардиалния синус, а другото, след като образува разширение – пикочно мехурче, се отваря във вътрешните супрабранхиални канали на мантийната празнина. При сладководните миди отделителните органи имат и осморегулаторна функция и екскретират голямо количество вода. Отделителна функция изпълнява и кеберовият

орган, който представлява жлезисто удебеление на стените на перикардиума. Кеберовият орган се съобщава с перикардиалната торбичка, така че продуктите на отделяне минават през перикардиума и се изхвърлят чрез бъбреците навън.

Нервната система е съставена от 3 чифта ганглии. Цереброплевралните ганглии се образуват от сливането на 2 чифта ганглии. Цереброплевралните ганглии са свързани с комисури и разположени над хранопровода. Те инервират предния адуктор, устните дялове и мантията. От тях излизат 2 чифта нервни върви, които ги свързват съответно единия с висцералните, а другият чифт с педалните ганглии. Педалните ганглии са разположени в крака и го инервират. Висцеропариеталните ганглии лежат вентрално на задния адуктор и го инервират, а също така сифоните и мантията.

Сетивните органи при мидите са слабо развити, което е свързано със слабо подвижния ровещ начин на живот. Най-добре са развити статоцистите и осфрадиумите. Статоцистите са разположени в крака в съседство с педалните ганглии. Те са под формата на кожни вдлъбвания, които съдържат голям брой малки статоцисти или 1 голям статацист. При висшите представители са напълно затворени, а при по-низшите са запазили връзката с външната среда. При прикрепените видове миди статоцистите са редуцирани. Осфрадиумите са съставени от групи чувствителни клетки, разположени в основата на хрилете. Осфрадиумите са свързани с осфрадиални ганглии. Очите при мидите са различни – от пигментни петна до сложно устроени зрителни органи с диоптричен апарат, който по устройство се доближават до тези на гръбначните животни. Очите се разполагат по целия ръб на мантията, по ръба на сифоните и т.н. Като осезателни органи се явяват отчасти устните дялове, различните пипаловидни придатъци по ръба на мантията и краищата на сифоните.

Половата система е просто устроена. Мидите са разделнополови животни, с малки изключения. Половите жлези са чифтни, разположени в паренхима над основата на крака, между извивките на червото. Половите проводници са къси и се отварят в началото или края на нефридиалните канали. При по-висшите бивалвии половите проводници се отварят със самостоятелни полови отвори в мантийната празнина. При хермафродитните видове половата жлеза е разделена на 2 дяла, всеки от които функционира като мъжка и женска.

Оплождането при бивалвиите може да бъде външно – в мантийната празнина или външната среда и вътрешно – в половите канали.

Развитието е с метаморфоза, като при повечето морски представители преминава през трохофорна и велигерова ларва. При развитието на трохофорната ларва черупката първоначално се залага на гръбната страна като цяла пластинка, която по-късно се прегъва по средата и става от 2 валви, а мястото на прегъване се запазва във вид на лигамент. Велигеровата ларва има добре развита двуделна черупка, която покрива цялото тяло на ларвата. Велумът на ларвата бързо се разпада и отхвърля. Устройството на велигеровата ларва е близко до това на възрастните миди. След известен период на планктонен начин на живот велигеровата ларва пада на дъното и постепенно се превръща в млада мида.

При сладководните видове от сем. Unionidae развитието е с особена ларвна форма – глохидиум. Яйцата се отлагат върху хрилете на мидата и от тях се излюпват глохидиумите. Те водят паразитен начин на живот под кожата на риби, където ларвата образува циста. Когато риба премине наблизко край мидата, последната затваря полуотворената си черупка, при което водата от мантийната празнина, заедно с намиращите се там глохидиуми се изхвърлят навън. част от изхвърлените глохидиуми се закрепват върху тялото на гостоприемника. С бисусната лепкава течност те се залепват за тялото на рибата и при затваряне на черупката се забиват в кожата. Получава се раничка, в която глохидиумът попада. Паразитният начин на живот на глохидиумите продължава до 30 и повече дни и метаморфозата отчасти се извършва под кожата на рибата. При завършване на развитието оформената млада мида разкъсва цистата и пада на дъното. Някои сладководни миди дават до 3 милиона глохидиума.

КЛАС ЛОПАТОНОГИ (SCAPHOPODA). Обединява морски мекотели с ровещ начин на живот. Лопатоногите са наричани често “морски зъби” поради формата на черупката, която прилича на бивен зъб.

Тялото е удължено и има билатерална симетрия. То е разделено на неясно обособена глава, труп и крак.

Черупката на скафоподите е дълга, с конусовидна форма, леко извита на една страна и отворена от двата края. От предния по-широк край на черупката се подават навън главата и кракът.

Главата представлява къс коничен израстък, на върха на който е разположена устата. Върху главата има многобройни дълги и тънки пипала – каптакули, които служат на

животното за търсене и улавяне на храната. Всяко пипало завършва с удебеление, в което има множество жлезисти клетки, отделящи лепкав секрет. Пипалата се заравят в пясъка и тинята и по задебелената им част полепват хранителни частици и дребни планктонни организми, които се използват за храна.

Мантията обгръща тялото от всички страни. На коремната страна по протежение на тялото е разположена мантийната празнина, която следва формата на черупката и е отворена от двата края. Ресничестият епител на мантията подпомага вентилацията и движението на водата в мантийната празнина. Водата навлиза от задния, по-тесен отвор на черупката, а след това посредством контракции на мантията се изхвърля навън през същия отвор.

Кракът при скафоподите е разширен на върха, а в основата му има чифт странични пластинки. При някои видове той е силно удължен и завършва със зъбчат край, а при други е редуциран. При придвижване, кракът придобива лопатовидна форма, с която дълбае субстрата и вмъква тялото след него.

Храносмилателната система има добре развити челюсти и радула, които подпомагат поглъщането на храната. Стомахът и хепатопанкреасът са разположени по средата на тялото. Червото след няколко извивки се отваря в мантийната празнина посредством ануса.

Дихателна система не се развива, тъй като дихателните органи хриле са редуцирани. Газообменът се извършва чрез дифузия в мантийната празнина посредством особени образувания на мантията.

Кръвоносната система е от лакунарен тип. Сърце липсва, а в съседство с ректума има пулсиращ синус. Циркулацията на кръвта се извършва благодарение на ритмичното съкращаване на крака.

Отделителната система при скафоподите е съставена от 1 чифт метанефридии, които се отварят в мантийната празнина в съседство с ануса.

Нервната система е представена от 3 чифта ганглии – церебрални, педални и висцерални. Освен тях често има и плеврални ганглии и такива, инервиращи глътката и хеморецепторните органи.

Сетивните органи са слабо развити. Очи и осфрадиуми липсват. Имат статоцисти.

Половата система е просто устроена. Скафоподите са разделнополови животни. Половата жлеза е единична, разделена чрез прищъпвания на дялове, заемащи задния край на тялото. Половите продукти се изнасят навън чрез десния нефридиален канал.

Оплождането е външно. Развитието е със свободноплаващи ларви – трохофора и велигер.

КЛАС ГЛАВНОГИ (CERHALOPODA). Включва изключително морски безгръбначни животни. Те са най-висшите и сложно устроени представители на типа, което е свързано с активния им хищнически начин на живот. Главногите са предимно пелагични форми, но има и придънни обитатели. Тялото се състои от глава, труп и силно видоизменен крак в пипала и фунийка. То е билатерално симетрично.

Пипалата по време на развитието се залагат коремно зад устата, а в по-късен стадий се изместват от страна на главата и образуват околоустен венец. Броят на пипалата е 8, 10 до 90. При представителите на подклас *Dibranchiata* пипалата имат множество вендузи и мощна мускулатура, което е свързано с движението и храненето на животните. Вендузите при *Decapoda* са с опорен рогов пръстен и лежат върху пипалото на стълбче. При калмарите роговият пръстен е превърнат в кукички или нокти.

Фунийката – *infundibulum* е орган, с помощта на който главногите плуват във водата. Тя представлява видоизменена задна част на крака с фуниевидна форма, обърната с широкия си отвор към мантийната празнина, а със стеснената си част към външната среда. Хомологията и с крака се доказва по коремното и разположение и по това, че при *Nautilus* тя е във вид на тръба, а под формата на жлеб по средната коремна линия и прилича на крака при някои гастроподи.

За произхода на пипалата и фунийката от крака сочи и тяхната инервация ,която се осъществява от педалните ганглии.

Черупката може да бъде: външна многокамерна; вътрешна, обгърната от мантията или редуцирана в различна степен и напълно изчезнала.

Външната черупка при най-примитивните главоноги е планиспирална, многокамерна, разделена чрез напречни минерални септи на камери. Камерите се свързват помежду си чрез отвори, разположени в средата на септите, през които минава тънка връв от жива тъкан – т.н. сифон. Сифонът води началото си от трупа и функцията му е свързана с отделяне на газ в празнините на камерите – хидростатичен апарат, който регулира вертикалното движение на животните. Черупката е изградена от арагонит, конхиолинов матрикс и се състои от 2 пласта: външен порцеланов и вътрешен – седефен. Отвън тя има радиално разположени ивици, оцветени в бяло и оранжево-кафяво. Животното е разположено в последната камера на черупката. С нарастването то се премества напред, а отзад секретира нова септа и образува нова камера, която първоначално е запълнена с течност.

Вътрешната черупка е с конусовидна форма, разделена напречно чрез септи на множество камери и се нар. фрагмокон. При Decapoda черупката се превръща във вътрешен скелет – сепийна кост, която представлява масивна, варовикова пореста структура. На гръбната страна е покрита с рогова пластинка – proostracum, а задната част завършва със сифониална ямка и малък роstrum.

Черупката служи като място за развитие на яйцата. При някои главоноги с редуцирането на черупката се появява прекъснат хрущялен ендоскелет, който измества минералния скелет. Той е под формата на отделни плочки, разпръснати в стените на мантията, по пипалата, фунията и плавниците, в областта на шията между главата и трупа и около мозъка – главова капсула, която функционално съответства на черепа на гръбначните животни.

В мантийната празнина се разполагат хрилете, аналният отвор, половите отвори и осфрадиумите. Аерирането на водата в мантийната празнина се подпомага от мускулните пластове на мантията. Водата навлиза в мантийната празнина през цепковидния отвор, при което кръглите мускули се отпускат, а надлъжните се свиват. По този начин мантийната празнина увеличава обема си и водата я изпълва. След

напълването на празнината надлъжните мускули се съкращават, а цепковидният отвор плътно се затваря. При това положение обемът на мантийната празнина намалява и чрез упражнението натиск водата се изхвърля с различна скорост през фунията. Водата излиза напред, а тялото на животното силно се изтласква назад. Чрез бързото редуване на поемане и изтласкване на водата главоногите плуват с голяма скорост на принципа на реактивното движение. При добрите плувци се развиват странични и задни удължения на мантийния ръб – плавници, които имат хрущялни ребра.

Наличието на пигментни клетки с червени, жълти, сини и черни пигментни зърна в кожата на главоногите позволява изключително бързо да се променя цвета на тялото. Пигментните клетки – хроматофори могат да се свиват и разпускат и в зависимост от степента на свиването им по цялото тяло, цветът на животното може да има различни оттенъци. Пигментите на хроматофорите са в черно, жълто, кафяво, червенокафяво и оранжево. Най-едри са тъмните хроматофори, които лежат близо до повърхността на кожата, а най-малки са жълтите. Промените на цвета на тялото са свързани с нервната, хуморалната регулация и зрението.

Смяната на цвета на тялото може да се дължи на луминесциращи симбионтни бактерии или на клетки – фотофори, които отделят светещи вещества. Фотофорите при някои главоноги имат сложно устройство с леща и рефлектори. Светенето на някои представители се дължи на отделяната от тях луминесцираща мастноподобна течност.

Храносмилателната система е сложно устроена и се характеризира със значителна диференциация. Състои се от уста, устна празнина, глътка, хранопровод, стомах, двуделен черен дроб, тънко черво, задно черво и анус. Устата е обградена от всички страни с пипала. Устната празнина е добре развита и заградена от кожна гънка – букална устна, която затваря устата при попадане на храна в нея. Радулата е добре развита. Езикът с радулата са разположени в мускулестата глътка, която е силно развита и има кълбовидна форма. Функцията на радулата е свързана главно с поемането, стриването и пренасянето на храната. Първостепенна роля имат роговите челюсти – горна и долна, които са мощни, с формата на клюн. С тях главоногите захващат и разкъсват жертвата. В глътката се отварят каналите на 1 или 2 чифта слюнни жлези. Секретът съдържа смилателни ензими за разграждане на въглехидратите и белтъците, а секретът на втория чифт слюнни жлези съдържа и отрова. При нападение или защита главоногите нанасят удар с клюна и изливат в раната слюнка с отровен секрет. Хранопроводът е дълъг, при *Ostocoda* образува разширение – гуша. Той се отваря в мускулест стомах, който при някои представители има дълги, спиралнозавити задънени израстъци – цекуми. В стомаха се изливат секретите на двуделна храносмилателна жлеза – черен дроб, секретът на който има широк спектър от храносмилателни ензими. По протоците на черния дроб има жлезисти

придатъци, отделящи хидролизиращи полизахаридни ензими, поради което носят названието – панкреас. Смилането на храната е изцяло извънклетъчно и се извършва в стомаха и цекума, а резорбцията на смяната храна – в цекума и отчасти в червото.

Тънкото черво води началото си от предната част на стомаха, в близост до хранопровода, следва задно черво, което се отваря с анус в мантийната празнина. В задното черво до аналния отвор се отваря и каналът на мастилена торбичка, която представлява голяма крушовидна мастилена жлеза. Тя е съставена от жлезист отдел, резервоар и дълъг канал.

В жлезистия отдел се образуват гънки, епителните клетки на които се запълват с тъмен пигмент – меланин. Пигментът се съхранява в резервоара при разрушаването на гънките. При силно дразнене секретът на мастилена жлеза се изхвърля през ректума и ануса в мантийната празнина, а след това през фунийката във външната среда, която образува димна завеса около главоногото.

Дихателната система е представена от 1 или 2 чифта хриле – ктенидии. Хрилете са разположени в мантийната празнина симетрично от двете страни на тялото и са двойноперести без ресничест епител. С единия си край хрилете срастват с трупа, а свободните краища са отправени напред. В зависимост от броя на хрилете главоногите се разделят на 2 подкласа: Tetrabranchiata и Dibranchata. При дишането на главоногите участва и мантийната празнина, която е включена в дихателните движения. Високата двигателна активност е свързана директна с респираторния механизъм. Ефективността на дишането се постига с нарастване повърхността на хрилете, чрез нагъване на хрилните листчета и наличието на дихателен пигмент – хемоцианин.

Кръвоносната система при висшите главоноги е почти затворена – кръвта тече по артериални и венозни кръвоносни съдове, множество малки разклонения – капилляри и само в отделни лакунарни пространства. Сърцето има 1 камера и 2 или 4 предсърдия и лежи в перикардиалния отдел на целома, с изключение на октоподите. От камерата излизат 2 аорти – главова, която напред се разклонява към главата и пипалата и висцерална, която назад се разклонява и кръвоснабдява вътрешните органи, дорзалните стени на тялото, плавниците, задното черво и чернилната торбичка. Артериите се разклоняват до капилляри, от които водят началото си вените. При науплиусите се появяват капилляри, но само в кожата, поради което кръвта преминава и през лакуни. При Decapoda капилярна система има не само в кожата, но и в мускулатурата. В главата има обширен главов синус, който събира венозна кръв от главата и пипалата. От него води началото си главовата вена, която се разделя на 2

празни вени, вливащи се в хрилните сърца. Празните вени поемат венозните стволоче от вътрешностите. Минавайки през бъбреците те образуват гроздовидни разширения – венозни придатъци на бъбреците, които служат за пречистване на кръвта от екскрети. Хрилните сърца направляват венозната кръв през съдовете към хрилете. Наситената с кислород кръв в хрилете се отнася в предсърдията на сърцето, откъдето навлиза отново в камерата, т.е. през сърцето минава само артериална кръв. При главоногите има само 1 кръг на кръвообращение, но сърцето им има само артериална кръв. Кръвта на цефалоподите съдържа дихателен пигмент – хемоцианин.

Отделителната система се състои от 2 или 4 бъбрека. Бъбрекът има форма на торбичка, която от едната страна се отваря в мантийната празнина, а от другата посредством реноперикардиален канал се свързва с перикардиалния отдел на целома.

В дъното на бъбречните торбички се разполагат венозните придатъци на празните вени, плътно прилепнали към бъбречните стени и другите по-големи вени. През тях става извличането на непотребните вещества от венозната кръв. Бъбреците изпълняват и осморегулаторна функция. Отделителна функция имат перикардиалните жлези и панкреаса. В хрилете също се извършва екскреция и осморегулация.

Нервната система е силно концентрирана и усъвършенствана във връзка с голямата подвижност и хищния начин на живот. Състои се от централна част или мозък и периферна част.

Мозъкът е разположен в хрущялната капсула. Той е образуван от плътното сближаване на няколко чифта ганглии, клетките на които прилягат непосредствено около хранопровода, поради което животното не може да поглъща храна с големи размери, независимо от активното хищничество. Дорзално са разположени церебралните ганглии, от които излизат нечифтен букален ганглий и нервите за очите.

Плевралните ганглии са странично разположени и от тях излизат мантийните нерви, които се разклоняват на 2. Единият клон се свързва със звездовидния ганглий, който инервира мантийните мускули, а другият – дава множество нерви в мантията и плавниците.

Вентралната страна на мозъка е образувана от педалните и висцералните ганглии. Педалните ганглии се разделят на брахиални, които инервират пипалата и инфундибуларни ганглии. Висцералните ганглии дават началото на висцералните нерви, нерва на главовата вена и тези, инервиращи хрилете.

При главногите бързи плувци във висцералния ганглий се разполага нервен център, който образува т.н. дял на гигантските аксони. Този център инервира система от гигантски моторни неврони, които осъществяват бързи контракции на мускулите на пипалата и мантията. Системата е съставена от неврони от първи, втори и трети разред, като тези от първите 2 реда се свързват помежду си чрез център намиращ се във висцералния ганглий. Невроните от втори и трети разред се свързват помежду си чрез звездовидния ганглий.

Към периферната нервна система спадат система от нерви, единият чифт звездовидни и ганглии, намиращи се във вътрешната повърхност на мантията и стомашния ганглий, разположен в стените на стомаха.

При представителите от Nautilus нервната система има по-опростено устройство. Съставена е от 3 къси нервни дъги една надгълътъчна и 2 подгълътъчни, които се свързват помежду си отстрани на хранопровода.

Сетивните органи са добре развити. Има различни по сложност очи, статоцисти, обонятелни ямички, фоторецептори, осфрадиуми и т.н. Очите по устройство и функция са най-сложно устроените сред безгръбначните животни и се доближават до тези на гръбначните. Окото лежи в хрущялна капсула – склера. Дъното и страните на очния мехур е запълнена със стъкловидно тяло.

Двуслойното епително тяло отделя сферична леща, над която е разположена пръстеновидна кожна гънка – ирис. В средата на ириса има отвор – зеница. В зависимост от интензитета на светлината големината на зеницата се регулира от опорни хрущялни елементи и мускули на ириса. Над ириса има още 1 кожна гънка – роговица. Очите могат да се акомодират. Акомодацията се извършва чрез отдалечаване и приближаване на лещата към ретината, с помощта на мускул. Съкращаването на мускула води до увеличаване на разстоянието между лещата и ретината и окото се акомодира към близки предмети. Очите при главногите се отличават от тези на гръбначните животни по това, че са прави, фоторецепторите са обърнати към

източника на светлина.

Обонянieto при Cephalopoda е много силно развито. При Tetrabranchiata обонятелна функция изпълняват 2 осфрадиума, разположени в основата на хрилете, а при Dibranchiata обонятелните органи се намират в обонятелни ямки на хрущялната капсула под очите. Равновесните органи –статоцисти се намират в главовата капсула. Осезателни клетки има по цялото тяло на главногите, но особено много се разполагат по пипалата. При главноги, живеещи на големи дълбочини, по различни части на тялото има светещи органи, които приличат по устройство на очите. Те излъчват светлина, която е различно оцветена.

Половата система с сравнително просто устроена. Главногите са предимно разделнополови животни, при някои с ясно изразен полов диморфизъм. Половата жлеза има торбовидна форма. Половите канали при Tetrabranchiata са чифтни, а при Dibranchiata – нечифтни. Женската полова система се състои от яйчник, обикновено чифт яйцепроводи и редица допълнителни жлези, отделящи секрет за яйчната обвивка. Мъжката полова система има и семенни мехурчета, в които се образуват сперматофорите и се съхраняват в сперматофорна торбичка – торбичка на Нидхам. Половите отвори се отварят в мантийната празнина.

Оплождането се предхожда от копулация. То се извършва в мантийната празнина или извън нея. Роля на копулационен орган изпълнява 1 от пипалата – хектокотил. При него е характерна липса на вендузи в средната му част и способност да се свива в надлъжна лъжицообразна тръба, с помощта на която мъжките пренасят сперматофорите от торбичката на Нидхам до женския полов отвор в мантийната празнина или до гънка, разположена под устата. Хектокотилът при някои видове може да се откъсне и свободно да намери женския индивид, след което навлиза в мантийната празнина и излива сперматофорите в половия отвор. По-рано намираните хектокотили в мантийната празнина са били смятани за паразити, поради което Кювие им дава название Nectocotylus, което е запазено и до днес за обозначаване на половото пипало на мъжките. При Argonauta хектокотилът има празнина, която се напълва със сперматофори, след което пипалото се откъсва и плува във водата.

Яйцата на главногите имат 2 обвивки –едната образувана от овидуктите, а другата – от секрета на нидаменталните жлези. Оплодените яйца най-често са обвити в обща материя и прикрепени към скали или друг субстрат. При някои видове яйцата са поединично, плаващи. Яйцата са телолецитални, богати на жълтък. Развитието при главногите е пряко. Бразденето е непълно от дискоидален тип. На вегетативния полюс

се образува жълтърна торбичка с хранителна материя, която се изразходва по време на ембрионалното развитие.