

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ

Государственное образовательное учреждение высшего

профессионального образования

«Оренбургский государственный университет»

С.М. ЗАВАЛЕЕВА, Е.А. СИЗОВА, Е.Н. ЧИРКОВА

ЭВОЛЮЦИОННО- ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Рекомендовано Ученым советом государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Оренбургский государственный университет» в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по программам высшего профессионального образования по специальности «Биология», «Биоэкология»

Оренбург 2007

УДК 591.4(075.8)
ББК 28.66 я73
3-13

Рецензент

доктор биологических наук, профессор В.С. Полякова

Завалеева С.М.
Эволюционно-функциональная морфология животных:
учебное пособие/С.М. Завалеева, Е.А. Сизова, Е.Н.
Чиркова. - Оренбург: ГОУ ОГУ, 2007.- 235 с.
ISBN

3 13

В пособии рассмотрены современные научные достижения в функциональной и эволюционной морфологии беспозвоночных и позвоночных животных. Последовательно описываются эволюционные преобразования опорно-двигательной, пищеварительной, дыхательной, кровеносной, выделительной, половой, нервной систем и органов чувств. В книге показана связь строения и функций.

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по программам высшего профессионального образования по специальности «Биология», «Биоэкология»

ББК 28.66 я73

3 1907000000

ISBN

© Завалеева С.М., Сизова Е.А.,
Чиркова Е.Н., 2007
© ГОУ ОГУ, 2007

Содержание

Введение.....	5
1 Основные проявления жизни и системы, их обеспечивающие.....	7
2 Основные законы построения и развития животного организма.....	10
3 Понятие о норме, вариантах и аномалиях.....	12
4 Опорно-двигательная система.....	13
4.1 Преобразование костного остова тела в филогенезе.....	13
4.1.1 Хорда, позвоночник.....	13
4.1.2 Череп.....	22
4.1.3 Скелет парных конечностей и их поясов.....	40
4.2 Типы окостенений и их биологическое значение. Локомоция.....	48
5 Пищеварение и питание.....	50
5.1 Преобразование пищеварительной системы в филогенезе.....	55
5.2 Развитие пищеварительной системы.....	61
6 Дыхание.....	63
6.1 Воздушное дыхание.....	65
6.2 Водное дыхание.....	76
6.3 Экология газообмена.....	84
7 Кровообращение.....	87
7.1 Кровь.....	88
7.2 Кроветворение.....	94
7.3 Строение кровеносных сосудов.....	95
7.4 Закономерности хода и ветвления сосудов.....	102
7.5 Сердце.....	106
7.6 Особенности организации кровообращения в эволюционном ряду типа хордовых.....	109
7.7 Лимфатическая система.....	133
8 Выделительная система. Осморегуляция и экскреция.....	134
8.1 Водно-солевой обмен.....	135
8.2 Механизм образования и выделения мочи.....	141
8.3 Эволюция органов выделения.....	143
9 Размножение и жизненные циклы. Эмбриогенез Личиночное развитие и метаморфоз. Репродуктивная система.....	152
9.1 Размножение.....	152
9.2 Жизненные циклы.....	159
9.3 Развитие.....	160
9.4 Личиночное развитие и метаморфоз.....	171
9.5 Изменения в половой системе в эволюционном ряду хордовых.....	173
9.6 Тип развития. Зародышевые оболочки.....	183
10 Системы контроля жизнедеятельности животного организма. Нервная и гуморальная регуляции. Рецепторы и сенсорные системы....	187
10.1 Нервная регуляция.....	188
10.2 Рецепторы и сенсорные системы.....	195

10.3 Гуморальная регуляция.....	220
11 Основные этапы и закономерности эволюции животного мира.....	224
12 Современное состояние животного мира.....	231
Список использованных источников.....	235

Введение

Морфология животных (т.е. строение и т.п.) и морфология как наука – понятия разные. Знания морфологии животных складываются из разных источников, поскольку они основной объект исследований не только морфологов, но и физиологов, экологов, палеонтологов, ветеринарных анатомов, всех, кто так или иначе связан строением живых организмов. Ежегодно в нашей стране публикуется от 80 до 120 работ, затрагивающих разные стороны морфологии. Однако, во многих из них собственно морфология является подсобной, часто лишь используются морфологические методы, а цели изучения и подходы, используемые при этом (методология), принадлежат другим наукам. Подобные сведения о строении животных должны быть осмыслены морфологами в своем (морфологическом) направлении.

Морфология животных изучает форму, строение и развитие (структурные аспекты) в онтогенезе и филогенезе целых организмов, отдельных их структур и комплексов структур, органов и систем органов как в связи с их эволюцией в определенных экологических условиях, так и с учетом корреляций внутри организма. Понятно, что изучение призвано не только проследить ход эволюционных и онтогенетических изменений, но и вскрывать закономерности их развития и множественных связей друг с другом и со средой. Отсюда вытекает необходимость теснейшей связи с экологией (биологией) и систематикой (филогенетикой) животных.

Морфология животных должна заниматься изучением становления морфологической специфики их в целом и отдельных групп, эволюцией структур с определением направлений и причин специализации в разных линиях развития. Морфофункциональные и эколого-морфологические аспекты призваны вскрывать причины морфологических изменений, объяснять их особенности. Морфофункциональные и эколого-морфологические аспекты призваны вскрывать причины морфологических изменений, объяснять их особенности. Морфология должна быть эволюционной в прямом смысле, т.к. нас интересуют морфологические преобразования в эволюции групп и их причины. На данный момент экологическая морфология оказалась оторванной от сравнительной, т.к. изучаемые объекты всегда рассматривались как ступеньки, ведущие к человеку и не использовался исторический подход в исследованиях. Задача морфолога – дать верную картину развития определенных структур, оценивая их специфику, исходя из собственно морфологии, из известных и новоустановленных закономерностей развития структур, их связей с внешней средой в конкретной группе животных. История отечественной морфологии насчитывает немало блестящих имен, оказавших огромное влияние на последующее ее развитие.

Принято считать, что эволюционная морфология устанавливает связи организма со средой, а функциональная – зависимость строения органов от их функций. На самом деле из четырехзвенной цепи:

- 1) строение организма и его отдельных структур;
- 2) функции обусловившие становление их специфической формы;
- 3) условия протекания функций, обеспечиваемые как органам, так и средой и экологией;
- 4) сама среда и все, что понимается под экологией: - при экологическом подходе должны исследоваться два последних компонента, а при функциональном – 2 и 3 . Оба подхода не могут существовать друг без друга.

Стержнем, вокруг которого должна строиться вся морфология, является эволюционная морфология в узком смысле, т.е. изучение эволюционных преобразований структур, в понимание которых вносят свою лепту и общая морфология и экологическое и функциональное направление морфологических исследований.

К сожалению, вопросы эволюционных преобразований структур резко затрагиваются в работах териологов. Несмотря на отдельные недостатки, ряд исследований по опорно-двигательной, пищеварительной, нервным системам находятся в передовых рядах мировой науки. И есть все возможности к дальнейшему подъему всех сторон морфологии животных.

1 Основные проявления жизни и системы, их обеспечивающие

Каждый организм состоит из ряда функциональных систем органов и аппаратов, обеспечивающих все проявления его жизни и прежде всего реактивность, обмен веществ и размножение.

Реактивность — свойство живой материи не только воспринимать раздражения, исходящие из внешней или внутренней среды, но и отвечать на эти раздражения соответствующей реакцией. Реактивность организма проявляется изменениями двигательной активности, секреторной функции и интенсивности обменных процессов, что находится в зависимости от состояния нервной системы. Таким образом, движение и секреция являются основным проявлением жизни живых организмов, на каком бы уровне своего развития они ни были. Нервная система, находясь в тесной морфофункциональной взаимосвязи со всеми частями и органами тела, осуществляет координацию всей их деятельности, что, в свою очередь, обеспечивает объединение всего организма в единую целостную систему.

Обмен веществ и энергии в организме возможен лишь в определенных физико-химических условиях внешней и внутренней среды, что и обеспечивает их единство. Когда эти условия изменяются, то происходят нарушения обменных процессов, сопровождающиеся заболеваниями или приводящие к гибели организма.

Обмен веществ и энергии осуществляется в организме при активном участии сердечно-сосудистой системы, которая транспортирует от органов пищеварения и дыхания ко всем органам и тканям питательные вещества и кислород, а забирает от них продукты метаболизма к органам выделения. Теплопродукция в организме осуществляется мышечной системой. Регуляция и адаптивная перестройка интенсивности обменных процессов происходят под контролем нервной системы через посредство желез внутренней секреции и сердечно-сосудистой системы.

Размножение обеспечивает преемственность жизни на нашей планете и сохранение определенной численности видов. При ослаблении этой способности или с ее прекращением виды обречены на вымирание.

Для позвоночных свойственно половое размножение. Половые клетки, вырабатываемые в половых железах, содержат в себе всю необходимую генетическую информацию, передаваемую будущему потомству при оплодотворении. Процесс размножения находится под воздействием нервной и гуморальной регуляции. Таким образом, все жизненные процессы, происходящие в организме, обеспечиваются определенными структурами, которые составляют основу его сомы и внутренностей, объединенных между собой сердечно-сосудистой и нервной системами.

Система органов (аппарат) — исторически сложившаяся совокупность органов, находящихся между собой в тесной морфологической и функциональной взаимосвязи и взаимозависимости.

С дидактических (познавательных) позиций под *аппаратом* следует понимать совокупность органов, которые, несмотря на различия в своем строении, топографии и происхождении, объединяются между собой для обеспечения какого-либо определенного жизненно важного процесса в организме (аппарат движения, аппарат пищеварения, аппарат дыхания).

Под *системой* органов следует понимать совокупность органов, имеющих общее происхождение, тесную морфологическую взаимозависимость и выполняющих строго определенную функцию (система органов крово- и лимфообращения, нервная система). Отдельные органы и системы могут входить составными частями в аппарат (мышечная и костная системы составляют аппарат движения; органы мочеотделения и органы размножения объединяются в мочеполовой аппарат).

В организме млекопитающих аппараты и системы органов принято подразделять на *соматические*, составляющие основу тела (*soma*) животного, и *висцеральные*, входящие в состав его внутренностей (*viscera*). Соматические органы и внутренности объединены между собой сердечно-сосудистой и нервной системами.

1 К соматическим органам и аппаратам относятся аппарат движения и общий покров.

Аппарат движения — состоит из костной и мышечной систем, которые обеспечивают функцию перемещения тела в окружающей среде, защиту тела и выполнение тех жизненных процессов, связанных с обменом веществ и размножением.

Общий покров — служит наружной оболочкой тела животного и не только выполняет защитную роль от вредных воздействии внешней среды, но и обеспечивает с ней тесную взаимосвязь через многочисленные рецепторы, а также участвует в обеспечении обмена веществ (газообмен, терморегуляция и выведение продуктов метаболизма). К общему покрову относится кожа и ее производные (волосы, перья, мякиши, роговые образования и железы кожи).

2 К внутренностям — относятся органы, объединенные в пищеварительный, дыхательный и мочеполовой аппараты.

Пищеварительный аппарат — обеспечивает процессы приема пищи и воды. Пища после механической и химической обработки переводится в водорастворимые питательные вещества, которые затем поступают в кровь и лимфу, а непереваренные частицы корма выводятся из организма во внешнюю среду. К пищеварительному аппарату относятся органы ротоглотки, передней, средней и задней кишок с их внутристенными и застенными железами.

Дыхательный аппарат — служит для поступления в организм из внешней среды кислорода (O_2) и выделения из организма двуокиси углерода (CO_2), воды (в виде паров) и излишков тепла. В состав дыхательного аппарата входят органы, проводящие воздух (носоглотка, гортань, трахея, бронхи), и орган газообмена (легкие), где осуществляется обмен газами между кровью и внешней средой.

Мочеполовой аппарат — подразделяется на системы мочеотделения и размножения.

Система (или органы) *мочеотделения* — обеспечивает выведение из организма продуктов белкового, солевого и водного обменов. В состав органов мочеотделения входят орган мочеобразования (почки) и органы мочевыделения (мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал). Система (или органы) *размножения* служит для обеспечения функции размножения в сохранения жизнедеятельности вида. К органам размножения относятся органы, где происходит развитие половых клеток, или мужские и женские гениталии (семенники, яичники), органы, проводящие половые продукты (семяпроводы, яйцеводы), органы совокупления (наружные половые органы) и у самок еще и орган плодоношения (матка).

3 Системы нейрогуморальной регуляции, или системы жизнеобеспечения, осуществляющие объединение всех систем и органов организма в единое целое и его взаимосвязи с внешней средой. К ним относятся железы внутренней секреции, сердечно-сосудистая и нервная системы:

а) железы внутренней секреции — вырабатывают гормоны, которые, поступая в кровь и, разносясь по организму, участвуют в регуляции всеми важнейшими процессами, происходящими в организме (рост, развитие и обмен веществ). К железам внутренней секреции относятся гипофиз, эпифиз, надпочечник, щитовидная, околощитовидная железы инкреторные образования поджелудочной и половых желез;

б) сердечно-сосудистая система — представлена системой кровеносных и лимфатических сосудов, заполненных кровью и лимфой, выполняющих транспортную и иммунобиологическую функции. В состав сердечно-сосудистой системы входят кровь, лимфа, кроветворные органы, сердце, артериальные, венозные и лимфатические сосуды. Совокупность лимфатических сосудов и лимфоидных образований составляет единую лимфатическую систему;

в) нервная система — выполняет регулирующую, координирующую и объединяющую функции, обеспечивая гармоничную целостность организма и его единство с окружающей средой. Нервная система, функционируя по принципу рефлекса (*reflexus* — отражение), осуществляет всю высшую и низшую нервную деятельность организма. В состав нервной системы входят центральные органы (головной и спинной мозг) и периферические нервы, осуществляющие взаимосвязь центральных отделов с соматическими (соматические нервы) и висцеральными (вегетативные нервы) органами.

С внешней и внутренней средами центральные отделы нервной системы связаны с помощью воспринимающих экстеро- и интерорецепторов, богато представленных в коже, во всех внутренних органах и сосудах, и органов чувств (органы зрения, слуха, обоняния и вкуса), воспринимающих свет, цвет, звук, запах и вкус.

2 Основные законы построения и развития животного организма

Каждый живой организм, несмотря на многообразие и разнообразие своих форм и адаптивных приспособлений к условиям существования и функционирования, в своем строении и развитии подчинен строго определенным биологическим законам.

1 Закон исторического развития. Все ныне живущие растительные и животные организмы, независимо от уровня их организации, прошли длительный путь своего исторического развития, этот закон, впервые подмеченный М. В. Ломоносовым (1747) и сформулированный Ч. Дарвиным (1859), нашел дальнейшее развитие в трудах А. Н. Северцова (1912, 1939) и особенно И. И. Шмальгаузена (1934, 1964), обосновавших монофилетическую теорию происхождения наземных позвоночных.

2 Закон единства организма и среды, впервые четко обоснованный И. М. Сеченовым (1861), гласит о том, что «Организм без внешней, среды, поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него». Без нее многообразие животных форм и различий их строения обусловлено особенностями адаптации организмов к определенным условиям существования и функционирования. Единство организма и среды составляет основу эволюции органических форм, которое обеспечивается нервной системой. Ведущая роль нервной системы в этом процессе выступает как «тончайший инструмент, уравнивающий организм с окружающей средой» (И. П. Павлов, 1927).

3 Закон целостности и неделимости организма. Этот закон выражается в том, что каждый организм является единым целым, в котором все органы и системы находятся в тесной генетической, морфологической и функциональной взаимосвязи, взаимозависимости и взаимообусловленности. Впервые высказанный классиками естествознания еще во второй половине XIII в., этот закон нашел убедительное обоснование в трудах И. М. Сеченова (1866) и особенно И. П. Павлова (1924, 1927).

4 Закон единства формы и функции. В основе жизнедеятельности каждого живого организма лежат физиологические и адекватные им морфологические реакции, которые под воздействием факторов внешней среды и целенаправленного воздействия человека подвергаются изменениям.

Антон Дорн (1875), сыгравший большую роль в развитии зоологии и сравнительной анатомии на принципах дарвинизма, разработал учение о смене функций. Он первый указал пути к исследованию эволюции их жизнедеятельности. В дальнейшем учение Л. Дорна нашло широкое развитие в трудах Н. Клейнберга (1886); Л. Плате (1913), А. Н. Северцова (1912, 1939) и И. И. Шмальгаузена (1934, 1964), которыми указывалось, что каждая часть и каждый орган организма обладает несколькими функциями. Во время исторических преобразований органа одна из функций может получить

преобладающее значение, Другие — исчезнуть или измениться. При всех этих преобразованиях в одинаковой степени участвуют и строение органа, и его отправления; одно всегда определяет другое, г. е. форма и функция образуют неразрывное целое. Этот закон нашел отражение в трудах Ф. Энгельса (1875—1876), впервые опубликованных в России в 1924 г., и дальнейшую научную разработку в трудах П. Ф. Лесгафта, В. П. Воробьева, В. Н. Тонкова и др.

5 Закон наследственности и изменчивости. Наследственность — это исторически сложившееся в процессе смены поколений свойство живых организмов требовать определенных условий для своего развития, роста и жизнедеятельности. Наследственной основой, или генотипом организма, являются гены, обладающие большой устойчивостью и обеспечивающие относительное постоянство (консерватизм) видовых признаков, т. е. обуславливают фенотип живых организмов.

Фенотип — это совокупность внешних и внутренних признаков организма, обусловленных взаимодействием наследственной основы организма с условиями внешней среды. Управляя законами изменчивости (модификационной, мутационной, цитоплазматической), можно изменять не только фенотип организма, но и его генотип, что широко используется в селекционной работе. Знание законов передачи наследственных признаков имеет большое значение в медицинской и ветеринарной практике.

6 Закон гомологичных рядов гласит о том, что «чем ближе генетические виды, тем резче и точнее проявляется сходство рядов морфологических и физиологических признаков:». Этот закон был подготовлен значительным числом исследователей, придававших большое значение изучению гомологичных (сходных по развитию) органов (И. Гете, Ж. Кювье, Внк д'Азир, Э. Геккель, К. Гегенбаур), но нашел свое окончательное оформление в трудах Н. И. Вавилова (1920. 1922).

7 Закон экономии материала и места, согласно которому каждый орган и каждая система построены так, чтобы при минимальной затрате строительного материала они могли бы выполнять максимальную работу (П. Ф. Лесгафт, 1895). Подтверждение этого закона можно видеть в строении всех органов живого организма, и особенно он выражен в строении центральных отделов нервной системы, сердца, почек, печени, обладающих исключительно высокими потенциальными возможностями при выполнении своих функций.

Для всех позвоночных характерны общие принципы построения тела и гомологичных органов, а именно:

а) одноосность, или биполярность, выражающаяся в наличии двух дифференцированных полюсов тела — головного, или краниального, и заднего, или каудального;

б) сегментарность, или метамерия;

в) антимерия (anti — против, meros — часть), двусторонняя, или билатеральная (bi — два, latus — сторона), симметрии, характеризующаяся зеркальным сходством правой и левой половин тела животного. Билатеральная симметрия, как и биполярность, есть отражение развития

прямолинейного, поступательного движения, свойственного большинству хордовых;

г) закон трубкообразного построения. Все системы и аппараты животного организма развиваются как трубчатые образования (пищеварительная, дыхательная, мочевая, половая, нервная). Для большинства трубчатых органов присущ принцип трехслойности. Трубчатые структуры есть результат отражения закона экономии материала и места.

3 Понятие о норме, вариантах и аномалиях

Под нормой строения тела животного понимается гармоническая совокупность структурно-функциональных данных организма, адекватных его окружающей среде и обеспечивающих организму оптимальную жизнедеятельность (Г. И. Царьгородцев).

Норма с точки зрения анатомии — наиболее часто встречающийся вариант строения конкретного вида животных, характеризующийся динамическим соответствием морфологических и физиологических особенностей организма изменяющимся условиям окружающей среды. В рамках видовой нормы и наряду с ней существует возрастная и половая изменчивость форм и строения, которая определяет также общие, но не для всего вида, а для определенной группы животных (популяция, порода) возрастные и половые нормы.

Варианты — разновидности общепринятой нормы, которые могут носить прогрессивные признаки, если они повышают жизненность организма или отвечают требованиям селекции, и регрессивные, когда в них проявляются признаки пройденного пути эволюционного развития. Резко выраженный регрессивный признак называется атавизмом (atavus — предок).

Аномалии — отклонения от нормы, характеризующиеся необычной топографией органов или частей тела, их чрезмерным или, наоборот, слабым развитием, не сопровождающимся глубокими нарушениями жизнедеятельности организма. Отсутствие или сверхкомплектность органов или частей тела животного, приводящие к тяжелым нарушениям всей жизнедеятельности организма или даже неспособности к существованию, носят название уродства. Последние чаще возникают при близкородственных разведениях животных или под влиянием каких-либо тератогенных факторов (повышенная радиация, воздействие химических веществ и т. п.). Наука, изучающая уродства и причины их возникновения, называется тератологией (teratus — уродства).

4 Опорно-двигательная система

4.1 Преобразование костного остова тела в филогенезе

4.1.1 Хорда, позвоночник

Водная среда имеет ряд особенностей, к которым обитающие в этой среде животные должны приспосабливаться. Прежде всего это среда, плотная; ее, удельная, масса сопоставима с таковой тела животных. Это обстоятельство открывает возможность существования форм, «взвешенных» в воде, и оказывает решающее влияние на условия передвижения в водной среде. Водные животные затрачивают мало энергии на создание «плавучести», но много — на преодоление лобового сопротивления плотной среды. Второе важное свойство вещной среды — относительно слабая растворимость в ней кислорода. Дефицит кислорода оказался фактором, направившим эволюцию дыхательной системы водных, животных. Наконец, в водной среде всегда растворено какое-то количество минеральных и органических веществ. Это приводит к закономерным осмотическим взаимоотношениям организма водных животных с окружающей средой и послужило фактором возникновения эволюционного закрепления специфических механизмов водно-солевого обмена и осморегуляции.

Рассмотрение прогрессивной, эволюции водных позвоночных: невозможно без учета эколого-морфологических и экологических приспособлений к свойствам водной среды; выше перечисленных трех классов эти процессы всегда шли в едином комплексе.

Наиболее примитивное строение внутренний скелет имеет у кишечнополостных, у которых он представлен бесклеточными соединительнотканными перепонками, расположенными между эктодермой и энтодермой. У отдельных видов кишечнополостных перепончатый скелет может достигать значительного развития за счет прорастающих в него мезенхимных клеток, не только участвующих в образовании волокнистых структур, но и продуцирующих минеральные соединения в виде извести или кремния.

У головоногих моллюсков соединительнотканый остов в наиболее жизненно важных участках тела (голова, спина, основание плавников) замещается более плотными структурами, напоминающими хрящ.

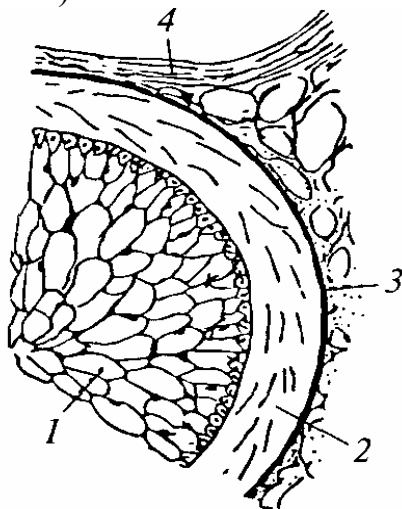
Одна из ведущих черт морфофункциональной организации хордовых — неперенное формирование внутреннего скелета. Он закладывается на ранних этапах их онто- и филогенеза в виде *спинной струны*, или *хорды*.

На более поздних стадиях (онто- и филогенеза) основу осевого скелета позвоночных животных составляют *позвоночник* и *мозговой череп*. Производные соединительной ткани образованы хрящом или костью, в которых накапливаются соли кальция. Хорда же сохраняется в относительно

редуцированном состоянии. В состав опорно-двигательной системы кроме внутреннего скелета входит и соматическая мускулатура.

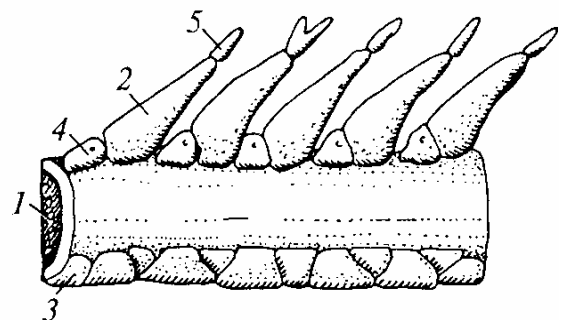
Хорда представляет собой нечленистый веретеновидный тяж, имеющий внутри относительно мягкое студенистое содержимое, образованное сильно вакуолизированными клетками. С поверхности она ограничена волокнистой оболочкой, наружной мембраной и сложенными кольцевыми волокнами. Они придают спинной струне эластичность и способствуют легкому ее изгибанию (рисунок 1). В волокнистой оболочке у низших позвоночных — круглоротых — формируются элементы позвонков в виде метамерно расположенных палочковидных хрящей, прикрывающих с боков нервную трубку. Они омологичны верхним дугам позвонков рыб. Упругость хорды допускает боковые изгибы тела, особенно в его хвостовом отделе, что и лежит в основе локомоции в плотной водной среде. Непарный хвостовой плавник усиливает эффективность движения, а непарные спинные плавники способствуют стабилизации положения тела.

В раннем эмбриогенезе хорда закладывается энтодермально как вырост первичной кишки (или спинной губы бластопора). Продвигаясь вперед, она размещается под нервной трубкой. Эта осевая структура сложилась исторически на ранних этапах филогенеза типа хордовых. Как пожизненная основа осевого скелета хорда сохранилась у современных бесчерепных, круглоротых, цельноголовых хрящевых рыб, двоякодышащих рыб, у кистеперой рыбы (латимерии) и хрящевых ганоидов (осетровых и веслоносов) (рисунок 2).



1 — ткань хорды; 2 — волокнистая оболочка; 3 — наружная эластичная оболочка; 4 — соединительная ткань.

Рисунок 1 - Участок поперечного разреза через хорду личинки миноги



1 — хорда; 2 — верхние дуги; 3 — нижние дуги; 4 — вставочные хрящи; 5 — остистые отростки.

Рисунок 2 - Хорда и позвоночник осетровой рыбы

Эмбрионально хорда закладывается у всех позвоночных. Ее передний конец доходит до гипофизарной воронки, а задний — до основания мясистой лопасти хвоста. У взрослых форм хорда или сохраняется пожизненно, или присутствует в редуцированном виде, замещаясь телами позвонков.

У низших позвоночных хорда четковидной формы, утончаясь внутри тел позвонков и расширяясь между их соседними телами. У ланцетника хорда имеет хрящеподобное строение, в то время как весь остальной остов представлен волокнистой бесклеточной соединительной тканью, которую следует считать предшественницей всем остальным тканям, участвующим в образовании внутреннего скелета позвоночных.

Преобразование перепончатого скелета в хрящевой (хрящевые рыбы), а затем в костный (костистые рыбы, земноводные, рептилии, птицы, млекопитающие) есть отраженное тех адаптивных изменений, которые происходят в опорных тканях животных при усложнении их организации, совершенствовании локомоторных функций и смене среды существования.

У большинства тетрапод (включая человека) во взрослом состоянии хорда представлена только студенистым содержимым хрящевых межпозвонковых дисков.

Осевой скелет позвоночных сложен главным образом скелетогенной тканью, закладывающейся в раннем эмбриогенезе в склеротомах сомитов. С простейшим выражением скелетогенной мезенхимы мы встречаемся у ланцетника, у которого соединительнотканый чехол покрывает с поверхности хорду и нервную трубку и в виде миосепт проникает между мышечными сегментами. Внутренние скелетные образования складываются в *соматический комплекс*.

В теле позвоночного хорду замещает позвоночник, образуя его основную ось. Таким образом, эластичность и гибкость первичной оси — хорды — усиливаются прочностью возникающих позже скелетных структур. Кроме того, элементы позвоночника, разрастаясь от хорды вверх, образуют невральный канал и защищают спинной мозг, а снизу создают защиту крупным кровеносным сосудам в виде гемального канала.

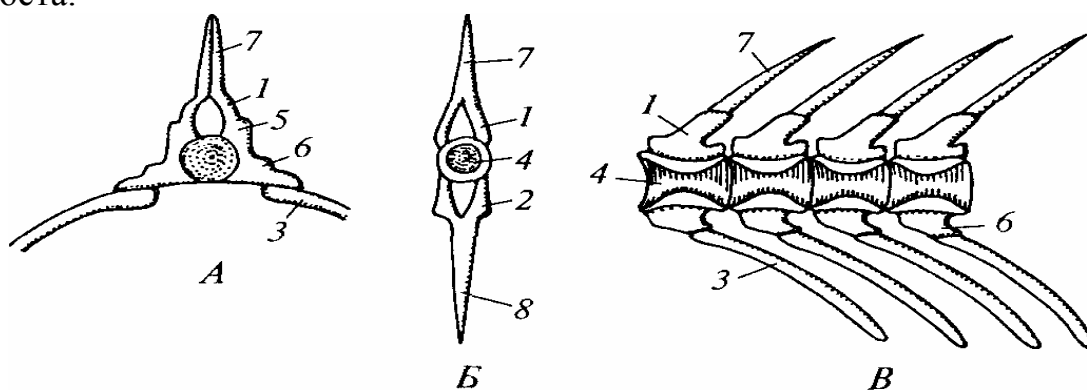
Позвоночник в отличие от хорды — структура, более прочная и сегментированная. Он состоит из позвонков и подразделяется на отделы. У рыб выделяют *туловищный* и *хвостовой* отделы. Разделение позвоночника на туловищный и хвостовой отделы имеет как функциональную, так и морфологическую основу. У наземных позвоночных туловищная часть дифференцируется далее на *шейный*, *грудной*, *поясничный* и *крестцовый*.

Преобразования осевого скелета у хрящевых и костных рыб, повышающие эффективность плавания, шли по двум направлениям: образование позвоночника, состоящего из большого числа подвижно сочлененных позвонков, и его дифференциация на туловищный и хвостовой отделы. Расчленение единого осевого стержня на позвонки способствовало увеличению гибкости тела, т. е. повышению энергичности плавания. При этом основная локомоторная функция от ундуляции всего тела смещается на изгибы хвоста. Это связано с тем, что изгибам тела препятствует возможность

сдавливания внутренних органов, тогда как мускулистый хвост способен развить большую амплитуду движений. Плавание с помощью хвостового плавника используется для длительного перемещения с постоянной скоростью и для совершения бросков, ускорений и быстрых поворотов. У движущихся таким способом рыб хвостовой плавник имеет большую площадь, хвостовой стебель высокий и часто усилен непарными-задним спинным и анальным плавниками.

Структурной единицей осевого скелета является **позвонок** (рисунок 3). Число позвонков, как правило, соответствует числу эмбрионально закладывающихся сомитов.

Позвонки закладываются в соединительнотканной оболочке хорды отдельными парными очагами хрящевой ткани. У хрящевых рыб они в течение всей жизни хрящевые, а у костных в онтогенезе хрящ заменяется костью. В оформленном виде позвонок имеет *тело* и две *дуги*: *верхнюю* (невральную) и *нижнюю* (гемальную). Невральные дуги сомкнуты по всей длине позвоночника, гемальные — только в хвостовой его части, образуя гемальный канал. Верхние элементы позвонков, разрастаясь, охватывают спинной мозг с боков, и смыкаются наверху, остистый отросток. Нижние закладки позвонка дают начало поперечным отросткам, к которым у туловищных позвонков, примыкают, *ребра*, поддерживающие стенки брюшной полости и служащие для прикрепления миомеров. В хвостовых позвонках поперечные отростки смыкаются на брюшной стороне, образуя нижние дуги с гемальным каналом, в котором расположены крупные кровеносные сосуды, снабжающие хвостовую мускулатуру. Образование гемального канала имеет важное значение, поскольку нижние дуги предохраняют сосуды от сжатия при помощи мощных сокращений мышц хвоста.



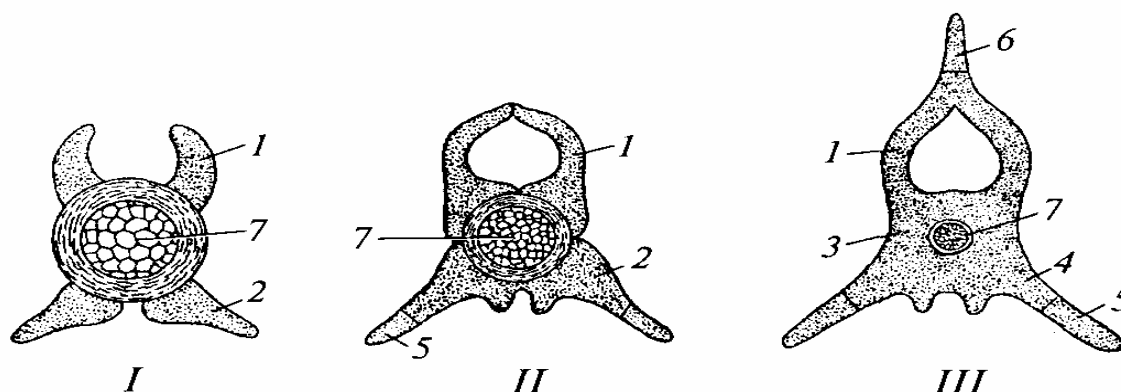
1 — верхние дуги; 2 — гемальные дуги; 3 — ребра; 4 — тела позвонков; 5 — сочленовные отростки; 6 — боковые отростки; 7 — верхние и 8 — нижние остистые отростки.

Рисунок 3 - Позвоночник костистой рыбы в сагиттальном разрезе (B). Отдельные позвонки из туловищной (A) и хвостовой (B) областей

Исторически закладка позвоночника начиналась с дуг позвонков. Усиление соматического комплекса среди современных позвоночных обнаруживается впервые у круглоротых: их миосепты укреплены

коллагеновыми волокнами. В туловищных сегментах тела миног вблизи хорды есть маленькие парные хрящи — зачатки невральных дуг (рисунок 4). У миксин их находят только в хвостовой части тела. У хрящевых рыб (акул) парные верхние хрящи смыкаются в невральные (верхние) дуги и образуют спинномозговой канал. Нижние пары хрящей смыкаются у них в хвостовой части, образуя гемальный канал.

Основания всех первичных складок формируют охватывающее хорду *тело позвонка*. У хрящевых рыб хорда сохраняется в течение всей жизни, заполняя канал, пронизывающий тела позвонков, а между ними линзообразное пространство, образованное вогнутыми поверхностями соседних позвонков. Частично сохраняется она и у низших костных рыб, а у высших групп этого класса (костистые рыбы) полностью вытесняется костными телами позвонков.



I — верхняя дуга; *2* — нижняя дуга; *3* — тело позвонка; *4* — поперечный отросток; *5* — ребро; *6* — остистый отросток; *7* — хорда.

Рисунок 4 - Последовательные стадии развития (*I—III*) туловищного позвонка акулы (поперечные разрезы, по И. И. Шмальгаузену)

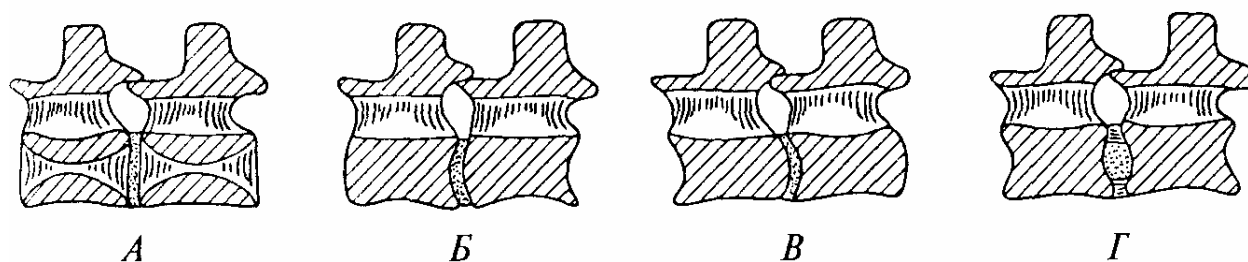
Тела позвонков по форме весьма разнообразны. У круглоротых роль осевого скелета выполняет хорда и тела позвонков отсутствуют. У акул эти тела имеют вид двояковогнутых коротких цилиндров (*амфицельные*) (рисунок 5). Они образованы концентрическими слоями хряща вокруг хорды внутри ее волокнистой оболочки. Клетки скелетогенной мезенхимы проникают через поры в наружной мембране хорды и вызывают обызвествление волокнистой оболочки. Так формируется одна — внутренняя — часть тела позвонка. Другая часть образуется путем разрастания оснований верхних и нижних дуг.

У двоякодышащих рыб, латимерий и осетровых тела позвонков образованы только хрящевыми основаниями дуг, поэтому хорда сохраняется как основная ось тела в виде толстого тяжа без перехватов.

Тела позвонков костистых рыб, тоже амфицельные по форме, образованы костной тканью, заместившей хрящ. Между собой позвонки соединяются через студенистую подушку — остаток хорды.

Среди тетрапод амфицельные позвонки есть у примитивных хвостатых амфибий, некоторых ящериц, у гаттерий. У большинства наземных позвоночных и некоторых рыб между позвонками развивается в виде дисков замещающий хорду *хрящ*. Внутри дисков заключено желеобразное ядро —

остаток хорды. Суставная щель между позвонками ориентирована по-разному. В *опистоцельных* позвонках она выпуклая, причем выпуклость направлена вперед (высшие хвостатые амфибии, панцирная щука), в *процельных* позвонках (бесхвостые амфибии, высшие рептилии) выпуклость обращена назад. Тела *гетероцельных* позвонков птиц имеют сложную седловидную форму. Наконец, *платицельные* позвонки млекопитающих имеют плоские сочленяющиеся поверхности. Их межпозвонковые диски состоят в основном из кольцевидного волокнистого хряща, придавая позвонкам взаимную подвижность и гибкость.



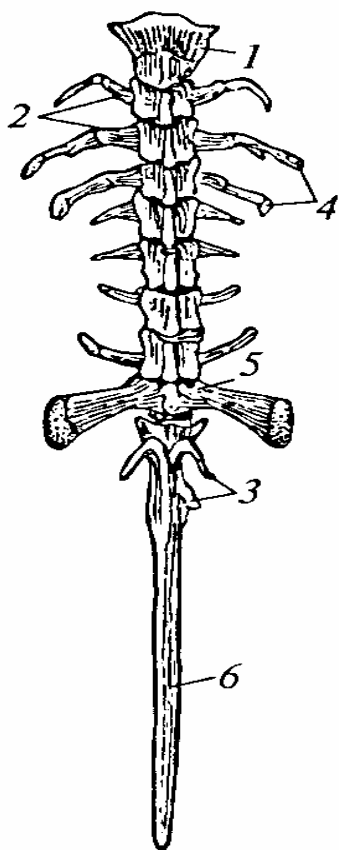
А — примитивный амфицельный; *Б* — опистоцельный; *В* — процельный; *Г* — ацельный (предшественник платицельного).

Рисунок 5 - Различные типы позвонков у позвоночных (схемы сагиттальных разрезов; передние концы обращены влево)

В туловищной части позвоночника у всех костистых рыб и наземных позвоночных развиваются **ребра**. Туловищные позвонки костистых рыб несут ребра от затылочной кости черепа до основания хвоста.

Различают *верхние* и *нижние* ребра. Их структура и эмбриональная закладка неоднозначно объясняется специалистами. Согласно одним авторам (А. Ромер, Т. Парсонс, 1992), верхние ребра развиваются из мезенхимы сютеротомов, расположенной рядом с телами позвонков, а нижние — из мезодермы боковой пластинки. Их считают гомологами гемальных дуг. По мнению других (Ф.Я.Дзержинский, 1998), нижние ребра формируются в эмбриогенезе из хряща вблизи тел позвонков и растут центробежно от позвоночника к периферии. Верхние же не имеют хрящевого предшественника. Они формируются в покровных тканях и растут от периферии к центру (центростремительно).

К позвонку ребро прикрепляется головкой. У наземных позвоночных головка раздвоена. Один выступ — истинная головка — прикреплен к нижней дуге или непосредственно к телу позвонка, другой — бугорок — соединен суставом с основанием верхней дуги (поперечным отростком).



1 — шейный позвонок;
2 — поперечные отростки туловищных позвонков; 3 — поперечные отростки хвостовой области; 4 — ребра; 5 — крестцовый позвонок; 6 — уростиль.
Рисунок 6 — Позвоночник бесхвостой амфибии

Круглоротые ребер не имеют. Считают, что короткие ребра акул принадлежат к нижнему ряду. У многоперов и большинства костистых рыб есть и верхние, и нижние ребра. Они укрепляют мускулатуру, ограничивающую полость тела. Некоторые костистые рыбы имеют только нижние ребра. Ребра тетрапод, вероятно, соответствуют верхним ребрам рыб (А.Ромер, Т. Парсонс, 1992). Полагают, что у предков тетрапод ребра присутствовали на всех позвонках от головы до основания хвоста.

У кистеперых рыб имеются как нижние, так и верхние ребра. Для большинства хрящевых и костистых рыб характерно наличие нижних, для низших наземных позвоночных — только верхних, а для высших позвоночных — только нижних ребер. Вершина гемальной дуги (особенно у селажий и осетровых рыб) продолжается в *нижний остистый отросток*.

У современных наземных позвоночных ребра развиты по-разному. Шейные ребра у рептилий укорочены, у птиц и млекопитающих они прирастают к позвонкам. Ребра грудного отдела у современных бесхвостых амфибий сильно редуцированы и даже могут отсутствовать вовсе. У хвостатых они не достигают грудины и раздвоены на дистальном конце (рисунок 6). У безногих ребра развиты хорошо.

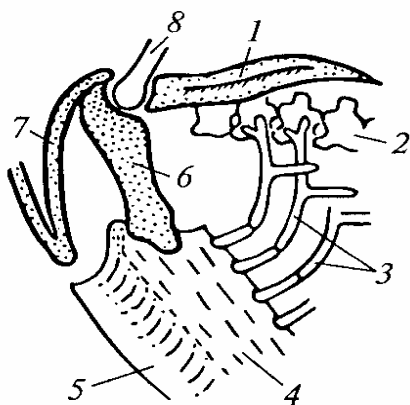
У большинства настоящих наземных животных ребра утолщенные и дугообразно изогнутые. Они обеспечивают опору туловища на плечевой пояс. За счет соединения вентральных концов нижних ребер образуются парные хрящевые пластинки, которые, срастаясь

между собой, образуют *тело грудины*. У рептилий, птиц и млекопитающих грудные ребра связаны с грудиной и образуют с ней *грудную клетку*. Грудная клетка защищает внутренние органы и участвует в механизме легочного дыхания. У рептилий (ящериц, крокодилов) грудные ребра обычно имеют два сегмента — проксимальный (верхний) окостеневший и дистальный (грудинный) хрящевой. Подвижный сустав между этими сегментами позволяет грудной клетке расширяться и сжиматься. У змей грудная клетка отсутствует вторично. Грудные ребра у черепах (8 пар) прочно сращены с прилегающими к ним сверху пластинами карапакса.

Грудные ребра крокодилов, клювоголовых и птиц имеют крючковидные отростки для прикрепления мышц (рисунок 7). Это создает (особенно птицам) высокую эффективность расширения грудной клетки при вдохе.

У млекопитающих 10 пар истинных ребер соединены с грудиной посредством реберных хрящей. Лежащие за ними 2 — 3 пары «ложных ребер» с грудиной не связаны.

Поперечные отростки поясничных позвонков закладываются эмбрионально как ребра. В хвостовом отделе ребра отсутствуют.



1 — лопатка; 2 — позвоночник; 3 — ребра; 4 — грудина; 5 — киль; 6 — коракоид; 7 — ключица; 8 — плечо.

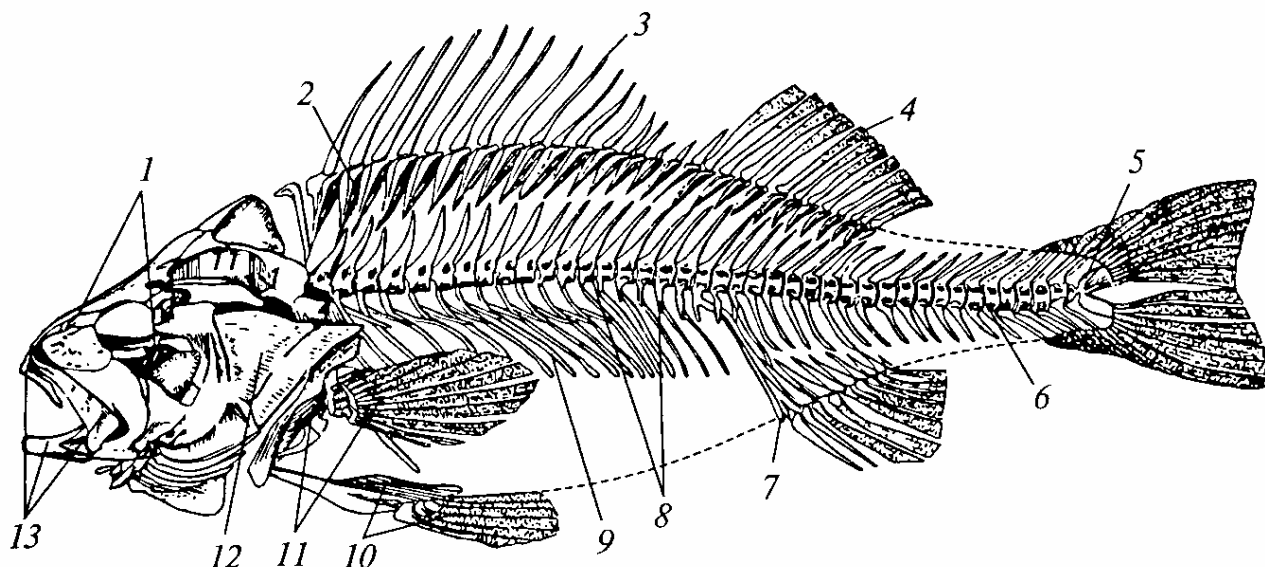
Рисунок 7 - Грудные ребра птиц

Отделы позвоночника. Как сказано выше, в позвоночнике рыб выделяют два отдела — *туловищный* и *хвостовой* (рисунок 8). Голова и туловище у них взаимно неподвижны, что достигается соответствующим соединением позвоночника и мозгового черепа. Наземный образ жизни потребовал большой подвижности головы и усиления опоры парным конечностям. В этой связи у наземных позвоночных в туловищной области выделяются отделы: *шейный, грудной, поясничный, крестцовый*.

Шейный отдел. Впервые один шейный позвонок выделяется у амфибий. Двумя затылочными мышечками на него опирается затылочный отдел черепа. Их сочленение создает небольшую подвижность головы вверх-вниз.

У рептилий, птиц и млекопитающих число шейных позвонков возрастает. У птиц длина шеи меняется заметно, количество позвонков варьирует от 11 до 22. Большинство млекопитающих имеет постоянное число шейных позвонков — 7. Длина шеи у них определяется величиной самих позвонков. Такая стабильность шейного отдела у зверей — следствие большой механической нагрузки на этот отдел позвоночника (тяжелая голова, опора плечевого пояса через мышцы), которая и обусловила скоординированность морфогенеза ее конструкции (Ф.Я.Держинский, 1998). Есть и исключения. У ленивцев число шейных позвонков варьирует от 6 до 10, у ламантина их 6. Их голову поддерживает сильная мускулатура. Подвижность головы очень важна для хищников, что обусловлено способом добывания пищи. Наоборот, у грызунов, норников и особенно у землероев шейные позвонки укорочены, а подвижность шеи ограничена. Наиболее мощный шейный отдел с большими остистыми отростками характерен для копытных.

Подвижность головы улучшается также благодаря выделению в шейном отделе у настоящих наземных позвоночных двух первых позвонков: *атланта* и *эпистрофея* (рисунок 9). Невральная дуга атланта образует кольцо с суставной поверхностью, а его тело прирастает в виде отростка к телу эпистрофея.

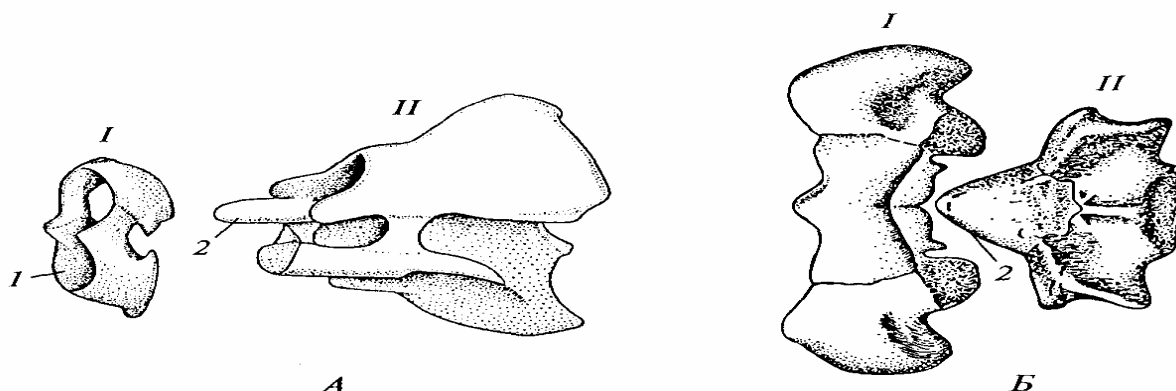


1 — кости черепа; 2 — основные элементы спинного плавника; 3, 4 — лучи спинного плавника; 5 — уrostиль; 6 — хвостовые позвонки; 7 — основные элементы анального плавника; 8 — туловищные позвонки; 9 — ребра с придатками; 10 — кости и лучи брюшного плавника; 11 — кости и лучи грудного плавника; 12 — жаберная крышка; 13 — верхняя и нижняя челюсти.

Рисунок 8 - Скелет костистой рыбы (окуня)

У рептилий и птиц с атлантом сочленяется суставом один затылочный мыщелок черепа, что обеспечивает высокую вращательную подвижность головы. У птиц наблюдается угол поворота головы, наибольший среди позвоночных (у сов, например, до 270°). У млекопитающих и птиц на теле эпистрофея имеется зубовидный отросток. При эмбриональной закладке он возникает за счет прорастания тела атланта к телу эпистрофея. При двух затылочных мыщелках у зверей через зубовидный отросток проходит ось вращения.

Грудной отдел позвоночника у хвостатых амфибий не отделяется от поясничного и имеет ребра. У бесхвостых они отсутствуют. Число пояснично-грудных позвонков у рептилий 22. Все они несут ребра, но только ребра первых пяти из них присоединены к груди. Грудные позвонки у птиц срастаются в единую кость.



1 — сочленовная ямка для мыщелка черепа; 2 — зубовидный отросток.

Рисунок 9 - Атлант (I) и эпистрофей (II) гуся (А) и носорога (Б).

У млекопитающих грудной отдел включает чаще 12—15 позвонков, однако возможны отклонения. К примеру, самое малое количество позвонков — 9 — обнаружено у одного из видов броненосцев и клюворылого кита. Максимальное число грудных позвонков — 24 — у ленивца.

К передним грудным позвонкам (обычно к семи) у зверей при-членяются ребра, соединенные с грудиной (истинные ребра). Остальные грудные позвонки несут ребра, не достигающие до грудины (ложные ребра). Грудина представляет сегментированную костную пластинку, заканчивающуюся удлинённым хрящом — *мечевидным отростком*. Расширенный передний сегмент носит название *рукоятки грудины*. У летучих мышей и у зверей, конечности которых хорошо приспособлены для рытья (кроты), грудина теряет ясно выраженную сегментацию и несет *киль*, служащий, как и у птиц, для прикрепления сильных грудных мышц.

Позвонки **поясничного отдела** рептилий имеют ребра. У птиц, срастаясь, они входят в состав сложного крестца. У млекопитающих этот отдел позвоночника имеет рудиментарные ребра и состоит из 2 — 9 позвонков.

Крестцовый отдел впервые выделяется у амфибий в виде одного позвонка с короткими ребрами, к которым причленяются кости тазового пояса. Рептилии имеют 2 крестцовых позвонка, птицы и млекопитающие — от 3 до 5 (чаще 4). У птиц они срастаются и входят в состав сложного крестца. У млекопитающих срастаются в крестцовую кость. При этом только первые два позвонка истинно крестцовые, а остальные — прирастающие к крестцу хвостовые позвонки. У хищных зверей 3 крестцовых позвонка, у утконоса, как и у рептилий, — 2.

Хвостовой отдел. У бесхвостых амфибий хвостовые позвонки сливаются в единую стержневую кость — *уростиль*. Хвостатые и безногие амфибии, рептилии, многие млекопитающие имеют в хвостовом отделе от трех (у гиббона) до нескольких десятков позвонков (49 — у длиннохвостого ящера). Концевые позвонки в хвосте птиц сливаются в единую копчиковую кость — *пигостиль* — место прикрепления рулевых перьев.

Хвостовой отдел позвоночника некоторых современных ящериц, гаттерий, некоторых древних рептилий имеет свои особенности. По середине тела отдельных хвостовых позвонков есть неокостеневающая прослойка, разделяющая каждый позвонок на переднюю и заднюю части. По этой прослойке позвонки могут разрываться, и хвост отбрасывается усилием окружающих мышц (*аутономия*), но впоследствии он регенерирует. Отрыв хвоста замечен и у некоторых хвостатых амфибий, однако у них разлом происходит у основания хвоста между соседними позвонками.

4.1.2 Череп

Череп принято рассматривать, как единое образование, подразделяющееся на мозговой (осевой) и висцеральный отделы. Следует, однако, иметь в виду, что и по выполняемой функции, и по характеру закладки и онтогенетического развития эти два отдела представляют собой

совершенно самостоятельные образования, и их объединение во внешне единую структуру — явление вторичное. У круглоротых и рыб осевой и висцеральный отделы черепа выражены отчетливо и слабо связаны друг с другом.

Мозговой череп. Черепная коробка (мозговой череп) формируется как продолжение осевого скелета из хрящевых закладок соединительнотканной оболочки переднего конца хорды (*парахордалии*) и самостоятельных очагов образования хряща сбоку (*боковые хрящи*) и впереди от них (*трабекулы*). Они составляют основу дна черепа. С боков и спереди к дну примыкают хрящевые капсулы органов чувств — обонятельные, глазные и слуховые.

Отделы мозгового черепа формируются путем смешанного сочетания элементов. Парахордалии и затылочные хрящи закладываются из ткани, общей с позвоночником, — мезенхимы склеротомов, трабекулы и капсулы органов чувств — из скелетогенной ткани кожного происхождения, которую продуцирует нервный гребень (Ф.Я.Дзержинский, 1998).

У позвоночных выделяют два типа строения мозгового черепа: *платибазальный* и *тропибазальный*. Платибазальный череп имеет широкое основание. Глазницы широко раздвинуты, мозговая полость продолжается между ними. Такой тип черепа характерен для хрящевых рыб, круглоротых, амфибий. Настоящие наземные позвоночные имеют тропибазальный тип черепа: глазницы в нем сближены и часто разделены лишь межглазничной перегородкой. Мозговая полость при этом оттеснена назад. О различии в организации двух типов мозгового черепа можно судить по расположению в них головного мозга (рисунок 10).

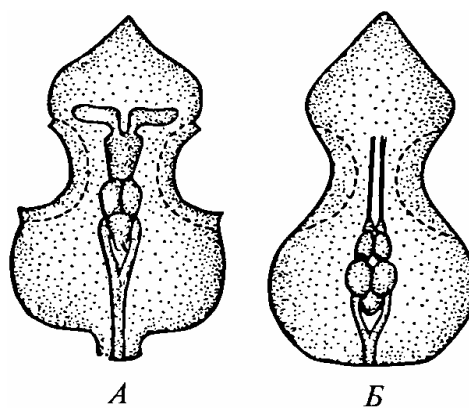
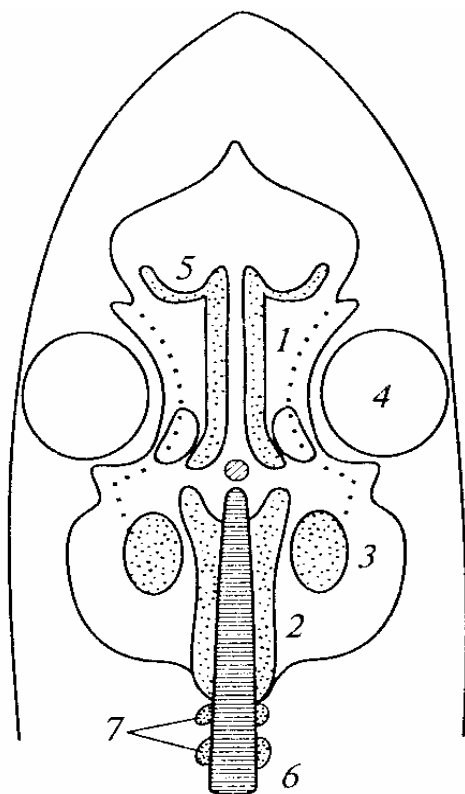


Рисунок 10 - Положение мозга в платибазальном (А) и тропибазальном (Б) черепах

У круглоротых и хрящевых рыб дно черепа закладывается в виде парных хрящей — парахордалии и трабекул (рисунок 11). У них примыкают капсулы органов чувств: непарная обонятельная, парные глазничные и слуховые (рисунок 12). У хрящевых рыб хрящевой мозговой череп приобретает вид оформленной коробки, так как капсулы органов чувств, прирастая к дну черепа, образуют бока черепа и частично формируют крышу. Крыша никогда не бывает полной, в ней присутствует чаще одно (иногда больше) отверстие



1 — трабекулы; 2 — паракордалии; 3 — слуховая капсула; 4 — глазница; 5 — обонятельная капсула; 6 — хорда; 7 — закладка.

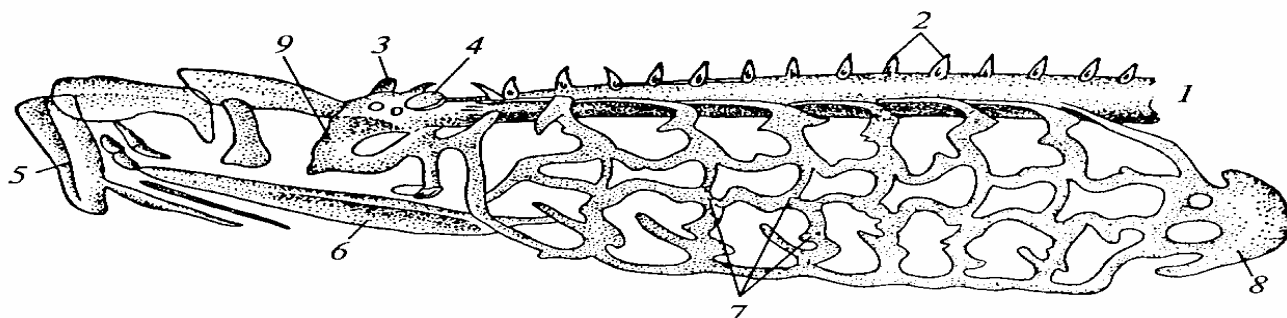
Рисунок 11 - Расположение хрящевых закладок мозгового черепа акулы

— *фонтанель*. Эта неполнота хондральной крыши проявляется в онтогенезе большинства других позвоночных. У взрослых акул образуется единый хрящевой череп, в котором можно выделить несколько морфологически и функционально различающихся основных отдела мозгового черепа: затылочный, слуховой, глазничный и обонятельный.

Затылочный отдел прикрывает головной мозг сзади, в нем имеется большое *затылочное отверстие*, через которое проходит спинной мозг. Под ним располагается *затылочный мышцелок*, который смыкается с первым позвонком.

Слуховой отдел соответствует вросшим в стенку черепа слуховым капсулам, окружающим внутреннее ухо. Спереди от затылочного отдела мозговая коробка расширяется, образуя *слуховые капсулы*, окружающие мешочки и каналы внутреннего уха. Затем спереди мозговая коробка сужается, образуя глазничные впадины: в них расположены глазные яблоки и их мускулатура. Здесь, в дне мозговой коробки, имеется срединное углубление, к которому прилегает гипофиз.

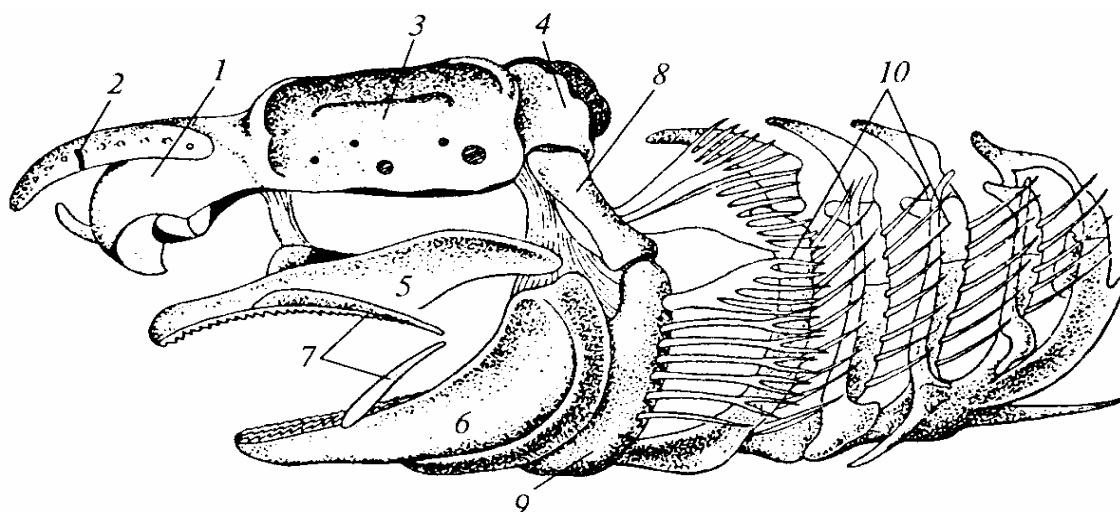
Обонятельный отдел находится в передней части черепа и представляет собой парные обонятельные капсулы, выстланные с внутренней поверхности обонятельным эпителием. Снизу черепную коробку подстилает *дно черепа*, а сверху она закрыта хрящевой *крышей* с небольшим отверстием — *фонтанелью*. Заканчивается мозговой череп спереди рылом — *ростром*, состоящим из трех хрящей (рисунок 13).



1 — хорда; 2 — зачатки верхних дуг позвонков; 3 — обонятельная капсула; 4 - слуховая капсула; 5— скелет присасывательной воронки; 6 —

подъязычный хрящ; 7 — жаберные дужки; 8 — околосоердечный хрящ; 9 — подъязычная дуга.

Рисунок 12 - Череп и скелет жаберного аппарата миноги



1 — носовая капсула; 2 — носовой вырост (рострум); 3 — орбита; 4 — затылочная капсула; 5 — нёбноквалратный хрящ (верхняя челюсть); 6 — меккелев хрящ (нижняя челюсть); 7 — губные хрящи; 8 — подвесок (гиомандибуляре); 9 — гиоид; 10 — жаберные дуги.

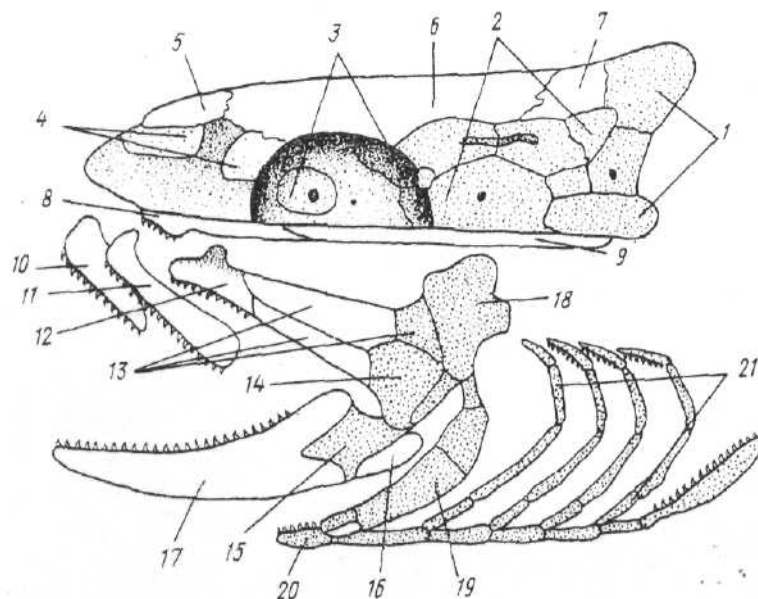
Рисунок 13 - Череп акулы

В мозговой коробке имеются многочисленные отверстия, через которые проходят черепные нервы и кровеносные сосуды. В срединное углубление крыши мозговой коробки открываются каналы из полостей внутреннего уха. Снизу в области коробки располагаются отверстия для сонных артерий, снабжающих кровью мозг, а сбоку другие отверстия для артериальных и венозных сосудов. Через хордальный канал в дне мозговой коробки у взрослых акул и зародышей других рыб вперед до гипофиза тянется хорда.

Мозговой череп костных рыб складывается из костей разного происхождения. Одни — *хондральные* — замещают хрящ в первичном хрящевом черепе, другие — *покровные*, формируются в соединительнотканном слое кожи. Исторически покровный костный скелет считают первичным. У костных рыб осевой череп частично или (у костистых) полностью окостеневает. Группы окостенений соответствуют отделам черепа хрящевых рыб: в затылочной области образуются *затылочные* кости, в слуховой — *ушные*, в стенках глазницы — *клиновидные*, в области обонятельных капсул — *обонятельные* кости. В крыше черепа располагаются парные *носовые*, *лобные* и *теменные* кости вторичного происхождения. Дно черепа представлено также вторичными костями: непарными *сошником* и *парасфеноидом*. Костный череп более легкий и прочен (рисунок 14).

У современных амфибий заметна тенденция к относительному расширению и уплощению мозговой коробки и редукции ее окостенений. Мозговой череп амфибий значительной части остается хрящевым, что

обусловлено слабым развитием как хондральных, так и накладных окостенений.



Осевой череп: 1 - затылочные кости, 2 - ушные, 3 - клиновидные, 4 - обонятельные, 5 - носовые, 6 - лобные, 7 - теменные, 8 - сошник, 9 - парасфеноид; висцеральный череп: 10 - предчелюстные кости, 11 - верхнечелюстные, 12 - небные, 13 - крыловидные, 14 - квадратная, 15 - сочленовная, 16 - угловая, 17 - зубная, 18 - подвесок, 19 - гиоид, 20 - копула, 21 — жаберные дуги.

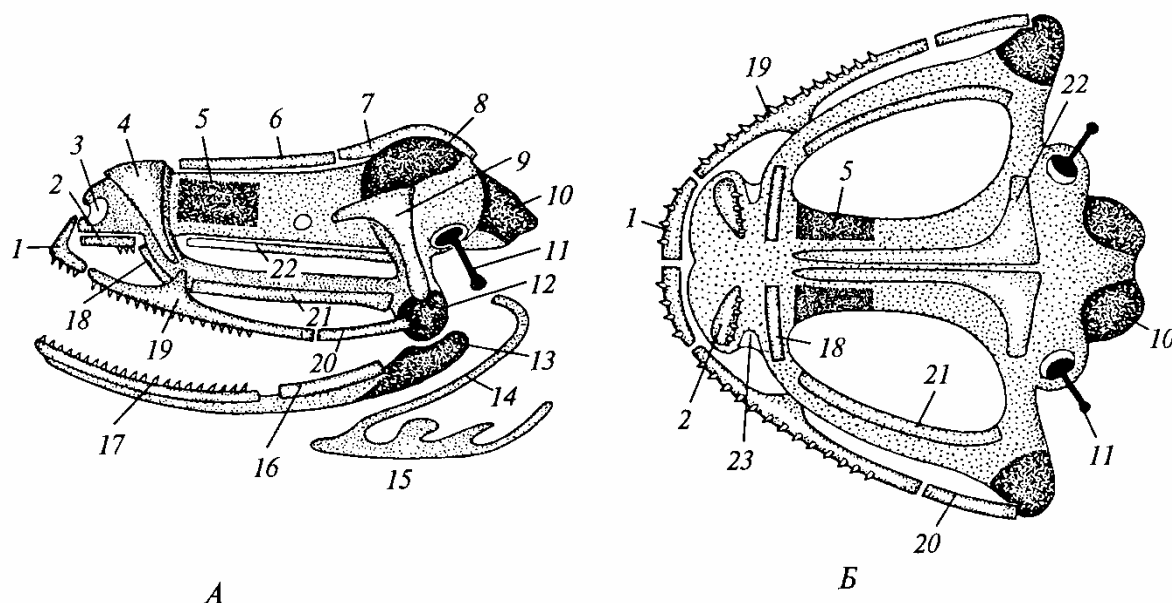
Рисунок 14 - Череп костистой рыбы (схема)

У современных амфибий в сравнении с ранними тетраподами сильнее выражена редукция крыши черепа. В широком и плоском черепе современных бесхвостых и хвостатых амфибий сохранилась лишь малая доля покровной крыши предковых форм (рисунок 15).

В мозговой коробке амфибий развиваются следующие хондральные кости. В затылочной области есть две *боковые затылочные кости*. На них заметны два затылочных мыщелка. Места, соответствующие основной и верхней затылочным костям рыб, у амфибий остаются хрящевыми. В области слуховой капсулы формируется одна небольшая *переднеушная кость*, большая часть капсулы остается хрящевой. В передней части глазницы мозговой череп сужается. Здесь у бесхвостых амфибий развивается *клинообонятельная кость*; у хвостатых эта кость парная. Обонятельная капсула остается хрящевой.

Покровных костей также немного. Крышу черепа составляют *теменные и лобные кости*, которые у бесхвостых срастаются в *лобно-теменные кости*. Кпереди от них находятся *носовые кости*, у безногих они срастаются с предчелюстными костями. По бокам задней части черепа расположены *чешуйчатые кости*, особенно сильно развитые у безногих. Дно черепа подстилает большой крестообразный *парасфеноид*, а впереди от него лежат парные *сошниковые кости*. Снизу на черепе видны отверстия для выхода

нервов (зрительного и тройничного). На поверхности крыши слабо заметными желобками проступают трубчатые ходы боковой линии. У древних тетрапод поверхность крыши была структурирована гребнями и ямками, к которым прикреплялась кожа.



1 — межчелюстная кость; 2 — сошник; 3 — носовая полость; 4 — носовая кость; 5 — клинообразная (поясок); 6 — лобная; 7 — теменная; 8 — переднеушная; 9 — чешуйчатая; 10 — боковая затылочная; 11 — стремячко; 12 — квадратная; 13 — сочленовная; 14 — гиоид; 15 — подъязычная пластинка; 16 — угловая; 17 — зубная; 18 — нёбная; 19 — верхнечелюстная; 20 — квадратно-скуловая; 21 — крыловидная; 22 — парасфеноид; 23 — хоаны.

Рисунок 15 - Схема строения черепа земноводного (А — сбоку; Б — снизу; хрящевые элементы показаны точками, хондральные кости — черным цветом, покровные — светлым)

Общей особенностью мозгового черепа рептилий является почти полное окостенение первичного хрящевого черепа и развитие большого числа кожных костей, формирующих крышу, бока и дно черепа.

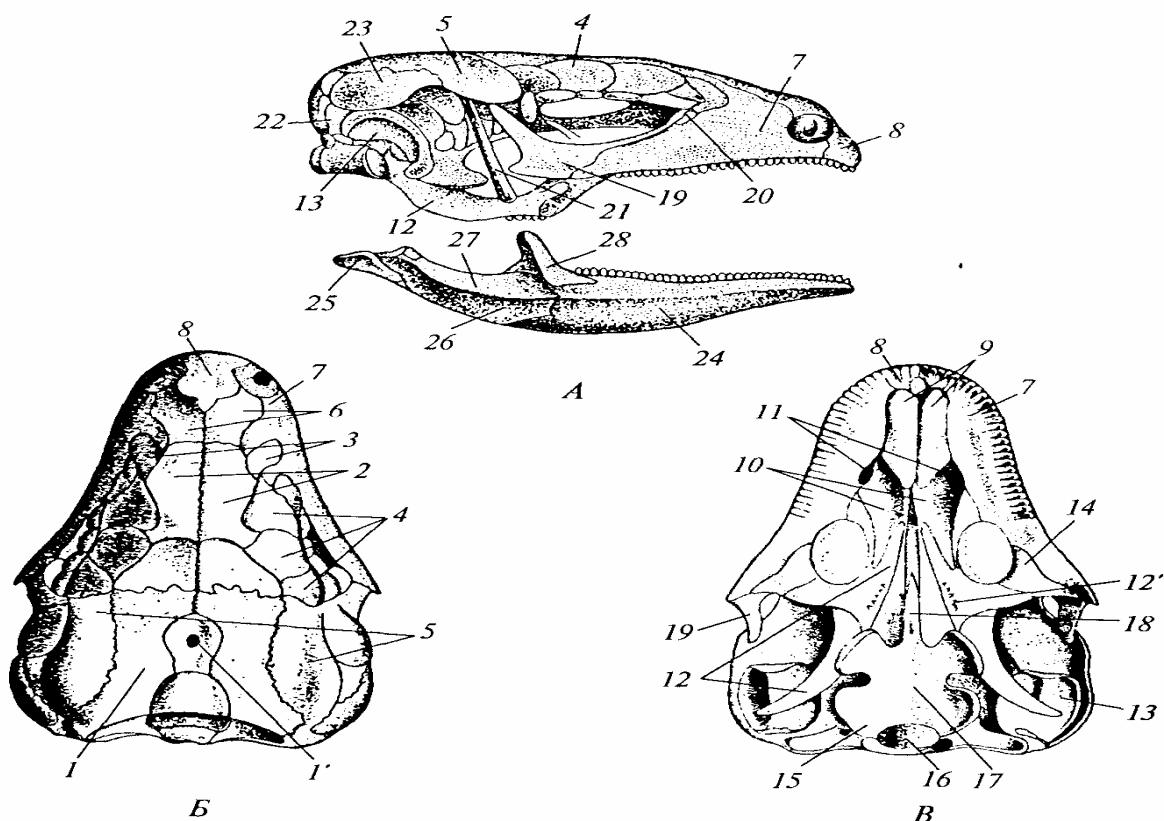
Затылочная область мозгового черепа состоит из четырех костей хондрального происхождения: *верхнезатылочной*, *основной затылочной* и двух *боковых затылочных* (рисунок 16). Все эти кости окаймляют *затылочное отверстие*, книзу от которого лежит *единственный затылочный мышцелок*. В его образовании участвуют обе боковые затылочные и основная затылочная кости.

Спереди от основной затылочной кости лежит *основная клиновидная кость*, принимающая участие в образовании дна черепа. У некоторых рептилий — (змей, крокодилов — есть дополнительные *боковые клиновидные кости*. *Парасфеноид* мал и расположен у переднего конца основной клиновидной кости. Сошниковые кости редуцированы.

В области слуховых капсул развиваются три *ушные кости*. Одна из них — *переднеушная* — пожизненно остается самостоятельной, две другие

срастаются: *заднеушная* — с боковой затылочной костью, а *верхнеушная* — с верхнезатылочной костью.

В обонятельной области хондральные окостенения не развиваются и она остается хрящевой.

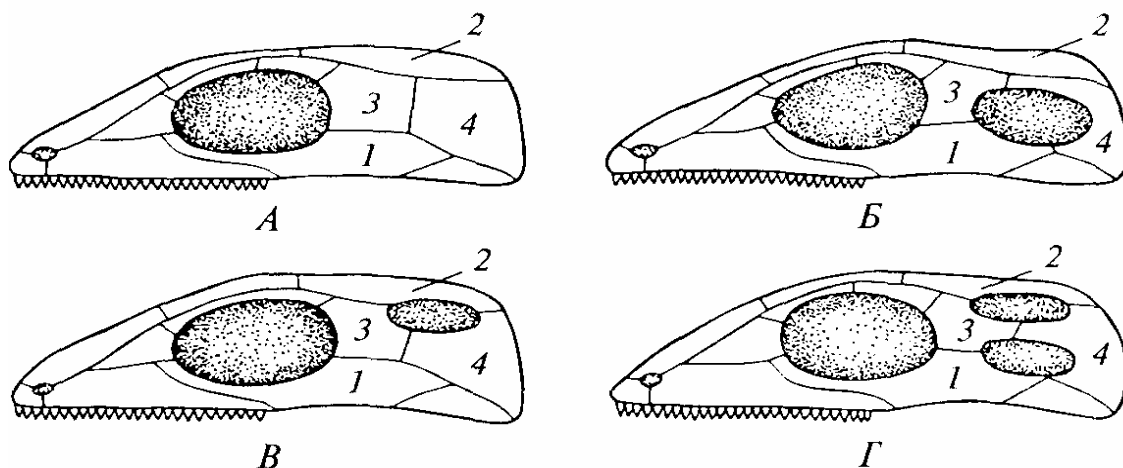


1 — теменные кости (1' — отверстие для теменного глаза); 2 — лобные; 3 — предлобные; 4 — надглазничные; 5 — заглазничные; 6 — носовые; 7 — верхнечелюстные; 8 — межчелюстные; 9 — сошники; 10 — нёбные; 11 — хоаны; 12 — крыловидные кости (12' — зубы на крыловидных костях); 13 — квадратные; 14 — поперечные; 15 — основная затылочная; 16 — затылочный мыщелок; 17 — основная клиновидная; 18 — остаток парасфеноила; 19 — скуловая; 20 — слезная; 21 — столбчатая (надкрыловидная); 22 — чешуйчатая; 23 — надписочная; 24 — зубная; 25 — сочленовная; 26 — угловая; 27 — надугловая; 28 — венечная кость.

Рисунок 16 - Череп ящерицы (А — сбоку; Б — сверху; В — снизу)

Крыша черепа образована парными накладными костями: *носовыми, предлобными, лобными, заднелобными, теменными* и непарной *межтеменной*. Последняя имеет в середине отверстие для *теменного органа*. Это отверстие есть у ящериц и гаттерий, однако в черепе змей, черепах и крокодилов оно отсутствует.

Бока черепа слагают многочисленные накладные кости: *непарная межчелюстная, парные верхнечелюстные, надглазничные, скуловые, чешуйчатые*. Под крышей черепа, ниже височной кости, у ящериц расположена большая впадина — *боковая височная яма*.



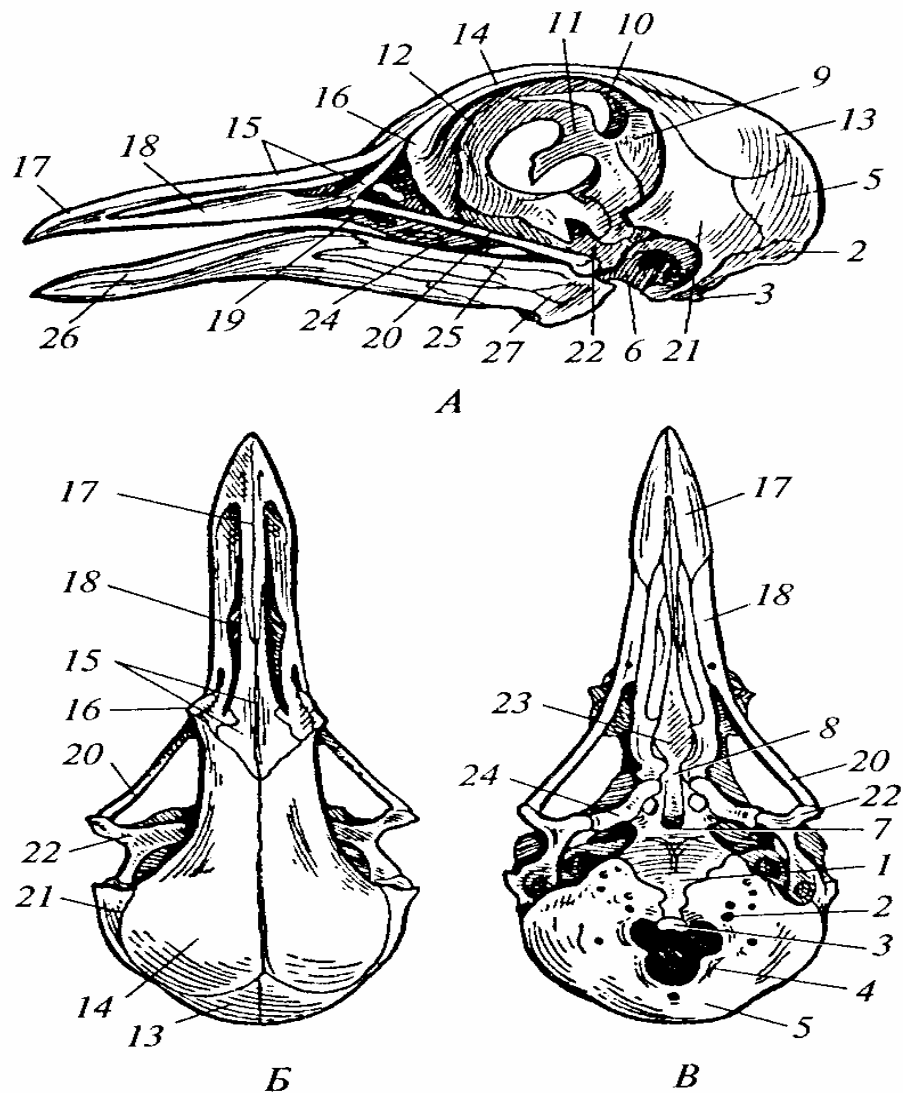
А — анапсидный тип (котилозавры, черепахи); *Б* — синапсидный тип (звероподобные рептилии); *В* — эвриапсидный тип (вымершие плезиозавры и др.); *Г* — диапсидный тип (клювоголовые; архозавры, а также ящерицы и змеи, утратившие одну или обе височные дуги); 1 — скуловая кость; 2 — теменная; 3 — заглазничная; 4 — чешуйчатая.

Рисунок 17 - Схемы расположения височных ям в черепах разных типов рептилий

Многие важные изменения в крыше черепа рептилий связаны с развитием височных впадин (окон, ям). Для ранних рептилий (котилозавров, черепах) характерна сплошная крыша без впадин. Этот примитивный тип называли *анапсидным* (рисунок 17). Черепа современных черепах в сравнении с древними изменились: у многих видов теменные кости часто образуют глубокие выемки. Иногда вся височная область превращается во впадину, и элементы крыши от глазницы до заднего края черепа отсутствуют.

У большинства рептилий в процессе эволюции в области виска и щеки развились одна или две впадины. Этот признак сыграл большую роль в классификации древних рептилий. Нижняя височная впадина свойственна *синапсидным* (звероподобные), верхняя — *параноидным* и *эвриапсидным* (ихтиозавры, плезиозавры). Наконец, в черепе *диапсидных* образовались две впадины: одна в верхней части крыши, другая — низко, в области щеки. Горизонтальную костную дугу между ними образуют заглазничная и чешуйчатая кости. Диапсидными были многочисленные динозавры, широко распространенные в мезозойскую эру. От ранних диапсидных рептилий произошли чешуйчатые (в частности, ящерицы). Считают, что современные виды нижнюю впадину утратили и у них сохранилась только одна боковая височная впадина.

Мозговой череп птиц по общей схеме строения весьма близок к черепу рептилий (рисунок 18). Затылочный отдел оформлен обычными четырьмя затылочными костями (основной, двумя боковыми и верхней). Затылочный мышцелок, как и у рептилий, один. Слуховая капсула закладывается, как у рептилий, из *трех ушных костей*, которые у взрослых птиц сливаются в одну.



1 — основная затылочная кость; 2 - боковая затылочная; 3 — затылочный мыщелок; 4 — большое затылочное отверстие; 5 — верхняя затылочная кость; 6 — ушная; 7 — основная клиновидная; 8 — переднеклиновидная; 9 — крылоклиновидная; 10 — глазоклиновидная; 11 — межглазничная перегородка; 12 — средняя обонятельная кость; 13 — теменная; 14 — лобная; 15 — носовая; 16 — слезная; 17 — межчелюстная; 18 — верхнечелюстная; 19 — скуловая; 20 — квадратноскуловая; 21 — чешуйчатая; 22 — квадратная; 23 — сошник; 24 — крыловидная; 25 — сочленовная; 26 — зубная; 27 — угловая.

Рисунок 18 - Строение черепа голубя (А — сбоку; Б — сверху; В — снизу)

Дно черепа представлено *основной клиновидной и переднеклиновидной костями*, а также *нёбными и крыловидными костями*. Крышу черепа формируют парные *носовые, лобные, теменные и чешуйчатые кости*. В связи с тонкостью костей, ранним и прочным их срастанием череп птицы значительно облегчен. Швы между костями зарастают рано и незаметны. Объем мозговой коробки и размеры глазниц существенно увеличены. Глазницы как бы сжали щечный отдел исходно диапсидного черепа, а перекладины позади глазниц и между двумя височными впадинами исчезли.

Увеличение мозговой коробки произошло за счет разрастания парных элементов крыши — лобных, теменных, чешуйчатых и комплекса *боковых клиновидных костей*.

Череп млекопитающих (рисунок 19) также характеризуется относительно более крупной в сравнении с рептилиями мозговой коробкой, что связано, как и у птиц, с большими размерами головного мозга. Швы между костными комплексами у млекопитающих зарастают сравнительно поздно, что обеспечивает возможность увеличения объема головного мозга по мере роста животного. У молодых зверей мозговая коробка по сравнению с лицевой частью обычно развита относительно сильнее, чем у взрослых. Число отдельных костей в черепе млекопитающего меньше, чем у ранее охарактеризованных групп позвоночных. Это обуславливается срастанием ряда костей мозгового черепа между собой: так, в единый комплекс срастаются *основная, боковые и верхняя затылочные кости*; сращение ушных костей приводит к образованию *единой каменистой кости*.

Крыловидная кость срастается с *основной клиновидной костью*, а *глазоклиновидная кость* срастается с *передней клиновидной костью*. Бывают случаи образования и более сложных комплексов. Единая затылочная кость несет два мыщелка для сочленения с атлантом.

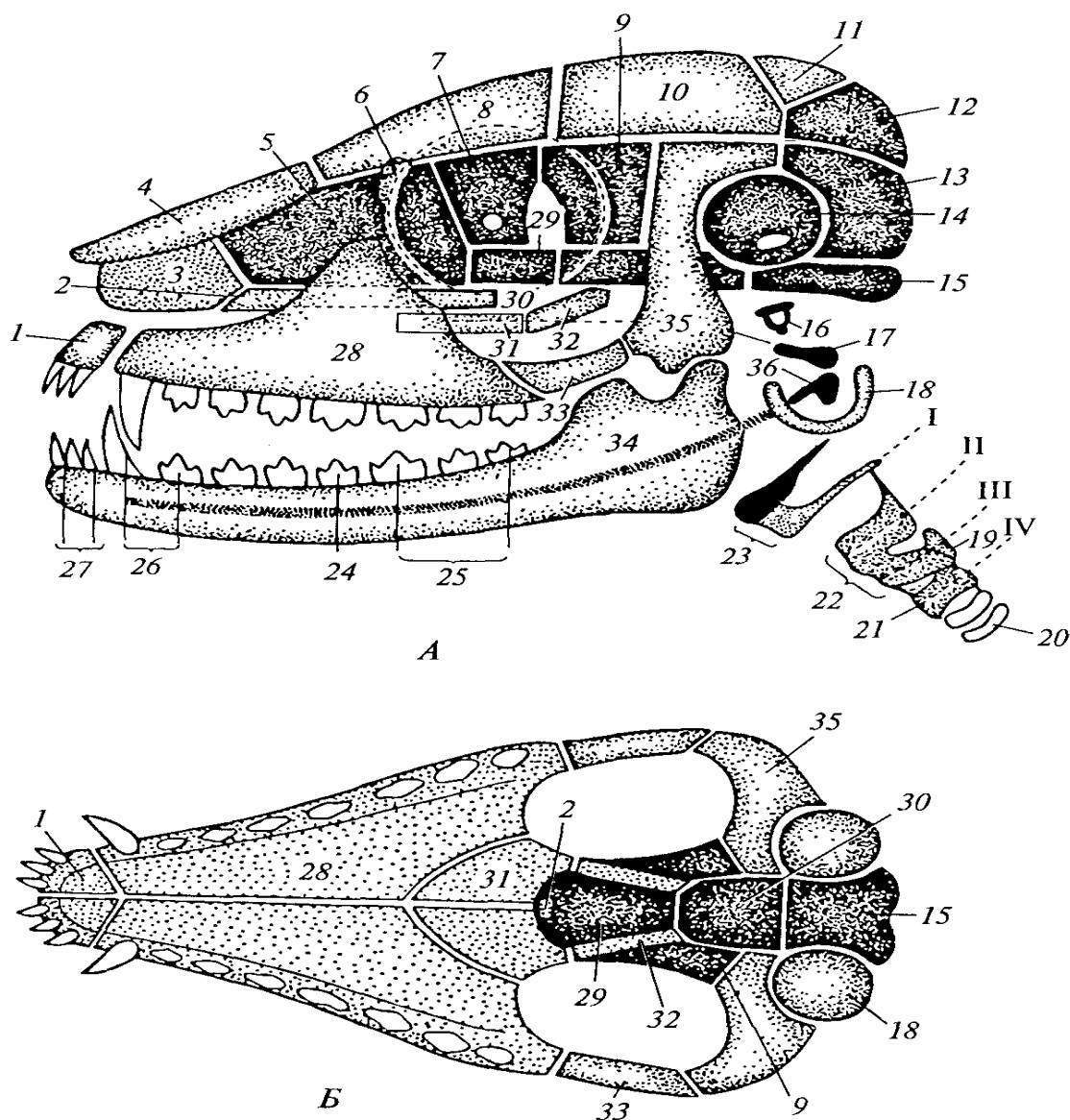
Крыша черепа образована парными *носовыми, лобными, теменными* и непарной *межтеменной костью*. Такое строение крыши характерно, к примеру, для черепа собаки. Весьма изменчиво и в черепе различных млекопитающих расположение ноздрей. У форм с гибким рылом (тапиры) или с хоботом (слоны, сирены) наружное отверстие ноздрей бывает сдвинуто по крыше черепа назад. У китообразных такое «дыхало» находится на вершине черепа, так как носовая область сместилась назад, а затылочные кости продвинулись вперед.

Бока черепной коробки образованы *чешуйчатыми костями*, от них наружу и вперед отходят *скуловые отростки*. Последние соединяются со *скуловой костью*, которая, в свою очередь, спереди сочленена со скуловым отростком верхнечелюстной кости. В итоге образуется весьма характерная для млекопитающих *скуловая дуга*.

Парасфеноид в дне мозгового черепа отсутствует. Дно образуют по-разному сочетающиеся *основная клиновидная, крылоклиновидная и крыловидная кости*. В отдельных случаях они срастаются в единую *клиновидную кость*. *Переднеклиновидные* и *глазоклиновидные* кости тоже могут образовывать перед ней единую структуру. У приматов, грызунов и хищников под ними развивается *срединная обонятельная кость*, разделяющая две носовые полости. В пределах носовых полостей развиваются костные или хрящевые *завитки*, либо *раковины*. Они увеличивают поверхность обонятельных ходов.

Слуховые капсулы окостеневают несколькими центрами и в конечном счете в дне черепа формируется *каменистая кость*. Кроме того, здесь располагается свойственная только млекопитающим покровная *барабанная*

кость. Она окружает среднее ухо. В слуховой барабан входит наружный слуховой проход.



1 — межчелюстная кость; 2 — сошник; 3 — носовая перегородка; 4 — носовая кость; 5 — решетчатая; 6 — слезная; 7 — глазоклиновидная; 8 — лобная; 9 — крылоклиновидная; 10 — теменная; 11 — межтеменная; 12, 13, 15 — затылочные; 14 — каменная; 16 — стремя; 17 — наковальня; 18 — барабанная; 19 — черпаловидный хрящ гортани; 20 — кольца трахеи; 21 — перстневидный хрящ гортани; 22 — щитовидный хрящ гортани; I — IV — остатки висцеральных дуг; 23 — рожки подъязычной кости; 24—27 — разные типы зубов; 28 — верхнечелюстная; 29, 30 — передняя и основная клиновидные; 31 — нёбная; 32 — крыловидная; 33 — скуловая; 34 — зубная; 35 — чешуйчатая; 36 — молоточек.

Рисунок 19 - Череп млекопитающего (А — сбоку; Б — снизу; хондральные кости темные, покровные — светлые)

Весьма примечательна изменчивость общего облика черепа разных млекопитающих. К примеру, у мелких млекопитающих его дорсальная поверхность выглядит вздутой из-за относительно большого мозга. У крупных видов на облике мозговой коробки отражается развитие височных и шейных мышц, в результате чего на поверхности черепа образуются *гребни* (например, *сагиттальный гребень* у хищных, *выйный гребень* у копытных). Высокая куполообразная крыша черепа слона объясняется в основном не увеличением мозга, а развитием широкой поверхности для прикрепления шейных мышц и связок, поддерживающих тяжелую голову с бивнями и хоботом.

Поверхность черепа сверху и снизу несет множество отверстий — мест выхода нервов, кровеносных сосудов, каналов (в том числе подглазничный канал, слезно-носовой канал, резцовое отверстие и т.д.).

Висцеральный череп. Висцеральный (или лицевой) череп закладывается в стенках передней части кишечной трубки. Функция его — опора ротового и жаберного аппарата. Как уже говорилось, жаберные щели у низших хордовых прежде всего выполняли функцию фильтрации, т. е. участвовали в процессе питания. С появлением жабр как органов дыхания их скелетная опора (жаберные дуги) также участвовала в фильтрующей функции. Древние круглоротые, вероятно, были микрофагами, питаясь мелкими органическими частицами, взвешенными в воде или входящими в состав отстоя. Рыбы перешли к макрофагии; этот переход сопровождался укреплением скелетной основы жаберного и ротового аппаратов. Видимо, на этой основе и возникли принципиальные отличия в схеме строения висцерального аппарата между круглоротыми, с одной стороны, и обоими классами рыб (а также всеми наземными позвоночными) — с другой. Они заключаются в том, что у круглоротых висцеральный аппарат состоит из нерасчлененных элементов, поддерживающих ротовую воронку, язык и стенки глотки в области межжаберных перегородок. Висцеральный череп такого строения несет чисто опорную функцию. У всех рыб висцеральный аппарат также располагается в межжаберных перегородках, но в каждой из них закладываются парные *висцеральные дуги*, состоящие из нескольких (исходно — четырех) элементов, подвижно сочлененных друг с другом. Это открывает возможность участия висцерального скелета не только в опорной функции, но и в активных движениях, связанных с захватом пищи (передние висцеральные дуги преобразуются в подвижные челюсти) и дыханием (жаберные дуги).

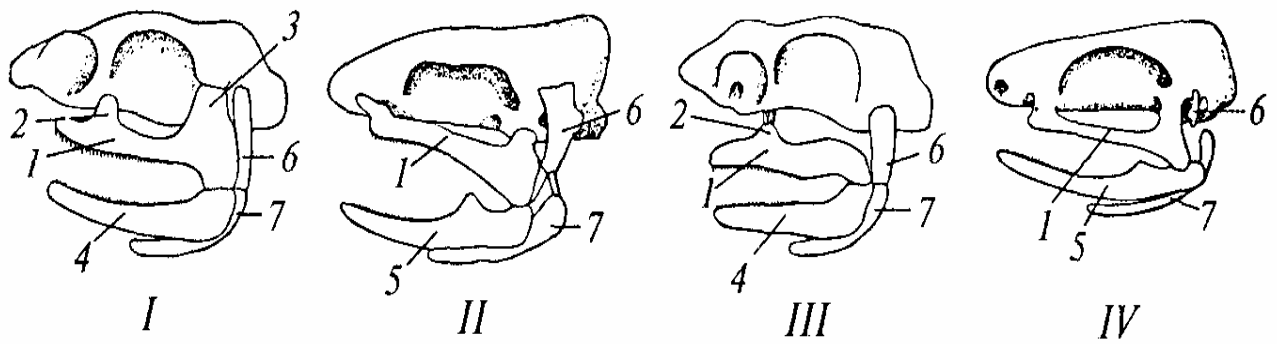
Эти отличия дают основание для деления всех позвоночных на два раздела: *Бесчелюстные* (Agnatha), к которым относятся ныне живущие круглоротые и два вымерших класса, и *Челюстноротые* (Gnathostomata), включающие всех остальных позвоночных. Такая неравномерность объясняется тем, что активное участие висцерального аппарата в актах питания и дыхания давало челюстноротым несомненное преимущество в прогрессивной эволюции перед придонными или плавающими микрофагами-

фильтраторами с неподвижной ротовой воронкой и малоактивными дыхательными движениями, какими были ныне вымершие классы бесчелюстных. В эволюционном «соревновании» с более активными челюстноротыми смогли сохраниться лишь формы, использовавшие сосущий тип ротового аппарата для специфического способа питания: круглоротые (миноги и миксины) присасываются предротовой воронкой к телу рыб и, разрушая роговыми «зубами» языка покровы жертвы, поршневидными движениями языка высасывают жидкость тканей и кровь. Миксины при этом глубоко вгрызаются в тело жертвы, перетирая с помощью роговых «зубов» языка все мягкие ткани.

Учитывая указанные принципиальные отличия, рассмотрим строение висцерального скелета круглоротых и рыб. У круглоротых (рисунок 12) он представлен хрящами, поддерживающими ротовую воронку и язык, а также ажурной хрящевой *жаберной решеткой*, поддерживающей стенки тела в месте расположения жаберных отверстий. Один из непарных хрящей предротовой воронки (задний верхний хрящ) прирастает к мозговой коробке; это единственная структура, связывающая висцеральный и осевой отделы черепа.

Челюстноротые, как уже говорилось, имеют висцеральный череп, состоящий из серии висцеральных дуг, расположенных в межжаберных перегородках. Передняя пара их функционирует в качестве подвижных челюстей. У хрящевых рыб (рисунок 13) *челюстная дуга* представлена двумя хрящами: *нёбноквадратным*, играющим роль верхней челюсти, и *меккелевым*, образующим нижнюю челюсть. Челюсти вооружены коническими, загнутыми назад зубами, происходящими от покрывающей тело плакоидной чешуи и состоящими из дентина, одетого снаружи чехликом из прочной эмали.

Следующая висцеральная дуга — *подъязычная* — включает два парных хряща: *подвесок* (hyomandibulare) и *гиоид* (hyoideum); гиоиды правой и левой подъязычных дуг объединяются непарным хрящом-копулой. Функция подъязычной дуги — подвижное сочленение висцерального аппарата к осевому черепу: подвесок своим верхним концом с помощью сустава соединен со слуховым отделом мозговой коробки, а нижним — с обоими элементами челюсти в области челюстного сустава. Такой тип связи висцерального и осевого отделов черепа называется *гиостилией* (рисунок 20) и характерен для большинства хрящевых рыб. У некоторых примитивных акул имеется дополнительная связь в виде отростка в передней части небноквадратного хряща, причленяющегося к дну мозгового черепа. Такой тип связи носит название *амфистилии*. У химер (подкласс Holocephali) верхняя челюсть полностью срастается с дном осевого черепа — возникает *аутостилия*.



I — амфистилический череп древней акулы; *II* — амфистилический череп костного ганоила; *III* — гиостилический череп современной акулы; *IV* — аутостилический череп наземного позвоночного (лягушка); 1 — нёбноквадратный хрящ; 2, 3 — выросты нёбноквадратного хряща; 4 — меккелев хрящ; 5 — нижняя челюсть; 6 — гиомандибуляре; 7 — гиоид.

Рисунок 20 - Типы причленения висцеральных дуг к мозговому черепу

Подъязычная дуга ограничивает сзади остаток жаберной щели, которая сохраняется у хрящевых рыб в виде *брызгальца*, соединяющего, как и все жаберные щели, полость глотки с внешней средой. У скатов, жаберные щели смещены на брюшную сторону, расположенное на спинной стороне брызгальце, играет важную роль в дыхании.

Позади подъязычной дуги расположены однотипно устроенные *жаберные дуги*. У большинства хрящевых рыб их пять — соответственно числу жаберных щелей: первая расположена позади подъязычной дуги, вторая — позади 1-й жаберной и т. д. У некоторых акул число жаберных щелей может достигать 6—7. Каждая жаберная дуга состоит из четырех подвижно сочлененных парных элементов, объединенных снизу непарной копулой. На жаберных дугах, кроме последней, расположены органы дыхания — жабры.

У костных рыб (рисунок 14) сохраняется тот же принцип строения висцерального черепа, но висцеральные дуги составлены не хрящевой, а костной тканью. В челюстной дуге образуется большое число первичных и вторичных костей. В верхней челюсти первичные кости представлены *задней крыловидной* и *квадратной*, а в нижней — *сочленованной*; квадратная и сочленованная кости образуют челюстной сустав. Вторичные кости в верхней челюсти представлены *предчелюстной*, *челюстной*, *нёбной* и двумя *крыловидными*, а в нижней — *большой зубной* костью и *маленькой угловой*. Предчелюстная, челюстная и зубная кости формируют вторичные челюсти, снабженные зубами; кроме того, зубы имеются на нёбной кости.

Череп костных рыб — типично гиостилический; соединение висцерального черепа с осевым осуществляется с помощью подъязычной дуги. Эта дуга образована первичными костями, соответствующими ее отделам у хрящевых рыб: *гиомандибуляре* (подвесок), гиоид и непарная

копула. Кроме того, к подвеску прикрепляются кости, образующие жаберную крышку,— новое по сравнению с хрящевыми рыбами образование, обеспечивающее интенсификацию дыхательных движений. Эти кости — вторичные по происхождению.

Жаберные дуги (их у костистых рыб четыре) построены по тому же плану, что и у хрящевых рыб; их элементы составлены первичными костями. Пятая жаберная дуга редуцирована и не несет жабр.

Висцеральный череп амфибий в сравнении с рыбами изменен значительно. Личинки амфибий (и некоторые взрослые) имеют жабры, соответственно у них развиваются жаберные дуги. Количество жаберных дуг уменьшается до четырех; часто они не имеют расчленения на элементы и являются цельными.

У амфибий, прошедших метаморфоз, висцеральные дуги преобразуются в скелетные элементы, характерные для наземных позвоночных. Они входят в состав подъязычного аппарата, служащего опорой языку, в состав скелета гортани и кольцевидных хрящей трахеи, а также участвуют в совершенствовании слухового аппарата. Подъязычный аппарат располагается у лягушки в дне ротовой полости между ветвями нижней челюсти и представляет собой хрящевую пластину с рожками. Ее передние рожки, загибаясь вверх, охватывают кишечную трубку и прикрепляются к слуховым капсулам.

Функцию верхних челюстей у земноводных выполняет, как и у костистых рыб, костная дуга, состоящая из покровных *межчелюстных* (предчелюстных), *верхнечелюстных* и *квадратных* костей.

Элементы первичного челюстного комплекса, образованного *исбноквадратным* хрящом, принимают участие в формировании та мозгового черепа: *нёбная кость* прилегает к сошнику, а *квадратная кость* — к чешуйчатой кости. В нижней челюсти меккелев хрящ прикрыт снаружи *зубной* и *угловой* костями.

Череп амфибий *аутостилический*: челюстная дуга прирастает непосредственно к мозговому черепу (рисунок 15). Подъязычная дуга не принимает участия в прикреплении челюстного аппарата к черепу. Верхний элемент этой дуги — *гиомандибуляре* — прекращен в маленькую кость — *стрема*, которая, как подвесок у рыб, верхним концом упирается в слуховую капсулу. Она лежит в преобразованной из брызгальца полости и выполняет роль *слуховой косточки*.

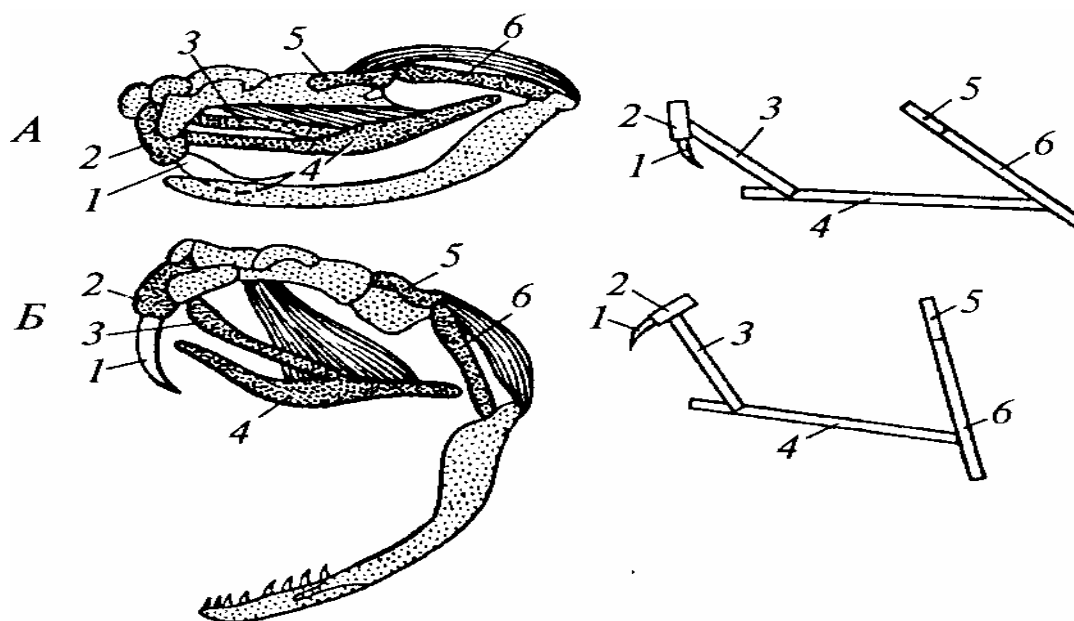
Висцеральный скелет рептилий (ящериц) в значительной степени близок к амфибиям. Верхние челюсти образованы *межчелюстными* и *верхнечелюстными* костями, несущими зубы.

Нёбноквадратный хрящ подвергается дальнейшим превращениям. Хондральная *квадратная кость* своим верхним отделом связана с мозговой коробкой; снизу к ней причленяется нижняя челюсть. Остальная часть нёбноквадратного хряща покрывается кожными костями — в передней части *нёбными*, а в срединной — *крыловидными*. Все эти кости участвуют в укреплении дна черепа. Появляются новые покровные *поперечные* кости,

соединяющие крыловидные кости с верхнечелюстными, а у ящериц и гаттерий еще и хондральные *столбчатые кости*, соединяющие крыловидные кости с теменными.

Нижняя челюсть, гомологичная меккелеву хрящу, состоит из хондральной *сочленовной кости*, которая причленяется к квадратной, и ряда накладных костей, облегающих меккелев хрящ: *зубной, угловой, надугловой, венечной, пластинчатой*. Верхний отдел подъязычной дуги, гомологичный гиомандибуляре, представлен (как и у земноводных) слуховой косточкой — *стремнем*. Остальные элементы висцерального скелета образуют подъязычный аппарат, состоящий из хрящевой пластинки (гомолог копулы) и трех пар рожков (гомологи гиоидов и жаберных дуг).

Весьма своеобразно строение черепа у змей. Для них характерно подвижное соединение элементов челюстного аппарата и связанных с ними костей: нёбных, крыловидных и чешуйчатых. Эта особенность позволяет змее заглатывать пищу целиком, даже довольно крупных животных. Механизм заглатывания достигается попеременным движением левой и правой половин нижней челюсти. При наблюдении за кормящейся змеей создается впечатление, что она как бы наползает на свою добычу. У ядовитых змей подвижность костей облегчает перемещение ядовитых зубов (рисунок 21).

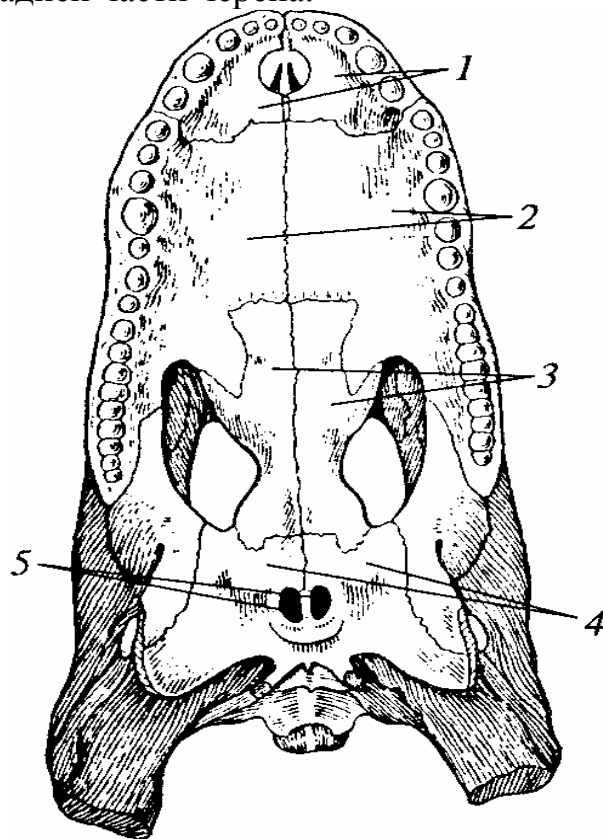


1 — ядовитый зуб; 2 — верхнечелюстная кость; 3 — поперечная кость; 4 — крыловидная кость; 5 — чешуйчатая кость; 6 — квадратная кость.

Рисунок 21 - Череп гремучей змеи с закрытой (А) и раскрытой (Б) пастью

У крокодилов зубы расположены на межчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях и сидят в альвеолах, как у млекопитающих. В связи с разрастанием нёбных отростков межчелюстных и верхнечелюстных, а также нёбных костей у крокодилов развивается костный помост — *вторичное костное нёбо*. Оно разделяет полость рта на верхний отдел, носоглоточный ход, и нижний отдел, собственно ротовую полость (рисунок 22). Таким

образом, внутренние отверстия ноздрей (хоаны) открываются не непосредственно в ротовую полость, а в ее заднюю часть, поэтому пища, находящаяся во рту, не мешает поступлению воздуха к органам дыхания. У черепах нёбо прирастает к мозговому черепу. Квадратная кость массивная и на большом протяжении контактирует с ушным отделом, повышая прочность задней части черепа.



1 — межчелюстные кости; 2 — верхнечелюстные кости; 3 — нёбные кости; 4 — крыловидные кости; 5 — хоаны.

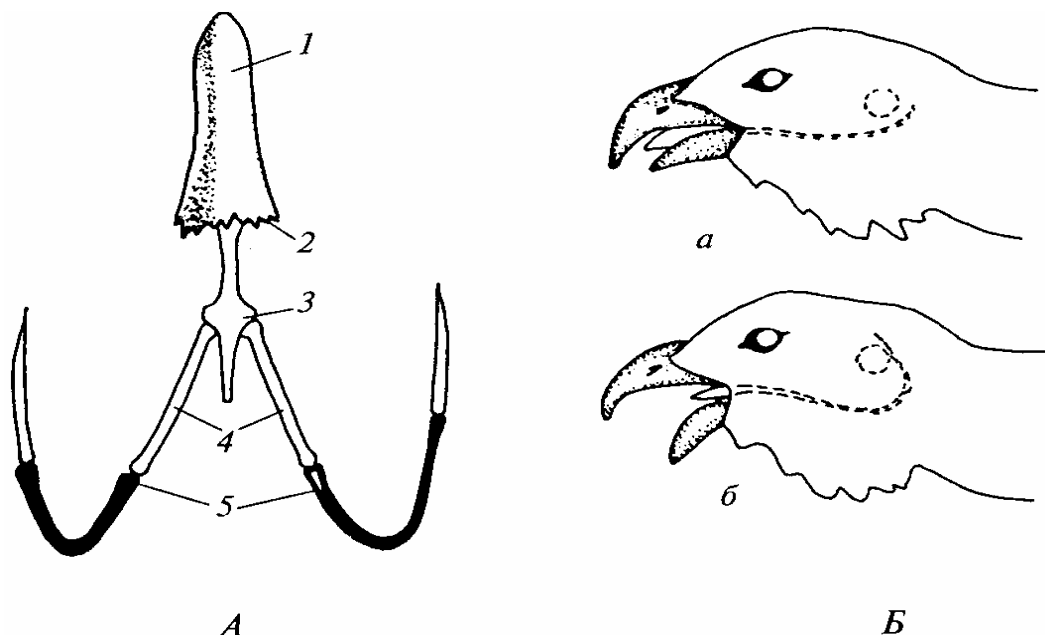
Рисунок 22 - Вторичное костное нёбо у крокодила

В висцеральном черепе птиц много общего с черепом рептилий. Верхняя челюсть включает парные *межчелюстные* и *верхнечелюстные* кости. К последним причленяются палочковидные *скуловые* и *квадратноскуловые* кости, которые, в свою очередь, соединяются с *квадратными* костями. В итоге образуется весьма характерная для птиц *нижняя височная дуга*, отграничивающая снизу глазницу и височную яму. Нижняя челюсть состоит из гомологичной меккелеву хрящу *сочленовной кости* и из кожного происхождения *зубной, пластинчатой, угловой и венечной* костей. Вместе с верхней челюстью она образует характерный для птиц *клюв*. *Челюсти*, как правило, сильно вытянуты, их кости срастаются между собой. Возникает весьма совершенный, прочный хватательный аппарат (рисунок 18). Слуховая косточка, *стремечко*, одна, как и у рептилий.

Костный подъязычный аппарат имеет вид удлиненной пластинки с очень длинными рожками, гомологичными первой паре жаберных дуг. Подъязычная пластинка участвует у птиц в движении языка при захвате пищи, а также при звукообразовании. Специалисты отмечают, что, например, у токующего глухаря во время второго колена призывной песни, когда птица глубоко втягивает язык в гортань, загнутые рожки сдвигают набухшую кровью кожу и соединительнотканную пленку на голове, отчего глухарь временно *глохнет* (рисунок 23).

Строение висцерального черепа млекопитающих в сравнении с рептилиями существенно меняется. Верхние челюсти состоят из парных *межчелюстных* и *верхнечелюстных* костей. Для всех млекопитающих характерно развитие *вторичного костного нёба*, образованного *нёбными* отростками межчелюстных и верхнечелюстных костей и *нёбными* костями. В

связи с его образованием хоаны открываются не между верхнечелюстными костями, как у других наземных позвоночных, а как у крокодилов и черепах — позади нёбных костей. Такое строение нёба предотвращает закупорку хоан (т.е. перерыв дыхания) в то время, когда пищевой комок задерживается в ротовой полости при обработке пищи во рту и при глотании. *Крыловидные* кости уменьшаются и прирастают к дну черепа.



1 — язык; 2 — ороговевшие шипики языка; 3 — костная основа языка; 4 — передние рожки; 5 — задние рожки; а — обычное положение языка; б — язык втянут в глотку.

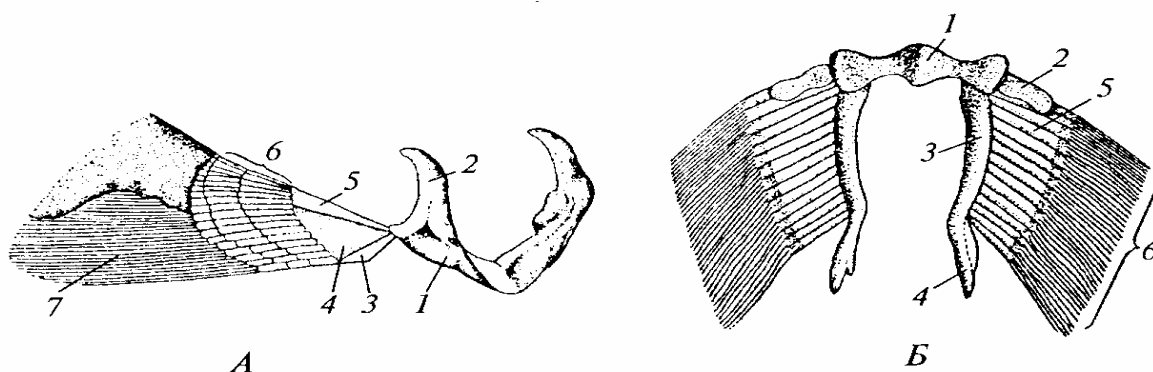
Рисунок 23 - Подъязычный аппарат глухаря (А) и его положение относительно слухового прохода (Б)

Нижняя челюсть образована только парными *зубными* костями, которые несут два отростка — *венечный* и *угловой*. Нижние челюсти причленяются непосредственно к *чешуйчатым* костям. Наиболее серьезным преобразованием становится превращение сочленовной кости в слуховую косточку — *молоточек*, а квадратной — в *наковальню*. Вместе со стремением они лежат в полости среднего уха и участвуют в звукопередаче. Наружная стенка последней, а также часть наружного слухового прохода окружены *барабанной* костью, гомологичной, по-видимому, угловой кости нижней челюсти прочих позвоночных. Таким образом, у млекопитающих наблюдается дальнейшее превращение части висцерального аппарата в слуховой аппарат среднего уха. Остатки подъязычного аппарата располагаются у млекопитающих в нижней части глотки и входят в состав части гортани. Функциональное значение скелета подъязычного аппарата определяется его ролью в движениях языка, связанных с захватыванием, обработкой в ротовой полости и проглатыванием пищи, с движениями глотки и гортани во время глотания, при воспроизведении звуков и т.д.

4.1.3 Скелет парных конечностей и их поясов

Ногообразные конечности наземных позвоночных произошли из парных плавникообразных конечностей предковых форм, живших в водной среде. В примитиве за исходную форму конечностей берется кожно-мышечная складка, которая проходила вдоль тела животного и выполняла роль рулей глубины и сохранения определенного положения тела в водном пространстве. Впоследствии средняя часть боковой складки редуцируется и образуются парные грудные и брюшные плавники, располагающиеся в менее подвижных участках осевого отдела туловища. Плавникообразные конечности, присущие всем рыбам, сохраняют первоначальную основную функцию складок, но приобретают большие возможности для адаптивных изменений, связанных как с совершенствованием локомоторной функции, так и с выполнением каких-либо дополнительных приспособлений.

У хрящевых рыб плавники располагаются в горизонтальной плоскости, выполняют роль рулей глубины и незначительную опорную функцию. Увеличение размеров плавников приводит к усилению в них хрящевой основы, которая первоначально представлена метамерно расположенными лучами. Хрящевые лучи своими основаниями, образуют общую хрящевую пластинку, которая затем преобразуется в скелет пояса конечности (рисунок 24).

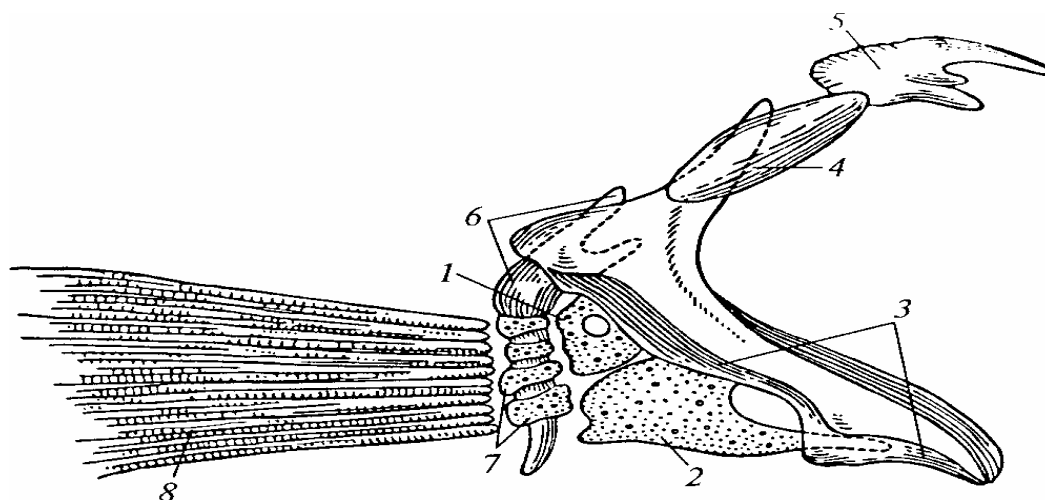


А — плечевой пояс и грудные плавники: *1* — коракоидный отдел; *2* — лопаточный отдел; *3, 4, 5* — базалии; *6* — радиалий; *7* — эластоидиновые нити. *Б* - пояс задних конечностей и брюшные плавники: *1* — пояс; *2, 3, 4* — базалии; *5* - радиалий; *6* — эластоидиновые нити.

Рисунок 24 - Скелет поясов и парных конечностей самца акулы

У костистых рыб, с их более разнообразными приспособлениями к условиям существования, плавники стали выполнять функцию изменения направления движения, роль органов опоры (особенно у двоякодышащих), и даже в осуществлении планирующего полета (летающие рыбы). Такие адаптации сопровождалась усилением хрящевого пояса, охватывающего тела со всех сторон, и образованием на его боковой поверхности выступа для соединения с главным, или осевым, лучом плавника. Плавник по отношению к осевому отделу туловища стал занимать не горизонтальное, а наклонное или даже поперечное положение, в результате чего бывшая дорсальная

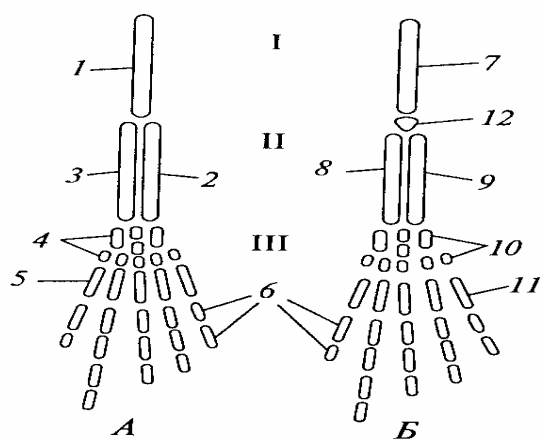
поверхность становится краниолатеральной. Усиление функциональной нагрузки на плавникообразные конечности привело к дополнительному усилению их хрящевого остова костными образованиями кожного происхождения, которые затем постепенно замещают хрящевой скелет. Одновременно происходит и усложнение костной основы плавника, где наряду с расчленением конечностей на звенья происходит и их дифференциация. Брюшные плавники, имеющие меньшую функциональную загруженность, длительное время сохраняют и более примитивное строение (рисунок 25).



Первичный пояс: 1 — лопатка; 2 — коракоид. Вторичный пояс: 3 — клейтрум; 4 — супраклейтрум; 5 — заднетеменная кость; 6 — подклеитрум. Скелет плавника: 7 — радиалий; 8 — лепидотрихии (кожные костные лучи).

Рисунок 25 - Грудной пояс костистой рыбы судака

У наземных позвоночных за счет соединения вентральных концов нижних ребер образуются парные хрящевые пластинки, которые, срастаясь между собой, образуют тело грудины. У амфибий в связи с вторичной редукцией нижних ребер грудина развивается независимо от ребер и имеет непосредственное отношение к плечевому поясу, так как служит местом прикрепления коракоидных костей. В связи со сменой среды обитания на воздушную плавникообразные конечности преобразуются в короткие ногообразные конечности с характерным подразделением их остова на скелет пояса и скелет свободного отдела, как и у последующих классов наземных позвоночных, подразделенного на три основных звена — плечо — бедро, предплечье — голень, кисть — стопа (рисунок 26). Несмотря на наличие коротких ногообразных конечностей, основной принцип движения для хвостатых амфибий, точно так же и для ящерицеобразных, сохраняется прежний — боковые изгибы осевого отдела туловища и хвоста.



А — передняя конечность; Б — задняя конечность; I — плечо — бедро; II — предпечье — голень; III — кисть — стопа; 1 — плечевая кость; 2 — локтевая кость; 3 — лучевая кость; 4 — запястье; 5 — пясть; 6 — фаланги пальцев; 7 — бедренная кость; 8 — большая берцовая кость; 9 — малая берцовая кость; 10 — предплюсна; 11 — плюсна; 12 — коленная чашечка.

Рисунок 26 - Схема строения парных конечностей наземных позвоночных

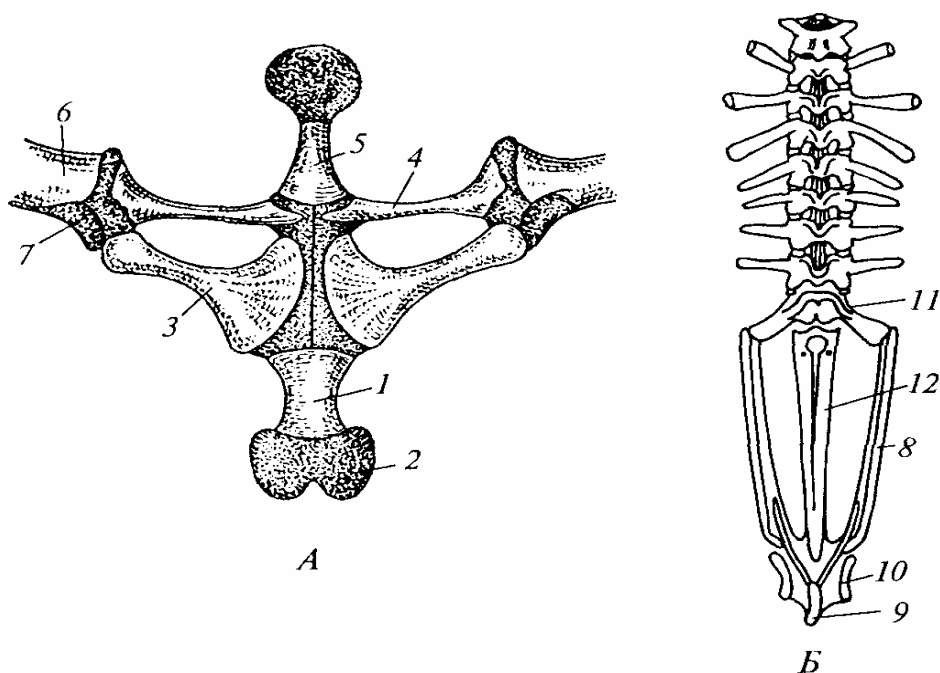
У рептилий, в частности у ящериц и крокодилов, плечевой пояс включает в основном те же элементы, что и у амфибий (рисунок 28).

Брюшная его часть представлена *коракоидами*, несущими сочленовные ямки для причленения плечевых костей. Спинная часть пояса состоит из *лопатки* и *надлопаточного хряща*. Коракоид связан с *грудиной* и обладает подвижностью. Впереди от него расположена *ключица*. Характерно наличие крестообразного *надгрудника*, лежащего перед грудиной и связывающего ее с ключицами. В целом плечевой пояс рептилий более прочен, чем у амфибий, и эта его черта отражает их лучшую приспособленность к передвижению по суше.

В тазовом поясе парные кости: *подвздошная*, *седалищная* и *лобковая* соединены в единый *замкнутый таз*. Спереди и сзади, на стыке костных элементов расположены передний и задний хрящевые отростки. Подвздошными костями пояс причленяется к поперечным отросткам двух крестцовых позвонков. На стыке трех костей таза расположена *вертлужная впадина*: в нее входит круглая головка бедренной кости.

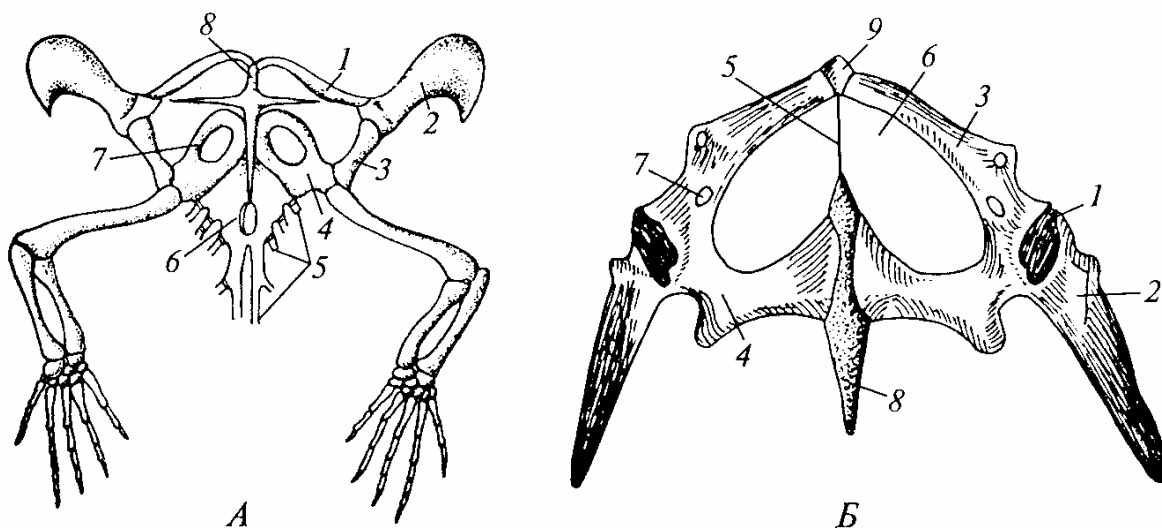
Скелет плечевого пояса у низших наземных позвоночных сохраняет многие черты такового костистых рыб. Однако в связи с большим значением при опоре и передвижении животного его отделы приобретают большую дифференцированность и усиление за счет развития аналогичных костных образований кожного происхождения, которые в конечном итоге преобразуются в дорсальный — лопатку и вентральный отделы — коракоид и ключицу (рисунок 27). Наибольшее развитие приобретают коракоидная кость, как опорное звено, и лопатка, обеспечивающая прочное соединение конечности с туловищем.

Тазовый пояс, как и плечевой, имеет те же отделы, из которых большее развитие получил вентральный, представленный; седалищной и лонной костями, в то время как подвздошная, относящаяся к дорсальному отделу, развита значительно слабее (рисунок 27). Она имеет вытянутую заостренную форму, направлена дорсокаудально и соединяется с боковой поверхностью ребер и одним из позвонков.



1 — грудина; 2 — хрящевая задняя часть грудины; 3 — коракоид; 4 — ключица лежит на прокоракоиде; 5 — предгрудина; 6 — лопатка; 7 — сочленовная впадина на лопатке для плеча (хрящ покрыт точками); 8 — подвздошная кость; 9 — седалищная кость; 10 — вертлужная впадина; 11 — крестцовый позвонок, 12 — уростиль.

Рисунок 27 - Плечевой (А) и тазовый (Б) пояс лягушки (вид спереди)



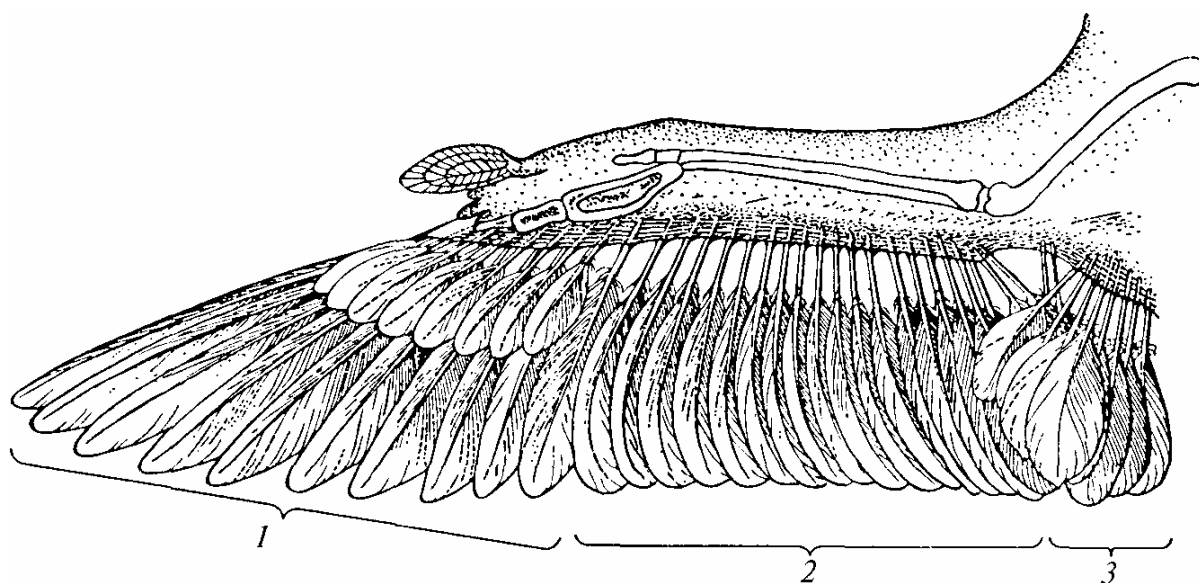
А: 1 — ключица; 2 — надлопаточный хрящ; 3 — лопатка; 4 — коракоид; 5 — ребра; 6 — грудина; 7 — переднекоракоидный хрящ; 8 — надгрудинник. Б: 1 — суставная впадина для головки бедра; 2 — подвздошная кость; 3 — лобковая кость; 4 — седалищная кость; 5 — связка; 6 — «окно»; 7 — запирающее отверстие; 8 — задний хрящевой отросток; 9 — передний хрящевой отросток.

Рисунок 28 - Плечевой (А) и тазовый (Б) пояс ящерицы

Передняя и задняя конечности имеют типичное строение. Особенность конструкции суставов в конечностях рептилий иная, чем у амфибий: сочленение в передней конечности лежит между костями запястья (*межзапястный*, или *интеркарпальный*, тип), а в заднем — между костями предплюсны (*межпредплюсневый*, или *интертарзальный*, тип). Конструкция сустава создает сгибательно-разгибательную подвижность конечности. Сходное строение имеют суставы птицы.

У птиц скелет *передних конечностей* (пояс и свободная конечность) имеет черты, приемственные от рептилий, но в связи с приспособлением к полету отличается рядом особенностей. Пояс включает *лопатки*, *коракоиды* (вороньи кости) и *ключицы*, которые своими проксимальными концами формируют площадки для приращения плечевых костей. Лопатка длинная, саблевидно изогнутая, лежит на ребрах, по которым она может свободно скользить. Коракоид развит очень хорошо. Одним концом он упирается в грудину, другой конец дает опору для приращения плеча. Грудина, являющаяся местом прикрепления мощной вентральной группы мышц плечевого пояса и выполняющая основную функциональную нагрузку при полете получает наиболее сильное развитие. Левая и правая *ключицы* срастаются между собой, образуют характерную для птиц *вилочку*, придающую поясу особую упругость.

Скелет крыла состоит из всех типичных для пятипалой конечности отделов (рисунок 29). При этом *плечо* и *предплечье* существенно не изменены, а *кисть*, наоборот, имеет ряд своеобразных особенностей. Сильно видоизменено *запястье*. Его проксимальные части срастаются в две косточки, а дистальные — с пястью. *Пясть* состоит из двух удлинённых костей, сращенных как в проксимальном, так и в дистальном отделах и образующих в итоге сложную *пястно-запястную кость*, или *пряжку*.

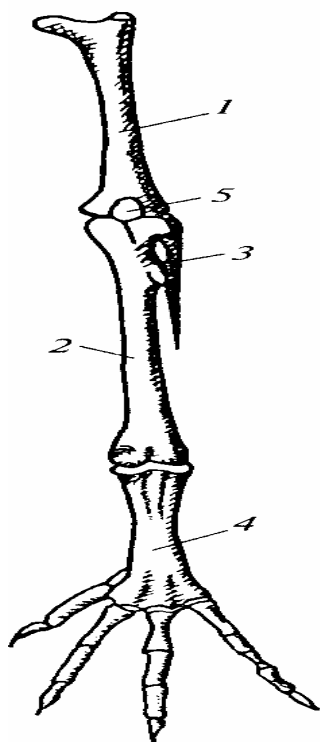


1 — кисть (первостепенные); 2 — предплечье (второстепенные); 3 — плечо (третьестепенные).

Рисунок 29 - Скелет крыла птицы и расположение маховых перьев

Из *пальцев* сохраняются только три — *второй, третий и четвертый*, при этом только третий палец имеет две фаланги, а второй и четвертый — по одной. В связи с наличием особых мускулов, сухожилий и кожистых перепонки кости крыла соединены между собой так, что все крыло не может быть вытянуто по прямой, и его части расположены под некоторым углом друг к другу. Отделы конечности могут двигаться только в одном направлении — в плоскости крыла, складывая и расправляя его.

Скелет задних конечностей (рисунок 30) (пояс и свободная конечность) птиц также имеет ряд особенностей, связанных с тем, что при движении по



1- бедро; 2 — большая берцовая кость; 3 — редуцированная малая берцовая кость; 4 — цевка; 5 — чашечка.

Рисунок 30 - Скелет задней конечности голубя

земле птица переносит на них всю тяжесть тела. Прочность осевого корпуса тела определяется срастанием больших подвздошных костей по всей их длине со сложным крестцом. С *подвздошными костями* срастаются также весьма крупные *седалищные кости*. *Лобковые кости*, наоборот, малы; в виде тонких палочек они присоединены к наружному краю костей седалищных. Все три кости таза участвуют в образовании *вертлужной впадины*. В отличие от других наземных позвоночных (рептилий, млекопитающих) у птиц отсутствует лобковый симфиз — сочленение тазовых костей внизу: две половины тазового пояса широко расставлены, что связано с откладыванием крупных яиц, покрытых твердой скорлупой, и необходимостью в широком тазовом выходном отверстии. Такой тип таза называют *открытым*. Закрытый таз имеют только африканские страусы.

Бедро типичного строения. *Голень* состоит из двух типичных костей, однако полностью развивается только *большая берцовая кость*, *малая берцовая кость* рудиментарна и прирастает к первой.

К дистальной части голени прирастает проксимальный ряд косточек *предплюсны*. Лежащий вслед за голенью отдел конечности носит название *цевки*. У взрослой тины он состоит из одной длинной кости, подвижный сустав у птиц (как и у пресмыкающихся) расположен между двумя рядами костей предплюсны, а не между предплюсной и голенью, как у амфибий. Это сочленение именуется *межпредплюсневым*, или *интертарзальным*.

Дальнейшие дифференциация и специализация грудных и тазовых конечностей наземных позвоночных стали возможными лишь после поворота конечностей из трансверсальной (поперечной) плоскости в боковую, отрыва тела животного от земли и подведения конечностей под туловище. Эти преобразования привели к усилению дорсальных отделов поясов и

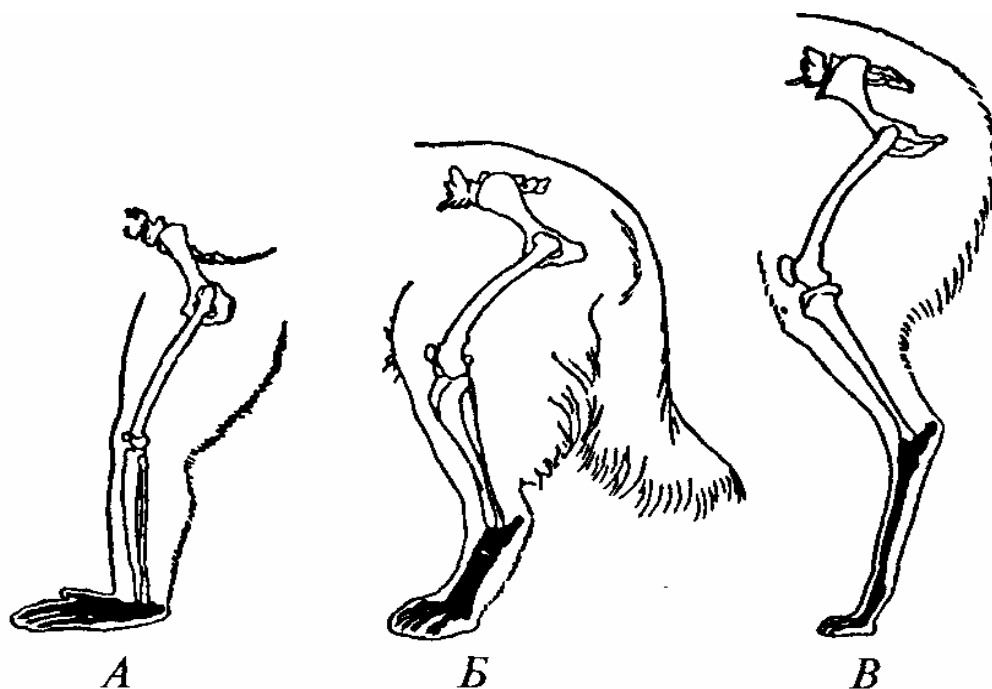
превращению конечностей в активные органы локомоции. На грудных конечностях в связи с усилением грудной кости и развитием лопатки произошла полная редукция коракоида, а с утратой элементов мультифункциональности - значительное ослабление или редукция ключицы. Редукция вентральных звеньев плечевого пояса привела к значительному усилению мышц, обеспечивающих укрепление тела животного между конечностями в подвешенном состоянии.

Из-за того, что тазовые конечности стали выполнять роль основных движителей в осуществлении поступательного движения, в тазовое пояс произошли значительное усиление дорсального отдела, смещение его в дорзосокраниальное положение и прочное сращение с позвоночным столбом. Кости вентрального звена срослись между собой по вентральной срединной линии и приняли участие в образовании вентральной срединной полости, которая стала продолжением брюшной. Включение тазового пояса в состав осевого отдела привело к тому, что он стал основным передатчиком двигательных усилий, исходящих от тазовых конечностей. Свободные отделы грудных и тазовых конечностей, имеющих в примитиве аналогичные по строению и гомологичные по происхождению звенья, с перемещением конечностей из трансверзальной плоскости в парамедианную испытали характерные изменения в их взаимоотношениях.

На грудных конечностях при подведении их под туловище при незначительном изменении положения костей кисти поворот отдельных звеньев осуществлялся в плечевом и локтевом суставах, что привело к Х-образному перекресту костей предплечья. Каудальная поверхность плеча стала медиальной, а вершина локтевого сустава, имевшая дорсолатеральное направление, стала располагаться с каудальной стороны конечности. На тазовых конечностях, в отличие от грудных, поворот осуществлялся всем свободным отделом так, что бывшая латеральная поверхность стала краниальной, а краниальная — медиальной. Кости стопы, имевшие латерокаудальное направление пальцев, стали располагаться краниально. В связи с одновременным перемещением всех звеньев конечностей Х-образного перекреста костей голени не произошло, и поэтому у всех видов животных малая берцовая кость на голени занимает латеральное положение. Дальнейшая специализация аппарата движения происходила в зависимости от характера выполняемых функций и типа опоры животного.

У животных с развитием и совершенствованием скорости передвижения в процессе эволюции происходит смена опоры от стопо- через пальце- к фалангохождению (рисунок 31).

При смене опоры изменения в строении конечностей касаются не только редукции боковых пальцев, как это имеет место у парнокопытных (жвачные, нежвачные, мозолоногие), и непарнокопытных (тапиры, носороги и лошади), но и всех выше расположенных звеньев, которые выразились в изменении их длины, толщины, рельефа суставных поверхностей, степени развития связок, соответствующих мышц сосудов и нервов.



A — обезьяна павиан; *B* — собака; *V* — лама.

Рисунок 31 - Задние конечности пальце- и стопоходящих млекопитающих. Элементы стопы затемнены

Знание коррелятивных изменений в строении периферического скелета при различных адаптациях позволяет при анализе палеонтологических материалов вскрыть основные закономерности эволюции конкретных видов животных, как это было сделано В.О. Ковалевским в отношении современной лошади. Он убедительно доказал, что одним из древнейших предков современной лошади был *фенакод*, который жил в начале третичного периода (около 50 млн. лет назад) в восточной части Северной Америки, где условия того времени характеризовались теплым влажным климатом и мягкими почвами с богатой сочной растительностью. Фенакод имел небольшие размеры (68 см в высоту) и пятипалую конечность. Из пяти пальцев два боковых были самыми короткими, а из трех других средний имел наибольшую длину с роговым башмачком на конечной фаланге, что свидетельствует о ведущей роли при передвижении.

Таким образом, внутренний скелет хордовых энто- и мезодермального происхождения поддерживает тело, служит для укрепления скелетных мышц, участвует в движении, обеспечивает защиту внутренних органов. Прогрессивные изменения связаны с заменой в осевом скелете единого нечлененного упругого тяжа — хорды сначала хрящевым, а затем костным позвоночником, его последовательной дифференцировкой на отделы и появлением мозгового черепа. В висцеральном скелете в эволюционном ряду позвоночных висцеральные дуги редуцируются, развиваются челюсти, формируются слуховые косточки. Мозговой и висцеральный скелет объединяются в единое морфофункциональное образование — череп с лицевой и мозговой частями. Скелет органов движения у первичноводных

хордовых — первоначально непарных плавников — прогрессивно развивается в связи со специализацией к условиям обитаний, затем дополняется парными плавниками, используемыми как стабилизаторы и рули при движении и поворотах. Появление мускулатуры на унисериальных парных плавниках, использовавшихся в качестве опоры при движении по грунту дна, послужило основой для формирования пятипалой конечности наземного типа.

4.2 Типы окостенений и их биологическое значение. Локомоция

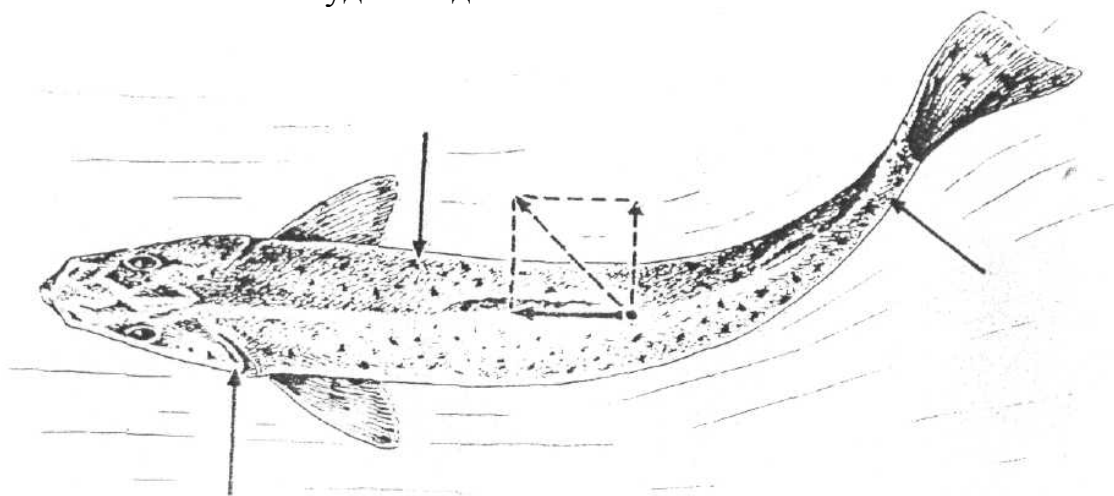
Как уже указывалось, скелет костных рыб частично или полностью состоит из костной ткани. Значение этого преобразования заключается в том, что костный скелет обеспечивает эффективное выполнение опорных функций при меньших массе и объеме. Это определяется большей, чем у хряща, прочностью и сложной внутренней структурой костей. Кроме того, при формировании костного скелета образуются новые структуры, способствующие расширению ряда функций. Закладка костных элементов скелета происходит двумя путями. Костная ткань может формироваться непосредственно в исходных хрящевых закладках, постепенно полностью замещая хрящ. Так возникают *первичные* или *замещающие* кости. Кости такого типа полностью принимают на себя функции хрящевых предшественников. Второй путь формирования костей — образование очагов окостенений в соединительнотканном слое кожи (кориуме), вне связи с внутренним хрящевым скелетом. Возникшие таким путем кости называются *вторичными* или *покровными*. Они или сохраняются как самостоятельные образования например, «жучки» в коже осетровых рыб) или накладываются на хрящевую основу внутреннего скелета (например, покровные кости черепа тех же осетровых)¹. В последнем случае хрящевая основа может полностью резорбироваться и соответствующие части скелета оказываются составленными исключительно из вторичных костей, смыкающихся с первичными. Это происходит со скелетом черепа, парных конечностей и их поясов у костистых рыб.

Появление в эволюции вторичных окостенений имеет важное значение. Возникая вне хрящевого скелета, они могут формировать новые его элементы и приобретать различный внешний вид, дополняя и расширяя функции, свойственные скелету предковых форм. Напомним, что именно вторичными костями образована часть плечевого пояса костистых рыб, прочно фиксирующая его на неподвижном осевом черепе. Это интенсифицирует опорную функцию пояса, способствует более энергичной и маневренной деятельности грудных плавников и расширяет разнообразие их функций. Из вторичных костей состоит жаберная крышка костных рыб — орган, появляющийся только в этом классе и определяющий формирование более энергичного и эффективного механизма жаберного дыхания.

Не менее важна и роль вторичных челюстей. Массивные, нерасчлененные хрящевые челюсти акул жестко связаны с функцией открывания и закрывания рта и потому ограничены в собственно

хватательной функции. Отсюда — малая степень морфоэкологического разнообразия этой группы: это преимущественно или активно плавающие хищники (акулы), или придонные формы, челюсти и зубы которых приспособлены к раздавливанию панцирей-иглокожих, раковин моллюсков (скаты) и т. п. У костистых рыб функция челюстного сустава сохраняется за первичными костями, а собственно хватательная роль переходит к комплексу костей вторичной челюсти. У разных видов они приобретают разнообразную форму и способствуют расширению способов захвата пищи, а отсюда — и дифференциации большого числа жизненных форм. Поэтому именно костистые рыбы представляют собой наиболее многочисленную, разнообразную и широко распространенную группу в современной фауне водных позвоночных.

Выше описанное строение опорно-двигательного аппарата и обтекаемая форма тела обеспечивают эффективную локомоцию в плотной среде. Боковые движения хвоста, сочетаясь с сопротивлением среды, препятствующим отклонениям головного конца в стороны, формируют силу, направленную вперед (рисунок 32). Такой способ локомоции очень экономичен. Современные исследования гидродинамики показывают, что коэффициент полезного действия при таком типе движения почти в 1,5 раза превосходит эффективность винтовых судовых двигателей.



Стрелками обозначены направления сил, в сумме формирующих поступательное движение.

Рисунок 32 - Схема локомоции рыб

Таким образом, в эволюции опорно-двигательного и висцерального аппарата водных позвоночных можно отметить два важных этапа: формирование единого принципа локомоции в плотной водной среде на основе внутреннего осевого скелета и метамерной мускулатуры и дивергенция по принципу организации висцерального скелета на бесчелюстных и челюстноротых. При этом принцип организации челюстноротых открыл возможность прогрессивной эволюции, связанной с повышением энергетического метаболизма, увеличением биологической

активности и расширением экологического разнообразия, тогда как эволюция бесчелюстных шла по пути специализации, в результате чего сформировалась боковая ветвь в развитии позвоночных. В пределах челюстноротых прогресс в значительной степени связан с формированием костного скелета.

У рептилий и хвостатых амфибий конечности расставлены в стороны от тела. Животные перемещаются, прижимая тело к земле, используя одновременно возможности хвоста. Такая позиция требует значительного расхода энергии на поддержание тела и движение. В истории наземных позвоночных соотношение тела и конечностей решалось различными путями. Экономичность движения была достигнута перемещением обеих пар конечностей под тело и изменением ориентации локтевого и коленного суставов.

Попытка приподнять тело над землей при четырехногой локомоции свойственна некоторым крокодилам, черепахам, ящерицам. Известно, что некоторые из них могут быстро бегать. Ящерица-василиск, например, встает на задние конечности при беге.

Бипедальная локомоция, при которой задние ноги удлинены, а колени вывернуты вперед под тело, известна уже у некоторых динозавров. Позднее это стало основой движения в наземной среде и привело у птиц и некоторых млекопитающих к бипедальной (двуногой) локомоции. Другой путь — утрата конечностей, как это свойственно змеям (и безногим амфибиям).

5 Пищеварение и питание

Живым организмам необходима пища как источник энергии для осуществления своих функций, а также как материал для роста и обновления структур тела. Несмотря на разницу в типах и способах питания, потребность в питательных веществах у всех животных почти одинакова. Животные, как гетеротрофы, должны питаться готовыми органическими соединениями. Получение пищи ее обработка в организме и удаление во внешнюю среду непереваренных остатков — одна из форм обмена веществом между организмом и средой его обитания.

Для обеспечения обмена веществ животным нужны примерно 0,25 % встречающихся в природе химических элементов. Из них 11 элементов (99,9 % всех атомов тела) входят в состав наиболее важных биохимических соединений. Это углерод, азот, водород, кислород, фосфор, сера, а также натрий, калий, кальций, магний и хлор, которые поддерживают электролитический баланс тканей. Необходимы и малые количества ионов металлов, имеющих в молекулах коферментов и гемоглобина.

Добывание и поглощение пищи называют питанием. Пища животных состоит из сложных соединений, которые не могут усваиваться и использоваться как источник энергии непосредственно, т. е. в целом виде. Крупные пищевые частицы не могут также пройти через поры мембран

стенок пищеварительной полости или стенки кишечника. Поэтому они должны быть расщеплены на более мелкие частицы вплоть до простых соединений. Такое расщепление, происходящее с участием ферментов, называется *перевариванием пищи* или *пищеварением*. В ходе переваривания органических соединений получают промежуточные вещества, или метаболиты, из которых уже синтезируются вещества собственного тела.

Выбор пищи и способы ее получения сильно различаются у отдельных групп животных. Исходя из места животных в пищевых цепях, экологи делят все разнообразие животного мира на фитофагов, зоофагов и сапрофагов, т. е. растительноядных, плотоядных (питающихся животной пищей) и потребляющих мертвую органику - опавшие листья, навоз или трупы животных. Нередко определить, чем именно питается животное, затруднительно. К примеру, фитофаги вместе с тканью листа заглатывают бактерий и все, что находится на поверхности или в тканях растения. То же самое можно сказать о характере питания дождевого червя, пропускающего через свой кишечник мертвую растительную массу вместе с почвой. В этом субстрате находятся бактерии, грибы, протисты, мелкие клещи и нематоды. Неизвестно, что при этом усваивается потребителем. Различные фазы развития (например, личинки и взрослые у насекомых) могут иметь различные пищевые режимы, так что вид в целом становится всеядным. По другой классификации животных делят на хищников, паразитов, детериофагов, фильтраторов, обрызгателей. Наконец, в зависимости от пищи можно выделять потребителей частиц различного размера, мягких тканей, жидкостей, веществ, образуемых симбионтами, и т.д.

Механизмы питания животных разных категорий могут значительно различаться. У простейших известны два способа приема пищи – пиноцитоз и фагоцитоз (рисунок 33). В первом случае «клеточное питье», а во втором – «клеточное заглатывание». Пиноцитоз начинается с появления узкого впячивания клеточной мембраны – пиноцитозного канала – диаметром от 0,5 до 2 мкм. Затем на конце этого канала отделяется пиносомы – пузырек, окруженный мембраной и находящийся в цитоплазме. Здесь же происходит переваривание жидкого содержимого пузырька. Подобный процесс питания легко наблюдается у голых амёб. Фагоцитоз очень распространен у самых разнообразных простейших. При этом заглатываются твердые кусочки пищи, такие как одноклеточные водоросли, бактерии и т.п. В цитоплазме они также окружаются мембраной, образуя фагосомы или пищеварительные вакуоли.

Фагоцитоз считается древним способом питания, сохранившимся у простейших до нашего времени. Явления фагоцитоза как показал еще в 1883 г. И.И. Мечников, широко распространены также у низших многоклеточных – губок, стрекающих и ресничных червей. У них отдельные клетки могут покидать стенку пищеварительной (гастральной) полости тела и внедряться в ее содержимое. Там они захватывают пищевые частицы и затем возвращаются в ткань стенки тела. Эти клетки из-за сходства с амёбами получили название амёбоцитов. И у высших животных есть кровяные клетки

- фагоциты, которые захватывают попавших в кровь бактерий. Это открытие И.И. Мечникова легло в основу учения об иммунитете.

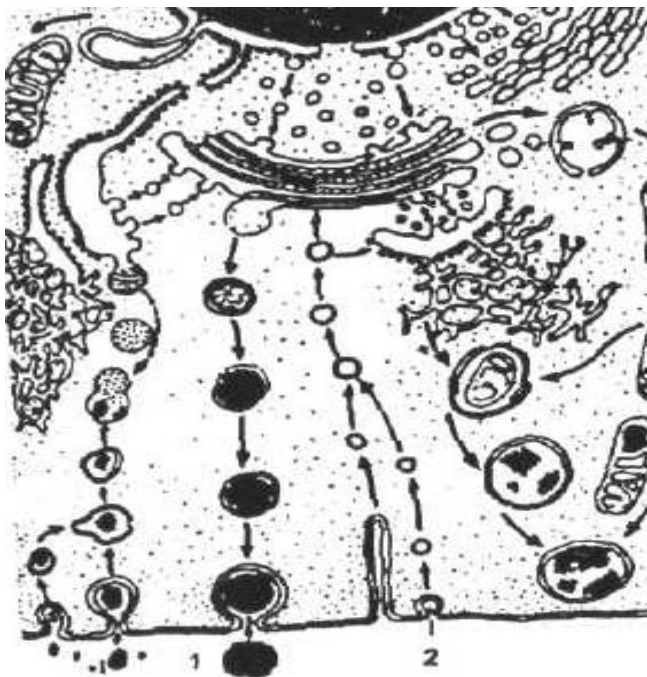


Рисунок 33 - Клеточный фагоцитоз (1) и пиноцитоз (2)

Фагоцитоз осуществляется либо в любом месте тела, как у голых амёб, либо в фиксированном, через так называемый цитостом или "клеточный рот", как у инфузорий. Переваривание твердой пищи проходит в пищеварительных вакуолях. Непереваренные остатки выбрасываются наружу также в специальных вакуолях.

Паразитические протисты нередко питаются осмотически, т. е. поглощают необходимые вещества через клеточную поверхность. Крайне специализированные кишечные паразиты из ленточных червей также питаются осмотрочно. Продукты пищеварения типа молекул углеводов диффундируют из кишечного содержимого хозяина в тело червя. У таких червей пищеварительная система исчезла.

У многоклеточных характер пищи и способы ее получения очень разнообразны. Низшие имеют гастральную полость, заполненную водой и открывающуюся наружу отверстием - устьем, или ртом. У губок стенка тела пронизана множеством каналов, с помощью которых гастральная полость сообщается с внешней средой. Гастральная полость может дифференцироваться в сложную систему отсеков и каналов, как это наблюдается у кишечнополостных и гребневиков. У плоских червей кишечник имеет вид слепо замкнутой на конце трубки, состоящей из передней и средней кишки. Начиная с круглых червей, появляется третий отдел кишечника - задняя кишка и анальное отверстие. Каждый из отделов приобретает свои функции. Функциями передней кишки являются захват и механическая обработка пищи, хотя благодаря слюнным железам в ней может происходить и ее химическое расщепление. Средняя кишка принимает на

себя собственно пищеварительную функцию благодаря работе ферментов. Наконец, задняя кишка служит местом формирования экскрементов, откуда они выводятся через анальное отверстие.

Способы питания в зависимости от характера пищи показаны в таблице 1.

В таблице перечислены только наиболее распространенные способы получения пищи беспозвоночными животными. Типы питания и способы захвата пищи вырабатывались в процессе эволюционного развития, который привел к расхождению животных в различные экологические ниши. Благодаря этому на одной площади или в одном объеме могут одновременно жить без конкуренции многочисленные и разнообразные виды.

Таблица 1- Способы получения пищи, зависящие от ее характера (по К. Шмидт-Ниельсену)

Тип пищи	Способ питания	Животные, использующие данный способ
Мелкие частицы	Образование пищеварительных вакуолей Образование слизистых ловушек Использование щупалец Фильтрация	Амебы, радиолярии, инфузории, губки, двусторчатые моллюски Брюхоногие моллюски Голотурии Мелкие ракообразные
Крупные частицы или массы	Заглатывание пассивных масс Соскабливание, жевание, сверление Ловля и заглатывание жертвы	Детериофаги, дождевые черви Улитки, насекомые, морские ежи Книдарии
Жидкости или мягкие ткани	Высасывание сока растений, нектара Наружное пищеварение Поглощение через поверхность тела	Тли, пчелы Пауки Паразиты, ленточные черви
Питательные вещества, образуемые симбионтами	Использование внутриклеточных симбиотических водорослей	Инфузории (парамеции), губки, коралловые полины, плоские черви, двусторчатые моллюски

Среди животных выделяют генералистов и специалистов. В смысле питания первых обычно называют *полифагами*. Они способны принимать в пищу объекты как растительного, так и животного происхождения. К этому типу можно отнести также фитофагов, которые питаются растениями из самых различных семейств. Такова, например, саранча. Вторых называют *олигофагами* (от греч. олиго - мало). Если это растительноядные животные, то круг кормовых растений у них ограничен одним семейством. К олигофагам

можно отнести колорадского жука, грызущего листья пасленовых. Крайняя степень пищевой специализации - *монофагия* выражается в строгой приуроченности потребителя к единственному виду корма. Примером может служить гусеница тутового шелкопряда, питающаяся исключительно листьями тутового дерева (шелковицы). Много монофагов и среди паразитических насекомых.

Главная задача пищеварения состоит в расщеплении крупных и сложных молекул пищи, с тем, чтобы их фрагменты могли пройти через стенку кишечника и проникнуть в полостную жидкость или в кровь. После этого фрагменты становятся пригодными для использования в организме животного. Расщепление сложных молекул осуществляется с помощью ферментов и связано с поглощением воды, поэтому и называется гидролизом.

Пищеварение может быть как внутриклеточным, так и внеклеточным. *Внутриклеточное пищеварение* - тот же фагоцитоз. Это более древний способ и наблюдается он у простейших, - губок (фагоцитами являются такие клеточные элементы, как хоаноциты и амебоциты) и ресничных червей. *Внеклеточное пищеварение* заключается в поглощении и всасывании клетками питательных веществ в жидком виде (пиноцитоз, или просачивание через мембраны). В этом случае клетки кишечного эпителия и секретируют пищеварительные ферменты, и выполняют функцию всасывания. Пищеварительные ферменты, выделяемые клетками кишечного эпителия, относятся к группе гид рол аз. Их особенно много в лизосомах. В зависимости от субстрата пищеварительные ферменты подразделяются на протеазы, карбогидразы и эстеразы (главным образом липазы). Все они ускоряют процессы гидролиза, который без участия ферментов шел бы крайне медленно.

Переваривание белков в организме беспозвоночных проходит с участием протеаз, расщепляющих белки до аминокислот. Жиры расщепляются липолитическими ферментами до глицерина и жирных кислот. Особый случай переваривания пчелиного воска отмечен у гусениц восковой огневки - паразита пчелиных ульев. У морских беспозвоночных в организме также накапливаются воска и их потребители - моллюски, актинии, креветки - способны их переваривать.

Углеводы перевариваются в организме животных с участием ферментов карбоангидраз. Они расщепляют сложные сахара до моносахаридов. Особый случай представляет переваривание целлюлозы беспозвоночными. Насекомые - фитофаги, некоторые моллюски ("корабельный червь"), питающиеся почти исключительно древесиной термиты постоянно сталкиваются с необходимостью переваривать целлюлозу. Ведь стенки растительных клеток содержат целлюлозу и многие фитофаги в кишечнике имеют фермент целлюлазу. Однако большинство из них, а в отношении термитов это доказано экспериментально, содержат в своем кишечнике симбионтов - простейших и бактерий. Именно они ответственны за переваривание целлюлозы. Более того, в кишечной флоре термитов найдены

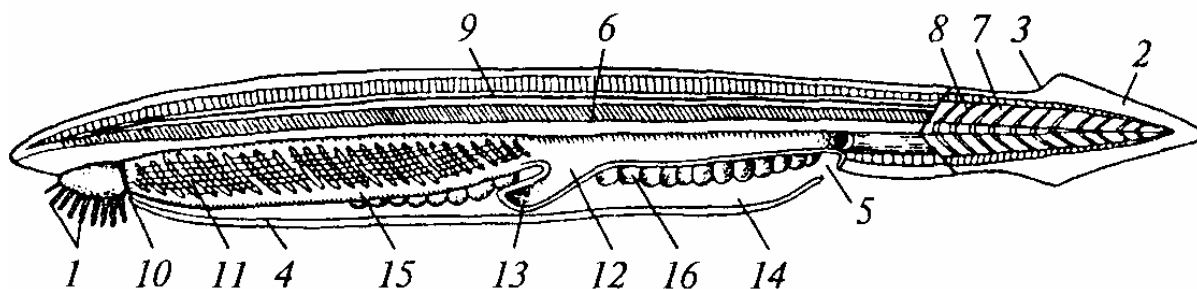
и азотфиксирующие бактерии, которые служат добавочным источником белка.

С характером питания и переваримостью пищи коррелирует длина кишечника. У зоофагов (хищников) кишечник всегда короче, чем у фитофагов. Так, отношение длины 1:1 кишечника к длине тела у хищного водного жука плавунца составляет 1:1, а у растительноядного майского жука 7:1. Особенно длинный кишечник у сапрофагов. У навозника-скарабея он в 13 раз длиннее тела, а у других видов этой же группы средняя кишка, где проходят процессы пищеварения, образует слепые отростки - дивертикулы, увеличивающие площадь пищеварения и всасывания.

5.1 Преобразование пищеварительной системы в филогенезе

Позвоночные, как и все животные, гетеротрофы и постоянно нуждаются в притоке органических веществ извне в виде пищи. Пища необходима для построения и возобновления клеток и тканей, поддержания постоянства их химического состава и для метаболических процессов. Кроме того, пища является источником энергии, затрачиваемой организмом на различные формы деятельности. Таким образом, питание - одна из важнейших составляющих общего обмена веществ и энергии организма с окружающей средой. Важная роль этой функции послужила причиной того, что общие принципы строения пищеварительной системы и физиологии питания сложились в эволюции животных очень рано. В частности, структура и функции ферментных систем, определяющих процессы пищеварения, практически однотипны у всех животных.

Глотка. Устройство ротового аппарата определяет захват пищи и ее передвижение в последующие отделы пищеварительной системы. У бесчерепных пищевые частицы с током воды поступают через предротовую воронку, а затем рот. За ротовой полостью у этих животных следует глотка, в которой совмещаются функции дыхания и проведения пищи: вода поступает сквозь жаберные щели наружу, а пища направляется в пищевод (рисунок 34).



1 — предротовое отверстие, окруженное щупальцами; 2 — хвостовой плавник; 3 — спинной плавник; 4 — метаплевральная складка; 5 — атриальное отверстие; 6 — хорда; 7 — миомер (показан только в хвостовой области); 8 — миосепта; 9 — нервная трубка; 10 — парус; 11 — жаберные щели; 12 — кишка; 13 — печеночный вырост кишечника; 14 — околожаберная полость; 15 — эндостиль; 16 — половые железы.

Рисунок 34 - Продольный разрез тела ланцетника (схема)

Строение глотки, пронизанной жаберными щелями, позвоночные унаследовали от своих предков - фильтраторов. Как известно, у этих животных отделению пищи от тока воды способствует система слизистых каналов (эндостиль и др.). Круглоротые и рыбы, перешедшие к макрофагии, утратили эту систему. Остатки ее у этих групп существуют в иной функции: на основе эндостилья возникает эндокринная щитовидная железа, продуцирующая гормон тироксин.

Этот гормон, регулирующий процессы энергетического обмена и некоторые другие, появился в эволюции только с возникновением хордовых животных. Он формируется из белка тиреоглобулина путем последовательного иодирования аминокислоты тирозина. Эта реакция известна уже для эндостилья оболочников (правда, первые ее стадии - образование моно- и диодтирозина - у них происходят в тунике). У бесчерепных ткань эндостилья также продуцирует тироксин (Т₄) и его предшественник - трийодтирозин (Т₃). У круглоротых эндостиль в измененном виде (так называемый гипобранхиальный мешок) сохраняется только у личинок, и в процессе их метаморфоза клетки его полностью замещаются тиреоидными фолликулами, характерными для ткани щитовидной железы. У круглоротых и у некоторых рыб щитовидная железа имеет дисперсный характер, тогда как у ряда рыб она уже хорошо выражена морфологически.

Функция разделения воды и пищи у водных позвоночных решается на иной, нежели у низших хордовых, основе. У круглоротых ток жидкой пищи и воды разделяется благодаря дифференциации глотки на пищевод и дыхательную трубку (миноги) или путем перекрытия внутренних жаберных отверстий во время питания (миксины). У рыб выносу пищевых частиц наружу препятствует система расположенных на жаберных дугах выростов — *жаберных тычинок* (рисунок 32). Длина и форма жаберных тычинок соответствуют составу пищи: у планктоноядных форм очень многочисленные и длинные тычинки образуют густой цедильный аппарат; у видов, питающихся более крупной добычей, они короткие и толстые, а подчас и совсем не развиты: «решетку», задерживающую пищу, образуют сами жаберные дуги.

Интересный пример экологического варьирования цедильного аппарата демонстрирует гигантская акула - *Cetorhinus maximus*: летом она питается планктоном и имеет густой цедильный аппарат из тонких и длинных тычинок; зимой, когда этот вид переходит на питание более крупными бентическими организмами, жаберные тычинки опадают.

Кишечный тракт. За глоткой следует пищевод - растяжимая трубка, по которой пища перемещается в желудок. Этот отдел кишечника имеет лишь транспортную функцию; пищеварительных процессов здесь не происходит.

Эволюция пищеварительной системы, связанная с повышением эффективности переваривания и, усвоения пищи, морфологически выражается в степени дифференцирования пищеварительного тракта на

морфофункциональные отделы и в возрастании общей длины кишечника, что косвенно соответствует увеличению поверхности железистого эпителия и всасывающей части кишечника. Разделение пищеварительного канала позвоночных на отделы представлено на рисунке 35. У круглоротых идущая от пищевода кишка не дифференцирована на отделы и не образует изгибов.

Некоторое расширение ее внутренней поверхности достигается с помощью продольной складки кишечного эпителия спинной стороны кишки. Уже у круглоротых появляется довольно крупная печень, лежащая непосредственно позади сердца. В печени имеется желчный пузырь, проток которого открывается в передней части кишки. Кишка проходит по верхнему краю печени, а затем опускается на брюшную сторону и тянется назад, открываясь наружу анальным отверстием.

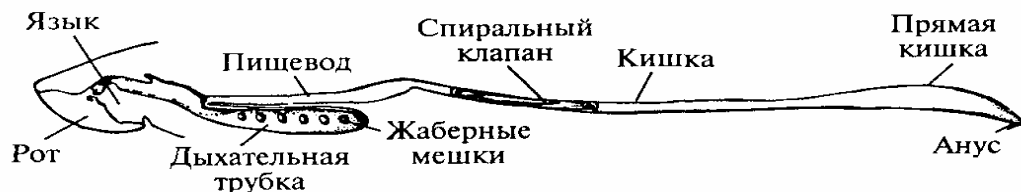
В обоих классах рыб кишечник дифференцируется на отделы. Переваривание пищи начинается в желудке: в его стенках расположены железы, продуцирующие пищеварительные ферменты и соляную кислоту (ферменты активны в кислой среде).

У хрящевых рыб желудок U-образно изогнут; начальная, более крупная часть его называется кардиальной; а часть, следующая за изгибом, пилорической. Позади этой части находится очень короткая тонкая кишка, в просвет которой открываются протоки *поджелудочной железы*, а также желчный проток, идущий из крупной трехлопастной печени. В тонком кишечнике продолжается переваривание пищи с участием ферментов, вырабатываемых в стенках кишки и в поджелудочной железе.

Морфологически выраженная поджелудочная железа появляется лишь у хрящевых рыб. Это сложная железа, работающая и как экзокринная (продукция пищеварительных ферментов), и как эндокринная (продукция инсулина, глюкагона и некоторых других гормонов). Инсулин и глюкагон – гормоны – антагонисты, регулирующие уровень сахара в крови: инсулин способствует резервированию углеводов в виде гликогена мобилизации глюкозы путем распада гликогена, а глюкагон – мобилизации глюкозы путем распада гликогена в печени. Эндокринная функция железы связана с особыми клетками островков Лангерганса. У круглоротых ткань поджелудочной железы разбросана островками вдоль кишечника и внешне не выражена, хотя функциональная ее роль проявляется как в пищеварении, так и в продукции гормонов (прежде всего инсулина).

Разжиженная пищевая масса из тонкой кишки попадает в *толстую*, где заканчиваются процессы пищеварения, и происходит всасывание питательных веществ и воды. Толстая кишка хрящевых рыб имеет своеобразное строение: ее внутренние стенки образуют спиральный клапан, существенно увеличивающий поверхность контакта кишечного эпителия и пищевой массы. Этим компенсируется небольшая длина кишечника. Кроме того, спиральный клапан увеличивает время прохождения пищи через кишечник и таким образом - эффективность усвоения пищи. Толстый кишечник переходит в короткую *прямую кишку*, вырост которой у хрящевых рыб образует ректальную железу - орган солевого обмена. Прямая кишка

впадает в клоаку - расширенный, задний отдел кишечной трубки, в который открываются анальное отверстие и отверстия мочевых и половых протоков.



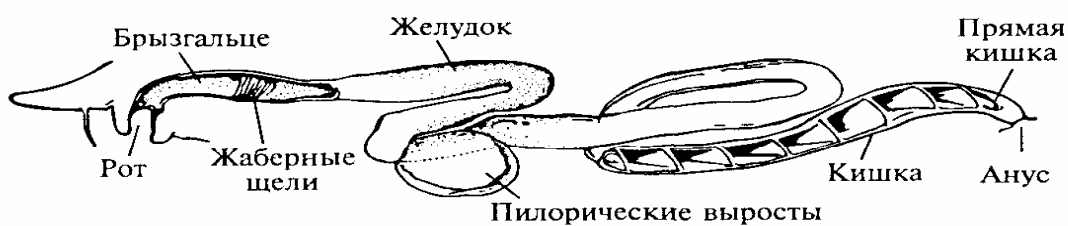
Минога



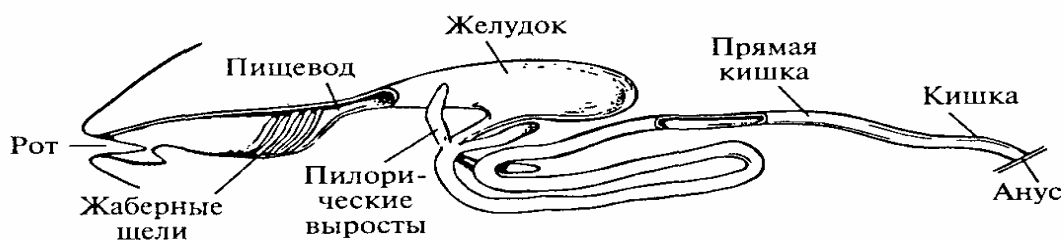
Акула



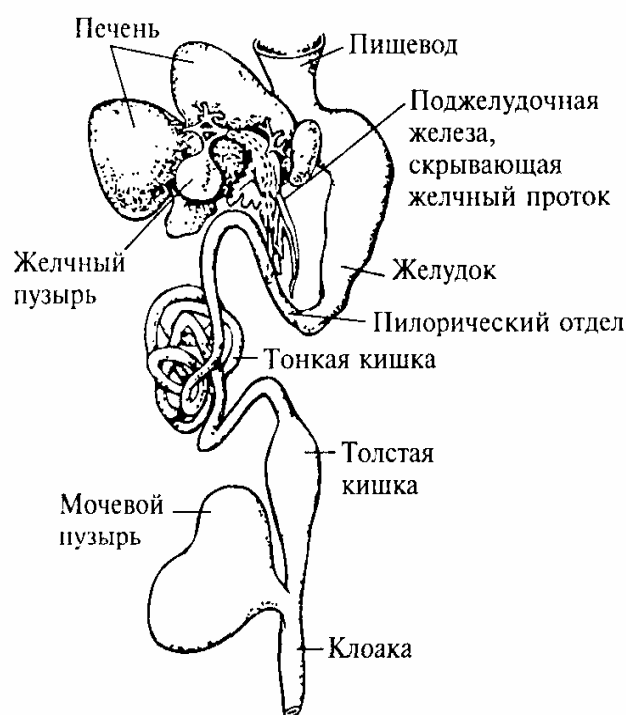
Протоптерус



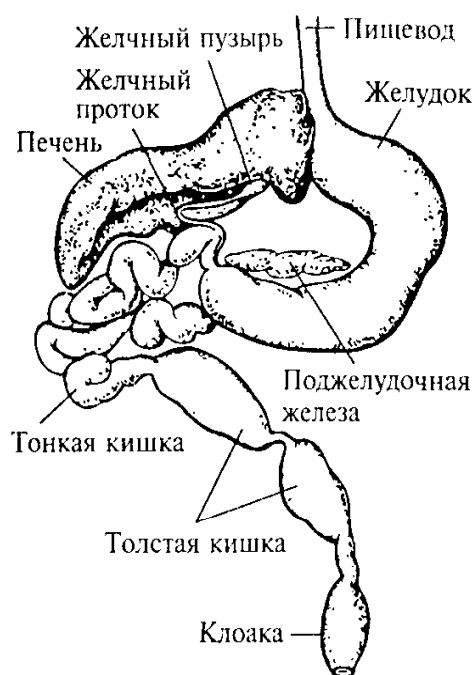
Осетр



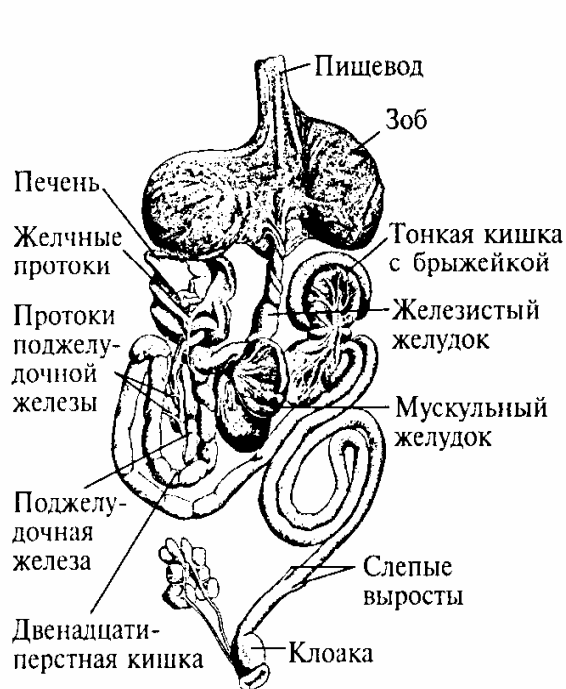
Окунь



Лягушка



Ящерица



Птица



Млекопитающее

Рисунок 35 - Схема строения пищеварительной системы разных животных (по А.Ромеру, Т.Парсонсу, 1992)

Сходно подразделение пищеварительной системы на отделы у костных рыб. Желудок у некоторых “мирных” костистых рыб может и не выделяться морфологически, но выражен функционально. Позади желудка, на границе с тонкой кишкой, у многих видов имеется несколько замкнутых

выростов – *пилорические придатки*. Здесь тоже происходит переваривание белков, и всасывание. Тонкий кишечник длинный, образует петли, благодаря которым увеличивается его общая поверхность. Первая петля тонкой кишки формирует *двенадцатиперстную кишку*, в которую впадают протоки поджелудочной железы и желчные протоки, поэтому функционально этот отдел отличается от остальной части тонкой кишки. Толстый кишечник у костистых рыб морфологически почти не выделяется, но у низших костных рыб, как и у акул, имеется спиральный клапан. Клоаки у костных рыб (кроме двоякодышащих) нет, и кишечник открывается анальным отверстием прямо наружу.

Подразделение кишечного тракта на пищевод, желудок, кишечник (с двенадцатиперстной кишкой в его начале, толстую и прямую кишки) сохраняется у всех позвоночных животных, лишь в деталях строения.

У земноводных в связи с их адаптацией к водной и воздушной средам обитания и развитием органов дыхания происходит значительная перестройка головной кишки, которая приводит к обособлению ротовой и носовой полостей, редукции жаберного аппарата и развитию органов газообмена - легких. Средняя кишка удлиняется, ventральная брыжейка редуцируется и образуются петли кишечника, подвешенные на дорсальной брыжейке. Задняя кишка представлена клоакой и небольшим дорсальным выпячиванием - слепой кишкой.

У пресмыкающихся жаберный аппарат можно проследить лишь на ранних стадиях эмбриогенеза. У них происходит образование вторичного твердого, а у высших пресмыкающихся (крокодилы) - и мягкого неба; в желудке выделяется мышечная часть, получившая наибольшее развитие у птиц; слепая кишка достигает значительных размеров.

У млекопитающих отделы пищеварительного тракта достигают наибольшей степени развитости. Для них характерны полное разделение ротовой полости от носовой; дифференциация и специализация жевательного аппарата и особенно зубной системы; подразделение средней кишки на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную, а толстой, полностью отделившейся от мочеполового аппарата, на ободочную, слепую и прямую кишки.

В зависимости от адаптации к определенным условиям существования и типа питания (травоядные, плотоядные, всеядные, насекомоядные, плодоядные и т. д.) различные отделы и органы пищеварительного аппарата приобретают характерные видовые различия. Так, у растительноядных пища, состоящая из клетчатки, требует более длительного времени для переваривания, что привело к значительному увеличению толстого отдела кишечника с его характерными расширениями (лошадь, зайцеобразные) или к увеличению количества камер желудка от двух (хомяки), трех (верблюды) до четырех (крупный и мелкий рогатый скот, олени, лоси) и более (некоторые китообразные). У плотоядных (собака, кошка), пища которых состоит из кормов животного происхождения, пищеварительный тракт значительно короче. Всеядные (свинья) занимают между травоядными и плотоядными промежуточное положение (таблица 2).

Таблица 2 - Длина отделов кишечника у домашних млекопитающих

Вид животного	Отделы кишечника			Отношение длины кишечника к длине тела животного
	Тонкий	Толстый	Отношение толстого отдела кишечника к тонкому	
Крупный рогатый скот	35-40	7-10	1: 5,0	1:22
Овца	21-32	4-7	1:5,7	1:32
Коза	17-25	4-7	1:4,3	1:25
Свинья	17-21	3,7-4,1	1:4,6	1:16
Лошадь	19-30	6-9	1:3,4	1:10
Собака	5,5-7,1	0,7-1,0	1:5,8	1:5
Кошка	1,4-1,8	0,3-0,45	1:5,4	1:4,5
Кролик	2,9-3,2	2,1-2,3	1:1,5	1:10

5.2 Развитие пищеварительной системы

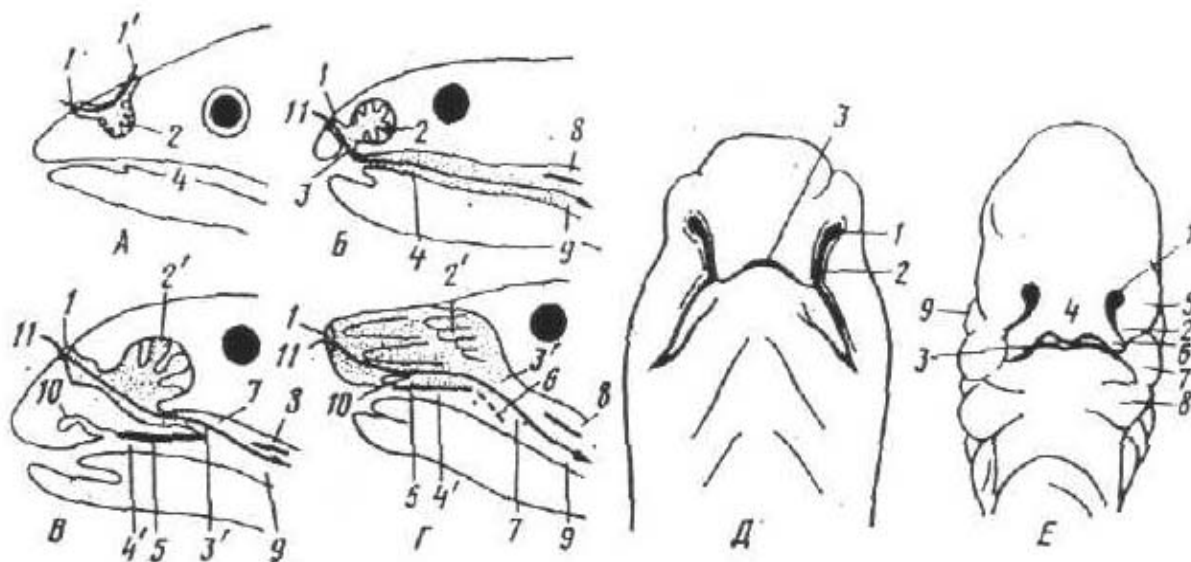
В онтогенезе большинство внутренних органов аппарата пищеварения развивается из внутреннего зародышевого листка, или энтодермальной закладки первичной кишечной трубки, и лишь незначительная часть - из эктодермальной части первичной ротовой полости.

На ранних стадиях эмбриогенеза вентральная стенка первичной кишечной трубки широким отверстием сообщается с полостью желточного мешка. Место соединения кишечной трубки с желточным мешком составляет ее средний отдел, который продолжается в виде двух слепых выростов в краниальном (передняя кишка) и в каудальном (задняя кишка) направлениях. Краниальный слепой вырост от первичной ротовой полости отделяется перегородкой, или глоточной мембраной, покрытой с одной стороны эктодермой, а с другой - энтодермой. Каудальный конец, представляющий собой расширение задней кишки (клоака), примыкает непосредственно к эктодерме, которая носит название клоакальной мембраны. Глоточная и клоакальная мембраны, прорываясь, обеспечивают сообщение кишечной трубки с внешней средой через ротовое и анальное отверстия. Дальнейшие изменения кишечной трубки связаны с ее преобразованиями на дефинитивные отделы и развитием органов пищеварения.

Первичная ротовая полость с боков ограничена двумя парами отростков, представляющих собой расщепление первой жаберной (челюстной) дуги на верхнечелюстную и нижнечелюстную отростки, которые затем преобразуются в верхнюю и нижнюю челюсти. Сверху входное отверстие первичной ротовой

полости ограничено лобным отростком; последний, в свою очередь, подразделяется на средний и два боковых носовых отростка, ограничивающих носовые ямки. Последующее срастание носовых отростков с верхнечелюстными и нижнечелюстными между собой приводит к формированию лицевого отдела головы и разделению первичной ротовой полости на носовую и собственно ротовую. На месте соединения небных отростков верхней челюсти сохраняется нёбный шов, а в области соединения резцовых костей - резцовый канал.

Носовая полость, представленная первоначально носовыми ямками, имеет первичные хоаны, которые затем разделяются носовой перегородкой, растущей от лобного отростка - вперед и вниз по направлению к твердому нёбу. Срастание носовой перегородки с твердым нёбом приводит к образованию дефинитивной носовой полости с парным отверстием в глотку.



А - у рыб; Б - амфибий; В - рептилий; Г - млекопитающих; 1 - вход в обонятельный орган; Г - выход из органа обоняния; 2 - орган обоняния; 2' - носовая полость; 3 - примитивная и 3' - дефинитивная хоана; 4 - примитивная ротовая полость), 4' - вторичная ротовая полость; 5 - вторичное твердое нёбо; 6 - нёбная занавеска; 7 - глотка; 8 - пищевод; 9 - гортань; 10 - сошниковоносовой орган; 11 - стрелкой показан дыхательный путь; Д, Е - развитие наружного носа (Д - голова акулы с вентральной поверхности, Е - голова эмбриона млекопитающего); 1 - вход в обонятельный орган; 2 - желоб, соединяющий обонятельную ямку с ротовой полостью; 3 - вход в ротовую полость; 4 - лобный валик; 5 - латеральный и 6 - медиальный носовые отростки; 7 - верхнечелюстной и 8 - нижнечелюстной отростки, 9 - глаз.

Рисунок 36 - Развитие ротовой и носовой полостей

По краям первичного ротового отверстия в процессе смыкания углов рта и образования щек происходит формирование эпителиального валика с продольным углублением. Из наружного края этого углубления развивается губа, а из внутреннего - десна. Само углубление, увеличиваясь в размерах,

формирует преддверие рта. В закладку десны вырастает утолщенная эпителиальная пластинка, дающая начало эпителиальным элементам зубов (рисунок 36).

Таким образом, возникающая энтодермально нечлененная пищеварительная трубка функционирует у взрослых ланцетников. В процессе эволюции происходит последовательная ее дифференцировка и подразделение на специализированные отделы. В переднем отделе выделяются ротовая полость, пищевод, желудок; кишечник подразделяется на тонкую (ее передний отдел — двенадцатиперстную) и толстую кишку. Сравнительно рано возникают зубы, сначала только удерживающие и отделяющие пищевые порции, затем измельчающие и перетирающие пищу. Наиболее совершенная дифференцированная альвеолярная зубная система свойственна млекопитающим. В ротовой полости появляется преддверие рта, пищевые пути в глотке отделяются от дыхательных. Слюнные железы, возникшие впервые у амфибий, только смачивали пищу. При дальнейшей специализации развивается несколько слюнных желез, выделяющих разные ферменты, в том числе расщепляющие сложные сахара. У рептилий слюнные железы преобразуются в ядовитые. Пищевод развивается в связи с выделением шейного отдела тела. У зерноядных и хищных птиц появляется зоб, а желудок подразделяется на железистый и мускульный. Наибольшей дифференцировки достигает желудок у жвачных парнокопытных, из которых только последний отдел является истинным гомологом желудка других зверей, а остальные отделы представляют собой видоизменения пищевода. Непременным условием успешной работы кишечника является его длина. Вначале для замедления движения и лучшего усвоения пищи служит спиральный клапан у круглоротых и хрящевых рыб, затем многократно возросшая длина тонкого кишечника у птиц и млекопитающих. Увеличение поверхности кишечника достигается и слепыми выростами, которые возникали неоднократно у разных систематических групп. У рыб их бывает много (3 — 22), у растительноядных млекопитающих присутствует слепая кишка. Долгое время в эволюционном ряду (до первозверей) сохраняется последний отдел толстой кишки — клоака. Пищеварительные железы возникают как выпячивания первичной кишки. В процессе эволюции возрастает специализация пищеварительных ферментов: они активно действуют на определенные вещества при определенном уровне кислотности и в узком температурном интервале.

6 Дыхание

Значение внутренней циркуляции для организма животных, особенно крупных, очень велико. Для таких животных, как простейшие или очень мелкие многоклеточные, зачастую достаточно простой диффузии молекул кислорода, воды или пищи. Однако есть пределы и ограничения, которые накладывают законы

диффузии, и тогда возникают специальные системы циркуляции газов и жидкостей. Хотя эти процессы взаимосвязаны, удобнее рассмотреть их отдельно.

Процесс высвобождения биологически полезной энергии из питательных веществ, главным образом углеводов, называется дыханием. Поскольку этот процесс идет в присутствии кислорода, дыханием называют также потребление O_2 и выделение CO_2 . Независимо от того, что дыхание у разных групп животных осуществляется с помощью разных органов и аппаратов, сам процесс по своей сущности практически одинаков. Происходят эти процессы на дыхательных поверхностях - обменных мембранах. Очень мелкие животные могут получать кислород прямо через покровы тела, но большинство животных имеют специальные органы дыхания (рисунок 37).

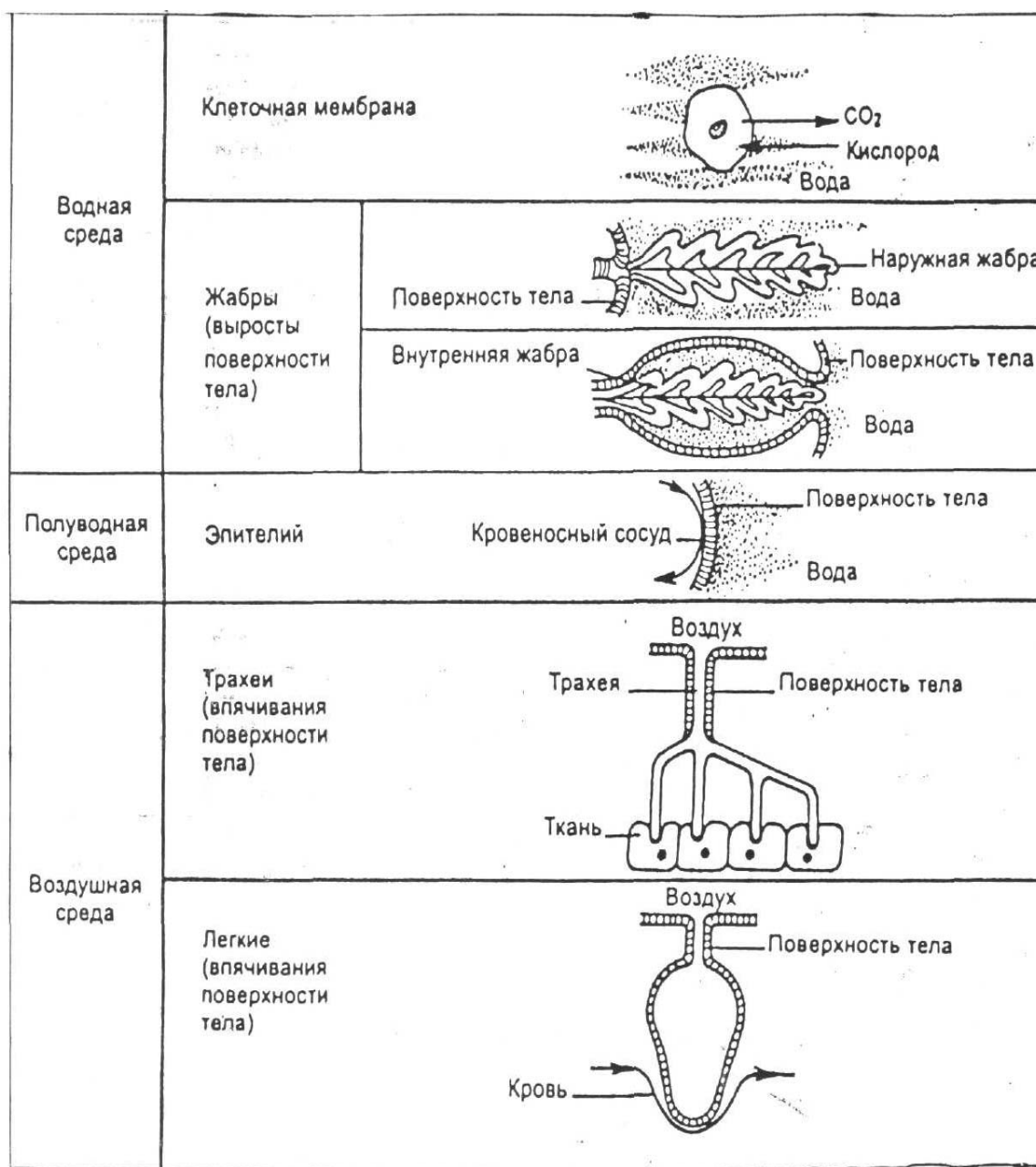


Рисунок 37 - Разновидность дыхательных поверхностей

Дыхание нередко называют энергетическим обменом, поскольку для получения энергии, необходимой животным, требуется окисление компонентов пищи с помощью кислорода. Важную роль в переносе энергии от питательных веществ ("топлива") к энергопотребляющим процессам обмена веществ играет вещество АТФ (аденозинтрифосфат). Некоторые животные могут использовать энергию органических соединений, полученную без кислорода (анаэробный обмен), но этот путь дает в 10-20 раз меньше энергии, чем при полном окислении молекул пищи.

В процессе использования клетками кислорода для окисления пищевых веществ образуется CO_2 , который выходит из клеток и выделяется наружу через поверхность тела или дыхательные органы. Образующаяся наряду с диоксидом углерода вода обычно включается в общий водный запас организма. Основная часть энергии, получаемой за счет дыхания, в конце концов, превращается в тепло.

Главный физический процесс, обеспечивающий перемещение кислорода из внешней среды к клеткам организма, - это диффузия, т. е. движение растворенного газа в направлении градиента концентрации - от высоких концентраций к низким. Точно так же по градиенту концентрации, но в противоположном направлении перемещается CO_2 . Диффузии часто помогает циркуляция крови. Кровь многих животных содержит специализированные белки, которые называют дыхательными пигментами. Они и переносят кислород, обратимо связывая его, а затем отдавая местам потребления. Это может быть гемоглобин, гемоцианин, хлоркруорин и т. д. Большинство животных продолжают жить в той среде, в которой зародилась жизнь, т. е. в воде. Поэтому водное дыхание должно считаться первичным.

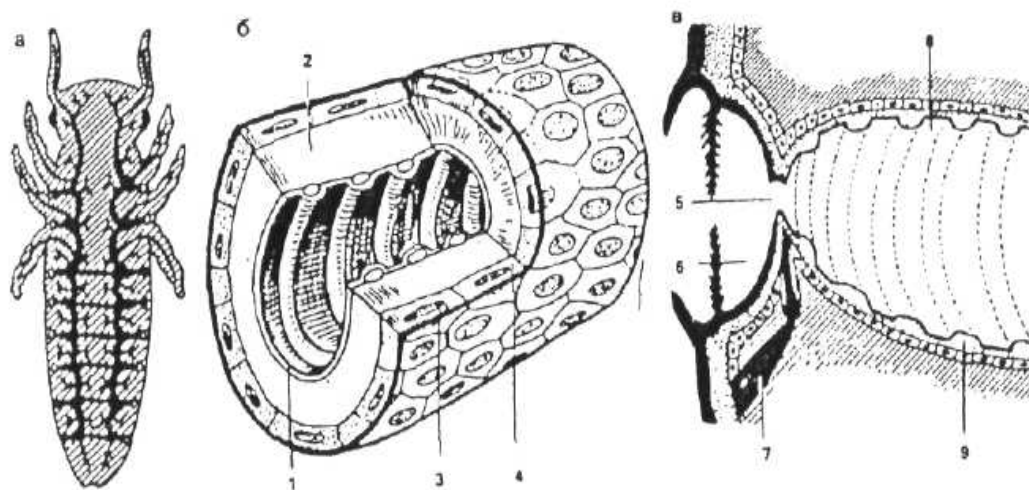
6.1 Воздушное дыхание

Выход животных из водной среды на сушу, произошедший миллионы лет назад, стал возможным только вследствие приобретения ими воздушного дыхания. Адаптация к нему наиболее полно осуществилась у членистоногих и позвоночных, не считая некоторых моллюсков. Такую адаптацию следует рассматривать как ароморфоз, обеспечивший высокий уровень обмена веществ и высокий уровень организации животных. Воздушное дыхание обладает немалыми преимуществами. Это, кроме всего прочего, еще и высокая скорость диффузии кислорода в воздухе, которая примерно в 300000 раз больше, чем в воде. Однако есть и ряд помех, главная из которых испарение воды с дыхательных поверхностей. Для наземных животных поддержание водного баланса - одно из условий жизни, и потеря воды в больших количествах означает гибель. Наземные животные за долгое время своей эволюции выработали ряд приспособлений, препятствующих потере влаги организмом. Одно из них связано с устройством дыхательной системы. Поверхности газообмена в ней, как правило, находятся в специализированных дыхательных полостях, а не на поверхности тела. Доступ воздуха при этом ограничивается и регулируется. Только в сырых местах возможен газообмен через поверхность тела, например у дождевых червей. Основными органами дыхания наземных животных являются легкие и трахея. Только у видов,

недавно проникших в наземные местообитания, сохранились жабры. Таковы сухопутные крабы. У одного из них - пальмового вора имеются жесткие жабры, пригодные и для воздушного дыхания. Более того, если краба долгое время держать в воде, не давая выйти на сушу, он погибает.

Легкие беспозвоночных относятся к типу диффузионных. Они характеризуются тем, что обмен воздухом с окружающей атмосферой осуществляется только за счет диффузии, без вентиляции. Такие легкие имеют легочные моллюски; скорпионы, некоторые пауки и отдельные представители равноногих раков. У виноградной улитки и у слизней легким служит обособленный участок мантийной полости, открывающийся наружу самостоятельным отверстием. В стенках этой полости развиваются многочисленные поверхностно лежащие кровеносные сосуды. Во многих случаях диффузионные легкие имеют складчатую внутреннюю выстилку книжные легкие, увеличивающую их активную поверхность. Малый диаметр отверстия, связывающего легкое с внешней средой, снижает потерю влаги, а быстрая диффузия обеспечивает приток необходимого количества кислорода даже через маленькое отверстие. В дальнейшем кислород переносится кровью или гемолимфой.

У насекомых, многоножек и ряда пауков строение дыхательной системы принципиально иное. Ее отличие от диффузионных легких состоит в том, что кислород воздуха поступает непосредственно к клеткам, а не переносится кровью. Эта система получила название *трахейной* (рисунок 38). Особенно развита она у насекомых. На некоторых сегментах их тела имеются парные отверстия - дыхальца, или стигмы, по одному с каждой стороны. Они ведут в заполненные воздухом полости, от которых внутрь тела отходят трубочки - трахеи, выстланные изнутри кутикулой.



а - общее расположение трахей, б - разрез трахеи; в - поперечный разрез через сигму; 1 - эпикутикула; 2 - экзокутикула; 3 - эндокутикула; 4 - гиподерма; 5 - отверстие стигмы; 6 - фильтрационная камера; 7 - замыкательная мышца; 8 - трахея, 9 - спиральная нить.

Рисунок 38 - Трахейная дыхательная система насекомых

Трахеи многократно ветвятся, постепенно уменьшаясь в диаметре, пока концевые трубочки - трахеолы не достигнут диаметра менее одного микрона. За исключением трахеол, вся система заполнена воздухом, густо оплетая органы и ткани насекомого. Трахеолы проникают даже в отдельные клетки. Кислород и углекислый газ перемещаются по трахеолярным трубочкам путем диффузии. Самые крупные воздухоносные полости нередко вентилируются с помощью движений окружающих мышц и наружного скелета, особенно во время полета. Дыхальца же могут открываться и закрываться с помощью клапанов.

Трахейная дыхательная система обеспечивает прямой газообмен между кислородом воздуха и клетками, в которых происходят реакции обмена. Благодаря этому дыхание насекомых не зависит от системы кровообращения. Существует ряд вариантов строения трахейной системы. Она может быть замкнутой, т. е. без отверстий-дыхалец, но тогда кутикула должна быть очень тонкой, чтобы обеспечить диффузионный газообмен.

Принцип непосредственного газообмена кровью и внешней средой при воздушном дыхании остается такой же, как и у водных животных: в кровь диффундирует кислород, предварительно растворенный в тонкой пленке влаги, покрывающей поверхность дыхательного эпителия. Поэтому основной, лимитирующий внешний газообмен в воздушной среде, влажность воздуха, способствующая высыханию дыхательных к поверхностям. Это обстоятельство послужило фактором, определившим эволюцию строения и функции дыхательных органов наземных позвоночных.

Морфологические принципы организации дыхательной системы наземных позвоночных строятся на том, что поверхность газообмена располагается внутри тела и не контактирует непосредственно с атмосферным воздухом, а соединяется с ним системой относительно узких подводящих путей. При этом как в дыхательном эпителии, так и в выстилке воздухоносных путей расположено большое количество секреторных клеток, выделяющих слизь, что способствует увлажнению вдыхаемого воздуха. Этот принцип имеет всеобщее значение и реализован не только позвоночными, но и многими группами беспозвоночных (моллюски, членистоногие) при освоении наземной среды обитания. У позвоночных наиболее соответствующим новым условиям газообмена оказалось воздушное дыхание с помощью легких. Как уже отмечено, предки земноводных - кистеперые рыбы — обладали именно такими органами дыхания.

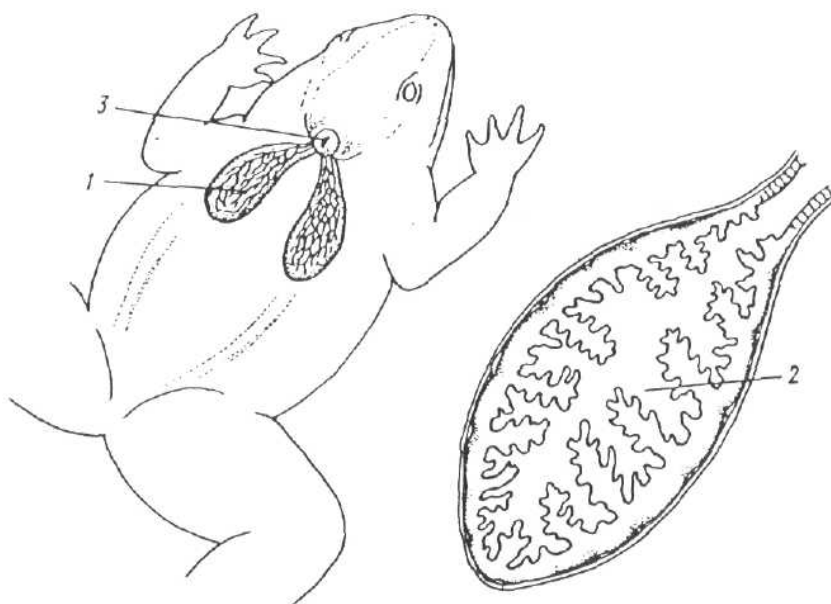
Переход к легочному способу дыхания связан и с изменением типа дыхательных движений: они представлены чередующимися фазами вдоха и выдоха. Такой тип дыхания, по-видимому, также обусловлен задачей сохранения высокой влажности в дыхательной системе: однонаправленный поток воздуха неизбежно создавал бы опасность высыхания дыхательного эпителия. Возможность «холостых» дыхательных движений (выдох) в этом случае допустима благодаря большому (около 21 %) содержанию кислорода в дыхательной среде.

Интенсивность легочного газообмена определяется, с одной стороны, величиной дыхательной поверхности, а с другой — энергичностью вентиляции легких, что связано с механизмом дыхательных движений. Именно эти факторы обусловили направление эволюции дыхательной системы в пределах четырех классов наземных позвоночных.

У земноводных в связи с формированием легочного дыхания редуцируются жаберные щели и жаберные дуги; они сохраняются лишь на личиночных стадиях развития. В связи с этим редуцируется и глотка; ей соответствует появляющаяся у наземных позвоночных гортань. Составляющие ее хрящи гомологичны жаберным дугам. Легочное дыхание у амфибий относительно просто. Легкие этих животных (рисунок 39) представляют собой полые мешки, внутренняя поверхность которых гладкая или имеет слегка ячеистое строение.

Подводящих воздухоносных путей (трахея, бронхи) нет: у бесхвостых легкие прямо открываются в гортань, соединенную узкой щелью с ротовой полостью. У хвостатых и безногих амфибий гортанная камера удлинена и иногда рассматривается как первая ступень к формированию трахеи.

Относительная площадь дыхательного эпителия у амфибий невелика, она меньше поверхности кожи. Так, у лягушек дыхательная поверхность составляет около 0,25 м²/кг. Для сравнения отметим, что, например, у мыши внутренняя поверхность легких 5 м²/кг, т. е. в 20 раз больше, а по сравнению с поверхностью тела площадь дыхательного эпителия млекопитающих в 50—100 раз больше, чем у амфибий.

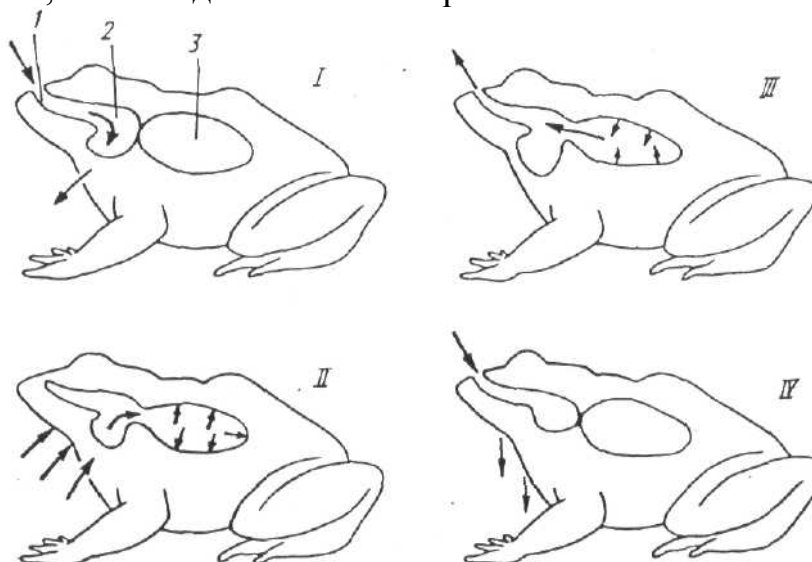


1 – легкие, 2 – их внутренняя структура, 3 – гортань.

Рисунок 39 - Легкие амфибий

Вентиляция легких у бесхвостых амфибий осуществляется сложной системой скоординированных движений ротовой полости, ноздрей и мускулатуры гортани (рисунок 40). В этом процессе важное значение имеет

формирование у земноводных (и всех других наземных позвоночных) внутренних ноздрей, или *хоан*, — отверстий, соединяющих ротовую полость с внешней средой. При вдохе воздух сначала засасывается в ротовую полость: при открытых ноздрях дно ротовой полости опускается. Далее отверстия ноздрей закрываются клапанами, расслабляется сфинктер гортанной щели и воздух из легких поступает в ротовую полость. Этому способствует сжатие эластичных легких, а также давление со стороны стенок тела.



I-IV – фазы дыхательного цикла; 1 - ноздри и хоаны, 2 - ротовая полость, 3 – легкие.

Рисунок 40 - Схема дыхательных движений лягушки

В ротовой полости атмосферный воздух перемешивается с обедненным кислородом воздухом, вышедшим из легких. После этого поднятием дна ротовой полости часть находящегося в ней воздуха нагнетается в легкие. Затем гортанная щель замыкается, открываются клапаны ноздрей и остатки воздуха из ротовой полости выталкиваются наружу. Аналогично происходит дыхание и у хвостатых: воздух нагнетается в легкие согласованными движениями дна и стенок щечной полости, а выдох происходит путем сокращения мускулатуры туловища и мышечных клеток в стенках легких.

Наряду с этим при закрытой гортанной щели могут осуществляться частые колебания дна ротовой полости, способствующие ее вентиляции. При этом газообмен идет на поверхности слизистой ротовой полости. Относительно небольшая поверхность легких и несовершенство дыхательных движений приводят к тому, что одно только легочное дыхание, как правило, не может обеспечить потребности организма земноводных в кислороде. Практически у всех амфибий имеются дополнительные органы газообмена. Уже упоминалось участие в этом процессе капиллярных сетей ротовой полости. Таким путем организм получает до 10—15 % потребляемого кислорода. Но наибольшую роль в газообмене этих животных играет кожа. Кожа амфибий лишена чешуи или каких-либо иных покровных образований, снабжена обильной системой кровеносных сосудов и содержит большое

количество слизистых желез, поддерживающих поверхность кожи во влажном состоянии.

Соотношение кожного и легочного дыхания у разных видов земноводных не одинаково и в значительной степени определяется их экологией. Как правило, значение кожного дыхания выше у водных или обитающих во влажных биотопах форм. Так, в частности, обстоит дело у хвостатых земноводных. У этих животных через кожу поступает основная часть кислорода и выделяется практически весь объем CO_2 . С помощью легких и ротовой полости лишь компенсируется недостаточное снабжение организма кислородом в условиях, затрудняющих кожное дыхание. У видов, заселяющих относительно сухие биотопы, преобладает легочное дыхание. Это в первую очередь относится к бесхвостым амфибиям. Например, у прудовой лягушки поступление кислорода через кожу и легкие примерно одинаково (соответственно 51,2 и 48,8 %), тогда как CO_2 выводится главным образом через кожу (86,2 %). У ведущей более наземный образ жизни *Rana fusca* с помощью легких потребляется около 67 % кислорода, а выделение CO_2 идет преимущественно (74,1 %) через кожу. Вообще выведение CO_2 у большинства амфибий происходит главным образом через кожу, что, вероятно, связано с отсутствием угольной ангидразы в легких амфибий.

Легочное дыхание по сравнению с кожным, более лабильно и открывает возможность экологически обусловленных изменений общего уровня газообмена. В частности, у бесхвостых амфибий сезонные изменения газообмена определяются именно динамикой легочного дыхания (рисунок 41). Газообмен в легких в большей степени зависит от температуры, соответственно в теплое время относительная роль легочного дыхания увеличивается, а в холодное — уменьшается. Так, при изучении дыхания водной хвостатой амфибии большого сирена — *Siren lacertian* — было выявлено, что при температуре 5°C газообмен осуществляется преимущественно через кожу и отчасти жабры, а при 25°C — в основном через легкие. В опытах со шпорцевой лягушкой было показано, что кровоснабжение легких зависит от их функциональной нагрузки: при погружении в воду воздушное давление прекращается, легочные сосуды сжимаются, и уровень кровотока в легких резко падает. Такое перераспределение кровотока выглядит как механизм, регулирующий относительную роль легких и кожи в газообмене.

Виды земноводных, полностью связанные с водным образом жизни, помимо кожного дыхания, во взрослом состоянии сохраняют свойственные личинкам наружные жабры. Впрочем, многие из таких видов и рассматриваются как неотенические личинки. Относительная роль жаберного дыхания изменчива. Так, уже упомянутая сирена при дыхании в воде оперативное включение жабр практически не меняло потребления кислорода, а у протей — *Necturus maculosus* — снижало этот показатель на 40 %. Граница определяется, вероятно, тем, что сирена живет в мелких загрязненных водоемах с низким содержанием кислорода в воде.

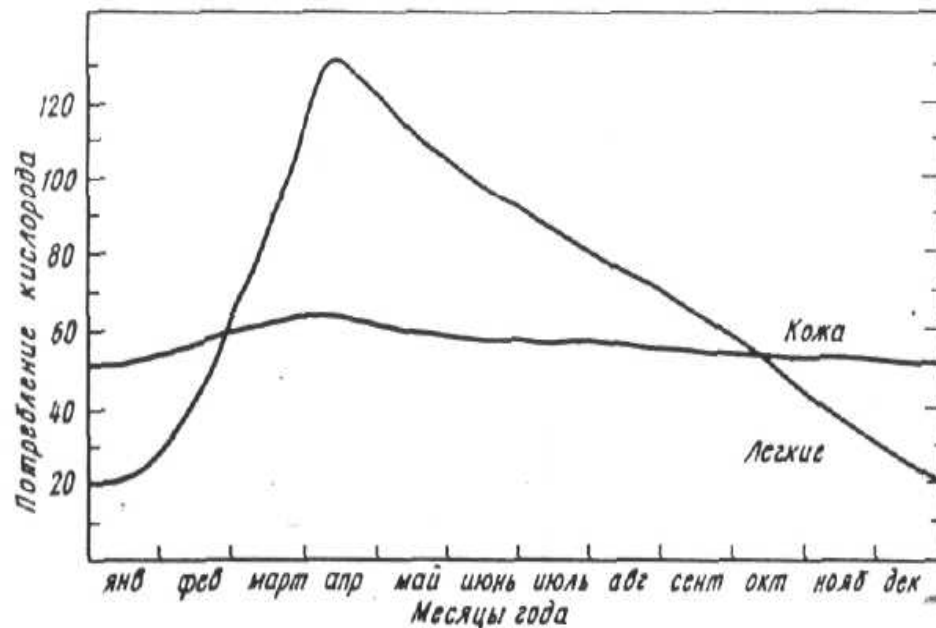


Рисунок 41 - Сезонные изменения относительной роли легких и кожи в дыхании лягушки

Повышение эффективности легочного дыхания шло в эволюции амниот двумя, параллельными путями. Усиление активности дыхательных движений и увеличение относительной площади дыхательной поверхности.

Первая задача, у всех амниот решена однотипно: вдох и выдох осуществляются с помощью грудной клетки, в движениях которой принимает участие межреберная и брюшная мускулатура. Такой тип дыхательных движений обеспечивает активную вентиляцию легких. У млекопитающих грудное дыхание эффективно дополняется диафрагмальным, осуществляющимся путем изменения формы диафрагмы — куполообразной мышечной перегородки, разделяющей грудную и брюшную полости.

Увеличение дыхательной поверхности связано с усложнением внутренней структуры легких. В отличие от земноводных у всех классов амниот легкие не отходят непосредственно от гортани, а отодвинуты назад и соединяются с гортанью более или менее длинной трубкой - трахеей, стенки которой укреплены неполными хрящевыми кольцами, предохраняющими трахею от спадания и пережимания. В грудной полости трахея делится на два бронха, по которым воздух поступает в легкие. У млекопитающих и птиц эти первичные бронхи внутри легких многократно ветвятся, формируя их внутреннюю структуру.

У пресмыкающихся бронхи только подводят воздух к легким, внутренняя структура которых может быть очень разной, как бы демонстрируя постепенное усложнение форм дыхательной поверхности (рисунок 42). Так, у примитивных амфисбен, ведущих роющий образ жизни, внутренняя поверхность легких, как и у земноводных, гладкая или лишь слегка ячеистая. Гаттерия, многие ящерицы и змеи имеют однокамерные легкие с довольно хорошо выраженной ячеистостью внутренней поверхности. У некоторых

чешуйчатых в задней части легких развиты тонкостенные выросты, не принимающие участия в газообмене и напоминающие воздушные мешки птиц.

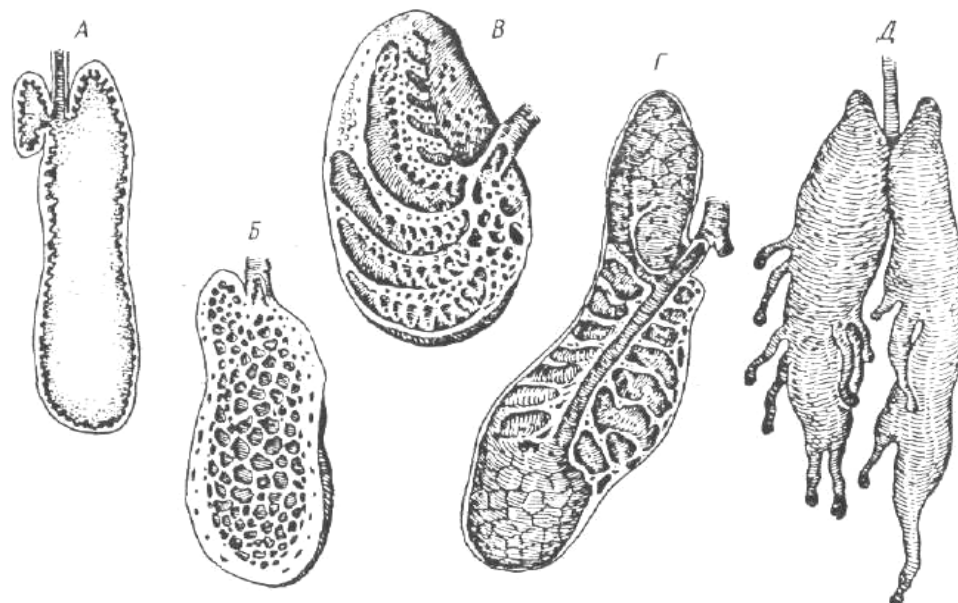


Рисунок 42 - Различные типы внутренней структуры легких пресмыкающихся. А – амфисбена; Б – варан; В – варан; Г – аллигатор; Д – хамелеон (внешний вид легких)

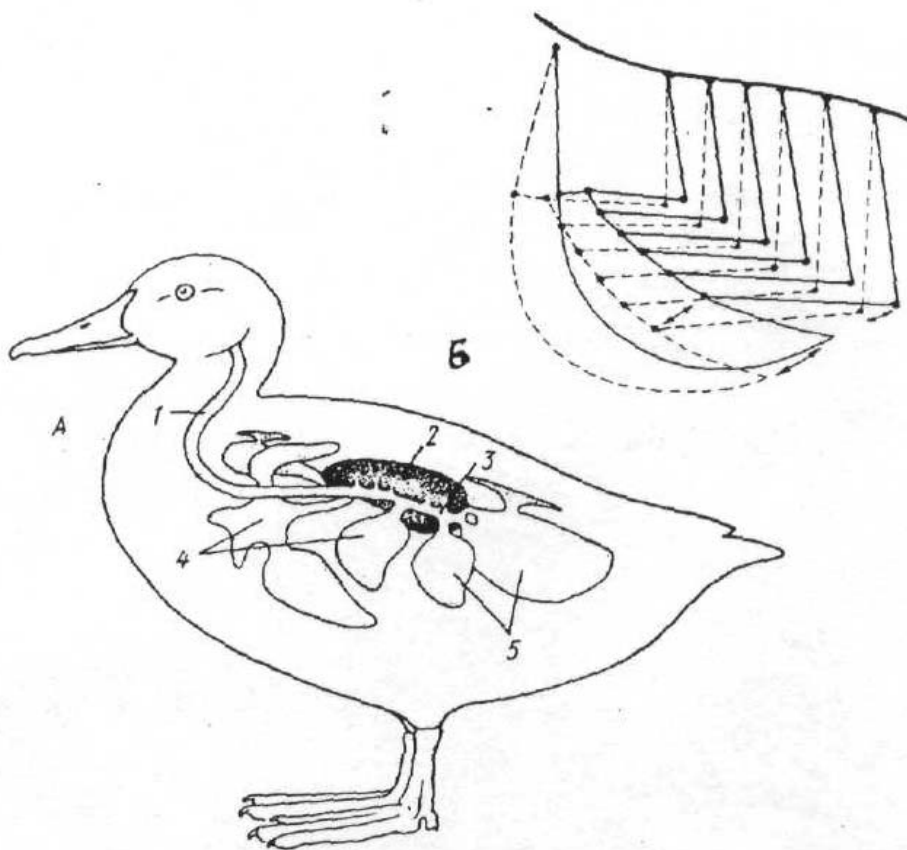
Вараны, черепахи, крокодилы отличаются сложным строением многокамерных легких, внутренняя поверхность которых имеет губчатую структуру, а отдельные камеры соединяются внутренними, бронхами.

Устройство дыхательной системы птиц во многом отличается от такового других наземных позвоночных. Легкие этих животных не имеют альвеол и отличаются очень небольшой растяжимостью. Их ткань составлена системой трубочек, открытых с обоих концов (рисунок 43). В такой структуре заложена морфологическая основа для однонаправленного потока воздуха через легкие, что не свойственно рептилиям и млекопитающим. Как и у других амниот, дыхательная система начинается трахеей и бронхами. При этом у птиц различные категории бронхов образуют функциональный аппарат легких. Первичные бронхи (*мезобронхи*), войдя в легкие, дают ряд ответвлений — вторичные бронхи. Часть из них (*вентробронхи*) расположена на брюшной стороне (их обычно 4), а часть (*дорсобронхи*) - на спинной (7—10). Вентро- и дорсобронхи соединяются между собой многочисленными тонкими трубочками — третичными бронхами (*парабронхи*); их толщина, например у цыпленка, составляет около 0,5 мм. От центрального канала парабронхов отходят многочисленные ячеистые выступы — *бронхиолы* диаметром 3—10 мкм. Бронхиолы и парабронхи оплетены густой сетью кровеносных капилляров. Комплекс воздухоносных и кровеносных сосудов, образующих вокруг парабронхов сеть толщиной 50—200 мкм, представляет собой функциональную единицу легких птиц, аппарат газообмена между воздухом, проходящим через легкие, и кровью. Характерная особенность структуры дыхательной системы

птиц воздушные мешки. Это тонкостенные полые образования, формирующиеся как выросты конечной части бронхов и располагающиеся ними. Всего имеются четыре парных мешка и один (межключичный) непарный, но с парными выростами. Функционально все воздушные мешки подразделяются на две группы: задние (заднегрудные и брюшные), соединенные с первичными бронхами, и передние (шейные, межключичный и переднебрюшные), связанные с вторичными бронхами брюшной стороны (вентробронхи).

Воздушные мешки существенно увеличивают общий объем вдыхаемого воздуха и принимают активное участие в системе «воздушного насоса», прокачивающего воздух через легкие. Газообмен в воздушных мешках не происходит. Большой объем воздушных мешков вместе с системой бронхов обеспечивает поддержание «мертвого пространства», в котором содержание кислорода по сравнению с атмосферным воздухом несколько снижено.

Дыхательный акт у птиц осуществляется с участием подвижных ребер и грудины (рисунок 43) и в принципе не отличается от грудного дыхания других амниот.



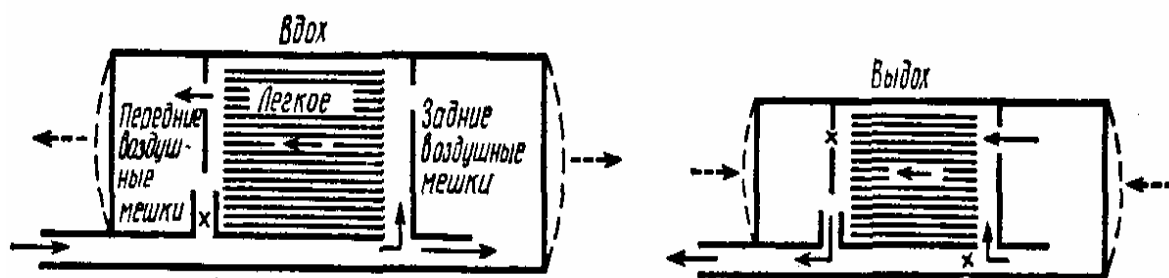
1 – трахея, 2 – легкие, 3 – мезобронх, 4,5 – передние и задние воздушные мешки.

Рисунок 43 - Дыхательная система птиц. А – общая схема органов дыхания; Б – схема дыхательных движений птиц

Прежнее представление о том, что в полете дыхательные движения определяются взмахами крыльев, в настоящее время оставлено: экспериментально показано, что в большинстве режимов полета синхронизация взмахов крыльев и дыхательных движений отсутствует. Движения грудины максимальны в задней части, в связи с чем, главная роль в вентиляции легких принадлежит задним воздушным мешкам.

Такое строение дыхательной системы птиц позволяет обеспечить непрерывный однонаправленный поток воздуха через легкие, как при вдохе, так и при выдохе. Механизм этого можно представить следующим образом (рисунок 44). При вдохе воздушные мешки расширяются, и воздух поступает в задние мешки и частично в легкие. Передние воздушные мешки на этой фазе заполняются воздухом непосредственно из легких; вдыхаемый воздух в эту группу мешков не попадает. При выдохе мешки сжимаются, и воздух из задних мешков выталкивается в легкие, т. е. в систему парабронхов, а из передних — в трахею и через нее наружу. На этой фазе дыхательного цикла воздух из задних мешков не поступает в первичные бронхи, а из передних — в легкие. Таким образом, через газообменные структуры легочной ткани воздух и при вдохе и при выдохе движется в одном направлении — от задних мешков к передним, что обеспечивает непрерывность процесса газообмена.

Легкие и воздухоносные пути птиц лишены каких-либо клапанных систем, и направление воздушного потока целиком определяется относительной ориентацией входных отверстий отдельных воздухоносных структур и изменениями диаметров этих отверстий, а также степенью кривизны воздухоносных сосудов. Внутренние стенки парабронхов снабжены гладкими мышечными волокнами, сокращение и расслабление которых способно регулировать их диаметр. Показано, например, что у утки диаметр парабронхов может изменяться в 2,3 раза, что определяет почти 30-кратную разницу в объеме воздуха, проходящего по этим сосудам в единицу времени.



Сплошные стрелки показывают направление тока воздуха, пунктирные стрелки — расширение или сужение воздушных мешков; х — место сужения стенок, прекращающее здесь ток воздуха в данной фазе.

Рисунок 44 - Схема движения воздуха в дыхательной системе птиц (по Шмидту-Нильсону)

При однонаправленности тока воздуха через легкие открывается возможность такой взаимной ориентации воздухоносных и кровеносных капилляров, при которой направление движения воздуха по парабронхам

противоположно движению крови по капиллярам. Воздух, поступающий в легкие из задних воздушных мешков, имеет наиболее высокое парциальное давление кислорода; при прохождении его по парабронхам происходит газообмен с кровью, но на всем протяжении этого пути воздух встречается с кровью с более низким парциальным давлением O_2 и более высоким CO_2 . Благодаря этому процессу встречной диффузии газов не прекращается и даже не замедляется, что и обеспечивает максимальную эффективность газообмена.

Биологическое значение дыхания с однонаправленным потоком воздуха в легких заключается в повышении эффективности газообмена, особенно в условиях пониженного парциального давления кислорода в дыхательной среде. У всех других наземных позвоночных диффузия газов в газообменной системе прекращается при выравнивании их парциальных давлений в легочных альвеолах и в крови. В результате концентрация O_2 и CO_2 в артериальной крови оказывается такой же, как и в выдыхаемом воздухе. У птиц же напряжение CO_2 в артериальной крови поддерживается на уровне более низком, чем в выдыхаемом воздухе, а напряжение кислорода, напротив, выше в артериальной крови. Это объясняется тем, что при газообмене в легких птиц используется принцип противотока.

Лёгкие млекопитающих имеют альвеолярное строение (рисунок 45). Входящие в легкие бронхи многократно ветвятся на все более тонкие воздухоносные трубочки. Самые мелкие из них - *бронхиолы* - на конце образуют тонкостенные пузырьки — *альвеолы*.

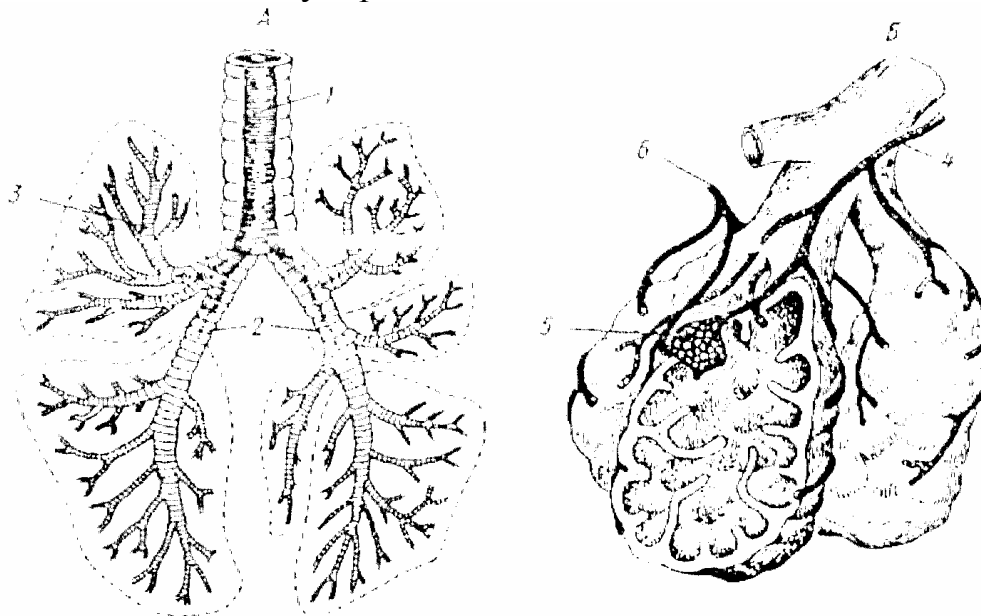


Рисунок 45 - Структура легких млекопитающих. А – система ветвления бронхов; Б – альвеолы и их кровоснабжение

Стенки альвеол оплетены кровеносными капиллярами; таким образом, альвеола представляет собой единицу газообменного аппарата. Размер альвеол очень мал (у крысы, например, их радиус составляет всего 20 мкм), соответственно число их весьма велико (от нескольких миллионов до

полумиллиарда). Благодаря этому суммарная дыхательная поверхность во много раз превосходит поверхность тела, что обеспечивает высокий уровень газообменных процессов у млекопитающих.

Итак, легочная ткань млекопитающих состоит из альвеол и подводящих воздухоносных структур (бронхи, бронхиолы). Внутренний объем этих структур, в котором задерживается часть отработанного воздуха, образует так называемое *мертвое пространство* легких. Вдыхаемый воздух смешивается с воздухом мертвого пространства, поэтому соотношение газов в альвеолах отличается от состава атмосферного воздуха. Так, у человека альвеолярный воздух включает около 15 % O_2 и 5 % CO_2 .

Для успешного осуществления газообмена необходимо поддержание дыхательного эпителия во влажном состоянии, поскольку в кровь поступает кислород, предварительно растворенный в пленке влаги, покрывающей дыхательную поверхность. Увлажнение вдыхаемого воздуха начинается уже в носовой полости, стенки которой выстланы слизистым эпителием, и поддерживается большим числом слизистых желез, расположенных в трахее и бронхах.

Механизм газообмена в легких пресмыкающихся и млекопитающих заключается в диффузии газов по градиенту их парциального давления. При такой системе газообмен останавливается при выравнивании напряжения O_2 (соответственно и CO_2) в крови и в пленке влаги, покрывающей дыхательную поверхность. Так как состав атмосферного воздуха постоянен, то в отличие от водной среды дыхание наземных позвоночных практически не лимитируется недостатком кислорода.

6.2 Водное дыхание

Принцип, газообмена заключается в диффузии растворенных в жидкости газов по градиенту их концентрации. Как уже говорилось, растворимость кислорода в воде невелика: при 15 °С и давлении сухого газа над водной поверхностью в 1 А (101, 3 кПа) в 1 л воды растворяется около 34 мл O_2 ; процесс этот в значительной степени зависит от температуры и солености воды. В среднем количество кислорода, растворенного в воде природных водоемов, колеблется в пределах 5-11 мл/л. Эволюция, связанная с прогрессивным наращиванием энергетики организма, привела к формированию у водных позвоночных активного типа дыхания с помощью специализированного жаберного аппарата. Механизм такого дыхания заключается в том, что вода активно проталкивается через жаберный аппарат, омывая при этом поверхность дыхательного эпителия, пронизанного сетью кровеносных капилляров. При этом вода непрерывно движется в одном направлении, что обеспечивает постоянный контакт жаберного эпителия с водой, максимально насыщенной кислородом. Такой принцип обуславливает высокую эффективность дыхания.

Если дыхательная поверхность вывернута наружу, образуя выпячивания, то такой орган называют *жаброй*. Она может вторично заключаться в полость,

но в основе своей это все равно выпячивание. Если же дыхательная поверхность образует углубление или впячивание, то получившуюся полость называют *легким*. Этот термин употребляется независимо оттого, что является дыхательной средой - вода или воздух. Только у наземных членистоногих (особенно у насекомых) дыхательная система совершенно иная. Она образована системой трубочек-трахей, открывающихся наружу дыхальцами, а внутри они ветвятся и подходят ко всем частям тела. Это одновременно и распределительная, и газообменная система.

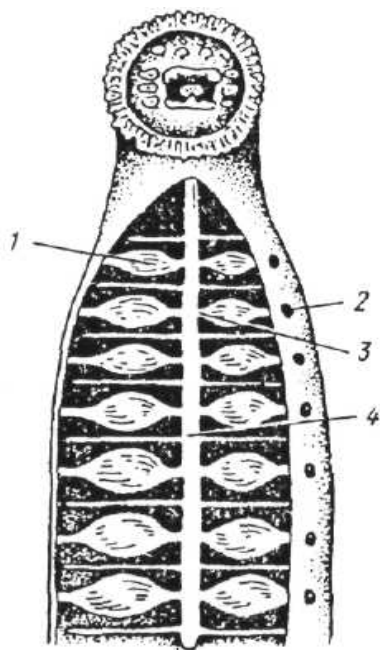
Внешний вид жабр весьма разнообразен. Они могут быть перисто-разветвленными, как у многих полихет, иметь вид ктенидиев или пластинок, как у моллюсков, жаберных книжек - у мечехвостов, ножек - у иглокожих и т. д. Для снабжения кислородом важно, чтобы окружающая жаберы вода обновлялась. Существуют различные механические устройства для перемещения воды над поверхностью жабр. У мелких организмов вентиляция осуществляется движениями самих жабр, но это затруднено сопротивлением воды. Более оптимальное решение - движение воды над поверхностью тела. Оно создается работой ресничек или жгутиков, как у простейших, пластинчатожаберных моллюсков (двустворок) или губок. У крабов вода прогоняется над жабрами по принципу насоса, для этого есть специальные приспособления. У головоногих моллюсков газообмен сопряжен с передвижением тела. Они набирают воду в мантийную полость, где размещены жабры-ктенидии, а затем с силой выбрасывают ее через сифон. При этом животное перемещается реактивным способом, т. е. силой обратного толчка. Как видно, вентиляционная система в этом случае видоизменена для локомоции.

Жабры могут выполнять и другие функции, не связанные с дыханием. Так, у животных-фильтраторов они играют роль сита, отсеживающего взвешенные в воде частицы пищи, которые затем поступают в рот. У личинок комаров, живущих в воде, жабры особого типа (так называемые анальные жабры) выполняют осмотическую регуляцию: всасывают из воды ионы, а дыхательная функция у них незначительная.

В природных водоемах часто наблюдается низкая концентрация кислорода. Это бывает при загрязнении пресноводных водоемов органическими веществами (бытовыми или хозяйственными отходами), в глубоких частях озер или при осушении морской литорали во время отливов. Реакция водных животных на это различна. Одни из них реагируют на низкую концентрацию O_2 перестройкой вентиляции и кровообращения, что потребление кислорода остается на прежнем уровне. Этих животных называют *регуляторами*. У других же потребление кислорода изменяется параллельно концентрации O_2 во внешней среде. Их называют *конформерами*. Возможен и переход от регуляции к конформности. Отдельные примеры выносливости водных животных к недостатку кислорода прямо поразительны. Так пресноводный кольчатый червь-тубифекс выживает в загрязненных органическими веществами участках рек при концентрации кислорода, равной 25 Па.

Все бесчерепные – фильтраторы. У ланцетника ротовое отверстие лежит в глубине предротовой воронки, окруженной щупальцами. Рот окружен парусом, имеющим многочисленные выросты, покрытые мерцательным эпителием, короткие щупальца, препятствующие проникновению крупных частиц. Дыхательная и пищеварительная трубка начинается обширной глоткой, пронизанной многочисленными жаберными отверстиями, соединяющими полость глотки с атриальной полостью. На внутренней поверхности межжаберных перегородок располагаются клетки реснитчатого эпителия, которые вместе с мерцательным эпителием создают постоянный ток воды. Кроме того, в стенках межжаберных перегородок проходят тонкие кровеносные сосуды. Специализированных органов дыхания у бесчерепных нет. Помимо газообмена в стенках глотки, этот процесс происходит по всей поверхности тела.

Конкретная морфофизиологическая реализация принципа водного дыхания у круглоротых и рыб различается. У круглоротых (рисунок 46) в области глотки образуются семь пар энтодермальных жаберных мешков, внутренняя поверхность которых покрыта складками жаберного эпителия. У миноги жаберные мешки открываются во внешнюю среду *наружными жаберными отверстиями*; *внутренние жаберные отверстия* сообщаются со



1 - жаберные мешки, 2 - наружные жаберные отверстия, 3 - внутренние жаберные отверстия, 4 - дыхательная трубка.
Рисунок 46 - Дыхательная система миноги

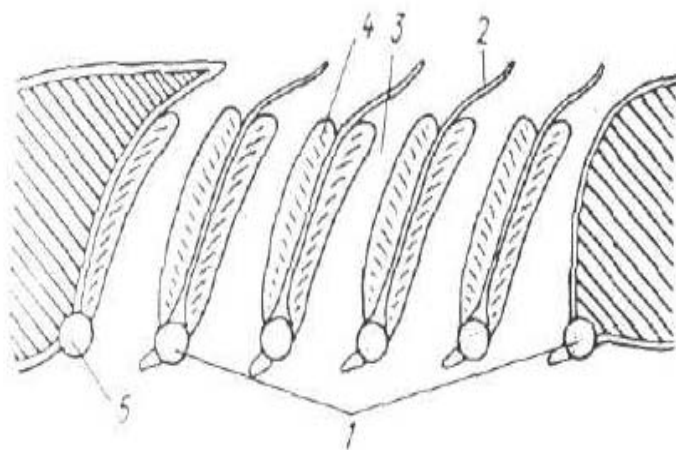
специализированной частью глотки — *дыхательной трубкой*, представляющей собой слепой вырост, лежащий под пищеводом. Разделение глотки на дыхательную трубку и пищевод — явление вторичное, рассматриваемое как адаптация к своеобразному образу жизни: когда минога присосалась к телу жертвы, поток жидкой пищи идет по пищеводу (попаданию ее в дыхательную трубку препятствует особый клапан — парус), а дыхательный поток воды пульсирует между внешней средой и полостью дыхательной трубки.

Когда минога не питается, она в большинстве случаев держится неподвижно, присосавшись ротовой воронкой к какому-либо предмету. При этом в обоих случаях принцип однонаправленного потока воды нарушается. Он реализуется лишь при свободном плавании. У миксин глотка на пищевод и дыхательную трубку не разделяется. При питании внутренние жаберные отверстия закрываются с помощью специальных сфинктеров и жидкая пища не попадает в жаберные мешки. Наружные жаберные отверстия открываются в общий канал, соединяющийся с внешней средой отверстием, отнесенным далеко назад. Это открывает возможность поддерживать

дыхательный ток воды при погружении переднего конца в тело жертвы относительно небольшая поверхность дыхательного эпителия в сочетании с пульсирующим характером прогона воды через жаберные мешки определяет сравнительно низкий уровень газообмена круглоротых: эффективность извлечения кислорода из воды составляет у них в среднем 10-25 %.

У рыб устройство жаберного аппарата иное. Жабры хрящевых и костных рыб составлены многочисленными жаберными лепестками эктодермального происхождения, прикрепленные к жаберным дугам висцерального скелета.

У хрящевых рыб от жаберных дуг отходят межжаберные перегородки, наружные края которых образуют подобие клапанов, прикрывающих расположенную позади жаберную щель (рисунок 47). По обеим сторонам межжаберных перегородок располагаются *жаберные лепестки*. Совокупность жаберных лепестков по одну сторону перегородки образует полужабру. Жаберные дуги (кроме последней, V) несут по две полу жабры, т. е. одну жабру; одна полу жабра находится на подъязычной дуге. Расширение ротовой полости и глотки, создавая пониженное по сравнению с внешней средой давление, способствует засасыванию воды. При этом клапаны межжаберных перегородок внешним давлением прижаты к телу и закрывают жаберные щели. Активное сжатие ротовой полости и глотки создает здесь повышенное давление, и вода выталкивается через жаберные щели наружу, омывая при этом жаберные лепестки, на поверхности которых и происходит газообмен с протекающей по капиллярам кровью.

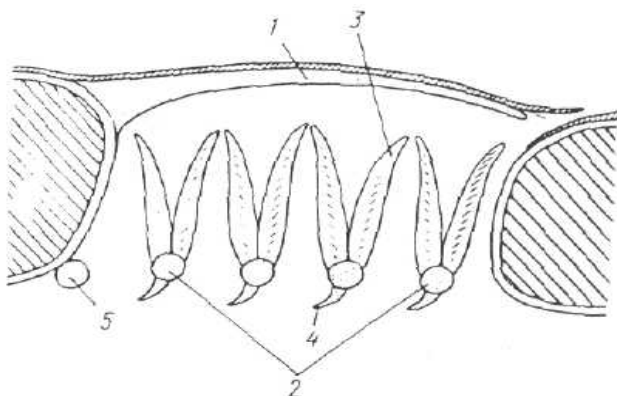


1 - жаберные дуги, 2 - межжаберные перегородки, 3 - жаберные щели, 4 - жаберные лепестки, 5 - подъязычная дуга.

Рисунок 47 - Схема жаберного аппарата акулы

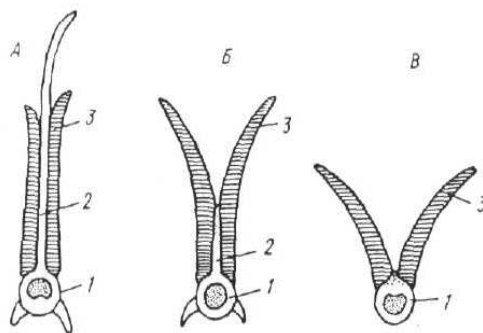
У костных рыб появление жаберной крышки способствовало повышению эффективности дыхательных движений: формируется система нагнетательного (ротовая полость) и всасывающего (жаберная полость) насосов, что обеспечивает интенсивное продвижение воды сквозь жабры. При этом соотношение дыхательных движений ротовой полости и жаберных крышек таково, что вода прокачивается через жабры практически непрерывно: на протяжении почти всего дыхательного цикла давление в ротовой полости

выше, чем в жаберной. В отличие от хрящевых у костных рыб жаберные перегородки редуцированы или (у костистых) полностью отсутствуют (рисунок 48).



1 - жаберная крышка, 2 - жаберные дуги, 3 - жаберные лепестки, 4 - жаберные тычинки, 5 - подъязычная дуга.

Рисунок 48 - Схема жаберного аппарата костистой рыбы



1 - жаберная дуга, 2 - межжаберная перегородка, 3 - жаберные лепестки.

Рисунок 49 - Схема прикрепления жаберных лепестков у разных групп рыб. А - хрящевые рыбы; Б - нижние костные (осетровые), В - костистые

Жаберные лепестки у них прикреплены прямо к жаберным дугам (на подъязычной дуге у высших костистых рыб полужабры нет) и свободно свешиваются в жаберную полость, что в известной мере увеличивает экспонируемую дыхательную поверхность (рисунок 49).

Все эти морфологические особенности дыхательного аппарата повышают эффективность активной вентиляции (по сравнению с хрящевыми рыбами). Поэтому у акул, отличающихся высокими скоростями плавания, при активном движении используется иной «напорный» тип вентиляции: рыба плавает с открытым ртом, и вода отталкивается через жабры тем интенсивнее, чем выше скорость движения. Такой же тип вентиляции используется и костистыми рыбами при превышении определенного порога скорости плавания: для многих видов отмечено, что при крейсерских скоростях они используют как активную, так и напорную вентиляцию, а при форсированном движении — только напорную. Это дает значительный (до 30 %) энергетический выигрыш, связанный как с повышением эффективности плавания, так и со снижением затрат энергии на дыхание. Эффективность газообмена рыб определяется не только особенностями общего строения дыхательного аппарата, но и более тонкими морфофизиологическими приспособлениями. Микроструктура дыхательной поверхности жаберных лепестков представлена множеством вторичных жаберных пластинок, расположенных перпендикулярно плоскости лепестков. Именно в этих микроскопических пластинках, пронизанных

кровеносными капиллярами, и происходит газообмен между водой и кровью. Благодаря этому общая площадь газообменного эпителия сильно увеличивается.

Величина общей дыхательной поверхности хорошо коррелирует с экологическими особенностями различных видов рыб. Так, у быстро плавающей макрели площадь дыхательного эпителия в пять с лишним раз больше, чем у придонной малоподвижной рыбы-удильщика; у камбалы эта величина примерно в полтора раза меньше, чем у трески и щуки. Подобные адаптации связаны и с кислородным режимом водоемов: у многих видов, обитающих в условиях кислородного дефицита, отмечено удлинение жаберных лепестков и увеличение числа вторичных жаберных пластинок.

Извлечение O_2 из воды усиливается противоположным направлением движения потока воды сквозь жаберные лепестки и тока крови в капиллярах, проходящих по вторичным жаберным пластинкам (рисунок 50). Такая противоточная система способствует тому, что на протяжении всей длины жаберной пластинки сохраняется градиент концентрации O_2 (и CO_2) в крови и воде, благодаря чему процесс диффузии идет непрерывно, и отходящая от жаберы кровь имеет почти тот же уровень насыщения O_2 , что и поступающая в жаберы вода. Таким образом, противоточная система обеспечивает наибольшую эффективность утилизации кислорода: некоторые виды костистых рыб способны извлекать до 85 % растворенного в воде кислорода. У хрящевых рыб максимальные показатели усвоения O_2 несколько ниже - до 70-77 %.

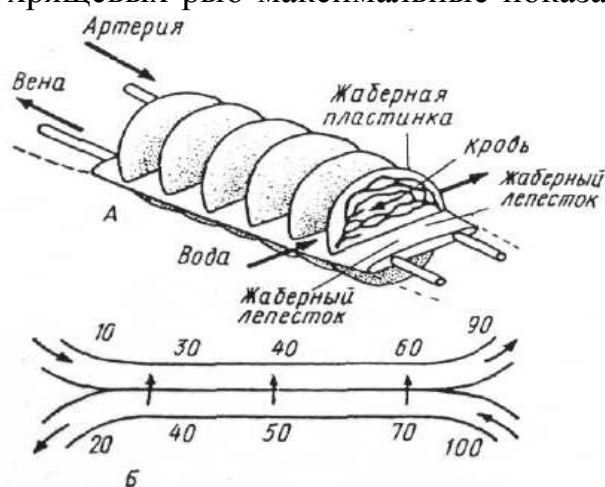


Рисунок 50 - Схема противотока воды и крови в жабрах костистых рыб (по Шмидт-Ниельсену, 1982). А - фрагмент жаберного лепестка с жаберными пластинками; Б — принципиальная схема противоточного обменника

Весь комплекс строения дыхательных органов водных позвоночных обеспечивает настолько эффективный газообмен, что в нормальных условиях открывается возможность использовать лишь часть дыхательного аппарата. Эксперименты показывают, что у костистых рыб при полном насыщении воды кислородом снабжаются кровью лишь около 60 % вторичных жаберных пластинок. Аналогичные данные получены и для акул; даже у круглоротых при определенных обстоятельствах активно вентилируются не все жаберные камеры. Таким образом, на базе эффективного дыхательного аппарата создается возможность

форсирования газообмена при повышении функциональной нагрузки или изменении экологических условий.

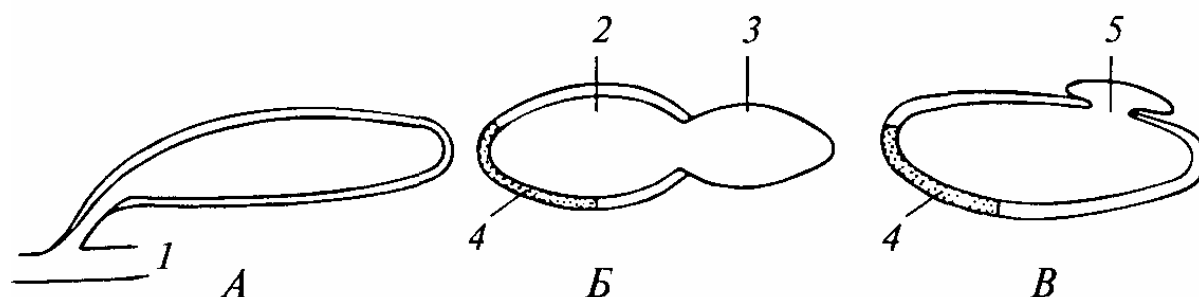
Плавательный пузырь. В теле костных рыб присутствует особый орган — *плавательный пузырь*. Это новообразование возникает у них параллельно с образованием костного скелета. Роль плавательного пузыря неоднозначна. У большинства лучеперых этот орган создает подъемную силу, необходимую для поддержания нейтральной плавучести в разных горизонтах воды. Обширная полость, наполненная смесью газов, по составу близкой к атмосферному воздуху, уменьшает удельный вес их тела и служит своеобразным поплавком. У придонных рыб — многочисленных видов камбал, не нуждающихся в удержании тела в толще воды, этот орган вторично отсутствует. Уместно отметить, что акулковым рыбам, не имеющим плавательного пузыря, в удержании тела помогают горизонтальные парные плавники, значительное количество жира в тканях тела и постоянное поступательное движение.

Плавательный пузырь расположен обычно в верхней части полости тела под позвоночником и имеет овальную форму с одной или двумя камерами. Этот орган формируется в онтогенезе рыбы как вырост дорсальной стороны пищеварительной трубки (рисунок 51). У *открытопузырных* рыб пожизненно сохраняется его связь с пищеводом. Таковы сельдеобразные, лососеобразные, карпообразные и др. У многих рыб, называемых *закрытопузырными*, связь пузыря с пищеводом в ходе онтогенеза утрачивается (трескообразные, щукообразные и др.). У *открытопузырных* плавательный пузырь может наполняться смесью газов при заглатывании ими воздуха с поверхности воды. Однако эксперименты показали, что у большинства рыб наполнение и освобождение плавательного пузыря совершается его собственными внутренними механизмами, основную роль в которых играет кровеносная система. В стенке передней части плавательного пузыря есть *газовая железа*, или «красное тело» (*corpus rubrum*). Кровь поступает в газовую железу через множественное ветвление кровеносных сосудов («чудесное сплетение») и, передав в пузырь газы, покидает ее. Во время секреции газа сосуды, где происходит его поглощение, закрыты и ток крови в них приостановлен. Подсчитано, что сосудистая сеть в газовой железе обыкновенного угря содержит около 200000 капилляров общей длиной 800 м (Л.Проссер, 1977). Удаление газов из пузыря происходит в противоположном его участке — в задней камере двухкамерного пузыря или сверху задней части однокамерного (рисунок 52).

Механизм перехода газов из кровеносных капилляров в пузырь и обратно пока до конца не расшифрован. Известно, в частности, что кислород диффундирует благодаря секреции в газовой железе молочной кислоты. У глубоководных рыб связывание и резервирование кислорода внутри пузыря осуществляется, возможно, липидными соединениями (Л. Проссер, 1977).

Соотношение газов, наполняющих плавательный пузырь, весьма изменчиво. К примеру, у обыкновенной трески и некоторых других закрытопузырных рыб пузырь наполнен смесью газов кислорода, азота и углекислоты в соотношении соответственно 63,1; 28,1 и 8,8 %. У лососевой

рыбы сига (*Coregonus albus*) плавательный пузырь на 95 % наполнен азотом. Нередки случаи сочетания азота и аргона.



A — открытопузырный тип; *B, B'* — закрытопузырный тип; *1* — кишечная трубка; *2* — передняя камера; *3* — задняя камера (поглощение газа); *4* — красное тело (выделение газа); *5* — овал (поглощение газа).

Рисунок 51 - Схемы продольных разрезов плавательного пузыря разных костистых рыб

У некоторых рыб плавательный пузырь используется как дополнительный орган дыхания. Таковы самая большая в мире пресноводная рыба арапайма (*Arapaima*), обитающая в реках Южной Америки, некоторые примитивные костные рыбы, жительницы пресных водоемов Северной Америки: виды панцирников (*Lepisosteus*) и ильная рыба (*Amia calva*).

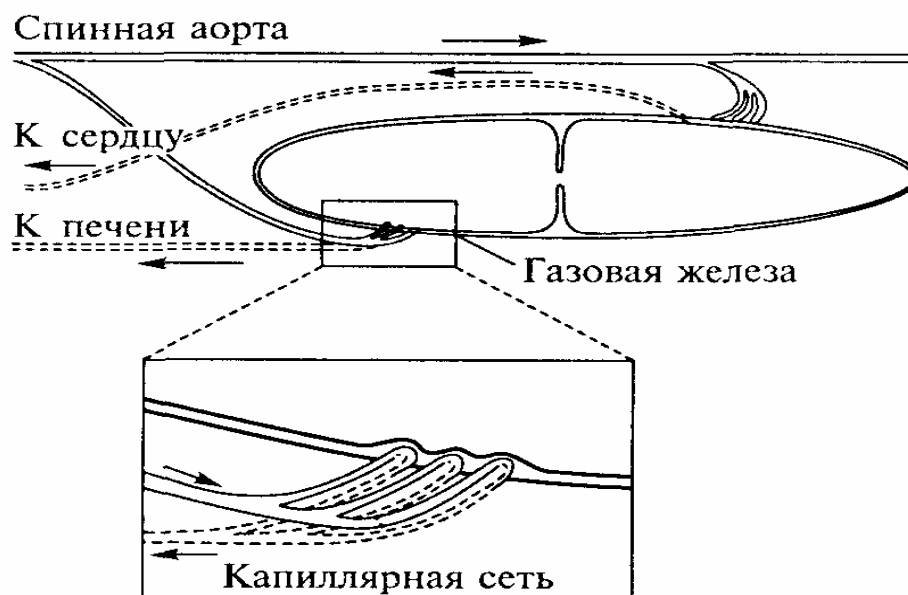


Рисунок 52 - Схема кровоснабжения плавательного пузыря рыбы (по А. Ромеру, Т. Парсонсу, 1992)

Участие плавательного пузыря в дыхательном процессе пресноводных двудышащих рыб вызвало дискуссию о возможной морфологической близости легких и плавательного пузыря. И.И. Шмальгаузен (1964) было убедительно показано, что легкие у многоперов и двоякодышащих рыб закладываются с брюшной стороны тела и в процессе онтогенеза

перемещаются на спинную сторону, возможно принимая на себя функцию плавательного пузыря. Позднее были высказаны предположения о возможном перемещении у морских костистых рыб одного легкого на спинную сторону, утрате им дыхательной функции и превращении в плавательный пузырь.

6.4 Экология газообмена

Среди экологических условий газообмена на первом месте стоит степень насыщения воды кислородом. Физиологический ответ на снижение содержания кислорода заключается в компенсаторном увеличении частоты дыхательных движений. В некоторых случаях это сопровождается замедлением сердечного ритма; при этом «борьба за кислород» включает как усиление его поступления в организм, так и снижение уровня обмена, а вместе с тем и потребности в кислороде. В условиях гипоксии не менее эффективна реакция, связанная с увеличением числа эритроцитов в крови. Показано, что эта реакция более выражена у видов, которые в естественных условиях регулярно сталкиваются с дефицитом кислорода в среде.

У рыб, постоянно обитающих в водоемах с пониженным содержанием кислорода, развиваются стойкие приспособления к гипоксии, выражающиеся в повышении сродства гемоглобина к кислороду, т. е. в способности его связывать кислород при меньших, чем в норме, величинах парциального давления. У рыб, живущих в стоячих или слабопроточных водоемах с илистым грунтом, т. е. в условиях постоянного или регулярного кислородного дефицита, «зарядное напряжение» кислорода (парциальное давление, при котором 95 % гемоглобина связывается с кислородом) существенно ниже, чем у обитателей морей или пресных водоемов, хорошо обеспеченных кислородом. То же относится и к величине «разрядного напряжения», при котором 50 % гемоглобина кислород отдает тканям.

Ряд видов костных рыб в качестве дополнительного источника кислорода может использовать атмосферный воздух. В большинстве это обитатели пресных вод и эстуариев тропической и субтропической зон. Донные отложения этих водоемов богаты органикой, разложение которой при высокой температуре интенсивно связывает кислород, снижая его содержание в воде. В таких условиях возможность использовать кислород из воздуха становится важным фактором существования рыб.

Для воздушного дыхания могут служить как жабры (например, южноамериканский *Symbranchus*), так и другие дыхательные поверхности: слизистая ротовой и околожаберной полостей (американские сомики – *Claris*, рыба-ползун *Anabas*), кишечник (некоторые вьюны), плавательный пузырь (панцирная щука *Lipidosternus osseus*, ильная рыба – *Amia clavia*), кожа (илистый прыгун *Periophthalmus*). В наиболее выраженном виде органы воздушного дыхания представлены легкими, как это свойственно двоякодышащим рыбам и африканскому многоперу – *Polypterus senegalensis*. Среди двоякодышащих рыб (*Dipnoi*) австралийский рогозуб *Neoceratodus* не

сталкивается с дефицитом кислорода в воде и использует воздушное дыхание лишь при повышенной активности; соответственно эффективность чисто воздушного дыхания у этого вида относительно низка. Четыре вида африканских *Protopterus* и американский чешуйчатник – *Lipidosiren paradoxa* обитают в стоячих водоемах, подверженных регулярному пересыханию. Соответственно эти виды часто испытывают дефицит кислорода в воде, а при пересыхании водоема впадают в «спячку», полностью переходя при этом на воздушное дыхание (очень замедленное в связи с глубоким понижением уровня метаболизма). Эффективность воздушного дыхания у этих видов весьма высока: при дыхании только легкими насыщение крови кислородом достигает 90 %.

Более подробные эксперименты показали, что фактически газообмен в легких птиц осуществляется не по противоточному, а по перекрестному типу: каждый парабронх пересекается большим числом кровеносных капилляров, сеть которых оплетает его на всем протяжении. При системе перекрестного газообмена сохраняется тот же принцип: градиент парциального давления газов выдерживается по всей длине парабронха, что обеспечивает высокую эффективность извлечения CO_2 из воздуха.

Рассмотренные особенности газообменного механизма имеют важное значение при полете на большой высоте. Хорошая приспособленность птиц к низкому парциальному давлению кислорода была продемонстрирована опытами в барокамере. При «подъеме» на высоту 6100 м (атмосферное давление 350 мм, или 44,6 кПа; парциальное давление кислорода 73 мм, или 9,7 кПа) воробьи и волнистые попугайчики сохраняли способность к кратковременному активному полету, тогда как мыши становились вялыми уже на «высоте» 3700 м, а при «подъеме» до 6100 м впадали в коматозное состояние. Разница в реакции целиком определяется принципами строения газообменного аппарата: подсчитано, что если бы газообмен у птиц, как и у млекопитающих, ограничивался выравниванием парциальных давлений O_2 в воздухе и в крови, то на высоте 6100 м степень насыщения артериальной крови воробья кислородом составила бы всего 24 %; эти же данные, рассчитанные на основе принципа противоточного газообмена, дают показатель насыщения 80 %, что уже близко к нормальному.

Таким образом, специфику строения и функций дыхательной системы птиц следует рассматривать как одно из приспособлений к активному освоению воздушной среды, характеризующему эволюцию этого класса. Вместе с другими приспособлениями к полету возможность поддержания активной деятельности на больших высотах входит в комплекс специфических особенностей птиц как летающих наземных позвоночных животных.

Наиболее известная экологическая ситуация, при которой эффективность газообмена уменьшается это обитание в высокогорье, где в силу снижения общего атмосферного давления падает и парциальное давление кислорода. Высотные адаптации особенно хорошо изучены у млекопитающих. К ним относятся повышение тканевой устойчивости к

недостаточному снабжению кислородом, а также серия физиологических адаптации, направленных на компенсацию уменьшенного поступления кислорода в кровь при сниженном атмосферном давлении.

Повышение тканевой устойчивости к гипоксии связано с изменением активности ферментных систем, а также с увеличением количества тканевого дыхательного пигмента миоглобина, сродство которого к кислороду примерно на порядок выше, чем у гемоглобина. Благодаря этому миоглобин легко поглощает кислород из крови и передает его в систему окислительных ферментов ткани. К реакциям компенсаторного типа относятся учащение дыхания, повышение частоты сердечного ритма, увеличение числа эритроцитов в крови путем мобилизации их из кровяных депо. Эти реакции лабильны, их напряженность быстро меняется при вертикальных перемещениях (в горах). Более устойчивые физиологические адаптации, связанные со стабильным действием высотной гипоксии, могут выражаться в перестройке системы эритропоэза, в результате чего достигается повышенное содержание эритроцитов в крови, а соответственно и увеличение ее кислородной емкости. Такая реакция характерна, например, для ряда видов горных грызунов, а в некоторых случаях для горных популяций широко распространенных видов; аналогичные адаптации известны и для горных видов ящериц. Наиболее стабильные приспособления, повышающие дыхательные свойства крови, связаны с повышением сродства гемоглобина к кислороду. Показано, что у ряда видов млекопитающих, постоянно обитающих в высокогорье, кривая диссоциации оксигемоглобина сдвинута влево, что свидетельствует о способности гемоглобина насыщаться кислородом при меньшем парциальном давлении. Например, у лам из высокогорья Южной Америки насыщенность артериальной крови кислородом даже на высоте более 3000 м остается выше 92 % при отсутствии лабильных реакций со стороны сердечной деятельности и частоты дыхания. Характерно, что у птиц отчетливо выраженных высотных адаптации такого типа не обнаруживается. Во всех случаях, когда у этих животных зарегистрированы сдвиги различных параметров дыхательной функции крови, они были связаны с комплексом условий обитания в горах, включающим температуру, ветер и другие факторы теплообмена, а также затраты на мускульную и иные виды активности. Объясняется это тем, что строение и функции дыхательной системы птиц исходно определяют возможность эффективного газообмена при низком атмосферном давлении.

Таким образом, специализированные органы дыхания возникают экто-энтодермально как идущие навстречу выпячивания глоточного отдела первичной кишки и впячивания эктодермы, т.е. жаберы у водных позвоночных экто-энтодермального происхождения. Эволюционные изменения жабр направлены на увеличение их дыхательной поверхности и большую защиту. Легкие позвоночных формируются как боковые карманы задней стенки жаберной полости. Сначала они представляют малоячеистые мешки, затем ячеистость возрастает. Параллельная эволюция органов

дыхания птиц и млекопитающих привела у птиц к окислению крови в стенках парабронхов, а у млекопитающих в альвеолах. Эффективность окисления крови у птиц выше, чем у зверей, за счет постоянного движения воздуха через легкие (парабронхи) из задних воздушных мешков в передние. Насосный механизм дыхания у млекопитающих за счет работы межреберных мышц и диафрагмы приводит к частичному обмену воздуха в альвеолах, и окисление крови у них менее эффективно, чем у птиц.

7 Кровообращение

Все процессы, происходящие в живом организме, связанные с его жизнедеятельностью, ростом и развитием, невозможны без постоянного поступления к каждому органу и каждой части тела необходимых энергетических и пластических материалов и без отведения от них продуктов обмена. Эту важную транспортную роль в организме выполняют сосудистые системы — кровеносная и лимфатическая.

Пронизывая весь организм густой сетью капиллярных сосудов, кровеносная и лимфатическая системы вступают в теснейший контакт со всеми его клетками и тканевыми структурами, обеспечивая тем самым их объединение в единое морфологическое и функциональное целое.

Известны два типа организации кровеносной системы: замкнутая и незамкнутая. В первом случае кровь движется по сосудам по замкнутому циклу, при этом нигде (или почти нигде) не покидая их и не вступая в прямой контакт с клетками тканей. При этом сосуды делятся на три типа: артерии (по ним кровь течет от сердца к тканям), капилляры (образуют в совокупности микроциркуляторное русло, в котором происходит непосредственный обмен веществами между кровью и тканевой жидкостью) и вены (доставляют насыщенную продуктами метаболизма кровь от тканей к сердцу).

В более примитивной незамкнутой кровеносной системе кровь течет по сосудам лишь незначительную часть пути: сердце выталкивает кровь в артерии, из которых она вскоре изливается в промежутки между органами и смешивается с тканевой жидкостью. Обрато в сердце кровь попадает не по венам, а по лакунам — системе просветов в соединительной ткани, лишенных собственной выстилки.

Современный животный мир представлен большим разнообразием видов, которые образуют многочисленные сообщества, экологические группы с различным строением кровеносной системы. Морфологические особенности сосудистой системы зависят от различных факторов: систематической принадлежности представителя, уровня метаболизма, среды обитания, способов питания и передвижения и других факторов. Данное учебное пособие рассматривает особенности строения кровеносной системы позвоночных животных в зависимости от их системной организации.

7.1 Кровь

Кровь млекопитающих представляет собой непрозрачную, вязкую жидкость солоноватого вкуса и своеобразного запаха, циркулирующую по замкнутой системе кровеносных сосудов. В артериях кровь ярко-красного цвета, в венах — темно-вишнево-красного цвета (исключение представляют легочные артерии и вены, где обратное отношение).

Кровь состоит из жидкой плазмы и форменных элементов — эритроциты, лейкоциты и кровяные пластинки. Форменных элементов так много, что по объему они составляют от 40 до 45 % всей кропи (остальная часть приходится на жидкую плазму). В самой общей форме можно сказать, что плазма крови выполняет функцию питания, эритроциты — функцию дыхания, а лейкоциты и кровяные пластинки — защитную функцию.

Об относительном объеме крови в теле млекопитающих можно судить по данным таблица 3.

Таблица 3 - Показатели массы крови к массе тела у позвоночных разных классов (Л. Проссер 1978)

Класс позвоночных	Относительная масса крови, %
Млекопитающие	6 - 13
Птицы	6 - 10
Рептилии	4 - 15
Амфибии	3 - 9
Рыбы костистые	2 - 7

Из таблицы следует, что относительное количество крови у млекопитающих примерно такое же, как у птиц, и лишь немного больше, чем у других наземных позвоночных.

Плазма крови

Плазма крови представляет собой вязкую жидкость сложного химического состава. Неорганические соли (среди которых первое место занимает поваренная соль) придают ей примерно ту же плотность, какую имеет морская вода. В плазме содержатся белки (фибриноген, сывороточный альбумин и сывороточный глобулин), питательные вещества, продукты распада клеток, инкреты, ферменты, антитела и другие вещества.

Из белков плазмы особый интерес представляет *фибриноген*, от которого зависит явление свертывания крови. Фибриноген находится в плазме в растворенном состоянии, но при известных условиях он, преобразуясь в фибрин, выпадает из раствора в виде волокнистых сгустков, вследствие чего и происходит свертывание крови. Благодаря свертыванию крови останавливается кровотечение. Это осуществляется частью вследствие того, что сгусток (тромб) закупоривает подобно пробке открытые сосуды, частью

же вследствие того, что нити фибрина прикрепляются к краям раны и стягивают ее.

Другая составная частей плазмы – *антитела*, т. е. защитные вещества, от действия которых разрушаются или нейтрализуются попадающие в кровь чужеродные агенты (обозначаемые общим именем антигенов). Наиболее известной реакцией этого рода является реакция тела на различные бактериальные токсины, нейтрализуемые в крови с помощью особых веществ — антитоксинов. Другим классом антител являются *агглютинины*. Под этим термином подразумевают вещества, обладающие способностью склеивать с образованием комков (агглютинировать) чужеродные клетки, попадающие в кровяное русло, например, эритроциты или лейкоциты чужеродной крови, растительные клетки или бактерии. Третьим классом антител являются *лизины*, растворяющие чужеродные клетки (гемолизины, цитоллизины, бактериолизины), четвертым — *преципитины*. Последние образуются в результате специфической реакции на белок. Если ввести животному сыворотку крови (т. е. плазму, лишенную фибрина) от другого животного, или же молоко, белок куриного яйца или растительный белок, то сыворотка крови, обработанного таким образом животного, получает свойство давать осадок — преципитат — с тем веществом, которым пользовались для предварительной обработки.

Реакция преципитации очень чувствительна и может быть использована для обнаружения «кровного родства» между животными. Если, например, ввести кролику несколько раз кровь человека, то сыворотка кролика будет давать осадок с сывороткой человека, менее сильный осадок — с сывороткой человекообразных обезьян, еще менее сильный — с сывороткой низших обезьян и почти совсем не даст осадка с сывороткой быка и собаки. В настоящее время реакция преципитации используется для уточнения некоторых вопросов систематики животных. Так, с помощью этой реакции удалось показать целесообразность выделения зайцев и кроликов в самостоятельный отряд, подтвердить близкое родство между ламами и верблюдами. Реакция преципитации получает практическое использование в судебной медицине (для установления того, принадлежит ли кровь кровяного пятна на одежде человеку или животному), а также при анализе пищевых продуктов (с ее помощью можно, например, определить из какого мяса сделана колбаса). Теоретическое значение реакции преципитации огромно, ибо с ее помощью обнаруживаются столь тонкие химические различия между белковыми телами, которые не улавливаются обычными химическими методами. Реакция показывает, что виды животных отличаются друг от друга не только по внешней форме тела и строению внутренних органов, но и по ультрамикроскопической структуре больших молекул или молекулярных соединений белковых тел.

Форменные элементы крови

По строению и физиологическому значению форменные элементы крови млекопитающих — эритроциты, лейкоциты, тромбоциты — весьма

отличаются друг от друга. Общим признаком всех форменных элементов является неспособность их к размножению и недолговечность. Просуществовав некоторое время в русле сосудистой крови, они отмирают и заменяются молодыми клетками, образующимися в кроветворных органах.

Эритроциты (красные кровяные клетки) составляют главную массу форменных элементов крови и являются клетками, специализированными для выполнения дыхательной функции. Они совершенно лишены способности к активным (амебовидным) движениям, но отличаются исключительной мягкостью, гибкостью и эластичностью, что облегчает их прохождение через узкие капилляры.

У огромного большинства млекопитающих эритроциты имеют форму круглых, плоских дисков, слегка утолщенных по краю и вогнутых в середине. Исключение представляют мозолоногие (верблюды и ламы), имеющие овальные эритроциты (как и другие позвоночные).

На основании математических расчетов было найдено, что уплощенная форма эритроцита более благоприятна для равномерной диффузии газов, чем шаровидная форма.

В отличие от эритроцитов других позвоночных эритроциты млекопитающих безъядерные, что следует рассматривать как признак их глубокой специализации к транспортировке кислорода. Действительно, отсутствие ядра влечет за собой понижение обмена веществ эритроцитов, в связи с чем они сами мало потребляют кислорода и больше отдают его тканям. Экспериментально показано, что ядерные эритроциты птиц потребляют в несколько раз больше кислорода, чем безъядерные эритроциты млекопитающих.

Химические исследования показали, что эритроциты состоят примерно на $\frac{2}{3}$ из воды и на $\frac{1}{3}$ из сухого вещества; 95 % этого сухого вещества составляет дыхательный пигмент гемоглобин. Последний придает отдельным эритроцитам желтовато-зеленый цвет, но толстый слой их кажется красноватым. Гемоглобин обладает большой способностью насыщаться кислородом в условиях повышенного парциального давления этого газа (в легких) и легко отдавать его в условиях пониженного парциального давления (в тканях). Об эффективности гемоглобина как переносчика кислорода можно судить по тому, что способность его соединяться с кислородом в 70 раз превышает растворимость кислорода в плазме крови (при сравнении одинаковых объемов гемоглобина и плазмы). Кислородная емкость крови зависит, однако, не только от количества в ней гемоглобина, но и от характера, его распределения по клеткам: чем больше дыхательная поверхность эритроцитов, тем больше и окислительная способность крови.

В этой связи значительный интерес представляют данные о размерах и количестве эритроцитов у млекопитающих, сравнительно с другими позвоночными (таблица 4 и рисунок 53). Так как у низших позвоночных эритроциты имеют в огромном большинстве случаев (за исключением миног) овальную форму, то для них в таблице приводятся два размера: большой и малый диаметры.

Таблица 4 - Количество и размер эритроцитов у человека и разных позвоночных животных

Вид	Количество эритроцитов в 1 мм ³	Размер эритроцитов в микронах
Человек (мужчина)	5470000	7,5
Человек (женщина)	4750000	7,5
Шимпанзе	6300000	7,4
Лошадь	6900000	5,6
Корова	6030000	5,6
Коза	14000000	4,1
Слон	2000000	9,4
Собака	7020000	7,3
Кошка	8220000	6,5
Мышь белая	7920000	5,7
Страус	1620000	15:8
Колибри	6500000	9,5:4
Ящерица	1600000	16:9
Лягушка	400000	22:15
Саламандра	95000	43:25
Протей	36000	58:34
Щука	1900000	12:7,5
Скат	230000	35:14
Минога	133000	12

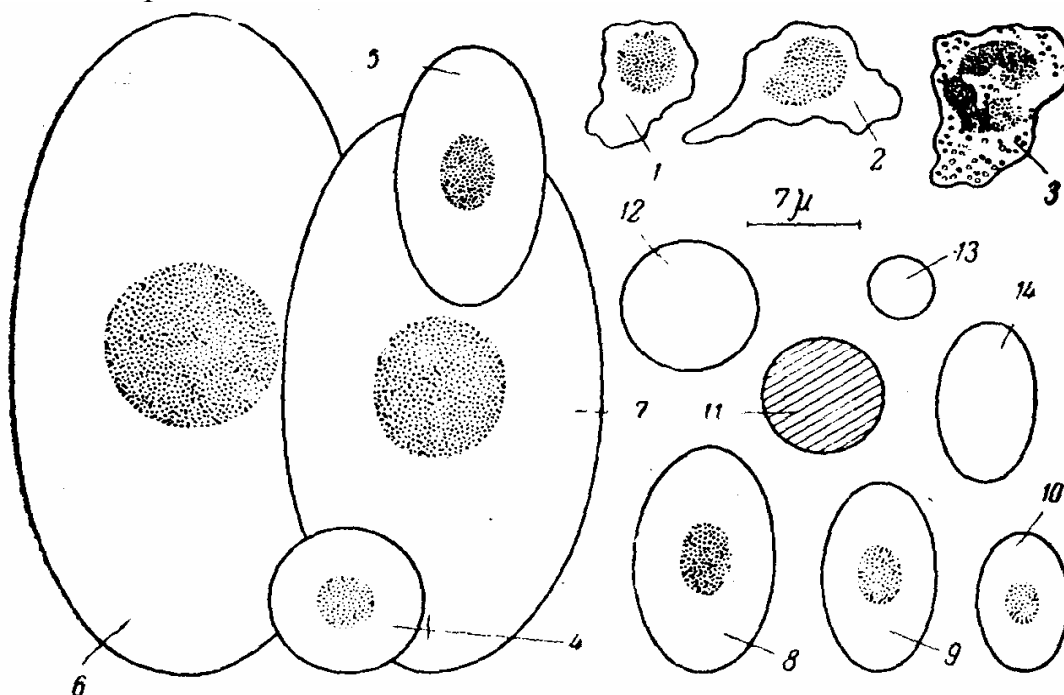
Из таблицы следует, что млекопитающие имеют самые мелкие эритроциты, но в наибольшем числе. Вообще можно считать правилом, что количество эритроцитов обратно пропорционально их величине: чем меньше эритроцитов, тем больше их число. Это правило подтверждается при сравнении в этом отношении отдельных классов, а также видов внутри каждого класса. Так, хвостатые амфибии имеют чрезвычайно крупные эритроциты, но значительно меньшее количество, чем представители других классов позвоночных.

Маленькие эритроциты, при одинаковой форме с большими, имеют относительно большую поверхность при той же массе вещества. Уменьшение размеров эритроцитов влечет за собой увеличение их общей (суммарной) дыхательной поверхности. Поэтому одно и то же количество гемоглобина при распределении в мелких эритроцитах связывает больше кислорода, чем при распределении в крупных. Отсюда следует, что у млекопитающих вещество эритроцитов использовано наилучшим образом. Каких громадных размеров достигает поверхность, представленная этими клетками, показывает

вычисление, произведенное для человека. Поверхность одного эритроцита человека составляет 150 кв. микронов. Будучи составленными рядом, эритроциты одного человека займут линию в 187 000 км, а сложенные друг на друга образуют столб в 62 000 км высотой. Общая их поверхность равна 3700 м². Необходимо отметить, что у человека и млекопитающих животных гемоглобин не только более выгодно распределен по эритроцитам, но и количество его в каждом эритроците больше, чем у других позвоночных. Сухое вещество эритроцита содержит у человека 95 % гемоглобина, у собаки 86,5 %, у гуся же только 62,7 %, а у ужа 46,7 %. Стало быть, эритроциты млекопитающих и по химическому составу наиболее приспособлены для своей специальной задачи.

Все сказанное об эритроцитах позволяет сделать вывод, что у млекопитающих специализация этих клеток к выполнению дыхательной функции зашла наиболее далеко. В связи с этим кровь млекопитающих весьма полно насыщена кислородом, что оказало благоприятное влияние на их прогрессивную эволюцию (в частности, на развитие нервной системы).

Лейкоциты (белые кровяные клетки) имеют протоплазму и ядро. Форма их в общем шаровидная, но крайне изменчива в связи со способностью к амебовидным движениям; по размерам они несколько крупнее эритроцитов. Число лейкоцитов в крови млекопитающих меньше, чем у птиц, колеблясь у разных видов в пределах 6—18 тысяч в 1 мм³.



Белые кровяные клетки: 1— малый лимфоцит, 2—большой лимфоцит, 3 — гранулоцит. Красные кровяные клетки (эритроциты): 4—миноги, 5—ската, 6—протей, 7—саламандры, 8—лягушки, 9—страуса, 10—колибри, 11— человека. 12—слона, 13—карликовой кабарги, 14—верблюда.

Рисунок 53 - Форма и размеры кровяных клеток млекопитающих и других позвоночных

В процессе эволюции позвоночных *лейкоциты* сложно дифференцировались морфологически и физиологически. Фагоцитоз — главная, но не единственная их функция. Фагоцитоз — термин, предложенный И. И. Мечниковым. Обозначает способность лейкоцитов поглощать и перепаривать бактерии и другие инородные тела, попадающие в кровь. Наряду с ним большое значение имеет выработка лейкоцитами иммунных тел, перенос питательных веществ, обезвреживание бактериальных ядов. С этой многофункциональностью белых кровяных клеток связано их морфологическое разнообразие. Принято разделять все лейкоциты на две главные группы — гранулоцитов и агранулоцитов, отличающихся друг от друга по наличию в протоплазме гранул. Гранулоциты, в свою очередь, подразделяют на нейтрофилы, базофилы и эозинофилы (названия даны по типу окраски), агранулоциты — на моноциты и лимфоциты. Функциональное значение всех этих групп таково.

Гранулоциты: а) нейтрофилы — поглощают и переваривают микробов. Прохождению микрофагов через стенки капилляров (диapedезу) способствует своеобразная форма ядра зрелых клеток. Оно расчлененное, лопастное, состоящее как бы из нескольких сегментов, соединенных тонкими перемычками; б) базофилы и эозинофилы — функция этих лейкоцитов выяснена еще недостаточно, однако предполагают, что первые принимают участие в переносе питательных веществ, а вторые обезвреживают бактериальные токсины.

Агранулоциты: а) моноциты — поглощают и переваривают распадающиеся или ослабевшие клетки тканей, в том числе и кровяные клетки; б) лимфоциты — принимают ближайшее участие в переработке белков и образуют антитела. Способность к фагоцитозу — ничтожна.

Перечисленные формы лейкоцитов встречаются в крови млекопитающих в неодинаковом числе. Наиболее многочисленны нейтрофилы и лимфоциты, причем замечается тенденция к увеличению количества лимфоцитов у травоядных видов.

Белые кровяные клетки менее долговечны, чем красные. Если продолжительность жизни эритроцитов исчисляется в 20—30 дней, то лейкоциты живут не более 3—4 дней. Столь малая продолжительность жизни белых кровяных клеток связана с особенностями их биологии. Защищая организм против болезнетворных начал, они массами гибнут в «войне» с микробами. Гибнущие лейкоциты постоянно заменяются новыми, свежими клетками. Легко понять, что для успешного исхода указанной «войны» имеет значение не продолжительность жизни отдельных лейкоцитов, а способность кроветворных органов в кратчайший срок максимально увеличивать количество этих клеток в крови.

Тромбоциты (красные пластинки) представляют безъядерные дискообразные тельца, размером в 2—4 микрона. Они присутствуют в крови в количестве 300—500 тысяч в 1 мм³. Тромбоциты происходят из протоплазмы гигантских клеток костного мозга, мегакариоцитов. В пользу такой точки зрения говорит наличие в протоплазме мегакариоцитов такой же

азурофильной зернистости, как и в кровяных пластинках. Полагают, что выросты протоплазмы мегакариоцитов проникают в синусы костного мозга, где от них отшнуровываются небольшие кусочки и уносятся в ток крови в виде сформированных тромбоцитов.

Кровяные пластинки имеют большое значение для свертывания крови, вырабатывая фермент тромбокиназу. При вытекании крови из раны кровяные пластинки разрушаются, выделяя указанный фермент, что и способствует свертыванию крови. В получены убедительные данные, подтверждающие мнение значение кровяных пластинок для выработки иммунитета. В этой связи заслуживает внимания тот факт, что у ежа, обладающего природным иммунитетом к действию змеиного яда, кровяные пластинки очень крупные, почти равные по размерам эритроцитам.

7.2 Кроветворение

В раннем эмбриогенезе рыб, амфибий, рептилий и птиц клетки крови формируются в основании желточного мешка в виде скоплений, называемых *кровяными островками*. У млекопитающих они образуются в области хориона. По мере развития кроветворные органы локализуются в разных отделах тела эмбриона. У хрящевых и костных рыб, амфибий, рептилий и птиц важным источником клеток крови становятся почки, у млекопитающих — печень и селезенка (А. Ромер, Т. Парсонс, 1994).

В постэмбриональном состоянии животных клетки крови образуются в разных органах: почках, гонадах, печени, тимусе, селезенке, костном мозге, части кишечника, лимфатических узлах и т.д. Согласно А. Ромеру, Т. Парсонсу (1994), у миног, хрящевых и большинства костных рыб, амфибий существенным источником клеток крови в течение всей жизни являются почки и селезенка. У хрящевых рыб лейкоциты образуются в гонадах. У осетровых кроветворная ткань окружает сердце. У многих позвоночных кроветворение идет в стенках ротовой полости и глотки. У акул в пищевode есть ткань, образующая лимфоциты. У многих животных лимфоциты образуются в стенках тонкой кишки (пейеровы бляшки), у человека — в аппендиксе. У птиц местом образования лимфоцитов является нижняя часть кишки — фабрициева сумка).

Важным органом кроветворения у наземных позвоночных стал *красный костный мозг*, заполнивший полости трубчатых костей. У рептилий и птиц в нем прижизненно образуются все типы кровяных клеток. У млекопитающих он продуцирует главным образом эритроциты и некоторые формы лейкоцитов (гранулоциты и моноциты).

Специализированными структурами кроветворения, свойственными главным образом млекопитающим, являются *лимфатические узлы*. Они содержат кроветворную ткань и продуцируют лимфоциты. Эти макрофаги уничтожают в теле животного бактерии и прочие инородные элементы. При обилии этих элементов лимфатические узлы увеличиваются в размерах.

Важным органом кроветворения, накопления и разрушения клеток крови у позвоночных является *селезенка*. В эмбриогенезе она развивается как область зародышевой кишечной трубки и участвует в кроветворении у зародыша. У круглоротых и двоякодышащих рыб селезенка не образует компактного органа: ее ткань разбросана по кишечнику. Селезенка у остальных позвоночных — это оформленный компактный орган, расположенный обычно рядом с желудком и окруженный соединительнотканной капсулой. Внутри селезенки соединительная ткань образует ячеистую (ретикулярную) сеть с белой и красной пульпой внутри. Белая пульпа содержит скопления лимфоцитов, красная — преимущественно эритроциты и гранулоциты. В селезенке клетки крови образуются, хранятся и здесь же они разрушаются с помощью крупных лимфоцитов. Кровь в селезенку поступает через артерию и отводится веной. Важным органом кроветворения и в эмбриональном, и постэмбриональном состоянии позвоночных животных является *тимус*. Кроветворные клетки этого органа развиваются из мезенхимы, мигрирующей из других кроветворных структур. Тимус (вилочковая железа) интенсивно продуцирует лимфоциты и участвует в становлении иммунитета развивающегося организма. По достижении половой зрелости орган подвергается инволюции.

7.3 Строение кровеносных сосудов

У млекопитающих животных кровеносные сосуды разделяются на артерии, капилляры и вены.

Артериями называют сосуды несущие артериальную кровь (богатую кислородом и питательными веществами) от сердца к органам и затем в капиллярную сеть. Под влиянием работы сердца кровь в артериях находится под большим давлением, достигающим 200 мм ртутного столба. Стенки артерий толстые и очень прочные. Перерезанные артерии обычно имеют зияющий просвет.

Капилляры представляют собой питающие сосуды, т. е. участки сосудистого ложа, в которых происходит по законам осмоса и транссудации обмен веществ между кровью и клетками. Количество капилляров, пронизывающих всё тело животного, неисчислимо, и кровяное русло в них расширяется раз в 500 и даже 800 по сравнению с диаметром аорты. Это влечёт за собой сильное падение кровяного давления — до 10—30 мм ртутного столба. Благодаря такому низкому давлению стенки капилляров, даже у взрослых животных, сохраняют своё примитивное состояние. Они очень тонкие, что создаёт необходимые условия для обмена веществ.

Вены служат для проведения венозной крови в обратном направлении, т. е. из капиллярной сети в сердце. Однако условия тока крови в венах совершенно иные, чем в артериях, что и отражается на строении их стенок. Так как давление крови в венах ниже, чем даже в капиллярах, то стенки вен обычно много тоньше стенок артерий, хотя диаметр вен чаще всего бывает больше диаметра соответствующих артерий.

Из изложенного видно, что особенности строения стенок различных сосудов складываются под влиянием работы сердца, которое является в этом отношении организующим началом; это подтверждается всей историей развития сосудистого ложа.

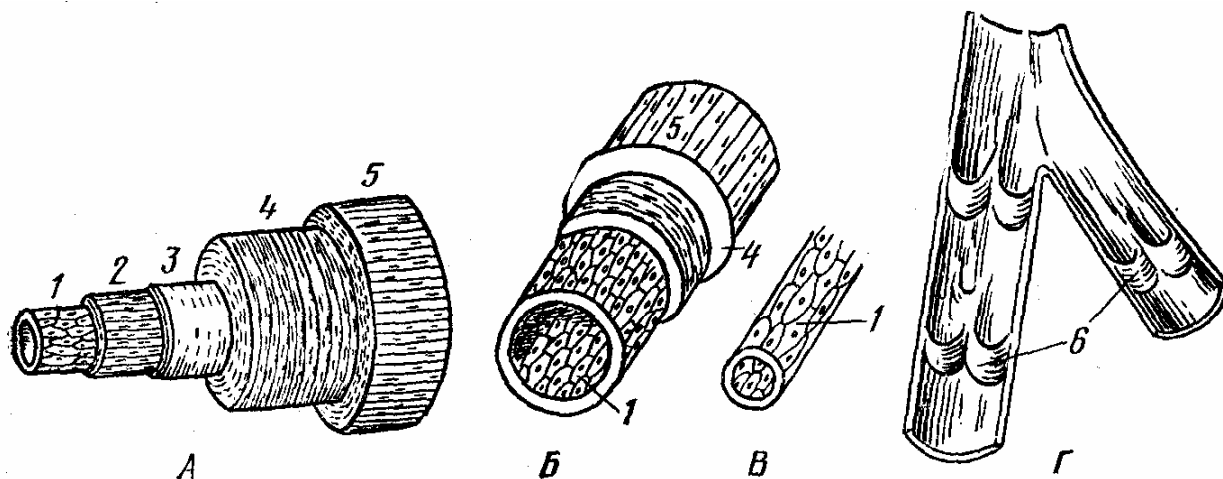
В наиболее дифференцированных сосудах (артерии и вены) различают эндотелий и добавочные оболочки: интиму, медию, адвентицию (рисунок 54).

Эндотелий — endothelium — представляет собой один слой плоских клеток и является общей оболочкой для всех сосудов и сердца.

Интима — tunica intima — состоит из эластических элементов. Отсутствует только в мелких капиллярах.

Средняя оболочка — tunica media — устроена неодинаково: из одних эластических элементов или одних гладких мышечных клеток, или из тех и других в разном количестве, идущих в основном спирально.

Адвентиция — tunica adventitia (или наружная оболочка) содержит соединительнотканые элементы с примесью продольных эластических и гладких мышечных волокон.



А — артерия; Б — вена; В — капилляр; Г — венозные капилляры; 1 — эндотелий; 2 — интима; 3 — внутренняя эластическая оболочка; 4 — медиа; 5 — адвентиция; 6 — клапаны вен.

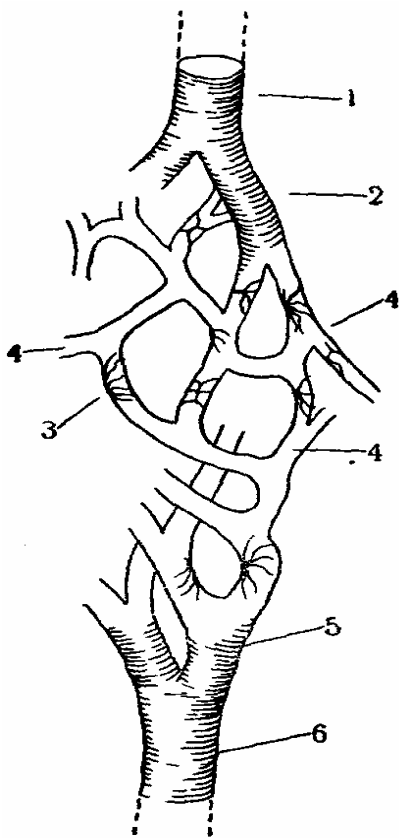
Рисунок 54 - Схема строения кровеносных сосудов

У животных, стоящих ниже рыб, т. е. не имеющих концентрированного сердца, сосуды, соответствующие по своему значению артериям и "венам, в своём строении ничем не отличаются не только друг от друга, но и от капилляров, что имеет место у *ланцетника*.

С появлением настоящего сердца (концентрированного) у *круглоротых* и *рыб* начинается дифференциация сосудистых стенок вследствие разницы в давлении крови в артериях и венах. Уже у миног, помимо эндотелиальной оболочки, в артериях и венах развиваются добавочные оболочки (интима, медиа, адвентиция). Более позднее появление добавочных оболочек наблюдается и при эмбриональном развитии.

У низших животных все эти оболочки переходят одна в другую без резких границ. Лишь у *птиц* и особенно у *млекопитающих животных* добавочные оболочки не только чётко различаются по своей структуре, но и дают возможность по строению медики разделить все артерии на три типа — *мышечный, эластический и смешанный*, что также обусловлено в первую очередь работой сердца.

Сосуды выполняют не простую роль каналов для проведения крови, но служат трубками, которые активно участвуют не только в продвижении крови (артерии и вены), но и в явлениях осмоса и транссудации, а также в кровенаполнении органов (капилляры), приспособляясь к постоянно меняющимся условиям. Эта адаптация идёт так далеко, что в случаях длительного усиления работы того или другого органа капиллярная сеть в нём становится более густой, что и обеспечивает достаточный приток крови. Более того, при закупорке сосуда (вследствие образования тромба или разрастания какой-либо опухоли), когда ток крови в нём, даже при крупном просвете, становится невозможным, за счёт имеющейся или вновь образующейся капиллярной сети развиваются новые пути для тока крови, с излишком компенсирующие выключенный сосуд.



1 — артерия, 2 — прекапиллярная артериола, 3 — клетки Руже, 4 — капилляры, 5 — посткапиллярная венула, 6 — венула.
Рисунок 55 — Капиллярная сеть, соединяющая артериолу с венулой

Капилляры

Из всех сосудов более примитивно устроены капилляры — *vasa capillaria*. Стенки их образованы плоскими эндотелиальными клетками. Крупные капилляры одеты снаружи нежной гомогенной оболочкой и клетками Руже, или перicyтами (рисунок 55 — 3). Капилляры располагаются в соединительной ткани, с которой они тесно связаны; исключение в этом отношении составляют капилляры мозга и мускулов, где они окружены особыми периваскулярными пространствами,

Как эндотелиальные клетки, так и клетки Руже обладают способностью сокращаться; вследствие этого просвет капилляров может временно закрываться. Кроме того, клеточные элементы капилляров активно участвуют в обмене веществ между кровью и тканями, пропуская одни вещества и задерживая другие. Эта способность более резко выражена в капиллярах мозга. Наконец, значение эндотелиальной оболочки капилляров (а также артерий и вен) состоит в том, что она предохраняет кровь от непосредственного соприкосновения с другими тканями, что неминуемо повлекло бы за собой свёртывание крови.

Диаметр капилляров у разных животных сильно колеблется (в пределах от 4 до 50 μ). Наиболее крупные капилляры встречаются в печени, костном мозге, зубной пульпе, наиболее мелкие — в головном и спинном мозге, в мускулах, в сетчатке глаза и во всех других органах, в которых происходит обмен веществ.

Длина капилляров обычно не превышает 2 мм, чаще же равна 0,6 — 1,0 мм. У человека суммарная длина капилляров исчисляется в 100 000 км, т. е. почти в три раза длиннее экватора, поверхность всех капилляров достигает 6000 м². Капилляры в органах и тканях образуют сеть весьма разнообразной формы. Широкопетлистые сети капилляров обычно находятся в малодетельных тканях (в оформленной соединительной ткани сухожилий, связок и др.), узкопетлистые сети, напротив, свойственны наиболее деятельным органам (легким, мускулам и железам).

Количество капилляров огромно и определяется интенсивностью обмена веществ у данного животного или в данном органе. Так, у лягушек насчитывают всего лишь 400 капилляров на 1 мм², в то время как у лошадей — до 1350, у собак — до 2630, а у мелких животных еще больше — до 4000. Количество капилляров зависит от интенсивности работы органа, например, в сердце человека насчитывают до 5 500 капилляров на 1 мм².

Однако далеко не все капилляры в каждый отрезок времени наполнены кровью. Так как стенки капилляров могут сокращаться, то значительное количество их в состоянии покоя закрыто для кровотока и включается лишь при усиленной работе данного органа. Кровенаполнение работающего мускула может увеличиться в 4—5 раз, а по некоторым авторам даже в 20 раз по сравнению со снабжением кровью того же мускула в покое. Выключением капилляров из кровотока достигается равномерное распределение крови в организме между работающими органами, так как крови, вообще говоря, значительно меньше, чем может вместить кровяное русло в целом.

Капилляров нет только в эпителиальной ткани, дентине и гиалиновом хряще.

Артерии

Артерии представляют наиболее дифференцированные отрезки сосудистого ложа. Они характеризуются, помимо наличия эндотелиальной оболочки (рисунок 54 — 1), хорошо развитыми добавочными оболочками: интимой (2), медиа (4) и адвентицией (5).

Чем ближе к сердцу, тем крупнее диаметр артерии и толще её стенки; чем дальше от сердца, тем меньше диаметр артерии и тоньше её стенки, так как по мере ветвления сосудов кровяное русло расширяется, а кровяное давление падает; артерии, ближайšie к капиллярам, — наиболее узкие и тонкостенные.

В артериях особенно сильно развита и дифференцирована медиа. Она построена из гладких мускульных или эластических волокон или из тех и других вместе. Все эти элементы идут циркулярно.

По строению меди артерии относят к эластическому, мускульному или смешанному типу.

В артериях *эластического типа* медиа построена почти исключительно из эластической ткани, что обуславливает громадную прочность и растяжимость стенок таких артерий. Так, например, просвет аорты может увеличиваться на 30 %, а сонные артерии у собак могут выдержать давление, в 20 раз превышающее норму. Артерии эластического типа встречаются там, где сосуды испытывают наиболее сильное давление крови, например, в аорте и в других ближайших к сердцу артериях, как-то: идущих в голову, грудные конечности и в лёгкие. Это вполне понятно: когда сердце выбрасывает толчками кровь в аорту, стенки её испытывают большое напряжение и сильно растягиваются, так как это способствует уменьшению трения крови о стенки. Когда сердце вновь расслабляется, то растянутые стенки сосудов благодаря своей эластичности возвращаются к нормальному состоянию и при сокращении гонят кровь в более мелкие артерии и капилляры. Этим объясняется тот факт, что хотя кровь выбрасывается из сердца ритмическими толчками, но из более мелких артерий она всё же вытекает равномерной струёй.

В артериях *мышечного типа* медиа, напротив, состоит почти исключительно из гладких мышечных клеток. Такие артерии встречаются там, где сосуды испытывают сильное давление со стороны окружающих органов (в брюшной полости, на конечностях).

Мышечатура артерий выполняет не только пассивную функцию эластической ткани, но, что особенно важно, сокращаясь активно, проталкивает кровь на периферию. Так как сумма всех мышечных волокон артерий больше мышечатуры сердца, то роль мышечатуры артерий в передвижении крови очень большая. Это видно из того, что сокращение мышечатуры артерий, а следовательно, и сужение их просвета, влечёт за собой усиление работы сердца, а расширение сосудов, наоборот, вызывает ослабление работы сердца или даже его паралич. Поэтому **«периферическому сердцу»**, под которым понимают не только всю мышечатуру артерий, но и эластические их элементы, клиницисты уделяют очень большое внимание, ибо изменения в сосудистых стенках вызывают существенную перестройку не только сердца, но и кровообращения в целом.

Артерии *смешанного типа* являются переходными между артериями эластического и мышечного типа, поэтому средняя оболочка их построена как из эластических, так и из гладких мышечных элементов.

Количество тех и других колеблется в зависимости от расстояния от сердца и от условий, в которых данный сосуд находится: чем ближе к сердцу, тем больше в стенках артерий эластических элементов.

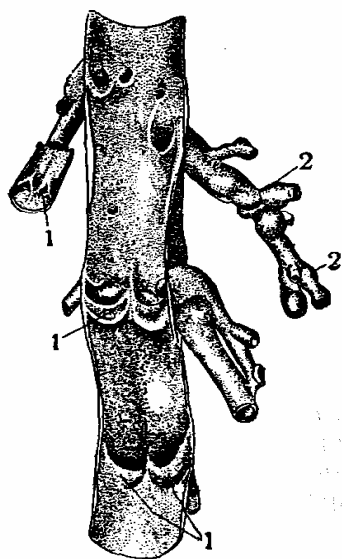
В медиа структурные элементы расположены циркулярно, а в интима и адвентиции — продольно: эластические—в интима, соединительнотканые и гладкомышечные—в адвентиции.

В организме артерии находятся в несколько растянутом состоянии, что создаёт лучшие условия для тока крови в них. Этим же объясняется расхождение друг от друга перерезанных концов артерий в ранах, что всегда следует иметь в виду при кровотечениях в хирургической практике.

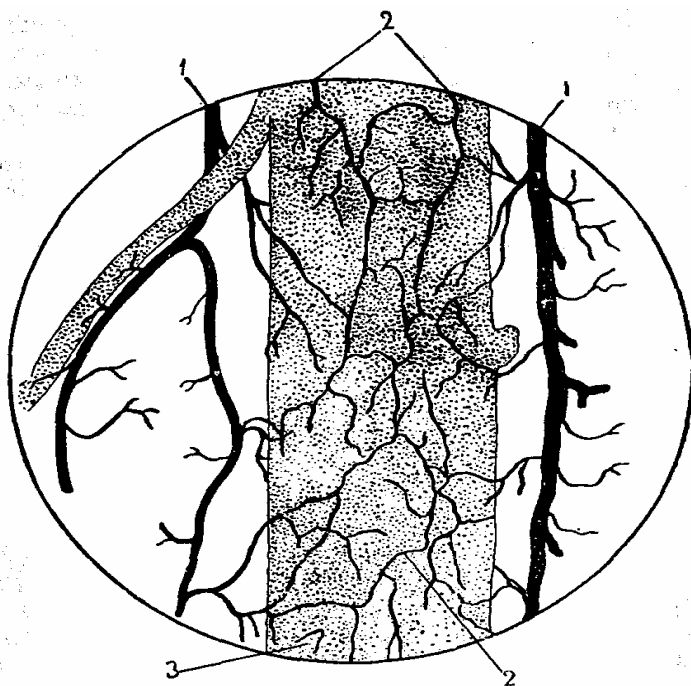
Вены

Вены в основном устроены так же, как артерии, с тем существенным отличием, что у них медиа развита чрезвычайно слабо и очень нерезко отделяется от мощной адвентиции. В венах очень мало эластических элементов, но зато преобладают гладкомускульные и соединительнотканые элементы, идущие продольно. Этим объясняется спадение тонких стенок вен при отсутствии крови в них. Особенно характерны для вен **клапаны** (рисунок 56 — 1), расположенные в них парами, через промежутки в 2—10 см. Клапаны представляют карманообразные полулунные удвоения эндотелиальной оболочки. Размещение их допускает ток крови только в направлении к сердцу.

Клапанов больше там, где току крови противодействует сила её собственной тяжести, например в конечностях; напротив, в горизонтально идущих венах клапанов меньше. Их нет совсем в обеих полых венах, в системе воротной вены (за исключением сальниковых вен), в печёночных венах, венах головного и спинного мозга, в лёгочных, почечных и молочных венах, в пещеристых телах половых органов, в венах костей, кожной стенки копыта; нет также клапанов во всех мелких венах, диаметром менее 1—1,5 мм (отмечено, что у человека количество клапанов с возрастом сильно уменьшается).



1 — венозные клапаны;
2 — расширение вены
между клапанами.
Рисунок 56 —
Расположение венозных
клапанов на
разрезанной вене



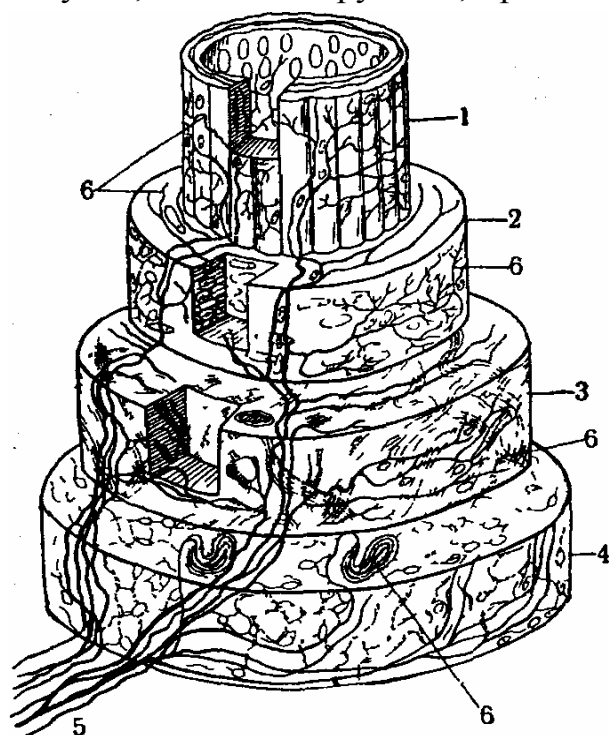
1 — паравенозные артерии; 2
— сосудистая сеть в
адвентиции вены; 3 — вена.
Рисунок 57 - Сосуды вен
(увеличение в 19 раз)

Наличие клапанов способствует более быстрому проталкиванию крови в венах, особенно при движении животного, когда мускулы, сокращаясь, сдавливают вены и гонят кровь к сердцу или, напротив, расширяют вены, вследствие чего они и наполняются кровью. Возможность пассивного расширения вен объясняется тем, что венозные стенки срастаются с фасциями мускулов и сухожилий (подколенные, подмышечные, подключичные вены и др.)

Сосуды сосудов

Оболочки сосудов как вторичные образования имеют свои собственные кровеносные сосуды, через которые и осуществляется их питание (рисунок 57). Эти сосуды сосудов — *vasa vasorum* — отходят или от того же самого сосуда, стенки которого они питают, или от ближайших артериальных ветвей и главными своими ветвями располагаются в наружной оболочке, откуда они отдают радиальные ветви уже в среднюю оболочку.

Лимфатические сосуды также располагаются в наружной оболочке сосудов, особенно крупных; кроме того, некоторые артерии оплетены густой сетью лимфатических сосудов, образующих периваскулярные лимфатические пространства, отделяющие кровеносные сосуды от окружающих тканей. Такие пространства найдены в мозге, печени, селезенке, гаверсовых каналах костей, в слизистой оболочке желудка и, наконец, вокруг капилляров в мускулах.



1 — интима с эндотелием; 2 — медиа; 3 — адвентиция; 4 — околососудистая клетчатка; 5 — нервные волокна; 6 — инкапсулированные тельца и нервные окончания.

Рисунок 58 - Схема чувствительной иннервации аорты

Нервы сосудов

Кровеносные сосуды обильно снабжены нервами — *nervi vasorum*, они на одних сосудах идут вдоль стволов, например, на сосудах внутренностей, а на сосудах туловища и конечностей нервные веточки начинаются метамерно от спинномозговых нервов, обычно следующих вместе с артериями.

Нервные веточки, подходящие к сосудам, на поверхности их образуют диффузные *периваскулярные сплетения*. От них отделяются безмякотные нервные волокна в *перимускулярное сплетение*, лежащее в глубоких слоях адвентиции, непосредственно на средней оболочке. От последнего сплетения ответвляются волокна в *интрамускулярное сплетение*, заложенное в средней

оболочке и оплетающее мускульные волокна. Во всех нервных сплетениях находятся также нервные клетки. В сосудах проходят аффлекторные волокна с богатыми рецепторными аппаратами (рисунок 58).

7.4 Закономерности хода и ветвления сосудов

На ранних стадиях сосуды у зародыша закладываются в виде сети. С появлением пульсирующего сердца кровь в своем русле оказывается под некоторым давлением, сила которого увеличивается пропорционально нарастанию мускулатуры сердца. Под воздействием сердца возникает ток крови по кругу и сосудистая сеть дифференцируется на артерии, с более толстыми стенками, и вены — с тонкими стенками, а остальную часть сети образуют капилляры. Ход и ветвление основных сосудов подчинены определенным закономерностям. Приведем главнейшие из них.

1 Сосуды идут вместе с нервами в *сосудисто-нервных пучках*. Пучки заключены в фасциальные влагалища, от которых внутрь пучка отходят перегородки, разделяющие друг от друга артерии, вены и нервы. Лишь в отдельных случаях сосуды или нервы следуют обособленно в связи с особенностями их развития.

2 Основные сосуды в области туловища, головы и конечностей направляются *магистралями*, т. е. кратчайшим путей. Разные участки магистрали получают различные названия — или по тем областям тела, которые они пересекают, или по их положению среди других сосудов. Так, например, основная магистраль тазовой конечности в области подвздошной кости называется наружной подвздошной артерией, в области бедра — бедренной артерией, далее подколенной, передней большеберцовой, дорсальной плюсневой, плюсневой и, наконец, общей пальцевой артерией. Венозные магистрали в основном, за немногими исключениями, называются так же, как и артерии, вместе с которыми они идут.

3 Ко всем органам, мимо которых магистраль проходит, она отдает боковые ветви (или получает ветви, если имеется в виду венозная магистраль). Диаметр боковых ветвей полностью соответствует как величине органа, в который они следуют, так и интенсивности его кровоснабжения, обусловленной выполняемой функцией. Например, артерии щитовидной железы и почек крупные, несмотря на относительно небольшую величину обслуживаемых органов. Боковые ветви магистралей получают свои названия также по органам, в которые они идут, например почечная, желудочная, печеночная артерии, или по своему положению, например бедренная артерия.

4 Области ветвления боковых ветвей магистралей довольно постоянны даже в ряду животных, в то время как порядок отхождения их от магистрали может сильно варьировать не только у разных видов животных, но даже и внутри вида (индивидуальные вариации). Так, порядок отхождения артерий в области головы у всех домашних животных различен, но области их ветвления одинаковы.

5 Ход и ветвление магистралей и их ветвей подчинены также общим закономерностям строения тела (одноосность, метамерия и двусторонняя симметрия). Продольными сосудами тела являются аорта и ее продолжение — срединные крестцовая и хвостовая артерии, которым соответствуют вены — каудальная полая вена и др. Метамерные сосуды хорошо выражены там, где существует метамерия, и в других системах органов, главным образом в скелете и мускулатуре туловища. К метамерным сосудам относятся межреберные, поясничные, крестцовые артерии и вены, сегментные ветви позвоночной, внутренней грудной и других артерий. Двусторонняя симметрия выражается в наличии правых и левых артерий в области туловищных стенок, в то время как на непарных внутренних органах и сосуды непарные. Тип ветвления артерий в сегменте называется *ангиомером*.

6 Боковые ветви магистралей образуют друг с другом *анастомозы* наиболее хорошо выраженные на подвижных органах (желудок, кишечник и другие трубчатые органы), в области суставов конечностей, на туловищных стенках, а также внутри органов. Благодаря анастомозам образуются *коллатерали* — обходные пути, обеспечивающие кровоснабжение органа при различных затруднениях в токе крови по основным проводящим сосудам.

7 Различают четыре типа ветвления артерий: рассыпной, магистраль-ный, дихотомический и концевой (рисунок 59).

- *рассыпной тип ветвления* сосудов характеризуется тем, что подходящий сосуд сразу делится на ряд мелких ветвлений не всегда одинакового калибра (например, глубокая плечевая артерия у лошади).

- при *магистральном типе ветвления* ветви отходят от основного ствола в том или ином порядке, например висцеральные и париетальные артерии от аорты.

- при *дихотомическом ветвлении* один артериальный ствол делится на два совершенно одинаковых стволика (вилообразно), чем достигается равномерное и одинаковое кровоснабжение соответствующих участков, например общий сонный ствол делится на правую и левую общие сонные артерии.

- *концевой тип ветвления* отличается отсутствием анастомозов между мелкими веточками соседних артерий (анастомозы капилляров во внимание не принимаются.) Он наблюдается в мозге, сердце, легких, печени, поджелудочной железе, почках, селезенке. Преимущество концевых артерий заключается в том, что из них кровь поступает в ткани под большим и одинаковым давлением; крупным же недостатком их является то, что в случае закупорки такого сосуда (тромбом) соответствующий участок органа не получает крови, что неминуемо ведет его к омертвлению.

9 *Анастомозы*, или соединительные ветви подразделяются на несколько типов: артериальные дуги, артериальные сети, чудесные сети, сосудистые сплетения, артериоло-венулярные анастомозы (рисунок 59):

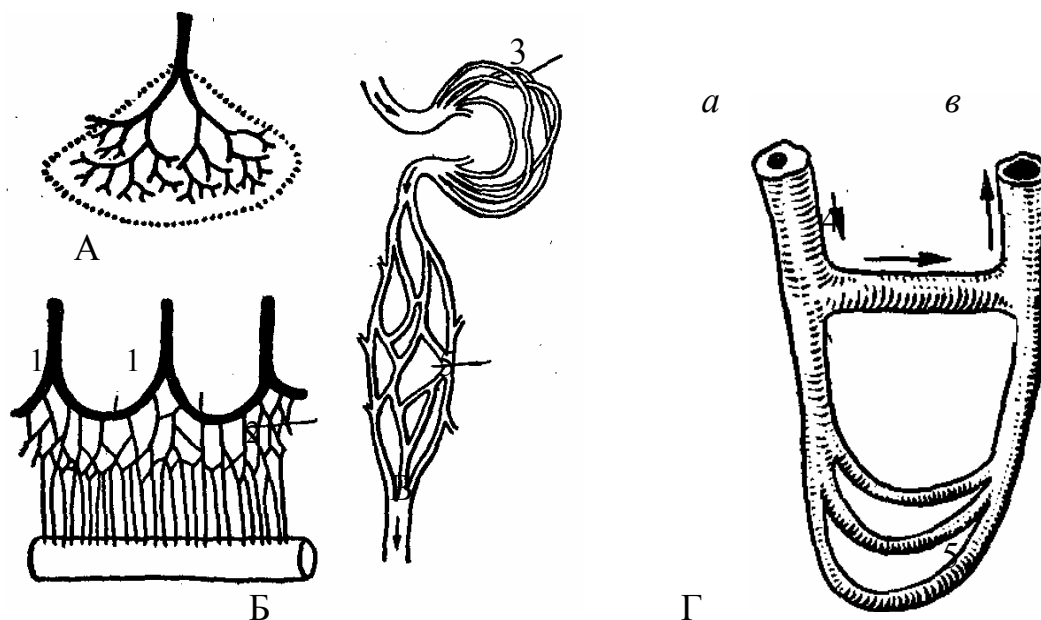
- *артериальные дуги* — соединяют артерии, идущие к одному и тому же органу, например между кишечными артериями (рисунок 59 – 1);

- *артериальная сеть* — образуется концевыми артериями, например, перед вступлением сосудов в кишечную стенку (рисунок 59 – 2);

- *чудесная сосудистая сеть* — образуется по ходу одноименного сосуда, когда, например, артерия, распадаясь на ряд мелких веточек, переходит в капилляры, которые затем, объединяясь, вновь формируют артерию, распадающуюся на концевые капилляры, переходящие в вены (рисунок 55). Так, в сосудистых клубочках почек переходят в вены не капилляры клубочков, а капилляры сосуда, выносящего кровь из клубочков. В печени чудесная венозная сеть образуется капиллярами воротной вены. Значение чудесных сетей заключается в замедлении тока крови в них;

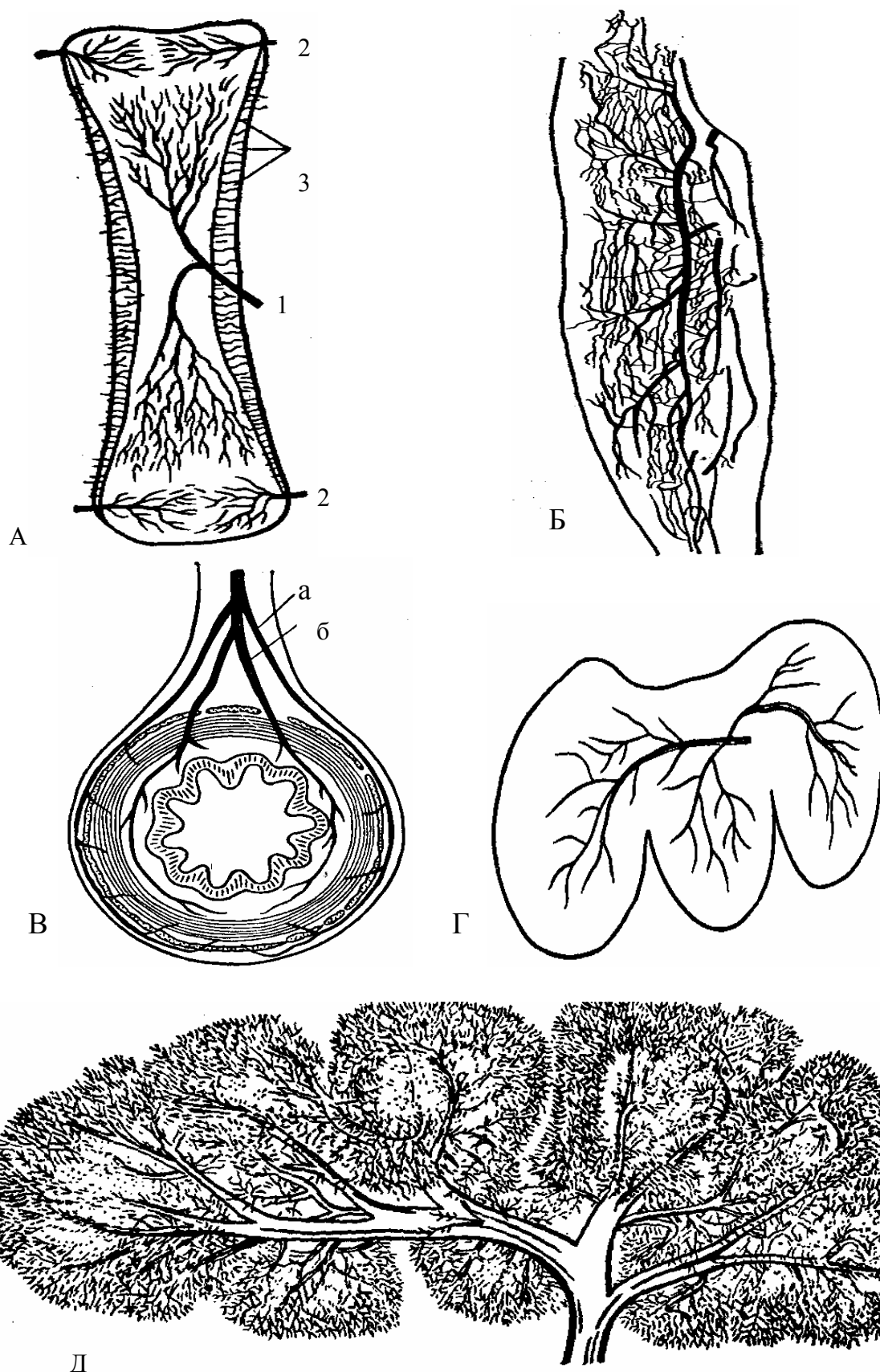
- *сосудистое сплетение* — отличается от сосудистой сети тем, что образующие его сосуды лежат не в одной плоскости, а в разных, например сосудистые сплетения в головном мозге;

- *артериоло-венулярный анастомоз* — непосредственное соединение артериолы с венулой, минуя капиллярную сеть (рисунок 59 – 4). Диаметр таких анастомозов достигает 0,05—0,5 мм. В артериальной части анастомоза имеется своеобразный сфинктер. При помощи этих анастомозов кровь быстро отводится из данного участка, например, при прекращении работы органа или, напротив, при сужении сфинктера осуществляется усиленный приток крови в капилляры, что вызывает «рабочую гиперемия органа», чем и обеспечивается работа органа. Таким образом, артериоло-венулярные анастомозы выполняют исключительно важную роль в функции органов.



A — дихотомический тип ветвления; *Б, В, Г* — типы анастомозов; *1* — артериальная дуга; *2* — артериальная сеть; *3* — чудесная сеть; *4* — артериовенозный анастомоз; *5* — капиллярная сеть; *а* — артерия; *в* — вена.

Рисунок 59 - Типы ветвлений и анастомозов сосудов



А – кровоснабжение костей: 1 – диафизарная артерия; 2 – эпифезарные артерии; 3 – сосуды надкостницы; Б – кровоснабжение мышц; В – кровоснабжение кишечной трубки: а – подсерозная и б – подслизистая ветви; Г – кровоснабжение печени; Д – ветвление почечной артерии.

Рисунок 60 - Некоторые типы ветвления внутриорганных сосудов

8 Тип ветвления артерий внутри отдельных органов зависит от особенностей последних в отношении развития, строения и функции (рисунок 60);

- кровоснабжение *костей* (рисунок 60 А) обусловлено их типом строения и развитием. В костях имеются сосуды для костного мозга, надкостницы и самой костной ткани. Для костного мозга в длинных трубчатых костях проходят эпифизарные сосуды и один *диафизарный*; Плоские кости также снабжены многочисленными сосудами, следующими в надкостницу, а из последней — в костное вещество.

- кровоснабжение *мышц* зависит от их формы, типа строения, положения, особенностей развития и функции, которые крайне разнообразны; отсюда и большое разнообразие в ходе, ветвлении и количестве их сосудов. Мышца может обслуживаться одним или несколькими сосудами. Они ветвятся в ней по магистральному или рассыпному типу (рисунок 60 Б). Мелкие сосуды внутри мышцы идут параллельно ходу ее пучков. Мышцы, выполняющие большую работу, имеют и большее количество сосудов;

- кровоснабжение полостных *трубчатых органов* крайне разнообразно. Сосуды подходят к органу со стороны брыжейки, могут образовывать вдоль органа анастомозы, от которых метамерно отходят ветви в стенку органа. На самом, органе сосуды делятся так, что охватывают его кольцеобразно и посылают ветви к отдельным пластам органа (рисунок 60 В). В каждом пласте концевые сосуды ветвятся неодинаково в зависимости от его структуры;

- кровоснабжение *паренхиматозных органов* отличается большим разнообразием соответственно особенностям их функции, строения, развития и формы (рисунок 60 Г, Д).. Так, на единицу объема органа в одну секунду крови протекает: в щитовидной железе — 5,5 единицы объема крови, в надпочечниках — 4,9, в почках — 1,0, в слюнных железах в покое — 0,76, а при их работе — в 25 раз больше, в мышцах — в среднем 0,12, а при работе значительно больше (до 20 раз).

7.5 Сердце

Движение крови по сосудам происходит благодаря сокращениям мускульного органа — *сердца* (исключение составляют бесчерепные, у которых движение крови создается сокращениями брюшного артериального ствола и артериальных расширений жаберных сосудов — «жаберные сердца»). В целом же сосуды к автономной пульсации не способны.

В самом раннем онтогенезе позвоночного животного первые кровеносные сосуды закладываются в виде пары вен в нижней стенке эмбриональной кишки. Далее они сливаются в единый сосуд — подкишечную вену. Из ее переднего участка развиваются брюшная аорта и сердце, остальная часть дает начало печеночной вене и воротной вене печени.

Сердце формируется как ряд расширений задней части брюшной аорты, которая свертывается в изогнутую петлю. Передний отдел дает начало желудочку, задний предсердию. Предсердие принимает кровь, желудочек

направляет ее по кровеносным сосудам. В наиболее простом выражении — у рыб — сердце представляет собой трубку из четырех последовательно расположенных камер: венозный синус принимает венозную кровь и передает ее в тонкостенное и растяжимое предсердие. Желудочек, основная мускулистая часть сердца, принимает кровь из предсердия и выталкивает ее в начало брюшной аорты (в артериальный конус, или в артериальную луковичку). Клапан, расположенный между предсердием и желудочком, препятствует обратному току крови.

Число камер в сердце животных разных классов последовательно прогрессивно изменяется: 2—3—4. Соответственно меняются и относительные размеры сердца (таблица 5).

Структура стенки сердца по организации близка к крупному кровеносному сосуду, но имеет и свои существенные особенности. Тонкая внутренняя оболочка сердца — *эндокард* соответствует эндотелию сосуда. Наружная оболочка — *эпикард* образована соединительной тканью и покрыта с поверхности эпителием.

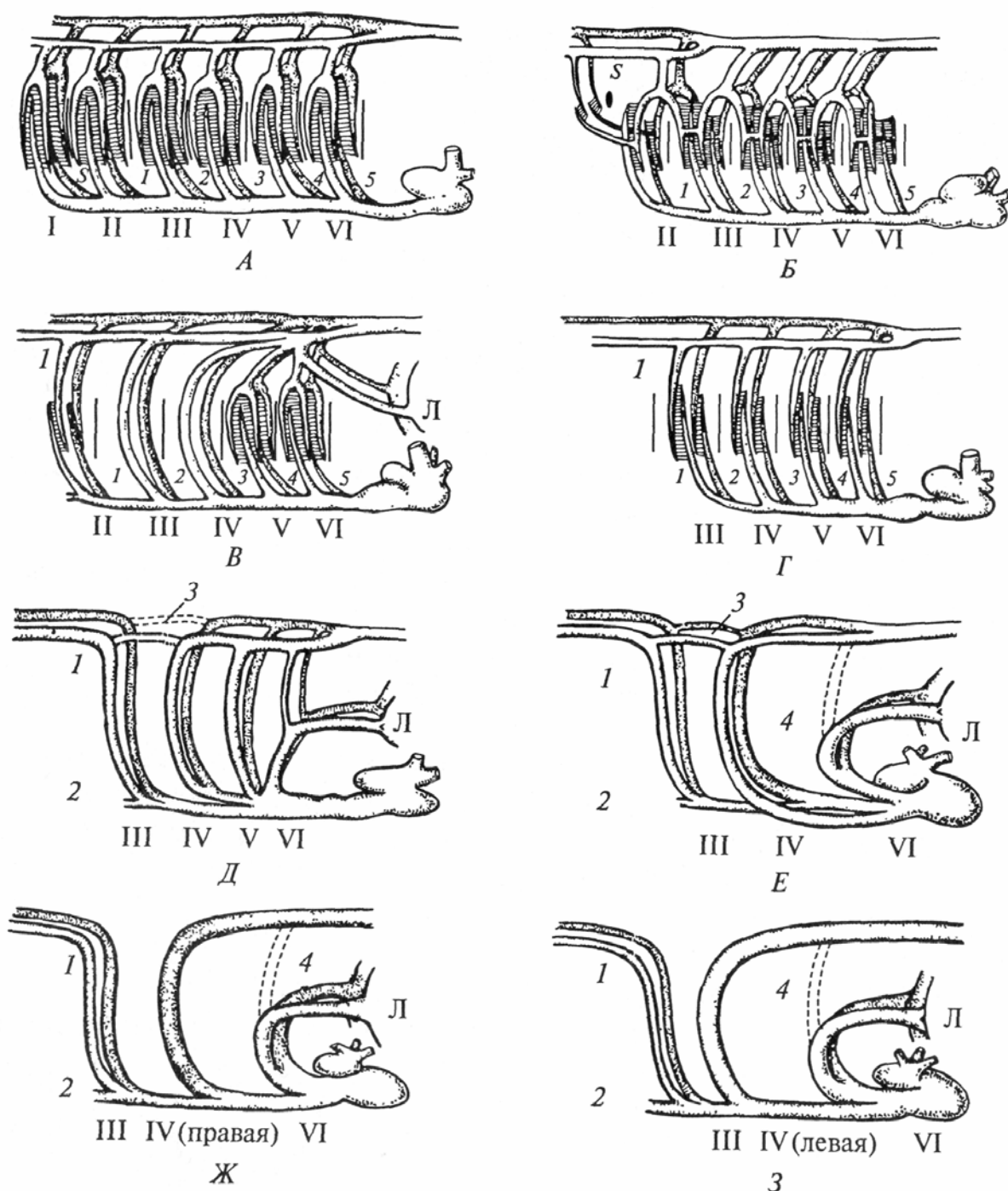
Таблица 5 - Сердечный индекс у позвоночных разных классов

Класс позвоночных	Сердечный индекс (масса сердца /масса тела, %)	Класс позвоночных	Сердечный индекс (масса сердца /масса тела, %)
Хрящевые рыбы	0,3	Рептилии	2,1
Костные рыбы	0,6	Птицы	2,5
Амфибии	1,0	Млекопитающие	1,7

Основную массу сердца образует средний слой — *миокард*, состоящий из поперечнополосатой мускулатуры и соединительной ткани. Сокращение сердца позвоночного не подчинено волевым импульсам, оно работает в автономном режиме. Импульсы возбуждения возникают ритмично в нервных узлах, расположенных в толще миокарда. Между камерами сердца в местах входа и выхода центральных кровеносных сосудов расположены образованные эндокардом *клапаны* сердца (например, у млекопитающих четыре клапана: трехстворчатый, двухстворчатый, или митральный, и два полулунных). Кроме того, в полости желудочков есть тяжи соединительной или мышечной ткани, предохраняющие их от чрезмерного расширения при большом давлении крови, и сухожильные тяжи, ограничивающие вдавливание клапанов в закрываемое отверстие.

Стенка сердца снабжается кровью через сеть *коронарных сосудов*. Кровь поступает к сердцу от спинной аорты. Сердце окружено околосердечной сумкой, ограничивающей часть целома (перикардальную полость).

В кровеносном русле позвоночных (хордовых) выделяют систему *артериальную* — несущую кровь от сердца, и систему *венозную* — возвращающую кровь к сердцу.



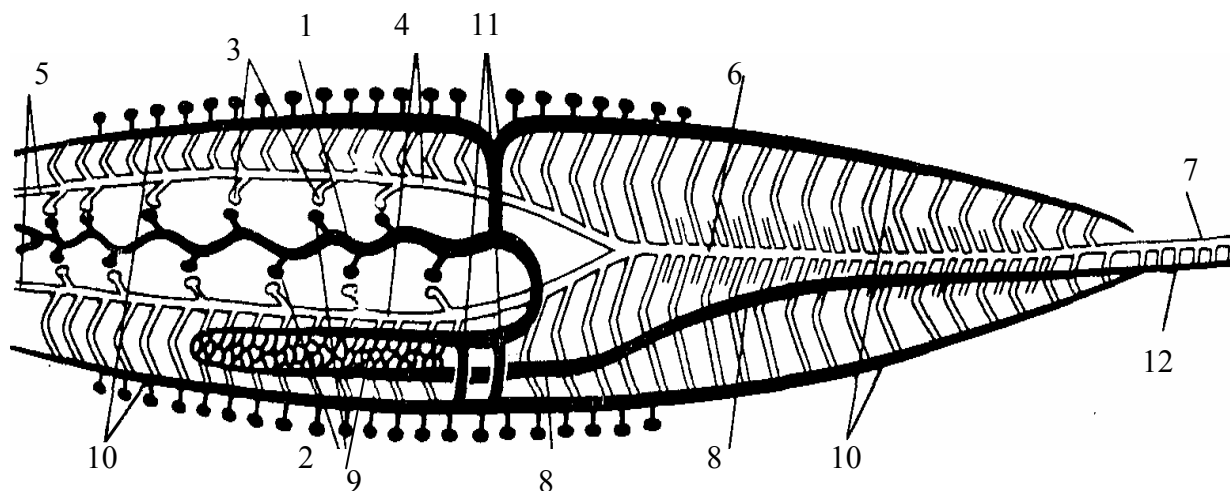
А — гипотетический предок позвоночных; *Б* — акула; *В* — двоякодышащая рыба — протоптерус; *Г* — костистая рыба; *Д* — хвостатая амфибия; *Е* — ящерица; *Ж* — птица; 3 — млекопитающее; 1, 2 — внутренняя и наружная сонные артерии соответственно; 3 — сонный проток; 4 — артериальный проток; Л — легкое; I — VI — жаберные артерии.

Рисунок 61 - Схема расположения артериальных жаберных дуг позвоночных

В процессе усложнения позвоночных структура органов кровообращения изменяется: вместо одного круга обращения, несущего смешанную кровь, образуются два, что позволило в конечном итоге полностью отделить богатую кислородом артериальную кровь от обедненной венозной крови. Переход сопровождался постепенной редукцией артериальных жаберных дуг и увеличением числа камер в сердце (рисунок 61).

7.6 Особенности организации кровообращения в эволюционном ряду типа хордовых

Кровеносная система бесчерепных замкнута и кровь движется только по сосудам, имеющим собственные стенки. В общей схеме (рисунок 62) она близка к кровеносной системе водных позвоночных, но отличается отсутствием сердца. Под глоткой проходит крупный сосуд — брюшная аорта (*aorta ventralis*), по которой венозная кровь течет к переднему концу тела.



1 – брюшная аорта, 2 – приносящие жаберные артерии, 3 – выносящие жаберные артерии, 4 – корни спинной аорты, 5 – сонные артерии, 6 – спинная аорта, 7 – хвостовая артерия, 8 – подкишечная вена, 9 – печеночная вена, 10 – передние и задние кардинальные вены, 11 – кювьеровы протоки, 12 – хвостовая вена.

Рисунок 62 - Схема кровеносной системы ланцетника

Движение крови осуществляется пульсацией стенок брюшной аорты и артериальных расширений жаберных сосудов – «жаберные сердца». От брюшной аорты отходят более сотни — по числу межжаберных перегородок — приносящие жаберные артерии. Обогащенная в стенке глотки кислородом кровь поступает в выносящие жаберные артерии. Ток крови создается пульсацией брюшной аорты и оснований жаберных артерий. Выносящие жаберные артерии впадают в парные корни спинной аорты (рисунок 62 – 4),

дающие вперед две тонкие веточки — сонные артерии (рисунок 62 – 5). Они снабжают кровью передний конец тела.

У заднего края глотки парные корни сливаются в спинную аорту (*aorta dorsalis* рисунок 62 – 6), идущую под хордой до конца хвоста; по отходящим от нее артериям кровь поступает во все участки тела. В области хвоста спинная аорта называется хвостовой артерией (рисунок 62 – 7).

Пройдя систему капилляров, венозная кровь от стенок кишечника собирается в непарную подкишечную вену (рисунок 62 – 8), идущую к печеночному выросту. Там, вновь распадаясь на капилляры, она образует воротную систему печени. Капилляры печеночного выроста вновь сливаются в короткую печеночную вену (*vena hepatica* рисунок 62 – 9), впадающую в небольшое расширение — венозный синус (*sinus venosus*). От переднего и заднего конца тела кровь собирается в парные передние и задние кардинальные вены (*venae cardinales anterior et posterior* рисунок 62 – 10). С каждой стороны они сливаются в правый и левый кювьеровы протоки (рисунок 62 — 11), впадающие в венозный синус. От венозного синуса начинается брюшная аорта. Таким образом, у бесчерепных, лишь один круг кровообращения. Их кровь бесцветна и не содержит дыхательных пигментов. Малые размеры животного и тонкая кожа позволяют насыщать кровь кислородом не только в жаберных артериях, но и во всех поверхностных сосудах тела. Благодаря этому насыщенность кислородом в артериях и венах сходна.

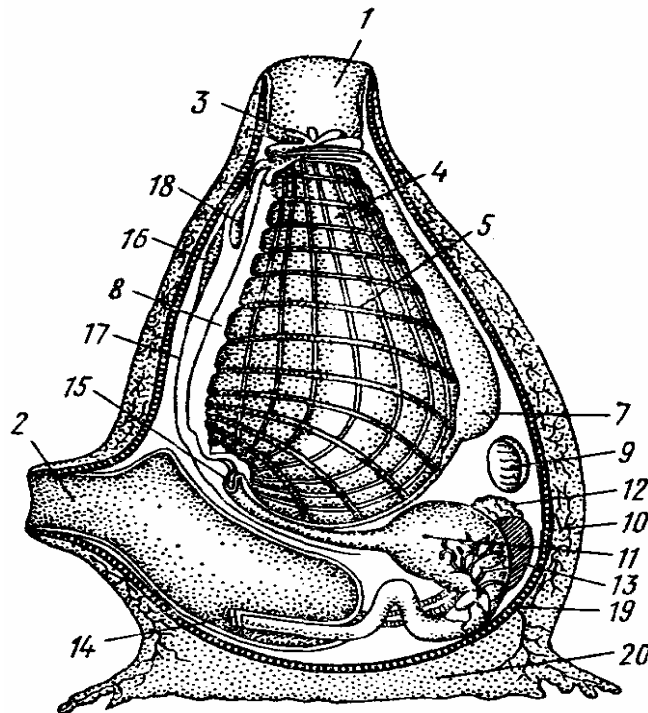
Оболочники — ветвь хордовых животных, развивавшаяся по пути морфологически регрессивной эволюции, поэтому кровеносная система у взрослых особей незамкнутая, лакунарного типа. Типичные признаки хордовых четко выражены лишь на личиночной стадии

Сердце, имеющее форму вытянутого мешка, расположено на брюшной стороне тела животного и обложено тонкой околосердечной сумкой — перикардом (рисунок 63 – 9). Сокращения сердца происходят очень своеобразно: имея перистальтический характер, они разделяются некоторой паузой и происходят от одного конца сердца к другому. Таким образом, направление тока крови, посылаемого от сердца, все время меняется (через определенные короткие промежутки, или паузы). От двух противоположных концов сердца отходит по крупному кровеносному сосуду. От переднего конца сердца берет начало крупная жаберная артерия; она тянется посередине брюшной стороны и посылает от себя многочисленные ветви к рядам стигм, а также побочные мелкие веточки между стигмами. Таким образом, вся жаберная область оказывается широко снабженной целой сложной сетью кровеносных сосудов. От задней дорсальной стороны сердца отходит висцеральная кишечная артерия, распадающаяся на ветви, идущие к внутренним органам.

В этой области кровеносные сосуды образуют лакуны, напоминающие по строению образования, известные у двустворчатых моллюсков. Вся эта система кровеносных сосудов и лакун открывается в значительный жаберно-

кишечный синус, тянущийся по средней линии спинной части глотки и соединяющийся со спинными концами поперечных жаберных сосудов.

Когда сердце сокращается от спинного к брюшному отделу, то кровь устремляется по жаберной артерии к брюшной стороне глотки, далее — по поперечным ветвям. Кровь окисляется между стигмами и течет в кишечно-жаберный синус; дальнейший путь кровяной ток проходит через лакуны и кишечные сосуды к задне-дорсальной стороне сердца. При последующем



1 — ротовой сифон, 2 — клоакальный сифон, 3 — ротовые щупальцы, 4 — глотка, 5 — кровеносные сосуды, 6 — стигма, 7 — эндостиль, 8 — спинная борозда, 9 — сердце, 10 — туника, 11 — желудок, 12 — семенники, 13 — яичники, 14 — анальное отверстие, 15 — начало пищевода, 16 — нервный узел, 17 — спинной нервный ствол, 18 — субневральная железа, 19 — эпителии, 20 — подошва асцидии.

Рисунок 63 - Строение асцидии

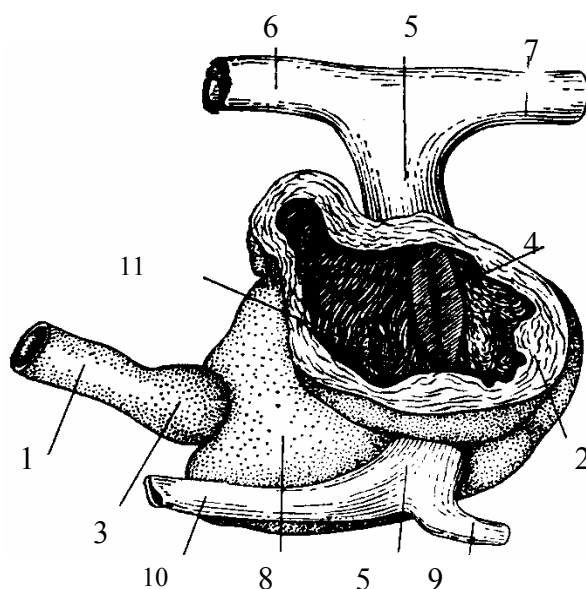
Аналогично устроена кровеносная система сальп и аппендикулярий.

Кровеносная система круглоротых близка к системе ланцетника. Но важным эволюционным приобретением водных позвоночных является образование сердца — специального органа, обеспечивающего ток крови по

сокращении сердца ток крови имеет обратное направление, т. е. первоначально устремляется в кишечную артерию. Таким образом, кровообращение заменено маятникообразным движением крови по одним и тем же сосудам, попеременно выполняющим функцию то артерий, то вен. У живой асцидии биение сердца заметно в виде последовательно идущих волн от одного конца тела к другому. Такой тип «кровообращения», видимо, сокращает трение вязкой жидкости (крови) в очень сложной сети сосудов громадной глотки, в то же время, обеспечивая относительно невысокую потребность в кислороде этих сидячих животных.

В крови асцидий встречаются клетки — ванадоциты, содержащие ванадий и свободную серную кислоту, концентрация которой достигает до 9 %; они составляют 98 % клеток крови. Есть и клетки, содержащие зеленые тельца, состоящие из железа в соединении с белком. В крови и тканях асцидий содержится относительно большое количество Ti, Cr, Si, Na, Al, Ca, Fe, Mn, Cu, Ni. Все это подчеркивает высокую биохимическую специфичность асцидий (и оболочников в целом).

сосудам тела. Сердце возникло как расширение брюшной аорты. Его стенки образованы поперечнополосатой мускулатурой, тогда как в стенках кровеносных сосудов имеются лишь гладкие мышечные волокна. Сердце двухкамерное, т. е. состоит из тонкостенного предсердия (atrium, рисунок 64 – 2) и мускулистого желудочка (ventriculus, рисунок 64 – 8). Предсердие медиальной стенкой соприкасается с венозным синусом и желудочком. В стенке располагается два отверстия. Заднее имеет вид вертикальной щели с двумя тонкими синусо – атриальными клапанами. Через это отверстие предсердие соединяется с венозным синусом (рисунок 64 – 4). Впереди от него небольшое округлое отверстие с двумя перепончатыми атрио – вентрикулярными клапанами, соединяющее предсердие с желудочком (рисунок 64 – 11).

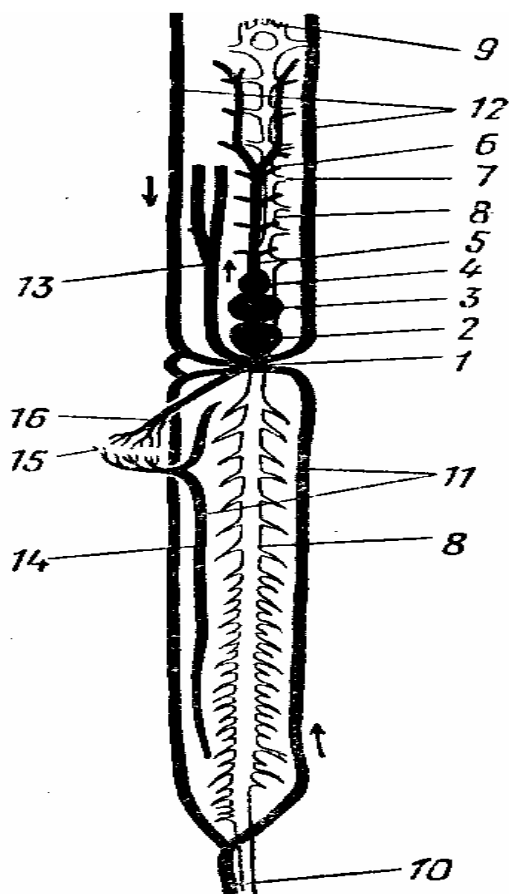


1 – брюшная аорта; 2 – предсердие; 3 – луковица аорты; 4 – отверстие между венозным синусом и предсердием; 5 – венозный синус; 6 – передняя кардинальная вена; 7 – задняя кардинальная вена; 8 – желудочек; 9 – печеночная вена; 10 – нижняя яремная вена; 11 – атриовентрикулярные клапаны.

Рисунок 64 - Сердце невской миноги (большая часть предсердия удалена)

Дополнительный отдел сердца — венозный синус, который примыкает к предсердию и представляет собой расширение впадающих в сердце венозных сосудов. Собирающаяся здесь венозная кровь попадает в предсердие, а затем в желудочек. Между предсердием и желудочком находятся клапаны, препятствующие обратному току крови.

В зависимости от направления движения крови различают два типа кровеносных сосудов: по более толстостенным артериям (arteriae) кровь течет от сердца (из желудочка), по венам (venae) она двигается к сердцу, попадая в венозную пазуху и предсердие.



1 — венозная пазуха, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — луковичка аорты, 5 — брюшная аорта, 6 — приносящие и 7 — выносящие жаберные артерии, 8 — спинная аорта, 9 — сонные артерии, 10 — хвостовая вена, 11 — задние кардинальные вены, 12 — передние кардинальные вены, 13 — нижняя яремная вена, 14 — подкишечная вена, 15 — воротная вена печени, 16 — печеночная вена.

Рисунок 65 - Схема кровеносной системы невской миноги

Самые мелкие разветвления артерий распадаются на мельчайшие кровеносные сосуды — капилляры, затем соединяющиеся в вены. В немногих случаях вены также могут распадаться на капилляры, вновь объединяющиеся в вены. Есть один круг кровообращения и в сердце только венозная кровь. Крупные вены впадают в тонкостенную венозный синус (рисунок 65 — 11) откуда кровь переходит в предсердие и затем в желудочек, имеющий мощные мышечные стенки.

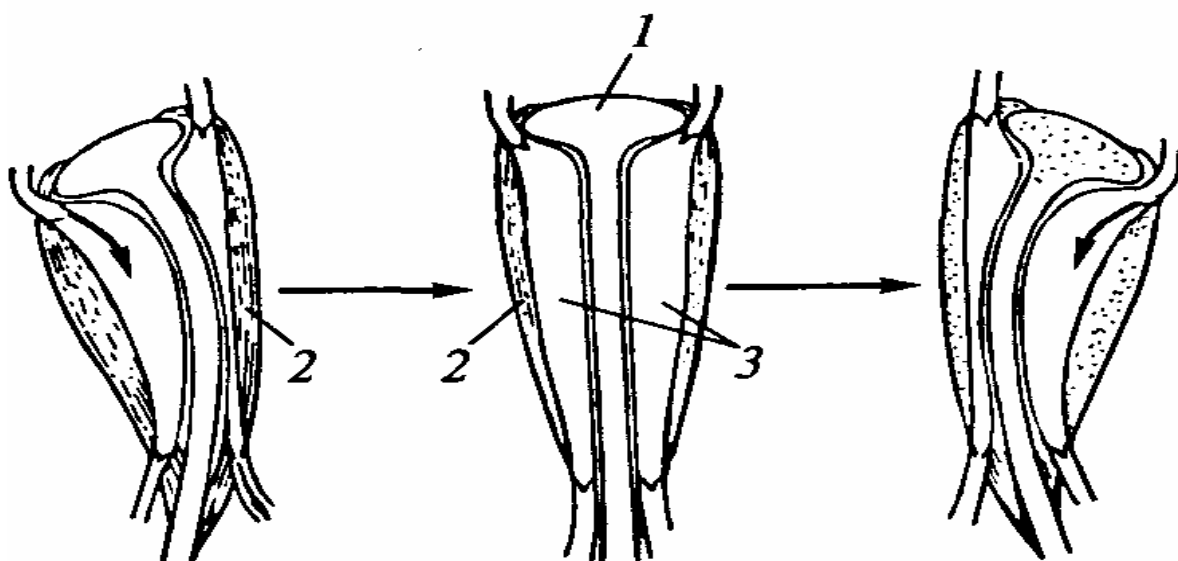
От желудочка отходит брюшная аорта, расширенная начальная часть которой называется луковичкой аорты (рисунок 65). От брюшной аорты к межжаберным перегородкам отходят парные приносящие жаберные артерии, каждая из которых снабжает кровью половины впереди и сзади от нее лежащих жаберных мешков. В капиллярах складок жаберных мешков кровь насыщается кислородом и отдает углекислоту. Капилляры сливаются в выносящие жаберные артерии, впадающие в лежащую под хордой непарную спинную аорту (рисунок 65 - 8). От ее начальной части отходят сонные артерии, снабжающие кровью передний коней головы, далее отходят артерии к миомерам, пищеварительной трубке и другим органам.

Венозную кровь в хвостовом отделе собирает хвостовая вена, затем распадающаяся на две задние кардинальные вены (рисунок 65 - 11). Кровь из головы несут парные передние кардинальные вены (рисунок 65 - 12). Передние и задние кардинальные вены впадают в венозную пазуху. От мускулатуры языка и нижних частей головы венозная кровь идет по нижней яремной вене, также впадающей в венозную пазуху. Содержащая усвоенные

питательные вещества кровь от кишечника идет по подкишечной вене, которая в печени распадается на сеть капилляров, образуя воротную систему

печени (рисунок 65 - 15). Ее капилляры сливаются в короткую печеночную вену, впадающую в венозную пазуху.

Кровеносная система миксин имеет свои особенности. В системе их венозного кровообращения есть большие кровяные синусы — дополнительные «сердца». Эти расширения присутствуют в области головы — головной синус и дополнительные сердца, в области печени — портальное сердце, в области хвоста — каудальное сердце (рисунок 66). Они усиливают венозное кровообращение. Плазма крови круглоротых содержит кровяные клетки. Камеру каудального сердца разделяет продольный стержень хряща, который, изгибаясь, позволяет попеременно пропускать кровь через камеру синуса (К.Шмидт-Ниельсен, 1982).



1 - хрящ; 2 — наружные мышцы; 3 — камеры.

Рисунок 66 - Схема работы каудального сердца миксины

Кровь содержит форменные элементы: эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Кроветворение осуществляется в складках эпителия жаберных мешков, в стенках пищевода и кишечника, а также в почках, печени и в тяжёлой жировой ткани вдоль спинной струны, а также в лимфоидной ткани развивающейся вокруг сосудов кишечника. Эти участки лимфоидной ткани соответствуют примитивной селезенке, которая у круглоротых морфологически не выражена. Общее количество крови составляет 4—5 % массы тела животного. В 1 мм³ крови находится 130—170 тыс. эритроцитов, содержащих от 3 до 8 г % гемоглобина.

Общая схема кровеносной системы хрящевых рыб схожа с кровеносной системой круглоротых, но отличается рядом особенностей, связанных с большей подвижностью хрящевых рыб и с их более высоким уровнем обмена. Но так же, как и у круглоротых, у хрящевых и костных рыб один круг кровообращения и в сердце только венозная кровь

Хрящевые рыбы тоже имеют двухкамерное сердце. К предсердию прилегает широкий тонкостенный *венозный синус*, принимающий венозную кровь. К основанию желудочка прилегает *артериальный конус*. Наличие в нем поперечнополосатой мускулатуры свидетельствует о его принадлежности к

желудочку (рисунок 67). Внутри артериального конуса есть *полулунный клапан*, препятствующий обратному току крови.

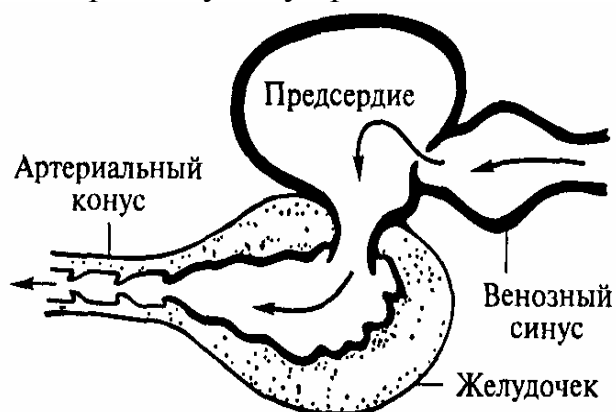


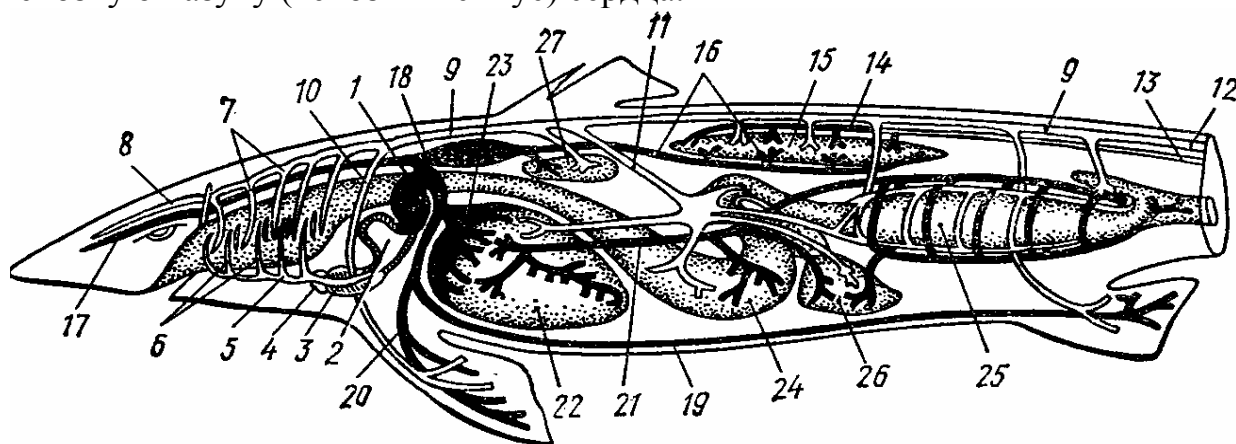
Рисунок 67 - Схема движения крови в сердце хрящевых рыб

Последовательное сокращение мускулистых желудочка и артериального конуса повышает кровяное давление, ускоряя кровоток. Такое «поэтапное» (двухтактное) увеличение давления, видимо, не особенно эффективно. Кровяное давление в брюшной аорте у хрящевых рыб колеблется в пределах 7—45 мм рт. ст., а у костных рыб (разные виды) 18—120 мм рт. ст.; при этом у костистых рыб возросла мощность стенок желудочка, тогда как артериальный конус редуцировался.

От артериального конуса отходит брюшная аорта, распадающаяся на пять пар приносящих жаберных артерий (рисунок 68). В эмбриогенезе спереди назад закладываются 7 пар жаберных артерий (артериальных дуг). Капиллярные сети начинают функционировать после прорывания жаберных отверстий. При этом первая пара (I) у эмбриона закладывается целиком, а у взрослой акулы сохраняется лишь ее выносящая часть. Она несет кровь от ложной жабры, расположенной в переднем крае брызгальца, и участвует в кровоснабжении лицевой части головы, глаз и головного мозга. Отходящие от первой пары короткие наружные сонные артерии несут кровь к нижней челюсти. Остальные пять пар (II—VI) жаберных артерий омывают жаберный аппарат. Каждая приносящая жаберная артерия обслуживает у хрящевых рыб лепестки соседних жаберных отверстий. Первая снабжает кровью полужабры подъязычной дуги, вторая — пятая — жабры I—IV жаберных дуг. Окислившаяся в капиллярах жаберных лепестков артериальная кровь собирается в выносящие жаберные артерии. От первой выносящей жаберной артерии ответвляется общая сонная артерия, снабжающая кровью голову. Выносящие жаберные артерии впадают в парные продольные сосуды — корни аорты, которые, сливаясь, образуют основной артериальный ствол — спинную аорту. Она лежит под позвоночником и снабжает кровью внутренние органы. На уровне плечевого пояса от спинной аорты отходят парные подключичные артерии, несущие кровь к жаберному аппарату и грудным плавникам. В туловищной области от спинной аорты отходит ряд непарных и парных артерий, снабжающих кровью внутренние органы, стенки тела и брюшные плавники (чревная, почечные, подвздошные и др.). Далее спинная аорта

уходит в гемальный канал хвостовых позвонков, получая название хвостовой артерии.

Венозная кровь возвращается в сердце по венам — обычно более широким и тонкостенным, чем артерии. Хвостовая вена, собравшая кровь из хвоста, входит в полость тела и разделяется на правую и левую воротные вены почек; они подходят к почкам и распадаются в них на капилляры, т. е. образуют воротную систему почек. Почечные капилляры вновь сливаются в вены, образующие правую и левую задние кардинальные вены — выносящие сосуды воротной системы почек. По боковым стенкам полости тела идут парные боковые вены, собирающие кровь от брюшных плавников и стенок тела; уже в области сердца каждая из них сливается с подключичной веной, несущей кровь от грудных плавников. Из головы венозная кровь собирается в парные передние кардинальные вены и парные нижние яремные вены. Задние и передние кардинальные и нижние яремные вены каждой стороны сливаются в кювьеров проток. Кювьеровы протоки правой и левой сторон впадают в венозную пазуху (венозный синус) сердца.



1 — венозный синус, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — артериальный конус (отделы сердца), 5 — брюшная аорта, 6 — левые приносящие жаберные артерии, 7 — левые выносящие жаберные артерии, 8 — левая сонная артерия, 9 — спинная аорта, 10 — левая подключичная артерия, 11 — артерии брюшной полости, 12 — хвостовая артерия, 13 — хвостовая вена, 14 — левая воротная вена почек, 15 — левая почка, 16 — левая задняя кардинальная вена, 17 — левая передняя кардинальная вена, 18 — левый кювьеров проток, 19 — левая боковая вена, 20 — левая подключичная вена, 21 — воротная вена печени, 22 — печень, 23 — печеночная вена, 24 — желудок, 25 — толстая кишка, 26 — селезенка, 27 — половая железа.

Рисунок 68 - Схема кровеносной системы акулы (белым изображены артерии, черным — вены)

От пищеварительного тракта (желудок, кишечник) и селезенки венозная кровь собирается в несколько вен, образуя подкишечную вену, перед печенью она обычно сливается в воротную вену печени. Войдя в печень, она распадается на капилляры (образует воротную систему печени); кровь как бы

«фильтруется» через ткани печени и вновь собирается в печеночную вену, впадающую в венозный синус.

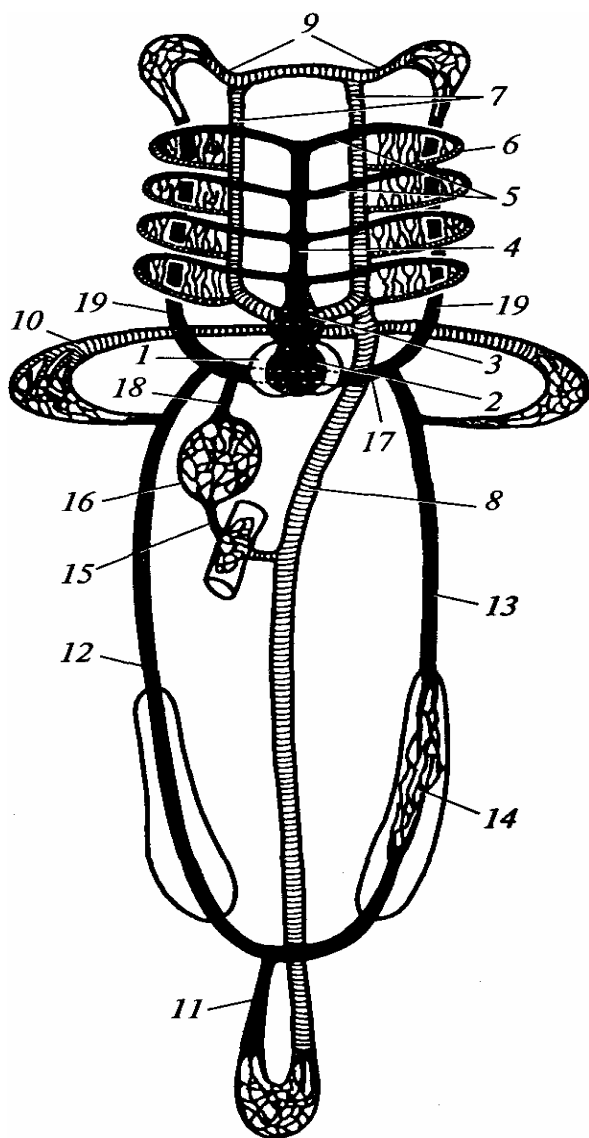
В полости тела хрящевых рыб появляется *селезенка* (она примыкает к нижней части желудка). Это депо крови и одновременно кроветворный орган, где образуются эритроциты, лейкоциты, тромбоциты. Кроме селезенки клетки крови образуются в печени и верхушечных частях почек.

Кровеносная система костных рыб отличается от хрящевых в деталях. Сердце двухкамерное (одно предсердие + один желудочек). У всех костных рыб есть венозный синус или венозная пазуха, из которого кровь поступает в предсердие и из него — в желудочек (рисунок 69). У кистеперых, двоякодышащих, осетрообразных, многоперов и панцирникиобразных хорошо развит артериальный конус, как и у хрящевых рыб, несущий на внутренних стенках полулунные клапаны. У амии артериальный конус сильно редуцирован, а у остальных костных рыб от артериального конуса остаются лишь один-два ряда клапанов перед входом в брюшную аорту. При редукции артериального конуса образуется толстостенное вздутие начальной части брюшной аорты — *луковица аорты*, имеющая стенки с гладкой мускулатурой и смягчающая пульсовые толчки. Кровяное давление у большинства костных рыб несколько выше (18—120 мм рт. ст.), чем у хрящевых (7—45 мм).



Рисунок 69 - Схема движения крови в сердце костных рыб

Брюшная аорта распадается на 4 пары приносящих жаберных артерий (рисунок 70 - 6), снабжающих кровью расположенные на I—IV жаберных дугах жабры. Окислившаяся в капиллярах жаберных лепестков кровь собирается в выносящие жаберные артерии (их тоже 4 пары), которые впадают в корни спинной аорты (рисунок 70 - 7), позади жаберного отдела сливающиеся в спинную аорту (рисунок 70 - 8). Спереди корни аорты, отделив сонные артерии, тоже соединяются друг с другом (рисунок 70 - 9), образуя характерный для костных рыб головной круг. Лежащая под позвоночным столбом спинная аорта последовательно ответвляет артерии, снабжающие кровью мускулатуру и внутренние органы, и уходит в гемальный канал



1 — предсердие; 2 — желудочек; 3 — луковица аорты; 4 — брюшная аорта; 5 — приносящие жаберные артерии; 6 — выносящие жаберные артерии; 7 — корни аорты; 8 — спинная аорта; 9 — сонные артерии; 10 — подключичные артерии; 11 — хвостовая вена; 12 — правая задняя кардинальная вена; 13 — левая задняя кардинальная вена; 14 — воротная система левой почки; 15 — подкишечная вена; 16 — воротная система печени; 17 — кювьеров проток; 18 — печеночная вена; 19 — передние кардинальные вены.
Рисунок 70 - Схема кровеносной системы костистой рыбы

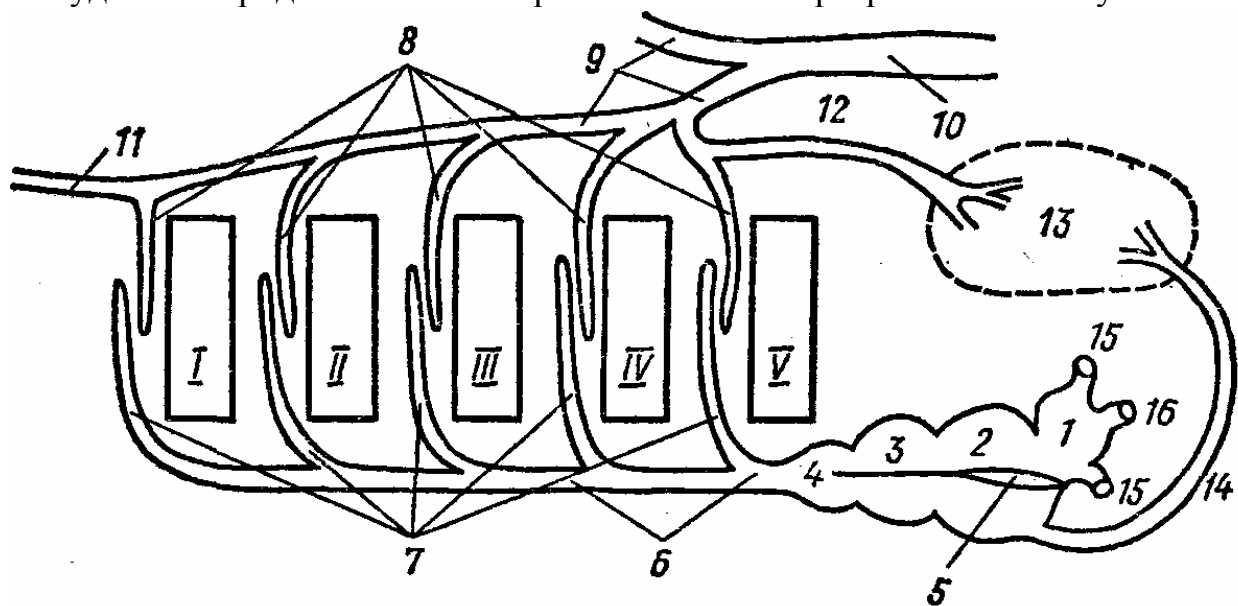
хвостового отдела позвоночного столба; здесь ее называют хвостовой артерией.

Собравшая венозную кровь из хвостового стебля, хвостовая вена (рисунок 70 - 11) входит в полость тела и разделяется на правую и левую воротные вены почек (рисунок 70 - 14). У части костных рыб, как и у хрящевых, они входят в почки и распадаются там на капилляры, т. е. образуют воротную систему почек; почечные капилляры, сливаясь, впадают в задние кардинальные вены. Однако у многих костистых рыб в правой почке воротная система частично редуцируется: часть крови по анастомозам сразу переходит в правую заднюю кардинальную вену, минуя капилляры. Несущие кровь из головы передние кардинальные вены собирающие кровь из грудных плавников подключичные вены (рисунок 70 - 10) и задние кардинальные вены (рисунок 70 - 12) каждой стороны сливаются в соответствующий — левый или правый кювьеров проток, впадающие в венозную пазуху.

Вены, собирающие кровь от желудка, селезенки и всего кишечника, сливаются в воротную вену печени; она входит в печень и распадается на капилляры, образуя воротную систему печени. Печеночные капилляры вновь сливаются в вены, объединяющиеся в короткую печеночную вену, впадающую непосредственно в венозную пазуху.

В разных группах костных рыб встречаются отклонения от описанной схемы. Наиболее своеобразны особенности кровеносной системы двоякодышащих рыб, обусловленные наличием у них добавочного легочного дыхания; с ним связано возникновение легочного круга кровообращения. Предсердие свисающей со спинной стороны перегородкой (рисунок 71) почти полностью разделяется на две половины: в левую впадает несущая кровь из легких — легочная вена, а в правую

открывается венозная пазуха. Эта перегородка в виде складки проходит через желудочек и продолжается в спиральный клапан артериального конуса.



1 — венозная пазуха, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — артериальный конус, 5 — перегородка предсердия, переходящая в складку верхней стенки желудочка и продолжающаяся в спиральный клапан артериального конуса, 6 — брюшная аорта, 7 — приносящие жаберные артерии, 8 — выносящие жаберные артерии, 9 — корни аорты, 10 — спинная аорта, 11 — сонная артерия, 12 — легочная артерия, 13 — легкое, 14 — легочная вена, 15 — кьювьеров проток, 16 — задняя полая вена; I—V жаберные щели.

Рисунок 71 - Схема жаберно-легочного кровообращения двоякодышащих рыб

От брюшной аорты отходят 5 пар приносящих жаберных артерий (передняя из них проходит по подъязычной дуге). Через капиллярные сети жабр приносящие артерии переходят в выносящие жаберные артерии, впадающие в корни аорты; последние продолжают вперед как сонные артерии, а позади жаберной области сливаются в спинную аорту. От последней (пятой) выносящей жаберной артерии отходит легочная артерия, ветвящаяся в легком. При достаточном содержании кислорода в воде, когда полное насыщение крови кислородом происходит в жабрах, легкое не функционирует и получает артериальную кровь.

При неполном насыщении крови кислородом в жабрах в легкое поступает лишь частично окисленная кровь и там доокисляется. В правую половину предсердия поступает венозная кровь из венозной пазухи, в левую артериальная кровь из легкого. Перегородка предсердия затрудняет перемешивание крови. При сокращении предсердия более артериальная кровь течет вдоль складки желудочка и спирального клапана артериального конуса и попадает преимущественно в первые приносящие жаберные артерии, получает дополнительно кислород в жабрах и идет в голову и корни аорты. Более венозная кровь из правой части предсердия идет преимущественно в задние приносящие жаберные артерии, получает в жабрах какое-то количество

кислорода и попадает в корни аорты, а частично — через легочную артерию — в легкие. Большой и малый круги кровообращения, таким образом, разобщены очень слабо. Однако это делает возможным одновременное использование жаберного и легочного дыхания; причем более артериальная кровь поступает в голову, а по телу и в легкие идет смешанная кровь. Есть своеобразные черты и в периферической системе. Задние кардинальные вены развиваются относительно слабо. Основная масса крови из капилляров обеих почек в конечном счете попадает в крупный сосуд — заднюю полую вену, впадающую непосредственно в венозную пазуху.

Таким образом, у двоякодышащих появляются изменения, которые напоминают особенности кровеносной системы земноводных. Можно предполагать, что у имевших легкие кистеперых — предков земноводных — кровеносная система была сходна с кровеносной системой ныне живущих двоякодышащих. Поэтому изучение становления и функционирования кровеносной системы двоякодышащих позволяет представить возможные пути морфологических перестроек, сопровождавших обособление первого класса наземных позвоночных — земноводных — от рыбообразных предков.

Основные показатели крови (кислородная емкость, количество гемоглобина и эритроцитов, ионный состав) обычно заметно выше у более подвижных пелагических видов и меньше — у малоподвижных донных форм. В пределах класса костных рыб общее количество крови варьирует от 1,1 до 7,3 % от массы тела, число эритроцитов — от 580 тыс. до 4,1 млн, в 1 мм³, содержание гемоглобина изменяется в пределах 1,1—17,4 г % и 0,5—3,4 г на 1 кг массы; кислородная емкость крови составляет 1,5—23,0 объемных процента. Верхняя граница этих показателей у костных рыб заметно выше, чем у хрящевых рыб (таблица 6).

Живущие в водах Антарктиды белокровные рыбы (около 10 видов сем. Chaenichthyidae, подотр. нототениевые, отр. окунеобразные) в отличие от других рыб не имеют эритроцитов и гемоглобина. Кровь у них бесцветная. Органами дыхания служат не столько жабры, сколько обильно снабженная капиллярами кожа (до 45 мм длины капилляров на 1 мм² поверхности тела). Поверхность капилляров кожи и плавников в 2 раза превышает общую поверхность тела. Представители этого семейства (например, ледяная рыба) ведут пассивный образ жизни, отличаются низким уровнем обмена и малой устойчивостью к гипоксии. Живут эти рыбы в воде с высоким содержанием кислорода и постоянно низкой температурой (ниже +2 °С). Отличаются большими размерами сердца и низким содержанием кислорода в крови.

Таблица 6 - Некоторые показатели крови в разных группах рыб

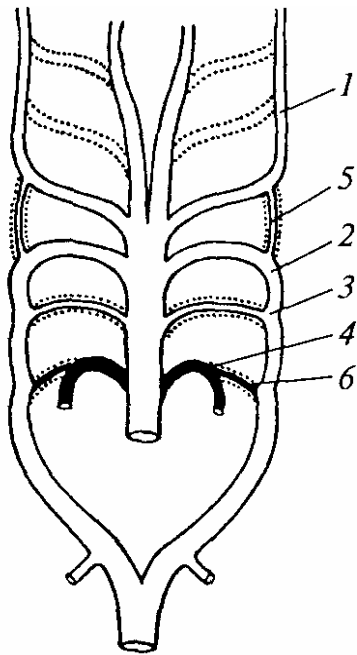
Группы рыб	Количество крови (в % к массе тела)	Содержание гемоглобина (г%)	Кислородная емкость крови (объемн. %)
Скаты	1,5-7,2	0,8-4,5	1,1-6,0
Акулы	3,7-6,8	3,4-6,5	4,5-8,7
Костные рыбы	1,1-7,3	1,1-17,4	1,5-23,0

В целом же, опираясь на максимальные показатели, можно отметить возрастание параметров кислородсвязывающих свойств крови в направлении от круглоротых к высшим костным (костистым) рыбам. Так, максимальное число эритроцитов (млн/мм³) у круглоротых составляет 0,145, у хрящевых рыб — 0,234, а у костистых — до 4,000.

В кровеносной системе амфибий усиливаются изменения, наметившиеся у двоякодышащих рыб. При этом у хвостатых сохраняются черты примитивности, а бесхвостые демонстрируют следующий шаг преобразований. У личинок земноводных один круг кровообращения, их кровеносная система подобна системе рыб: в сердце одно предсердие и один желудочек; имеется артериальный конус, который разветвляется на четыре пары приносящих жаберных артерий. Первые три распадаются на капилляры во внутренних и наружных жабрах; жаберные капилляры сливаются в выносящие жаберные артерии. Выносящая артерия первой жаберной дуги распадается на сонные артерии, снабжающие кровью голову. Вторая и третья выносящие жаберные артерии сливаются в правый и левый корни аорты, которые объединяются в спинную аорту. Четвертая пара приносящих жаберных артерий на капилляры не распадается (на четвертой жаберной дуге не развиваются ни наружные, ни внутренние жабры) и впадает в корни спинной аорты. Образование и развитие легких сопровождается перестройкой кровеносной системы. Продольная перегородка разделяет предсердие на правое и левое, превращая сердце в трехкамерное. Редуцируется капиллярная сеть приносящих жаберных артерий и первая превращается в сонные артерии, вторая пара дает начало дугам (корням) спинной аорты, третья редуцируется (сохраняется у хвостатых) а четвертая пара превращается в кожно-легочные артерии. Преобразуется и периферическая кровеносная система, приобретающая промежуточный характер между 2 типично водной (рыбы) и типично наземной (пресмыкающиеся) схемами. Наибольшая перестройка имеет место у бесхвостых земноводных.

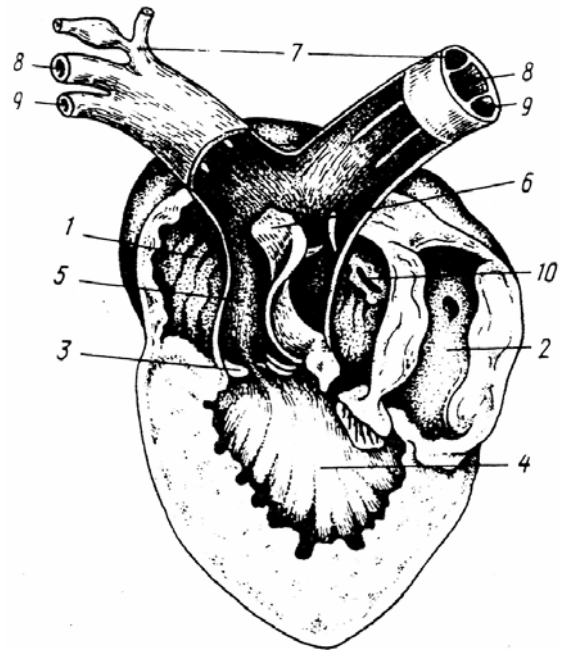
У хвостатых амфибий предсердия частично разделены. Сохраняется система артериальных жаберных артерий (жаберных дуг) «рыбьего типа» (рисунок 72). Четыре пары этих артерий (III—VI) у взрослых амфибий представлены непрерывными сосудами, не имеющими капиллярной сети. Поток артериальной крови несколько перераспределяется: III пара артерий направляет кровь к голове во внутренние сонные артерии; IV—VI жаберные артерии несут ее назад в корни спинной аорты.

У хвостатых и безногих сохраняется связь сонных артерий с корнями аорты в виде *сонных протоков*. Тенденцию к редукции имеет V пара жаберных артерий. Легкие снабжаются кровью через VI пару жаберных артерий, от которых *отходят легочные артерии*. У хвостатых и безногих сохраняется их связь в виде *боталовых протоков* с системными дугами аорты.



1 — сонные артерии (I артериальная дуга); 2 — системные дуги (II артериальная дуга); 5 — III артериальная дуга; 4 — легочные артерии (IV артериальная дуга); 5 — сонные протоки; 6 — боталов проток.

Рисунок 72 - Артериальные дуги хвостатой амфибии



1 — правое предсердие, 2 — левое предсердие, 3 — атриовентрикулярный клапан, 4 — желудочек, 5 — артериальный конус, 6 — спиральный клапан, 7 — сонные артерии, 8 — дуги аорты, 9 — кожно-легочные артерии, 10 — отверстие венозного синуса. Рисунок 73 - Строение сердца лягушки

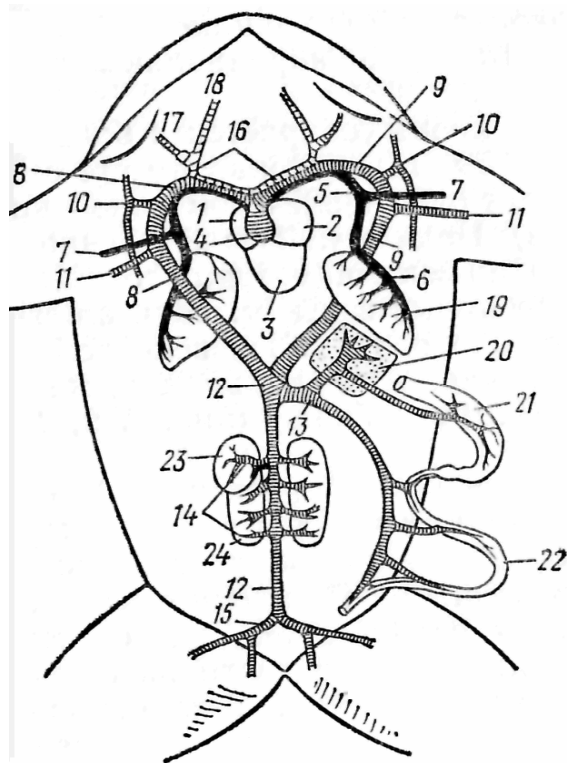
У более высокоорганизованных бесхвостых амфибий (лягушки) сердце трехкамерное: два предсердия и один желудочек (рисунок 73), расположено на брюшной стороне тела под пищеводом, недалеко от глотки, и окружено околосердечной полостью, которая выстлана тонкой пленкой — серозной оболочкой — перикардом. К правому предсердию примыкает тонкостенная венозная пазуха, от желудочка отходит артериальный конус. Таким образом, в сердце пять отделов. Оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием; расположенные здесь атриовентрикулярные клапаны при сокращении желудочка не пропускают кровь обратно в предсердия. Мускулистые выросты стенок желудочка образуют ряд сообщающихся друг с другом камер, что препятствует перемешиванию крови. Артериальный конус отходит от правой стороны желудочка; внутри него расположен длинный спиральный клапан. От артериального конуса самостоятельными отверстиями

начинаются три пары артериальных дуг; вначале все три сосуда с каждой стороны идут вместе и окружены общей оболочкой.

Первыми от артериального конуса отходят правая и левая кожно - легочные артерии (рисунок 74) — гомологи IV пары жаберных дуг личинок; они распадаются на легочную и кожную артерии. Затем отходят дуги (корни) аорты — гомологи II пары жаберных дуг. Отделив затылочно-позвоночную и подключичную артерии, снабжающие кровью мускулатуру туловища и передних конечностей, они сливаются под позвоночным столбом в спинную аорту. Последняя отделяет мощную кишечно-брыжеечную артерию (снабжает кровью пищеварительную трубку); по другим ответвлениям спинной аорты кровь идет к остальным органам и в задние конечности. Последними от артериального конуса отходят общие сонные артерии — гомологи I жаберной дуги. Каждая из них распадается на наружную и внутреннюю сонные артерии.

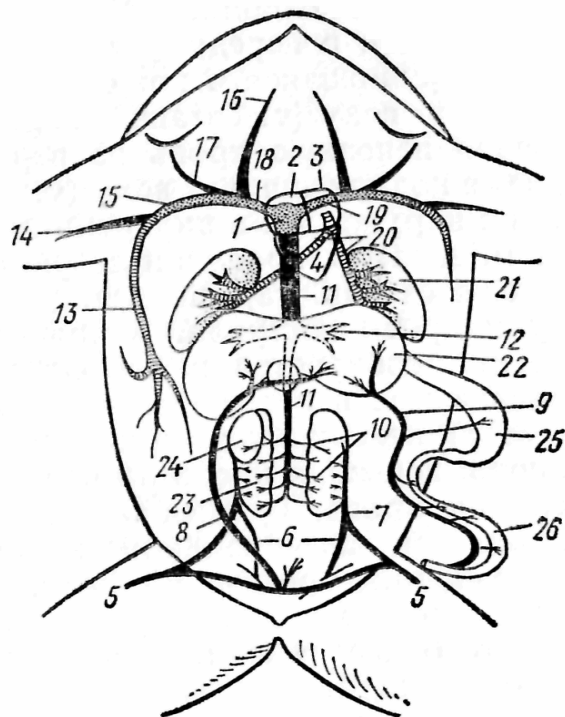
Венозная кровь (рисунок 75) из заднего отдела тела и задних конечностей собирается бедренными и седалищными венами, сливающимися в парные подвздошные или воротные вены почек, которые распадаются в почках на капилляры, т. е. образуют воротную систему почек. От правой и левой бедренных вен отходят вены, сливающиеся в непарную брюшную вену, идущую по брюшной стенке в печень, где она распадается на капилляры. Венозная кровь от всех отделов кишечника и желудка собирается в крупную воротную вену печени, распадающуюся в печени на капилляры (у всех земноводных воротная система печени образована брюшной и воротной венами). Капилляры почек сливаются в многочисленные выносящие вены, которые впадают в непарную заднюю полую вену; в нее же впадают вены от половых желез. Задняя полая вена проходит через печень (кровь из нее в печень не попадает!), принимает короткие печеночные вены, несущие кровь из печени, и впадает в венозную пазуху. У некоторых бесхвостых и всех хвостатых земноводных наряду с задней полую веной сохраняются в рудиментарном состоянии характерные для рыб задние кардинальные вены, впадающие в передние полые вены.

Окислившаяся в коже артериальная кровь собирается в большую кожную вену, которая вместе с несущей венозную кровь из передней конечности плечевой веной впадает в подключичную вену. Подключичные вены сливаются с наружными и внутренними яремными венами в правую и левую передние полые вены, впадающие в венозную пазуху. Из венозной пазухи кровь поступает в правое предсердие. Артериальная кровь из легких собирается в легочные вены, впадающие в левое предсердие. При легочном дыхании в правом предсердии собирается смешанная кровь: венозная кровь по полым венам из всех отделов тела и артериальная кровь, пришедшая по кожным векам. Левое предсердие заполняется артериальной кровью из легких. При одновременном сокращении предсердий кровь поступает в желудочек, где ее перемешиванию мешают выросты его стенок: в правой части желудочка кровь более венозная, а в левой — артериальная.



1 — правое предсердие, 2 — левое предсердие, 3 — желудочек, 4 — артериальный конус, 5 — кожно-легочная артерия, 6 — легочная артерия, 7 — кожная артерия, 8 — правая дуга аорты, 9 — левая дуга аорты, 10 — затылочно-позвоночная артерия, 11 — подключичная артерия, 12 — спинная аорта, 13 — кишечно-брыжеечная артерия, 14 — мочеполовые артерии, 15 — общая подвздошная артерия, 16 — общая сонная артерия, 17 — внутренняя сонная артерия, 18 — наружная сонная артерия, 19 — легкое, 20 — печень, 21 — желудок, 22 — кишечник, 23 — семенник, 24 — почка.

Рисунок 74 - Схема артериальной системы лягушки (более артериальная кровь показана редкой штриховкой, смешанная — более густой штриховкой, венозная — черным цветом)



1 — венозная пазуха, 2 — правое предсердие, 3 — левое предсердие, 4 — желудочек, 5 — бедренная вена, 6 — седалищная вена, 7 — воротная вена почек, 8 — брюшная вена, 9 — воротная вена печени, 10 — выносящие почечные вены, 11 — задняя полая вена, 12 — печеночная вена, 13 — большая кожная вена, 14 — плечевая вена, 15 — подключичная вена, 16 — наружная яремная вена, 17 — внутренняя яремная вена, 18 — правая передняя полая вена, 19 — левая передняя полая вена, 20 — легочные вены, 21 — легкое, 22 — печень, 23 — почка, 24 — семенник, 25 — желудок, 26 — кишечник.

Рисунок 75 - Схема венозной системы лягушки (более артериальная кровь показана редкой штриховкой, смешанная — точками, венозная — черным цветом)

Артериальный конус отходит от правой части желудочка. Поэтому при сокращении желудочка в артериальный конус сначала поступает более венозная кровь, заполняющая кожно-легочные артерии. При продолжающемся сокращении желудочка давление в артериальном конусе возрастает, спиральный клапан сдвигается, открывая отверстия дуг аорты, в которые устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка. Когда желудочек полностью сократится, в конус попадет наиболее артериальная кровь из левой половины желудочка. Она не может пройти в легочно-кожные артерии и дуги аорты, так как они уже заполнены кровью. Напор крови, максимально сдвигая спиральный клапан, открывает устья сонных артерий, куда потечет, направляясь в голову, артериальная кровь. При продолжительном выключении легочного дыхания (при зимовках на дне водоемов) в голову, вероятно, поступает более венозная кровь. Уменьшение притока кислорода к головному мозгу, видимо, сопровождается снижением общего уровня обмена веществ и впадением животного в оцепенение. У хвостатых земноводных в перегородке между предсердиями нередко сохраняется отверстие, а спиральный клапан артериального конуса развит слабее. Поэтому во все артериальные дуги поступает более смешанная, чем у бесхвостых, кровь.

Таким образом, у земноводных хотя и образуются два круга кровообращения, но благодаря единственному желудочку они полностью не разобщены. Такое строение кровеносной системы связано с двойственностью органов дыхания и соответствует земноводному образу жизни этого класса, давая возможность находиться на суше и длительное время проводить в воде.

У земноводных появляется новый орган кроветворения — красный костный мозг трубчатых костей. Общее количество крови составляет 1,2—7,2 % от общей массы тела, содержание гемоглобина меняется в пределах 1,9—10,0 г % или до 4,8 г на 1 кг массы. Эритроциты земноводных крупные, а их число относительно невелико: от 20 тыс. до 730 тыс. в 1 мм³ крови. У личинок показатели крови ниже, чем у взрослых. Как и у рыб, содержание сахаров в крови земноводных резко изменяется по сезонам. Оно соответствует высшим значениям этого показателя у рыб; у хвостатых ниже (10—60 мг %), чем у бесхвостых (40—80 мг %). Заметное повышение содержания углеводов в крови происходит в конце лета, при подготовке к зиме, когда идет их накопление в печени и мышцах, и весной, в период размножения, когда они поступают в кровь. У земноводных устанавливается, хотя и несовершенный, гормональный механизм регуляции углеводного обмена.

Таким образом, по сравнению с рыбами, увеличение гемоглобина в крови и интенсификация кровообращения обеспечивает рост энергетического уровня метаболизма земноводных. Однако большая часть прироста энергии тратится на преодоление сил гравитации. Это дало возможность земноводным освоить сушу, но ценой заметного снижения подвижности.

Кровеносная система пресмыкающихся по сравнению с таковой у земноводных изменяется существенно. Ее превращения связаны с исчезновением (даже на личиночной стадии) жаберного дыхания и переходом

на легочную оксигенизацию. Кроме того, усиливается тенденция к разделению артериального и венозного кровообращения.

Изменения наблюдаются и в конструкции сердца, и в характере расположения сосудов, выносящих из него кровь. В пределах класса наметились два пути решения разделения кровотоков.

У чешуйчатых (ящерицы, змеи) и черепах сердце трехкамерное (рисунок 76, А). Левое предсердие принимает артериальную кровь, правое — венозную. Венозный синус сливается с правым предсердием. В желудочке имеется неполная перегородка. Она прикреплена к левой части желудочка и располагается горизонтально. Перегородка делит полость желудочка на верхнюю (дорсальную) и нижнюю (вентральную) камеры.

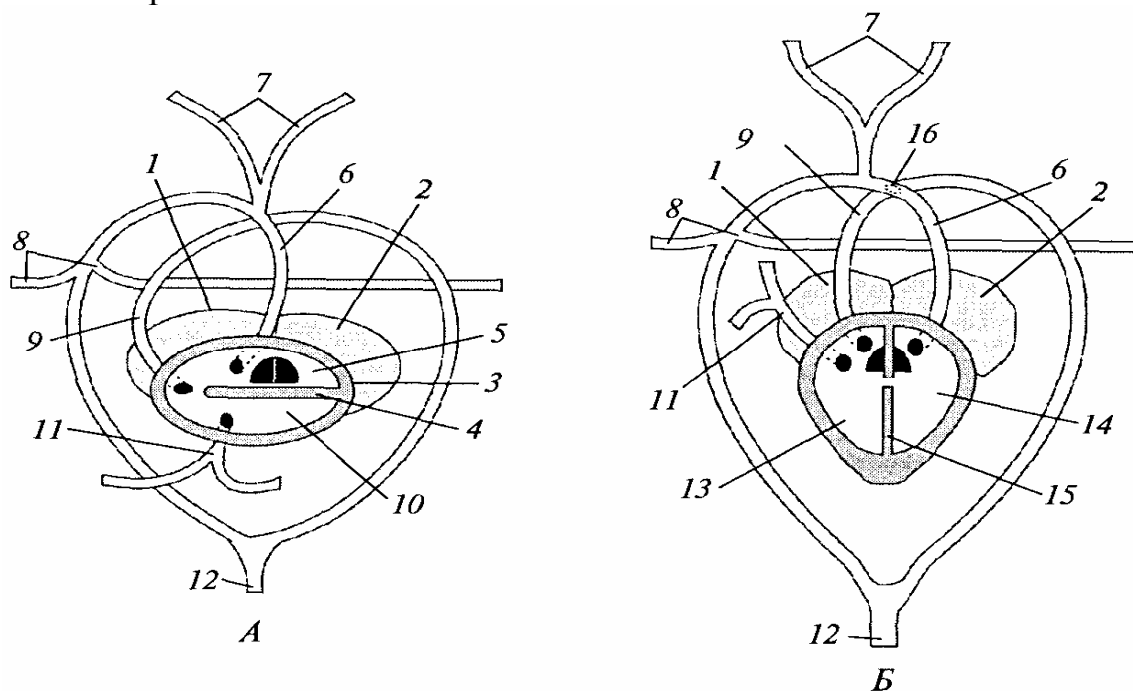
Предсердия открываются в желудочек самостоятельными сближенными отверстиями, снабженными полулунными клапанами. Кровь из обоих предсердий поступает в верхнюю (дорсальную) камеру. Артериальный конус отсутствует. Венозный синус, известный в прежних классах, сливается (поглощается) с правым предсердием. В желудочке имеется неполная перегородка. Она прикреплена к левой части желудочка и располагается горизонтально. Перегородка делит полость желудочка на верхнюю (дорсальную) и нижнюю (вентральную) камеры.

Предсердия открываются в желудочек самостоятельными сближенными отверстиями, снабженными полулунными клапанами. Кровь из обоих предсердий поступает в верхнюю (дорсальную) камеру. Артериальный конус отсутствует. Из желудочка выходят самостоятельно три *артериальных ствола*. Их отверстия располагаются вокруг свободного края перегородки. Несколько ниже, на вентральной стенке желудочка находится отверстие легочной артерии, правее — отверстие левой дуги аорты, выше, на дорсальной стенке желудочка — отверстие правой дуги аорты.

При такой конструкции сердца в щелевидном пространстве вокруг неполной перегородки желудочка устанавливается градиент кислорода крови. После сокращения предсердий артериальная кровь из левого предсердия оказывается в дорсальной нише желудочка и вытесняет венозную кровь, излившуюся из правого желудочка, в вентральную нишу. В правой части желудочка оказывается смешанная кровь. При сокращении желудочка каждая порция крови устремляется к ближайшему отверстию: артериальная кровь из дорсальной ниши — в правую дугу аорты, венозная кровь из вентральной ниши — в легочную артерию, делящаяся на правую и левую; смешанная кровь из правой части желудочка — в левую дугу аорты. Таким образом, артериальный и венозный кровотоки оказываются в значительной мере разделенными. От правой дуги берут начало две сонные и две подключичные артерии. Обогнув сердце, левая и правая дуги аорты сливаются в спинную аорту, где смешанная кровь с преобладанием артериальной; ею по отходящим от спинной аорты артериям снабжаются внутренние органы, туловищная мускулатура и задние конечности.

У крокодилов потоки крови разделяются иначе (рисунок 76, Б). Вертикальная перегородка делит желудочек на левую и правую половины

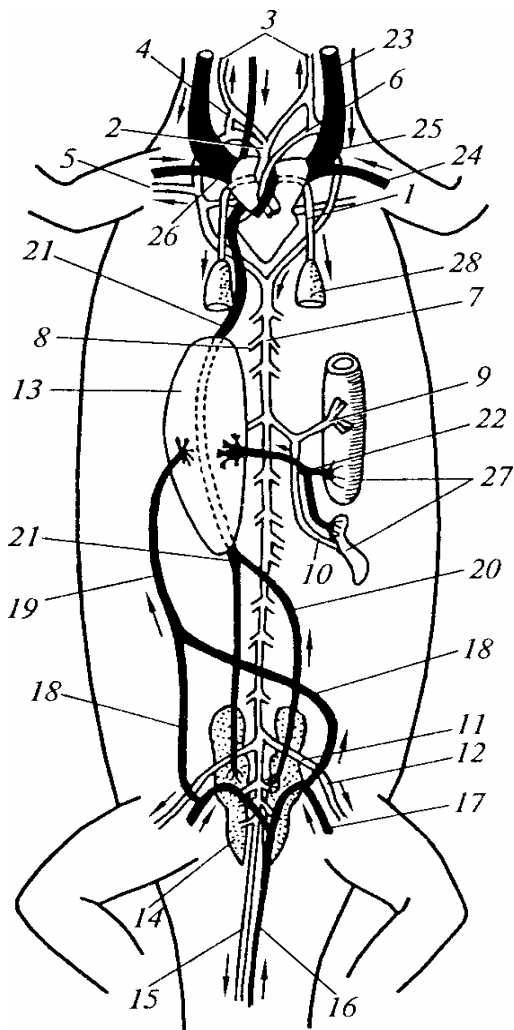
практически полностью. В межжелудочковой перегородке есть отверстие (панициево отверстие), допускающее частичное смешение крови в желудочке. От правого желудочка отходят два сосуда: по легочной артерии венозная кровь поступает в органы дыхания. Другой сосуд — *левая дуга аорты* объединяется с *правой дугой аорты*, несущей артериальную кровь из левого желудочка в общий артериальный ствол — *спинную аорту* со смешанной кровью.



1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — желудочек; 4 — неполная перегородка желудочка; 5 — дорсальная ниша желудочка; 6 — правая дуга аорты; 7 — сонные артерии; 8 — подключичные артерии; 9 — левая дуга аорты; 10 — вентральная ниша желудочка; 11 — легочная артерия; 12 — спинная аорта; 13 — правый желудочек; 14 — левый желудочек; 15 — полная перегородка с межжелудочковым отверстием; 16 — общее отверстие правой и левой дуг аорты.

Рисунок 76 - Схема строения сердца и прилежащих сосудов ящерицы (А) и крокодила (Б)

У всех пресмыкающихся (рисунок 77) от начала спинной аорты отходит *кишечно-брыжеечная артерия*. Она делится на *брыжеечную* и *кишечную артерии*, которые образуют густую сеть сосудов, питающих кровью желудок, селезенку, поджелудочную железу, тонкий и толстый кишечник. Далее от спинной аорты отходят две ветви, несущие кровь к почкам, половым органам и задним конечностям. Заканчивается спинная аорта *хвостовой артерией*, несущей кровь к хвосту.

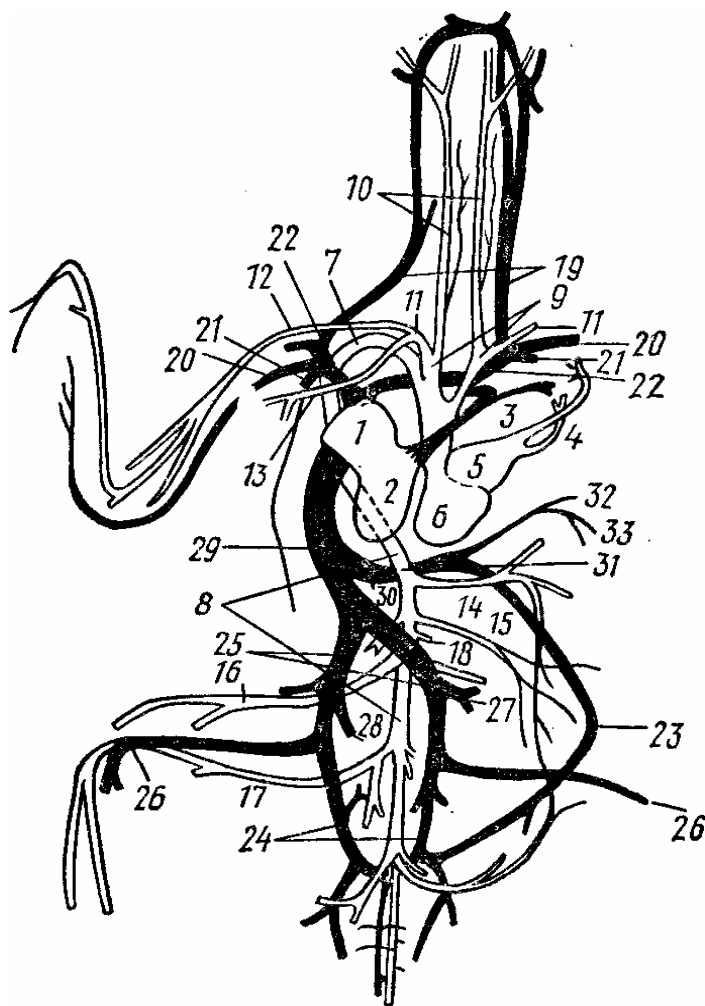


1 — легочная артерия; 2 — правая дуга аорты; 3 — сонная артерия; 4 — сонный проток; 5 — подключичная артерия; 6 — левая дуга аорты; 7 — спинная аорта; 8 — межпозвоночная артерия; 9 — кишечная артерия; 10 — брыжеечная артерия; 11 — подвздошная артерия; 12 — бедренная артерия; 13 — печень; 14 — почка; 15 — хвостовая артерия; 16 — хвостовая вена; 17 — бедренная вена; 18 — подвздошная вена; 19 — брюшная вена; 20 — почечная вена; 21 — задняя полая вена; 22 — воротная вена печени; 23 — яремная вена; 24 — подключичная вена; 25, 26 — левая и правая передние полые вены; 27 — отрезок пищеварительной трубки; 28 — легкое

Рисунок 77 - Схема кровеносной системы ящерицы

Венозная система пресмыкающихся в целом мало отличается от таковой земноводных. Усиливается редукция воротного кровообращения в почках. Большая часть венозной крови от заднего конца тела направляется либо в обход почек, либо проходит сквозь них, не образуя капиллярных сетей вокруг почечных канальцев. От головы кровь собирается в *парные яремные вены*, которые, соединившись с *парными подключичными венами*, образуют правую и левую *передние полые вены*. Передние полые вены впадают в правое предсердие. От хвоста венозная кровь собирается в *хвостовую вену*, которая в области тазового пояса делится на две *подвздошные (тазовые)* и две *почечные* вены. Далее подвздошные вены, сливаясь с бедренными, объединяются в *непарную брюшную вену*. Вместе с *воротной веной печени*, несущей кровь от кишечника, она впадает в печень, где образует *воротную систему*. Кровь из воротной системы печени поступает в *печеночные вены*, а затем в *заднюю полую вену*. Задняя полая вена образуется путем слияния почечных вен, выходящих из почек, и впадает в правое предсердие.

В отличие от пресмыкающихся у птиц полностью разобщены большой и малый круги кровообращения: венозные и артериальные потоки крови нигде не смешиваются, правая (венозная) половина сердца полностью отделена от левой (артериальной). Сердце четырехкамерное, из двух предсердий и двух желудочков. Венозная кровь по крупным венам собирается в правое предсердие (рисунок 78) и переходит в правый желудочек. От него отходит легочная артерия, разделяющаяся на правую и левую ветви, по которым венозная кровь попадает в соответствующее легкое. Окислившаяся в легких



1 — правое предсердие, 2 — правый желудочек, 3 — легочная артерия, 4 — легочные пены, 5 — левое предсердие, 6 — левый желудочек, 7 — правая дуга аорты, 8 — спинная аорта, 9 — безымянная артерия, 10 — общая сонная артерия, 11 — подключичная артерия, 12 — плечевая артерия, 13 — грудная артерия, 14 — внутренностная артерия, 15 — брыжеечная артерия, 16 — бедренная артерия, 17 — седалищная артерия, 19 — яремная вена, 20 — плечевая вена, 21 — грудная вена, 22 — передняя полая вена, 23 — копчиково-брыжеечная вена, 24 — воротная вена почки, 25 — общая подвздошная вена, 26 — седалищная вена, 27 — бедренная вена, 28 — почечная вена, 29 — задняя полая вена, 30 — печеночная вена, 31 — воротная вена печени, 32 — поджелудочная вена, 33 — брыжеечная вена.

Рисунок 78 - Схема кровеносной системы птиц

артериальная кровь по правой и левой легочным венам поступает в левое предсердие. Это малый круг кровообращения.

Большой круг кровообращения начинается левым желудочком, от которого отходит только один сосуд — правая дуга аорты (левая дуга аорты у птиц полностью редуцируется). Сразу же после выхода из сердца правая дуга аорты отделяет два сосуда — правую и левую безымянные артерии, а сама, круто повернув над правым бронхом, идет назад вдоль позвоночного столба как спинная аорта. Каждая из безымянных артерий разделяется на идущую в голову общую сонную артерию и мощную подключичную артерию, которая почти сразу же вновь разделяется на идущую в мышцы крыла плечевую артерию и ветвящуюся в мышцах грудины более крупную грудную артерию. Из крупных стволов, отходящих от спинной аорты, нужно упомянуть непарные внутренностную и брыжеечную артерии, снабжающие кровью желудок и кишечник, парные бедренные и седалищные артерии, снабжающие кровью задние конечности, мышцы брюшной стенки и органы тазовой полости.

Венозная система птиц похожа на венозную систему пресмыкающихся, отличаясь лишь частичной редукцией воротной системы почек и редукцией брюшной вены, функционально замещенной копчиково-брыжеечной веной. Из

головы венозная кровь собирается в парные яремные вены, из крыла — в плечевую вену, из грудных мышц — в грудную вену. Эти три вены, вместе с несколькими более мелкими сосудами, с каждой стороны сливаются в короткие и широкие левую и правую передние полые вены, впадающие в правое предсердие. Несколько мелких вен, собирающих кровь из клоакальной области, сливаются вместе и образуют три вены: непарную, копчиково-брыжеечную вену, которая проходит по брыжейке под кишечником и впадает в воротную вену печени, и парные воротные вены почек, каждая из которых входит в соответствующую почку.

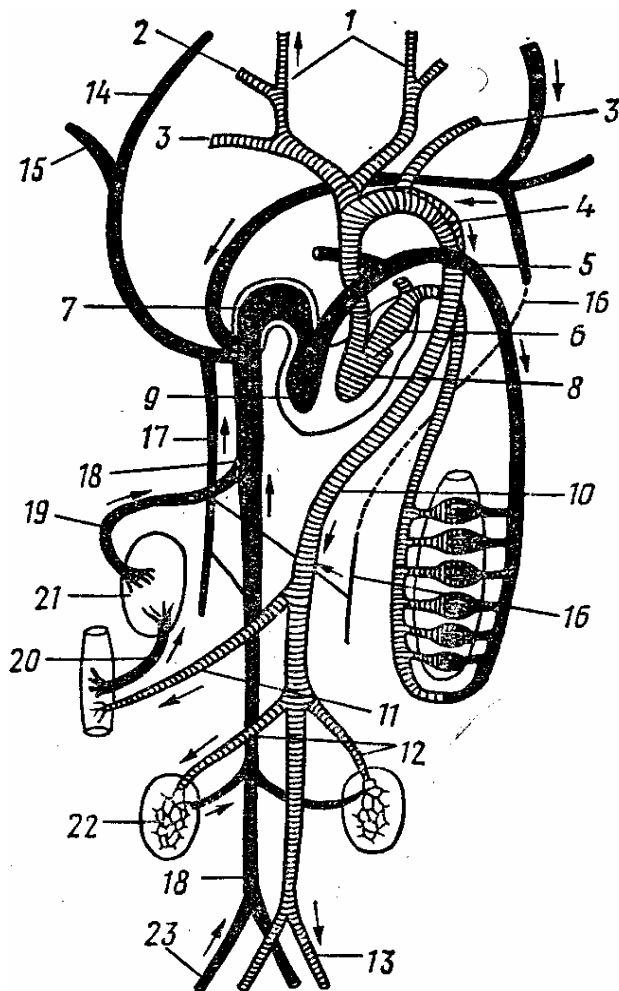
В отличие от пресмыкающихся у птиц только часть крови расходуется по почечным капиллярам, а остальная кровь движется по крупным сосудам — продолжениям воротных вен почек — общим подвздошным венам, в которые впадают седалищные и бедренные вены. Приняв почечные вены, общие подвздошные вены выходят из почек и сливаются в заднюю полую вену, которая проходит через печень, принимая в себя печеночные вены, и впадает в правое предсердие. Воротная вена печени образуется слиянием упоминавшейся копчиково-брыжеечной вены с несколькими венами, несущими кровь от желудка и кишечника; в печени она распадается на капилляры, кровь из которых по печеночным венам изливается в заднюю полую вену.

У птиц в сравнении с другими позвоночными заметно возрастают относительные размеры сердца, что, безусловно, связано с высокой интенсивностью обмена веществ, особенно во время полета. Так, сердечный индекс у утки равен 0,6, а у кролика всего 0,2.

Масса сердца у мелких птиц относительно большая по сравнению с крупными, что связано с более интенсивным обменом веществ (в свою очередь, это обусловлено тем, что у мелких животных менее выгодное соотношение между объемом тела и его поверхностью, отдающей тепло). Например, у снегиря при массе тела 23 г относительная масса сердца равна 1,3 %, у чечетки массой 13 г — 1,6 %, а у синицы-московки массой 8 г — 1,8 %.

Прослеживается также зависимость между относительной массой сердца и энергичностью движений. У хороших летунов сокола-чеглока и пустельги сердечный индекс равен 1,2 %, а у плохого летуна — сороки — всего около 0,9 %.

Работа сердца у птиц более энергична, чем у низкоорганизованных наземных позвоночных. У травяной лягушки число сокращений сердца равно 40 — 50 уд./мин, у снегиря — в среднем 730 уд./мин. Хорошо видна зависимость частоты сокращений сердца и от размеров тела. У голубя массой 250 г число сокращений сердца в минуту равно в среднем 248, у зеленушки массой 22 г — 697, у щегла массой 13 г — 754, у синицы-московки массой 8 г — 1038. Частота сердцебиений существенно зависит от двигательной активности птицы. Так, у голубя в покое она равна в среднем 165 ударам в минуту, а в полете — 550. Нырющим в воду птицам свойственна брадикардия, т.е. снижение частоты сокращений сердечной мышцы. К примеру, у оляпки через 5 с после погружения в воду сердечный ритм



1 и 2 — наружная и внутренняя сонные артерии, 3 — подключичная артерия, 4 — левая дуга аорты, 5 — легочная артерия, 6 — левое предсердие, 7 — правое предсердие, 8 — левый желудочек, 9 — правый желудочек, 10 — спинная аорта, 11 — внутренностная артерия, 12 — почечная артерия, 13 — подвздошная артерия, 14 — яремная вена, 15 — подключичная вена, 16 — левая непарная вена, 17 — правая непарная вена, 18 — задняя полая вена, 19 — печеночная вена, 20 — воротная сена печени, 21 — печень, 22 — почка, 23 — подвздошная вена.

Рисунок 79 - Схема кровеносной системы млекопитающих

сокращается от первоначального до 73 % (через 10с — до 48 % и через 15 с — до 42 %).

К прогрессивным признакам птиц следует отнести и общее увеличение объема крови. У костистых рыб масса крови равна примерно 3 % массы тела, у бесхвостых амфибий — 6 %, у птиц — 9 %. Все эти особенности организации являются важным условием общего повышения энергии жизнедеятельности птиц.

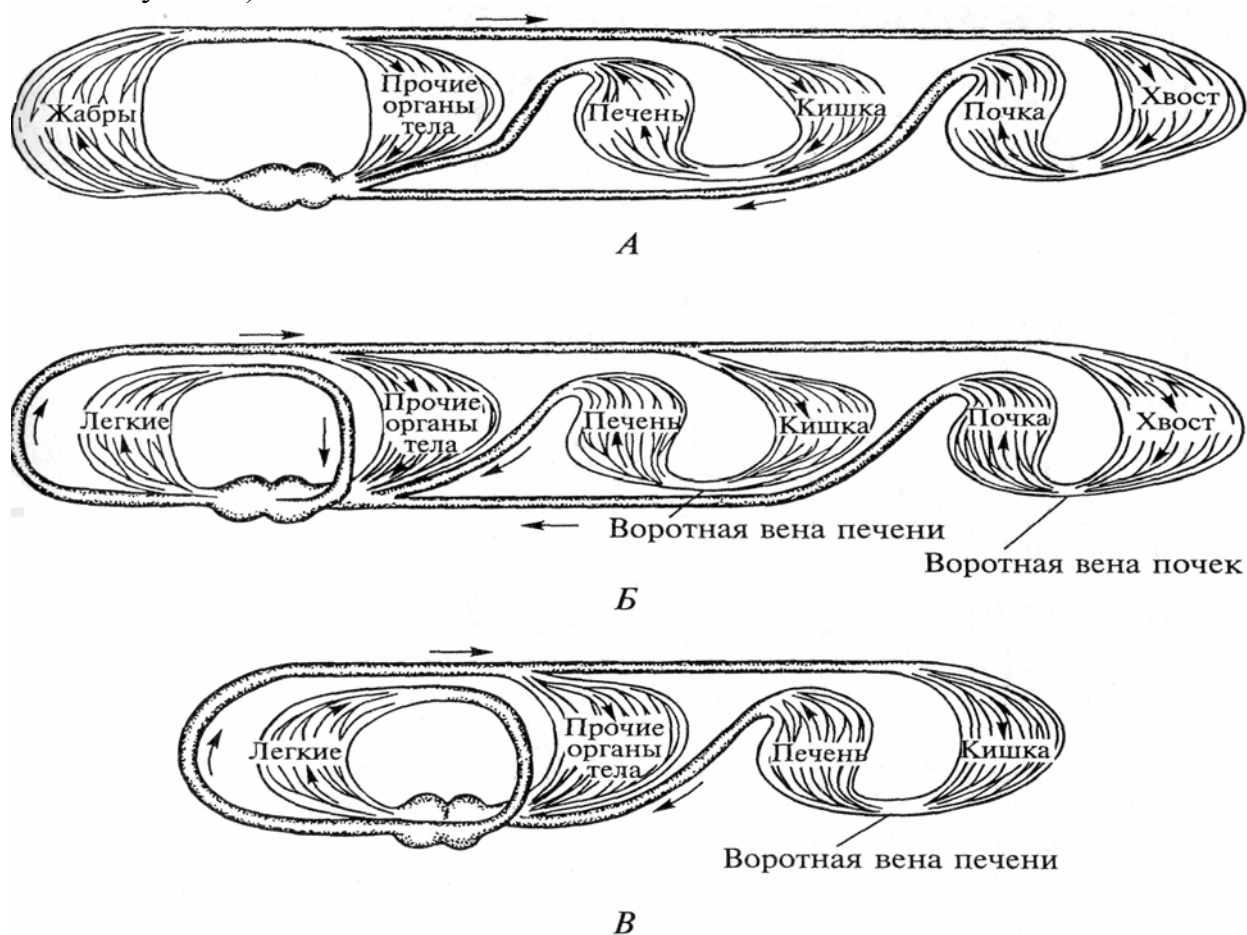
В артериальной системе млекопитающих, как и у птиц, имеется только одна, левая дуга аорты, отходящая от толстостенного левого желудочка (рисунок 79). Главные артериальные сосуды отходят от центрального ствола у разных видов неодинаково. Обычно от аорты отходит короткая *безымянная артерия*, которая делится на *правую подключичную артерию*, *правую и левую сонные артерии*, левая *подключичная артерия* отходит самостоятельно от дуги аорты. В других случаях левая сонная артерия отходит не от безымянной артерии, а самостоятельно от дуги аорты. *Спинная аорта*, как и у всех позвоночных, лежит под позвоночным столбом. От нее отходят сосуды к мускулатуре и внутренним органам.

В венозной системе млекопитающих отсутствует воротное кровообращение в почках. *Левая передняя полая вена* лишь у немногих видов впадает в сердце самостоятельно. Чаще она сливается с *правой передней полой веной*, которая и изливает всю кровь от переднего отдела тела в правое предсердие. Характерная черта млекопитающих — наличие остатков передних кардинальных вен, так называемых *непарных вен*. У

большинства видов только *правая непарная вена* самостоятельно впадает в

переднюю полую вену, а левая непарная вена утрачивает связь с полой веной и через *поперечную вену* впадает в правую непарную вену. В целом венозной системой млекопитающих завершается перестройка капиллярного кровообращения позвоночных.

На рисунке 80 показано, что перестройка сопровождается постепенным сокращением капиллярного кровообращения в жабрах, исчезновением воротного кровообращения в почках у млекопитающих (частично это имеет место и у птиц).



А — типичная рыба; *Б* — земноводное или пресмыкающееся, утратившее жаберную капиллярную сеть в связи с появлением легких; *В* — млекопитающее, утратившее воротную систему почек и обладающее полным разделением кругов кровообращения.

Рисунок 80 - Обобщенные схемы кругов кровообращения и включенных в них капиллярных сетей разных позвоночных (по А. Ромеру, Т.Парсонсу)

У млекопитающих в связи с особенностями жизни и зависящей от них интенсивности обмена веществ относительные размеры сердца существенно различны. Его показатели, как и у птиц, возрастают с уменьшением массы тела. Так, относительная масса сердца (сердечный индекс) кашалота — 0,3, африканского слона — 0,4, ленивца — 0,3, серой полевки — 0,6, ушана — 1,2—1,4, обыкновенной землеройки — 1,4. Приведенный ряд показателей отражает одновременно и зависимость интенсивности обмена веществ от

величины поверхности тела, отдающей тепло. Туже зависимость отражает и частота сокращений сердца (частота пульса) (таблица 6).

Таблица 7 - Частота пульса разных млекопитающих

Вид животного	Масса тела, г	Частота пульса, уд./мин
Мышь	0,025	600
Собака	6,500	120
Овца	50,000	70-80
Бык	500000	43

Интенсивность частоты сердцебиения имеет и иное приспособительное значение. Учащение пульса (тахикардия) наблюдается при усилении работы мышечной системы. Наиболее быстро кровь продвигается в аорте.

Своеобразные приспособления возникают при водном образе жизни зверей, когда возможность атмосферного дыхания периодически прерывается. С одной стороны, это выражается в резком увеличении количества связывающего кислород глобина в мышцах (*миоглобина*) — около 50 % всего глобина организма. Кроме того, у зверей, способных погружаться в воду на длительное время, *отключается периферическое кровообращение* и сохраняется стабильным кровоснабжение мозга и сердца. У них *снижена чувствительность дыхательного центра* мозга к накоплению углекислоты в крови.

С другой стороны, у водных и полуводных млекопитающих при погружении в воду уменьшается число сердцебиений: возникает так называемая *брадикардия*. Она приводит к замедленному кровотоку и более полному использованию кислорода крови. Например, у тюленя (*Phoca vitulina*), находящегося в погруженном состоянии, число сокращений сердца в минуту равно 1280. Через 11 с после погружения оно уменьшается до 60, через 27 с — до 35 и далее устанавливается на уровне 30 в течение всего времени нахождения зверя под водой. Антарктический тюлень Уэддола, например, опускается на глубину до 600 м и способен провести под водой до 43 мин.

Прогрессивные особенности в кровообращении у млекопитающих заключаются не только в строении и функционировании органов сосудистой системы. У них *увеличивается общее количество* крови и *повышается ее кислородная емкость*. Это связано с большим числом эритроцитов, их безъядерностью и увеличением в них количества гемоглобина. У низших позвоночных (рыбы, амфибии) содержание гемоглобина в среднем 5—10 г, а у млекопитающих — 10—15 г на 100 см³ крови.

7.7 Лимфатическая система

Наряду с собственно кровеносной системой у позвоночных есть другая, связанная с ней сосудистая система — *лимфатическая*. Она состоит из *лимфатических сосудов* и *лимфатических желез*. Лимфатическая система в

отличие от кровеносной незамкнутая. Только крупные сосуды имеют самостоятельные стенки, в то время как их разветвления располагаются в межклеточных пространствах различных органов. Лимфатические сосуды содержат бесцветную жидкость — *лимфу*, в которой плавают *лимфоциты* — *белые кровяные тельца*, образующиеся в лимфатических железах. Движение лимфы создается сокращением стенок некоторых участков крупных сосудов (так называемых *лимфатических сердец*) и периодически повторяющимся давлением на сосуды различных органов.

Лимфатическая система служит посредницей обмена веществ между кровью и тканями тела животного. Она регулирует осмотическое давление в тканях. Кроме того, образующиеся в лимфатических узлах и железах белые кровяные клетки — лимфоциты уничтожают болезнетворные организмы, выполняя в теле защитную роль, участвуя в иммунологических реакциях.

8 Выделительная система. Осморегуляция и экскреция

Тело животного в процессе жизнедеятельности освобождается от конечных продуктов обмена. Пищеварительная система выводит непереваренные органические остатки пищи, через органы дыхания удаляется углекислый газ. Органы выделения служат для выведения избытка воды и растворенных в ней солей, а также токсичных биологически активных веществ, в том числе и азотистых соединений, образовавшихся в процессе белкового метаболизма или поступивших с пищей. У низших водных позвоночных функцию выделения частично выполняют жабры и покровы тела, у рептилий и птиц — слезные железы, у млекопитающих — потовые железы. Кроме выведения воды органам выделения принадлежит важная роль в поддержании постоянства химического состава жидкостей внутренней среды — необходимого условия эффективной деятельности всех органов и систем. В свою очередь, постоянство внутренней среды (гомеостаз) обеспечивает организму животного свободу и независимость существования в непрерывно меняющихся условиях среды. Наряду с выделительной функцией почки регулируют артериальное давление, активизируют действие витамина В, участвующего в кальциевом обмене и т.д.

Гомеостаз - является условием независимого существования организма. Гомеостаз обеспечивается несколькими процессами, протекающими в теле животных. К ним относятся осморегуляция, регуляция ионного состава и выделение конечных продуктов обмена, главным образом азотистых соединений. Последнее называют экскрецией.

В первую очередь организму необходимо сохранять постоянным в довольно узких пределах строго определенный и относительно неизменный состав жидкостей тела. Концентрация растворенных веществ в них должна поддерживаться на определенном уровне, хотя они почти всегда отличаются от соответствующих концентраций во внешней среде. Разницу можно изменить, уменьшая проницаемость мембран или градиентов, но диффузная

утечка все равно имеет место. Поэтому организму приходится создавать противоток, затрачивая на это энергию.

8.1 Водно-солевой обмен

Постоянство осмотической концентрации, ионного состава, кислотно-щелочного равновесия и объема жидкостей внутренней среды регулируется механизмами водно-солевого обмена.

В зависимости от того, в какой среде живет животное - водной или наземной, - задачи поддержания постоянных концентраций воды и растворенных в ней веществ меняются. Они совершенно различны в морской воде, пресной и на суше.

У обитателей морей, где концентрация растворенных солей, главным образом NaCl, достигает 3,5 ‰ (в 1 л морской воды содержится 35 г солей), жидкости тела изоосмотичны морской воде. Эти животные являются осмоконформерами. Они не способны регулировать осмотическую концентрацию жидкостей тела, она изменяется так же, как в окружающей среде. Но даже обитателям моря в какой-то степени приходится приспосабливаться к этим изменениям. Известно, что если растворы разделены мембраной, проницаемой как для воды, так и для растворенного вещества, то происходит либо диффузия (ионы переходят из более концентрированного в менее концентрированный раствор), либо осмос (растворитель переходит из менее концентрированного в более концентрированный раствор).

Мембраны живых организмов чаще всего лишь частично проницаемы для воды и растворенных веществ. У изоосмотичных окружающей среде организмов движение ионов и воды через мембраны происходит равномерно и одновременно. В результате этого градиент исчезает. Конечно, это не значит, что состав веществ, растворенных в жидкости тела морских животных, такой же, как в морской воде. Есть определенные различия, и животные должны их сохранять, а для этого требуется активное регулирование концентрации ионов. Можно привести конкретные примеры различий. Так, концентрация ионов Na (в миллимолях на 1 кг воды) в морской воде равна 478,3, в теле медузы-аурелии - 474, краба - 488, одного из равноногих раков - 566. То же отмечается и в отношении ионов Mg: в морской воде их концентрация составляет 54,5, в теле медузы-аурелии - 53,0, краба - 44,1, а равноногого рака - всего 20,2. Такие различия могут поддерживаться только при относительной непроницаемости покровов тела. Но некоторое количество этих ионов все же проникает внутрь, в частности с пищей. Поэтому животные должны иметь механизм, который удалял бы одни ионы, а концентрацию других удерживал на более высоком, чем в воде, уровне. Этот механизм заключается в функции выделительных органов, которая рассматривается ниже.

У обитателей пресных вод возникают трудности иного рода. Пресноводные животные по отношению к окружающей среде являются гиперосмотичными. Физиологические трудности у них двоякого рода. Во-

первых, из-за более высокой концентрации жидкостей в организме вода стремится проникнуть внутрь тела. Во-вторых, растворенные вещества стремятся выйти наружу, так как их внутренняя концентрация выше, а входящая вода должна выводиться, унося с собой некоторое количество этих веществ. В этом случае схема будет другой. Этих проблем могло бы и не быть, если бы покровы тела были абсолютно непроницаемыми, но таких животных в природе нет. Ведь в любом случае, чтобы обеспечить диффузию газов, дыхательные поверхности должны иметь тонкие мембраны. Как раз через них и происходят утечка растворенных веществ и проникновение воды в организм.

Как же компенсируются потери растворенных веществ? В какой-то мере с пищей, но главным образом путем прямого поглощения ионов из среды. Поскольку извлеченные из воды ионы продвигаются против градиента концентрации, этот перенос называют *активным транспортом*. У ракообразных, например, это происходит через жабры. Активный транспорт требует затрат энергии, а следовательно, прежде всего увеличения потребности в кислороде. Обычным способом удержания в организме растворенных веществ является их реабсорбция, т. е. обратное извлечение их из мочи.

И в морской, и в пресноводной среде есть животные, по-разному относящиеся к изменению солености воды. В морях ее соленость понижается в местах впадения в море крупных рек, так называемых эстуариях. Во внутренних водоемах, например, озерах, соленость воды может колебаться в самых широких пределах. На противоположных концах шкалы находятся озеро Байкал с его абсолютно пресной водой, и соленые озера типа Мертвого моря (Израиль), где соленость достигает до 60 %. По отношению к солености воды животных делят на *стеногалинных* и *эвригалинных*. Первые не выносят колебаний солености, вторые же могут выносить их, конечно, в определенных пределах.

Между осмо- и ионной регуляцией у животных существует тесная связь. Не менее тесна она между этими процессами и экскрецией.

Экскреция - это выведение из организма продуктов распада белков и аминокислот. В случае поступления с пищей слишком большого количества аминокислот, а также при катаболизме белков в организме появляется их избыток. В дальнейшем при окислении аминокислот образуются кетокислоты и аммиак. Кетокислоты могут использоваться дальше, но аммиак, как очень токсичное вещество, должен быть либо выведен из организма, либо переведен в безвредное состояние. Аммиак легко растворим в воде и у водных животных успешно выводится через покровы тела или жабры. Тип выделения, при котором главным экскретом является аммиак, называется *аммониотелией*. Он характерен для водных беспозвоночных.

У некоторых групп животных аммиак превращается в менее токсичное соединение - мочевины. Экскреция азота в виде мочевины называется *уреотелией*. Этот тип экскреции характерен для кольчатых червей и моллюсков. Тем не менее, для выделения мочевины все еще требуется большое количество воды.

Для наземных животных главной физиологической проблемой является обезвоживание. Водный баланс заключается в уравнивании потерь воды их пополнением. Он складывается из следующих компонентов. Вода теряется при испарении с поверхности тела и дыхательных органов, с экскрементами и мочой, а также с некоторыми другими выделениями. Прибыль воды происходит при питье, поглощении воды через кожные покровы, вместе с пищей, а также за счет образования метаболической воды (при окислении молекул пищи). Воду пьют наземные ракообразные (мокрицы), бабочки и некоторые другие насекомые. Саранча - шистоцерка может пить и пресную, и соленую воду. Для сохранения воды в организме не обязательны в некоторых случаях физиологические адаптации. Так, пустынные членистоногие могут переживать дневную сухость воздуха, прячась в норках и других убежищах, где влажность выше. Сохранению влаги в организме способствует также переход к ночной активности. Это очень характерно для пустынных насекомых. Поглощение воды через кожные покровы происходит у тараканов. Безусловно, пища является основным поставщиком воды для наземных беспозвоночных, особенно насекомых. Питающиеся соками растений щитовки и цикады получают с пищей даже больше воды, чем требуется. Поэтому в их кишечнике имеются так называемые фильтрационные камеры, через которые избыток воды, минуя среднюю кишку, сбрасывается в заднюю и удаляется через анальное отверстие. Что же касается экскреции, то у наземных беспозвоночных, как и у рептилий и птиц, основным экскретом является мочевая кислота. Основанный на ней тип выделения называется *урикотелией*. Мочевая кислота - это один из пуринов. Другим пурином, также экскреторного характера, является гуанин у пауков. Эти продукты появились в эволюции в связи с их малой токсичностью и низкой растворимостью. Поэтому они выводятся в кристаллическом состоянии. Экономия воды при этом очевидна.

Малотоксичные пурины не обязательно должны выводиться из организма. Высокая концентрация мочевины в тканях и жидкостях тела у наземных моллюсков повышает осмотическое давление, препятствуя испарению воды. Это помогает переживать засуху. В кожных покровах (точнее, в кутикуле) многих насекомых откладываются азотсодержащие пигменты, в частности, птерины. Белый цвет чешуек бабочек-белянок обусловлен кристаллами мочевой кислоты. Изменение характера азотистого обмена у насекомых наряду с приобретением водонепроницаемой кутикулы позволило им стать наиболее распространенными и многочисленными представителями наземной фауны мира.

Пресноводные виды рыб живут в гипотонической среде. Осмотическое давление в их тканях выше осмотического давления окружающей пресной воды, поэтому вода по осмотическому градиенту проникает в их тело через кожу, жабы, эпителий ротовой полости, слизистую кишечника. Чтобы не допускать обводнения тела, почки активно выводят избыток воды наружу: примерно 300 мл на 1 кг веса в сутки. При этом потери солей почками компенсируются притоком их с пищей, а также через солевые клетки,

находящиеся в жабрах, которые способны к абсорбции одновалентных ионов (Na^+ и Cl^-). Отдельные виды пресноводных рыб способны осваивать осолоненные водоемы благодаря взаимодействию почек и абсорбционной активности жаберного эпителия. Икра пресноводных рыб тоже гипсросмотична по отношению к среде, поэтому в течение первых же часов после откладывания в воду оболочки икринок быстро набухают и теряют проницаемость. Пресноводные миноги имеют осморегуляцию, сходную с описанной выше.

У первичноводных морских обитателей механизмы стабилизации жидкостной внутренней среды сложились по-своему. Ткани тела миксин имеют концентрацию жидкостей, сходную с морской водой.

Морские костистые рыбы живут в гипертоническом растворе, извлекают из него кислород и используют его для питания. Предположительно, тела морских рыб должны были бы терять воду, однако этому препятствует ряд функциональных особенностей. В их почках уменьшено число сосудистых клубочков (агломерулярные почки). Кроме того, вода из нефронов активно реабсорбируется в кровь, что позволяет значительно снизить количество выделяемой воды (до 20 мл на 1 кг массы в сутки). Избыток солей у морских костистых рыб выводится с экскрементами, выделяется почками и солевыми клетками жаберного эпителия. В отличие от пресноводных рыб меняется функциональная направленность работы этих клеток: абсорбционная активность сменяется удалением из тела рыбы одновалентных ионов (К. Шмидт-Ниельсен, 1982) (рисунок 81).

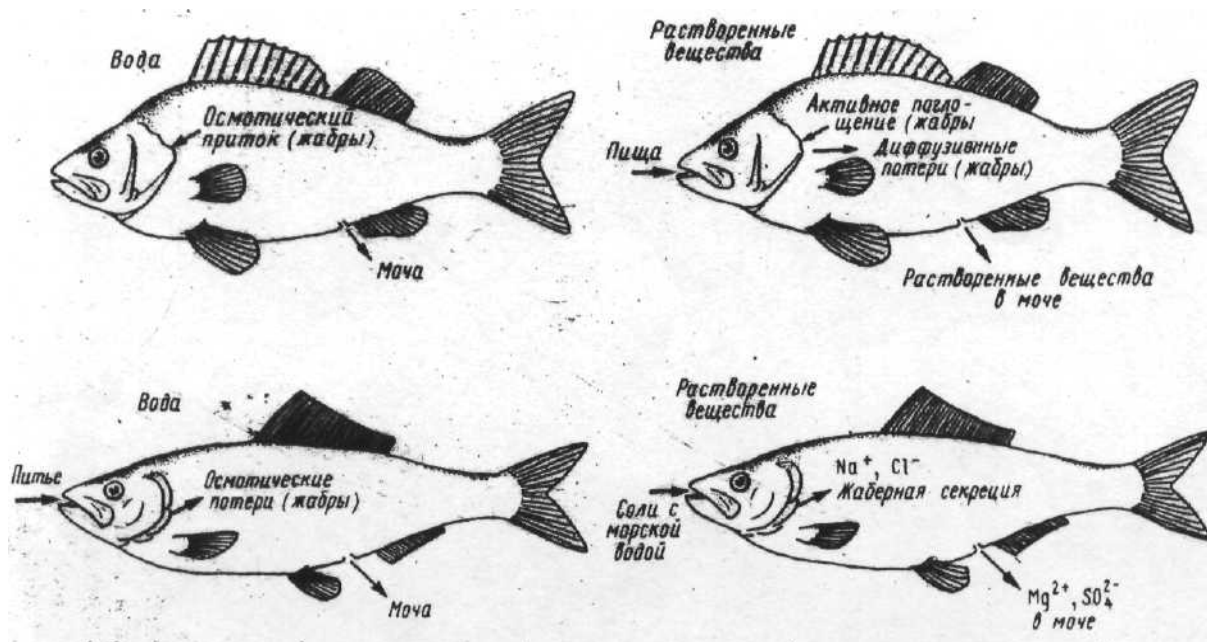


Рисунок 81 - Схема водно-солевого обмена костистых рыб (по Шмидт-Ниельсену, 1982). Вверху - пресноводные рыбы, внизу – морские

Продукты азотистого обмена у костных рыб активно выводятся через жабры (аммиак) и почки (мочевина).

Осморегуляция морских хрящевых рыб складывается по-иному. Концентрация солей в их теле несколько выше, чем в окружающей воде, однако осмотическое давление внутренней среды организма оказывается почти равным внешнему, так как кровь и тканевая жидкость хрящевых рыб содержат большое количество солей. Естественным компонентом жидкостей тела акул является мочевины. Ее содержание в крови в 100 раз выше, чем у млекопитающих. Мочевина удерживается в тканях тела акул вследствие непроницаемости для нее кожи и эпителия жаберных лепестков. Из организма она удаляется вместе с избытком воды и солей через почки в составе вторичной мочи. Строение нефронов и оплетающих их кровеносных капилляров позволяет эффективно реабсорбировать мочевины, выравнивая за счет этого осмотическое давление в теле хрящевых рыб с морской водой. Таким образом, накопление в крови мочевины позволило хрящевым рыбам решать проблему обитания в соленой воде иначе, чем морским костистым рыбам. Накопление мочевины в теле отмечено также у современных кистеперых и двоякодышащих рыб.

Дополнительным органом выведения солей из организма хрящевых рыб и кистеперой рыбы — латимерии является ректальная железа. Ее выделения изоосмотичны по отношению к крови и содержат значительное количество хлорида натрия.

У первичноводных древних бесчелюстных (щитковых, панцирных рыб) и у современных хрящевых и костных рыб проблему содержания воды в организме ограничили (наряду с механизмами выделительной системы) мощные костные покровы в виде панцирей или чешуи.

Механизм водно-солевого обмена у земноводных, в целом, близок к тому, который описан выше для пресноводных рыб. Амфибии, как и рыбы, воду почти не пьют. Она практически беспрепятственно поступает через покровы («лягушка пьет воду кожей»). Избыток воды и растворенную в ней мочевины амфибии выводят через почки. Темпы клубочковой фильтрации у них достаточно высоки: 10 — 25 мл на 1 кг массы в час. Земноводные выделяют очень жидкую мочу со слабой концентрацией солей. Моча в теле некоторых лягушек составляет до 30 % общей массы тела. Препятствием к потере солей у амфибий служит реабсорбция ионов в почечных канальцах: более 90 % солей, поступивших в первичную мочу, возвращается (реабсорбируется) обратно в кровеносное русло. Реабсорбция мочевины осуществляется стенкой мочевого пузыря. У пустынных видов вода может накапливаться в мочевом пузыре.

Однако среди земноводных есть и исключения. Например, в коже южноамериканских филломедуз (*Phyllomedusae*) имеются специфические железы, выделяющие на поверхность восковидный секрет. Это делает кожу водонепроницаемой. Лягушки р. Хиромантис (*Chiromantis*) выделяют через почки не мочевины, а мочевую кислоту. Наряду с уменьшением испарения с покровов это сближает их с рептилиями. Обитающая в мангровых зарослях морского побережья в Юго-Восточной Азии крабоядная лягушка (*Rana cancrivora*) в поисках пищи плавает в морской воде. Осмотической потере

воды препятствует у нее накопление в жидкостях тела мочевины, как у хрящевых рыб.

У хвостатых амфибий сохраняется фильтрация жидкости из полости тела через нефростомы: например, у тритонов таким путем выводится до 22 % всего объема мочи (С.И. Левушкин, И.А.Шилов, 1994).

Переход позвоночных к наземному образу жизни сопровождался приобретением плотных покровов с многослойным эпидермисом, однако исследования показали, что они не всегда эффективно защищают тело от испарения воды. Значительно более важным оказалось приобретение выделительной системы функционально нового типа — тазовых почек. В них уменьшается способность клубочков к первичной фильтрации плазмы и усиливается реабсорбция воды в почечных канальцах. Например, у рептилий структура сосудистого клубка упрощается, число капиллярных петель сокращается до 2 — 3. Но при этом усиливается извилистость почечных канальцев. В результате этих преобразований до 95 % первичного фильтрата возвращается обратно.

У всех настоящих наземных позвоночных продукты азотистого обмена выделяются через почки. У рептилий и птиц продуктом выделения является *мочевая кислота*. Такой тип выделения сложился в условиях дефицита воды. Мочевая кислота имеет кашицеобразную структуру, что значительно уменьшает объем выводимой воды. Осаждению кристаллов мочевой кислоты в выделительных путях препятствует большое количество слизи, выделяемой клетками почечных канальцев и мочеточников*. Выделительные системы птиц и рептилий в значительной степени близки. Почечные канальцы разнообразны: с короткой петлей, с длинной петлей. Мочевая кислота попадает через мочеточники в клоаку и вместе с фекальными массами выбрасывается наружу. Высохшие экскременты некоторых морских птиц (гуано) содержат до 25 % мочевой кислоты.

Предполагают, что мочекислотный тип выделения развился в связи с размножением путем откладки яиц с системой яйцевых и зародышевых оболочек: накопление в аллантоисе токсичного аммиака в виде мочевины вызывало бы отравление организма. Мочевая кислота, выпадающая в осадок, для него менее токсична. Экспериментально показано, что при развитии птенца в яйце до середины инкубационного периода образуются аммиак и мочевина, а затем усиливается отложение мочевой кислоты: например, в курином яйце к концу зародышевого развития количество выделяемого азота достигает 40 мг в день: 23 % выделяется в виде аммиака и мочевины, 77 % — в виде мочевой кислоты.

Наземные позвоночные: рептилии, птицы и млекопитающие производят гиперосмотическую мочу, т.е. с большей концентрацией солей и органических веществ, чем жидкости тела. У птиц концентрация солей в моче в 2 раза, а у млекопитающих в 25 раз выше их концентрации в крови. Механизм образования концентрированной мочи основан на реабсорбции воды из канальцевой жидкости. Это оказалось возможным в результате того, что выделительные канальцы у птиц и млекопитающих резко удлиняются за счет

образования петель Генле, образующих мозговой слой почки (в целом у птиц их меньше). У рыб, амфибий и рептилий этих петель нет, поэтому они не могут вырабатывать мочу более высокой концентрации, чем плазма крови. У птиц и млекопитающих, обитающих в аридных зонах, есть дополнительные механизмы удержания воды в организме, — это и откладывание в запас жировой ткани, и увеличение количества длиннопетельных почечных канальцев, и усиление всасывания в них воды, и, наконец, способность к длительному воздержанию без воды (торможение «чувства жажды»).

Выведение солей большинством птиц осуществляется через почки. Однако есть и другие способы. Так, у обитателей морских побережий (бакланов, пеликанов, альбатросов, некоторых чаек, чистиков) в черепе над глазами хорошо развиты *солевые носовые железы* — их соленый секрет каплями стекает с клюва. Солевые железы специализированы на выведении ионов натрия и хлора. Такие же железы выводят соли из тела крокодилов, черепах и некоторых других рептилий («крокодиловы слезы»).

Моча, выводимая почками млекопитающих, содержит соли и растворимую в воде *мочевину*. В их почках максимального развития достигает мозговое вещество, содержащее длиннопетельные канальцы. Замечено, что у человека при нарушениях водно-солевого обмена возможно отложение мочевой кислоты в почках в виде камней и накопление ее в суставах. Вода и некоторые соли выводятся у млекопитающих также с потом через покровы тела.

В целом механизмы поддержания постоянства внутренней среды организма (гомеостаз) у птиц и млекопитающих выражены наиболее совершенно. Они обеспечивают слабую изменчивость объема крови и других внеклеточных жидкостей, концентрации в них осмотически активных веществ (изоосмия), рН крови и состава в ней белков, углеводов и липидов. В относительно узких пределах меняется и температура их тела (изотермия). Дополнительные механизмы обеспечивают устойчивость в состоянии и свойствах жидкостей, окружающих жизненно важные органы — головной и спинной мозг, сердце, легкие, глаза и т.д., регулируют артериальное давление. Все это способствует расширению приспособительных возможностей птиц и зверей к жизни в меняющихся условиях внешней среды.

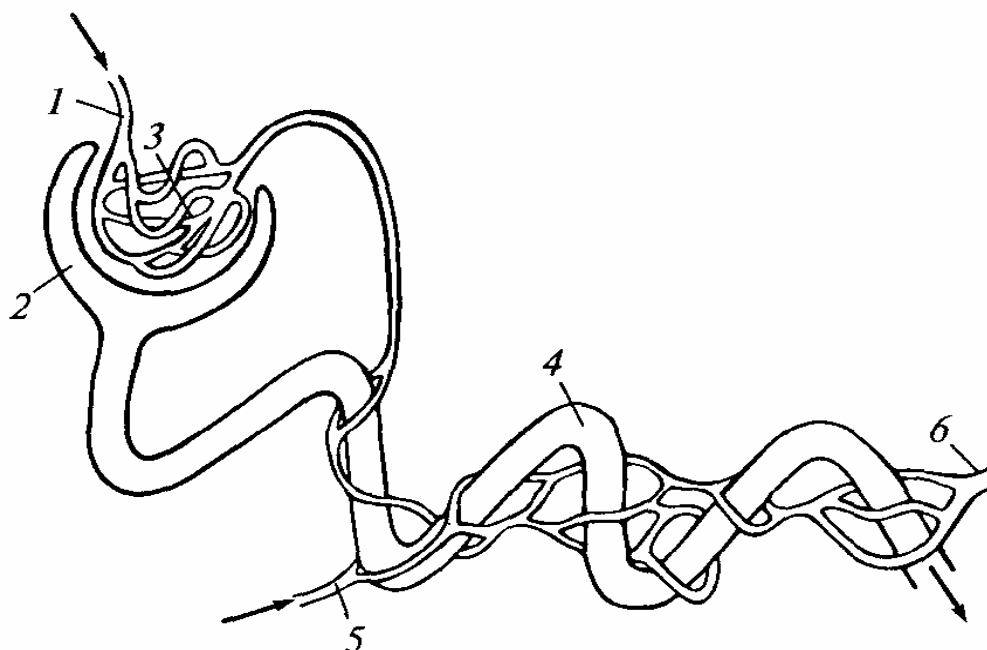
8.2 Механизм образования и выделения мочи

Основная работающая структура почки позвоночных, как сказано выше, *нефрон* (у низших — *нефридиальная трубочка*), или *почечный каналец*. В простейшем случае — в пронефрической почке — он выделяет продукты обмена непосредственно из полости тела. В мезонефрической (туловищной) и метанефрической (тазовой) почках силой кровяного давления из клубочков в капсулы фильтруется плазма крови с растворенными в ней солями, сахарами, витаминами, аминокислотами (*первичная моча*).

Клубочковая фильтрация обеспечивает интенсивное выведение воды из тела. Например, пресноводные рыбы и круглоротые выделяют в сутки более

300 мл/кг первичной слабоконцентрированной мочи. У млекопитающих скорость клубочковой фильтрации в 10—100 раз выше.

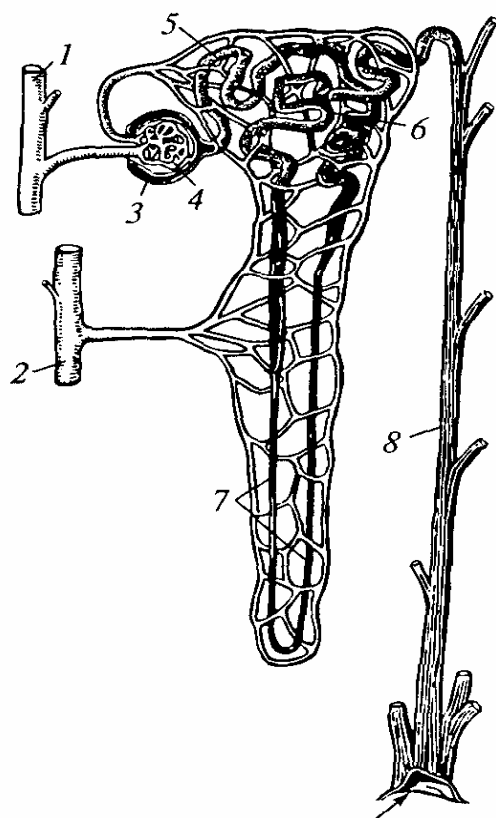
Кровоснабжение почки осуществляет *почечная артерия*. Почечные канальцы оплетены снаружи кровеносными сосудами. У морских и проходных рыб, у земноводных, пресмыкающихся (и некоторых птиц) в сплетении почечных канальцев участвуют и венозные сосуды *воротной системы почек (ренопортальные вены)*, что создает условия для быстрого выведения продуктов обмена у животных с относительно невысоким уровнем минутного объема сердца и интенсивности артериального снабжения почки. Кровь от почек оттекает у низших позвоночных по почечным венам в кардинальные вены, у высших позвоночных — в заднюю полую вену. На рисунке 82 показано кровоснабжение нефрона в туловищной почке при наличии воротного кровообращения. Почечная артериола, выйдя из боуменовой капсулы, объединяется с венозным капилляром, отделившимся от воротной вены почки, и оплетает нефрон.



1 — сосуд от почечной артерии; 2 — боуменова капсула; 3 — клубочек; 4 — извитой каналец; 5 — сосуд от воротной вены почки; 6 — сосуд к почечной вене.

Рисунок 82 - Кровоснабжение нефрона в туловищной почке

У большинства птиц и у всех млекопитающих такой тип воротной системы отсутствует и канальцы оплетены только артериальными сосудами (рисунок 83). Через стенку почечного канальца осуществляется обратное всасывание (реабсорбция). В кровеносную сеть из первичной мочи уходят вещества, нежелательные для потери: вода, сахара, аминокислоты. Кроме того, стенка почечного канальца обладает секреторирующей функцией. Ее клетки дополнительно извлекают из крови и выделяют в него вещества, подлежащие удалению.



Почечная лоханка

1 — почечная артерия; 2 — почечная вена; 3 — боуменова капсула; 4 — сосудистый клубочек; 5 — проксимальный отдел канальца; 6 — дистальный отдел канальца; 7 — петля Генле; 8 — собирательный каналец.

Рисунок 83 - Кровоснабжение нефрона в тазовой почке

Таким способом в просвет канальца поступает *мочевина* (или *мочевая кислота*). Образовавшаяся на выходе из почки вторичная моча выводится из организма. Она представляет собой концентрированный раствор солей и мочевины (мочевой кислоты).

Система органов выделения необходима и для поддержания постоянства внутренней среды организма, которое осуществляется путем водно-солевого обмена.

8.3 Эволюция органов выделения

Органы выделения у животных весьма разнообразны, хотя их функции во многом схожи. Только у кишечнополостных и иглокожих (из беспозвоночных) экскреторные органы не обнаружены. У простейших и губок в этой роли выступают сократительные вакуоли. У червей и моллюсков выделительная система представлена нефридиями, у ракообразных - антеннальными железами. Наконец, у насекомых органами выделения служат мальпигиевы сосуды. Рассмотрим строение и функции этих образований у различных представителей царства животных.

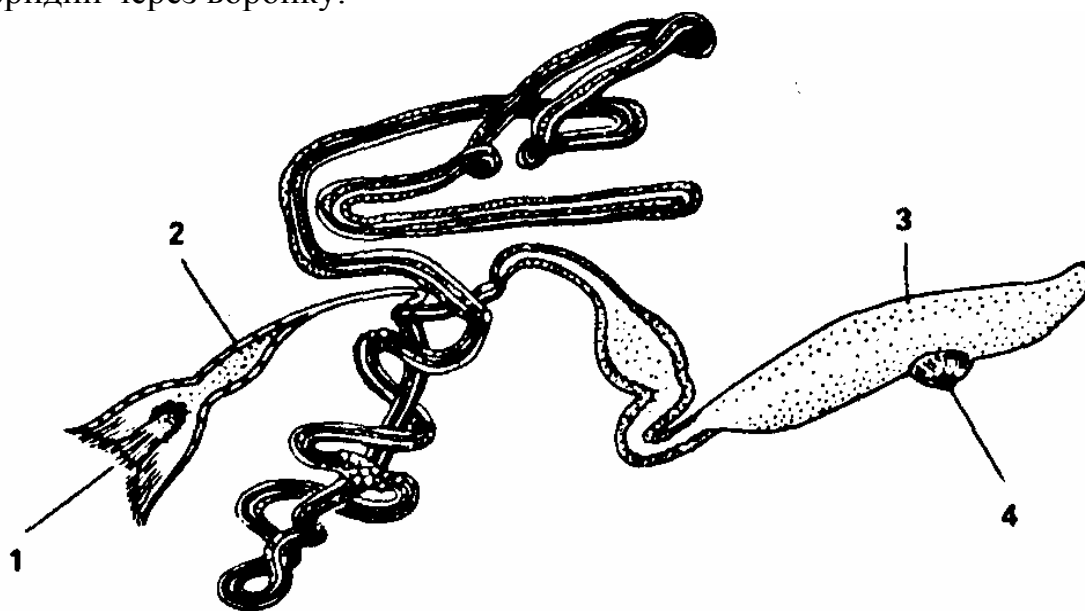
Сократительные, или пульсирующие, вакуоли есть у всех пресноводных простейших. Они, как известно, гиперосмотичны по отношению к среде и

поверхность их проницаема для воды. Поэтому им постоянно приходится выводить ее из организма. При этом утрата растворенных веществ компенсируется путем активного поглощения солей из внешней среды. Изучение функционирования сократительной вакуоли у гигантской амебы показало, что поступление в клетку воды путем осмоса соответствует объему воды, выводимой вакуолью. У многих морских корненожек сократительной вакуоли нет, так как их внутриклеточная жидкость изотонична морской воде.

Кишечнополостные не имеют специальных органов или органелл для выделения, и аммиак, образующийся в процессе обмена, путем диффузии выходит из клеток прямо в воду.

У плоских червей отходы метаболизма в большом количестве выходят в кишечник и выводятся из организма через ротовое отверстие. Однако определенная их часть поступает в систему канальцев-протонефридиев, выполняющих и выделительную, и осморегуляторную функцию. Отдельный протонефридий состоит из множества разветвленных канальцев, заканчивающихся крупными клетками с просветом внутри. В этот просвет выступают реснички, которые колеблются и прогоняют жидкость (воду и конечные продукты обмена, образующиеся в тканях) сначала в мелкие, а затем более крупные канальцы вплоть до выведения жидкости через выделительные отверстия в коже.

У кольчатых червей присутствуют метанефридии (рисунок 84). Для них характерно отсутствие разветвлений и внутренние их концы открываются воронками в полость тела - целом. Жидкость из целома попадает в метанефридии через воронку.



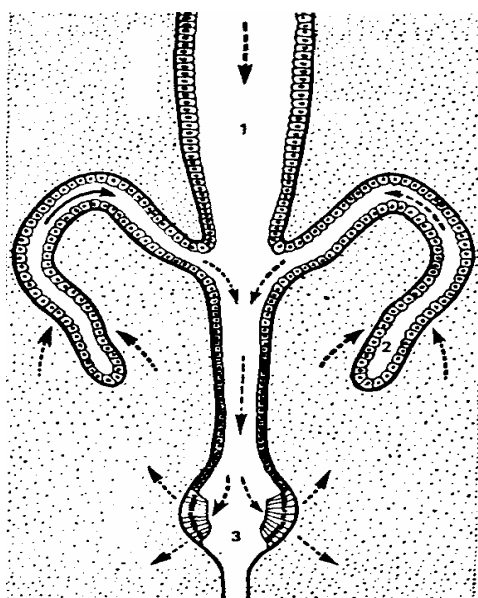
1 - мерцательная воронка; 2 - капсула амебоцита; 3 - пузырек; 4 - мускул-замыкатель выделительной поры.

Рисунок 84 - Метанефридии

По мере прохождения по сильно извитому протоку состав ее изменяется. Когда жидкость входит в нефридий, она изотонична, но в концевых участках

органа из нее извлекаются соли, так что наружу выводится жидкая моча. Поэтому метанефридий работает как фильтрационно-реабсорбционная почка.

Почки моллюсков - это видоизмененные метанефридии. У них первоначальная жидкость образуется путем ультрафильтрации крови. В этой жидкости растворены те же вещества, что и в крови, за исключением белков. И концентрация их сходна. Поэтому в ультрафильтрате есть не только то, что подлежит удалению, но и глюкоза и аминокислоты, которые нужно сохранить. Эти вещества реабсорбируются перед выведением мочи.



1 - средняя кишка, 2 - мальпигиевы сосуды, 3 - задняя кишка.

Рисунок 85 - Мальпигиевы сосуды (стрелками показан ток жидкости)

У ракообразных органом экскреции служат антеннальные, или зеленые, железы. Пара этих желез расположена в голове. Каждая железа состоит из мешка, за которым следуют длинный извитый экскреторный каналец и мочевого пузыря. Выделительное отверстие открывается у основания антенны. Моча в этой железе образуется путем фильтрации и реабсорбции.

Принципиально иной характер носит выделительная система насекомых. Она состоит из трубочек, так называемых мальпигиевых сосудов. У разных насекомых число их сильно варьирует - от двух до нескольких сотен (рисунок 85).

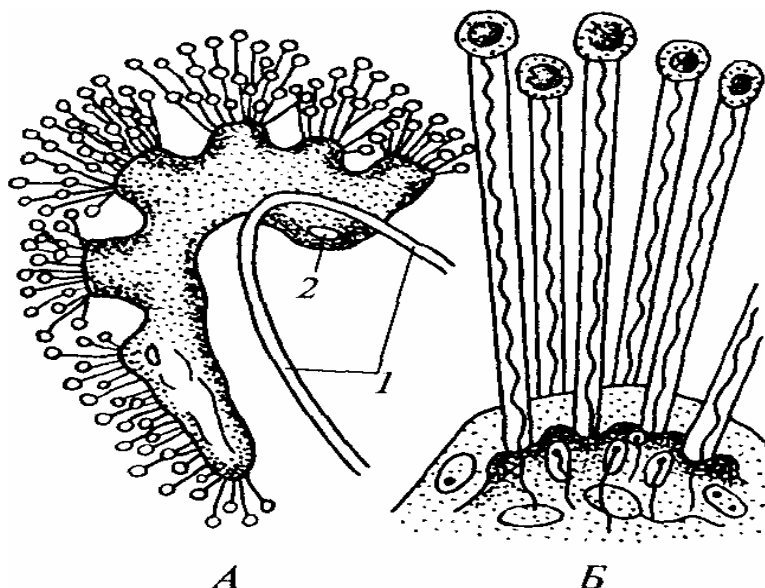
Каждый сосуд открывается в кишечник на границе между средней и задней кишками. Противоположный конец сосуда слепо замкнут и находится в полости тела насекомого. Функционирует мальпигиев сосуд следующим образом. В его просвет активно проникает калий, а за ним под влиянием осмотических сил вода. В результате этого в просвете накапливается много богатой калием жидкости, которая переходит в заднюю кишку. Там растворенные вещества и значительная часть воды реабсорбируются, а мочева кислота, проникшая в жидкость в виде растворимого в воде урата калия, выпадает в осадок. Смесь мочи и непереваренных остатков пищи через прямую кишку выбрасывается наружу. По всей видимости, выделительная система насекомых работает без начальной ультрафильтрации и основана на первичной секреции калия в мальпигиевы сосуды, за которой следует пассивное перемещение воды.

Вода же вместе с растворенными веществами извлекается обратно в задней кишке и специальном приспособлении - ректальном комплексе. Таким образом, экскреция идет без значительной потери воды, что особенно важно для чисто наземных животных.

Организация и функционирование выделительной системы у наиболее примитивных хордовых — ланцетников — близка к кольчатым червям (рисунок 86). Нефридиальные каналцы расположены у них метамерно в

жаберной области, вблизи жаберных щелей. Расширенный конец каждого канальца (нефростом с клетками соленокитами) открывается многочисленными отверстиями в целом, а выводное отверстие — в околожаберную полость. Выводимые продукты азотистого обмена у ланцетника — *аммиак* и *мочевина*.

Некоторым хордовым — оболочникам, пресмыкающимся, как и многим беспозвоночным (нематодам, ракообразным, паукообразным, многоножкам, насекомым), свойственна *выделительная система накопительного типа*. Например, у оболочников, ведущих одиночный образ жизни, на внутренней поверхности мантии образуются мелкие вздутия — *почечные пузырьки*. Это место пожизненного накопления мочевой кислоты, так как во внешнюю среду она не выделяется (у колониальных форм оболочников через жаберные отверстия выводится аммиак). У многих рептилий конечные продукты обмена накапливаются в покровах и сбрасываются при линьке.



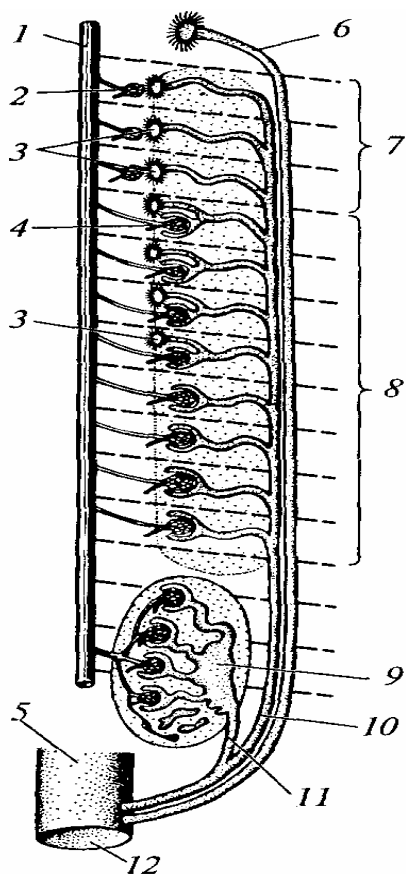
А — целый каналец с многими нефро-стомами и солёнокитами; *Б* — часть стенки выделительного канальца с сидящими на ней солёнокитами; *1* — верхний конец жаберной щели; *2* — отверстие почечного канальца в околожаберную полость.

Рисунок 86 - Нефридии ланцетника

Выделительная система позвоночных организована в специальные органы — *почки*. Они лежат в полости тела и снабжены выводными протоками.

В эмбриогенезе почки формируются в мезодерме зародыша: нефрогенная ткань образуется на границе сомита и боковой пластинки. Там же закладываются и органы размножения. В ходе онто- и филогенеза происходит параллельное развитие, взаимосвязь и взаимообслуживание выделительной и репродуктивной систем, поэтому особенности их организации и функционирования в разных группах позвоночных рассматриваются вместе.

В филогенезе и онтогенезе позвоночных прослеживается последовательная смена трех типов выделительных органов: *пре-почка*, или



1 — спинная аорта; 2 — внешний мальпигиев клубочек; 3 — воронки канальцев головной и туловищной почек; 4 — мальпигиев клубочек в боуменовой капсуле; 5 — задняя кишка; 6 — мюллеров канал; 7 — головная почка; 8 — туловищная почка; 9 — тазовая почка; 10 — проток туловищной почки (вольфов канал); 11 — вторичный мочеточник; 12 — клоака.

Рисунок 87 - Схема последовательного расположения генераций почек

головная, почка — *пронефрос*, первичная, или *туловищная*, почка — *мезонефрос* и *вторичная*, или *тазовая*, почка — *метанефрос* (рисунок 87).

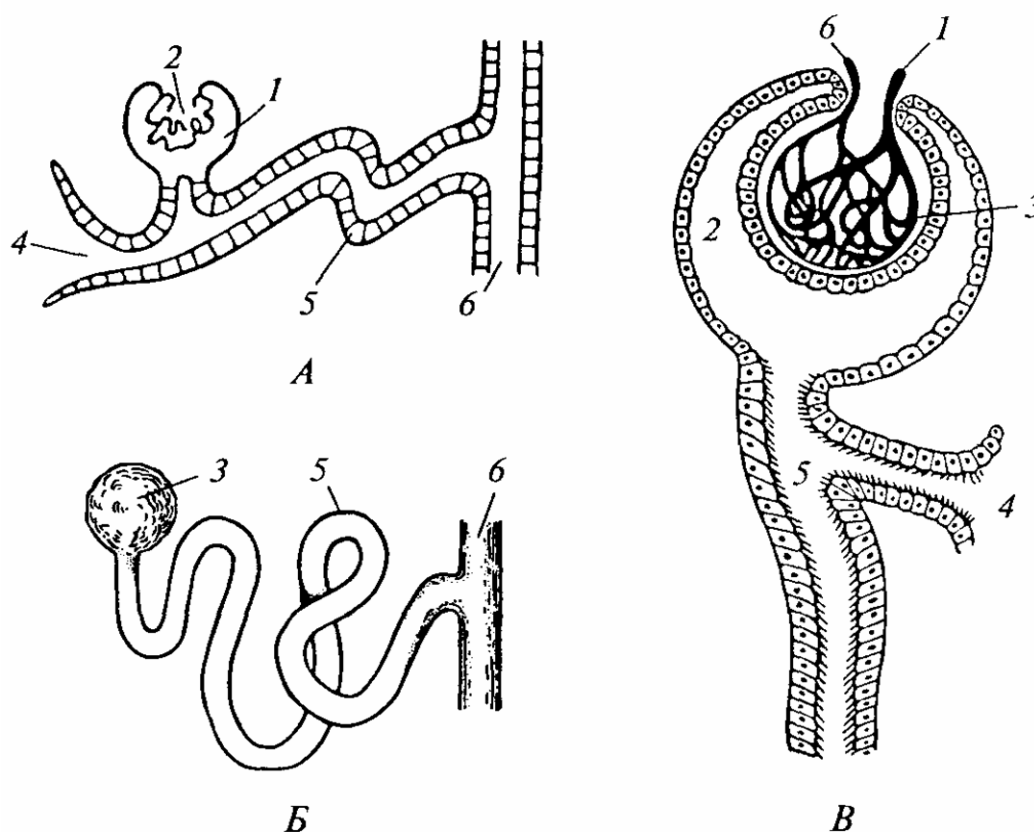
У зародышей низших позвоночных (круглоротых, рыб, амфибий) в начале эмбрионального развития из нефрогенной ткани закладывается *система выделительных канальцев*, которые, как и у взрослого ланцетника, открываются воронками — *нефроспюмами* — в полость тела и служат для непосредственного транспорта продуктов выделения во внешнюю среду. Вблизи воронок у них обнаружены микроскопические вздутия со сплетением кровеносных сосудов — *сосудистые клубочки*. Они участвуют в транспорте продуктов выделения путем их фильтрации из крови. Противоположные концы выделительных трубочек постепенно сливаются в общий выводящий проток. Такой тип выделительного органа носит название *головной почки*, или *предпочки*. Ее выводной проток называют *пронефрическим каналом*. Пронефрос можно назвать почкой лишь условно. Головная почка никогда не бывает компактным органом, а представляет собой совокупность канальцев. Важность ее обязательной закладки состоит именно в обязательном формировании пронефрического канала, предшественника вольфова и мюллерова каналов.

У взрослых круглоротых (миног) головная почка сохраняется, а пронефрические воронки сообщаются у них с окологердечной полостью. У большинства взрослых рыб и амфибий личиночная головная почка исчезает.

На последующих стадиях онтогенеза у низших позвоночных позади пронефрических (головных) закладываются компактные — *первичные*, или *туловищные* (мезонефрические), *почки*. Они и становятся настоящими органами выделения взрослых круглоротых, рыб и амфибий. Частично в

мезонефрических почках сохраняется связь с полостью тела через нефростомы. Одновременно их выделительные каналцы получают продукты, подлежащие выведению из организма, непосредственно из крови.

Кровеносные сосуды в почках образуют сложные сплетения — *сосудистые клубочки*. Они располагаются в воронковидных выростах выделительных канальцев — *боуменовых капсулах*. Сочетание сосудистого клубка и боуменовой капсулы называют *мальпигиевым тельцем* (рисунок 88). Диаметр артерии, входящей в капсулу, больше диаметра выходящей артерии. За счет возникающей при этом разницы давлений кровь фильтруется через стенки капилляров в боуменову капсулу и образует *первичную мочу*. Строение нефронов у разных видов рыб и амфибий отличается. У одних более примитивных наряду с мальпигиевым тельцем сохраняется нефростома, а через нее связь с целомом. У других канальцы начинаются боуменовыми капсулами и выделение идет только из крови.



А — с нефростомой; Б — без нефростомы; В — кровеносные сосуды; 1 — боуменова капсула; 2 — сосудистый клубочек; 3 — мальпигиево тельце; 4 — нефростома; 5 — почечный каналец; 6 — собирательная трубочка.

Рисунок 88 - Схема строения нефронов туловищной почки

При завершении формирования туловищной почки у зародышей рыб и амфибий пронефрическая почка редуцируется, а пронефрический канал расщепляется на два. С одним из них продолжают сообщаться выделительные каналцы мезонефрической почки. Он функционирует как мочеточник и именуется *вольфовым каналом*. Развитие другой части пронефрического канала зависит от половой принадлежности. У самцов она исчезает, у самок

амфибий вольфов канал выводит и мочу, и половые продукты. У самок пути репродуктивной и выделительной систем всегда разделены.

Из сказанного выше следует, что ведущей линией эволюции мезонефрической почки в разных группах первичноводных позвоночных стала концентрация выделительной функции в ее нижней каудальной части. Эта особенность, видимо, реализовалась в дальнейшем в закладке следующего типа почек — *вторичных*, или *тазовых*. Вторичные почки характерны для всех Amniota — настоящих наземных позвоночных.

У зародышей рептилий, птиц и млекопитающих из нефрогенной ткани *последовательно формируются три типа почек. Предпочка (пронефрос)* выводит мочу через пронефрический канал из тела зародыша в самом раннем онтогенезе. *Первичная почка (мезонефрос)* — это орган выделения, функционирующий на протяжении их позднего зародышевого и раннего постнатального состояния. Во взрослом состоянии мезонефрические почки практически исчезают. Их передняя часть сохраняется только у самцов в виде *придатков семенников*, а *вольфовы каналы* превращаются в *семяпроводы*.

Тазовые (метанефрические) почки формируются в результате сильного разрастания почечной ткани в каудальном отделе туловища, где они превращаются в парные компактные утолщенные тела. В поясничном отделе они вдаются в брюшную полость. Мочу из метанефрической почки выводит самостоятельный канал — *мочеточник*. В онтогенезе он отделяется от вольфова канала.

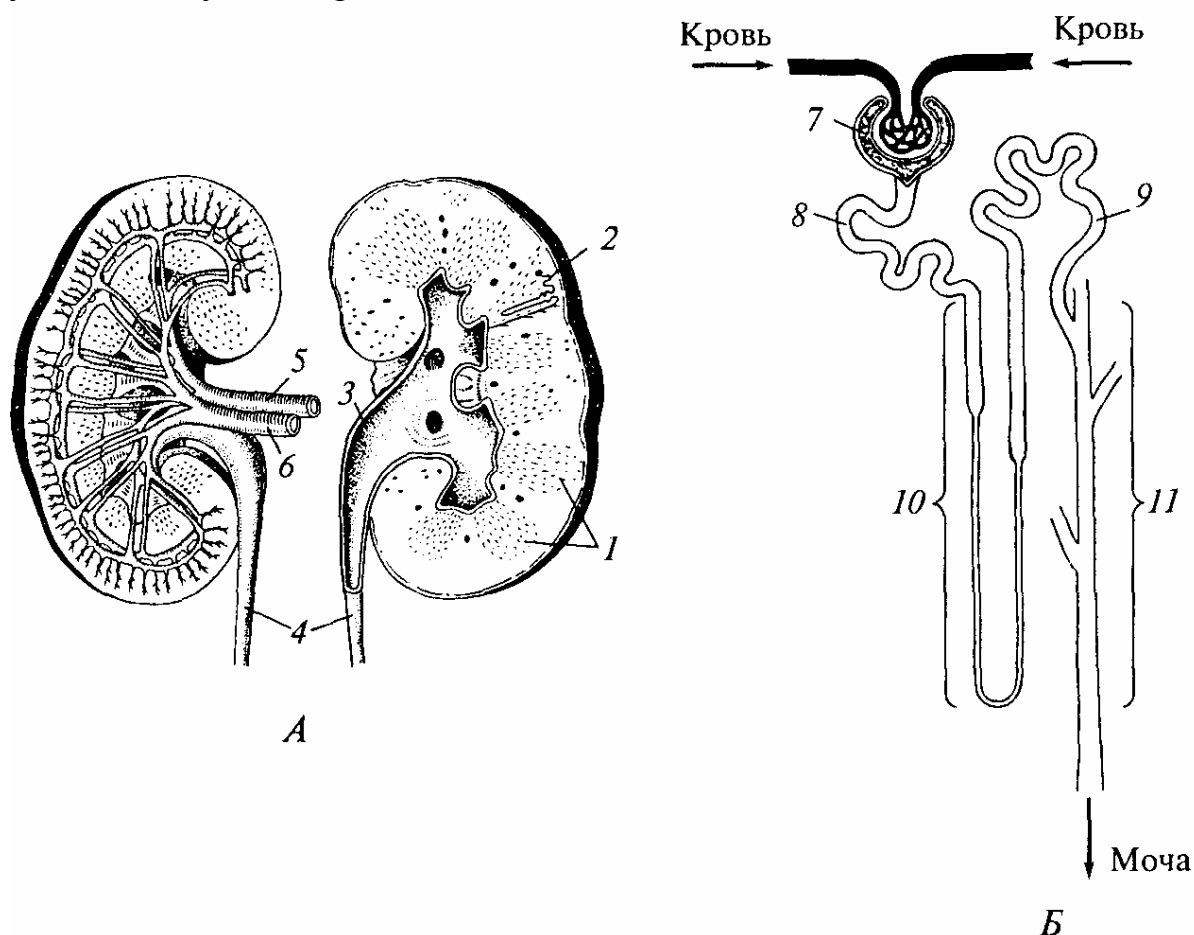
У рептилий тазовые почки состоят из множества мелких долек. Отходящие от каждой дольки почечные каналы — собирательные трубочки — выносят мочу в многочисленные ветви мочеточников, которые сливаются в единый канал. Количество собирательных канальцев в почках разных видов ящериц колеблется от 3 до 30 тыс.

У птиц почки крупные: на их долю приходится около 2 % массы тела. Они распадаются на крупные и более мелкие дольки. Собирательные канальцы в почках птиц еще более многочисленны, чем у рептилий: например, у домашней курицы их число достигает 20 тыс.

Почки млекопитающих — это компактные тела бобовидной или дольчатой формы. Дольчатая форма почек свойственна копытным, хищным, слонам, китам. Число долек в почках крупных китов доходит до нескольких тысяч. Каждая долька сообщается с мочеточником самостоятельным канальцем. Мочеточник образует расширение — *почечную лоханку*. Она подразделена в почке на углубления — *почечные чашечки*. К каждой чашечке из ткани почки сходятся собирательные трубочки, образуя *почечные пирамиды*.

На рис. 90 показано строение бобовидной почки человека. На срезе четко различимы два слоя. Наружный *корковый слой* включает почечные (*мальпигиевы*) тельца и отходящие от них *извитые канальцы*. Внутренний *мозговой слой* содержит *почечные пирамиды* и состоит из собирательных трубочек (канальцев). Количество канальцев в почках у человека исчисляется несколькими миллионами (к примеру, у мыши их около 20 тыс.).

Еще один орган выделительной системы — *мочевой пузырь*. Он по-разному закладывается у позвоночных. Например, у самок хрящевых, двоякодышащих и ганоидных рыб — это расширение сливающихся в каудальной части вольфовых каналов; у самцов — расширения пары выводящих протоков («мочеточников»). У миног и костных рыб мочевой пузырь формируется как вырост зародышевой клоаки, отсутствующей у взрослых особей. Объемистый мочевой пузырь амфибий представляет собой вырост стенки клоаки. Предполагают, что его стенка отчасти может осуществлять у них обратное всасывание воды.



1 — почечные пирамиды; 2 — корковый слой; 3 — почечная лоханка; 4 — мочеточник; 5 — почечная артерия; 6 — почечная вена; 7 — боуменова капсула; 8, 9 — проксимальный и дистальный извитые канальцы соответственно; 10 — петля Генле; 11 — собирательная трубка.

Рисунок 90 - Разрез через почку млекопитающего (А) и схема строения почки (Б)

У рептилий, птиц, млекопитающих в эмбриогенезе функцию мочевого пузыря выполняет аллантоис, который образуется как вырост задней части первичной кишки зародыша. К моменту рождения аллантоис впячивается в тело и из него формируется настоящий мочевой пузырь. У многих рептилий (ящериц, змей, крокодилов) мочевой пузырь вторично утрачен. Отсутствует он и у летающих птиц (есть у нелетающей птицы — африканского страуса). У

яйцекладущих млекопитающих мочевой пузырь — это часть клоаки. Настоящие млекопитающие не имеют клоаки, мочевой пузырь связан у них с нижними отделами мочеточников.

Таким образом, мезодермально развившаяся система органов выделения удаляет из организма вредные продукты белкового обмена: аммиак, мочевины, мочевую кислоту и обеспечивают водно-солевой баланс. Исходной структурной единицей выделительной системы являются нефридиальные канальцы, явственно оформленные у ланцетника. Они составляют основу наиболее примитивной почки позвоночных — предпочки. В эволюционном ряду позвоночных в выделительной системе последовательно сменяются пронефрическая, головная почка (предпочка), первичная, или туловищная (мезонефрическая), и наконец, вторичная, или тазовая (метанефрическая) почка. При этом уменьшается роль нефростом, выделяющих продукты обмена из целомических полостей. У настоящих наземных позвоночных (амниота) фильтрация мочи из крови полностью происходит в мальпигиевых тельцах. Возрастает роль извитых канальцев, обеспечивающих реабсорбцию воды и полезных веществ из первичной мочи и секрецию продуктов азотистого обмена, что окончательно формирует вторичную мочу. У первичноводных позвоночных в моче из продуктов метаболизма преобладает аммиак, у амфибий и млекопитающих — мочевина, у рептилий и птиц — мочевая кислота, отражающие возрастающую необходимость экономии воды в телах представителей указанных групп.

9 Размножение и жизненные циклы. Эмбриогенез. Личиночное развитие и метаморфоз. Репродуктивная система

9.1 Размножение

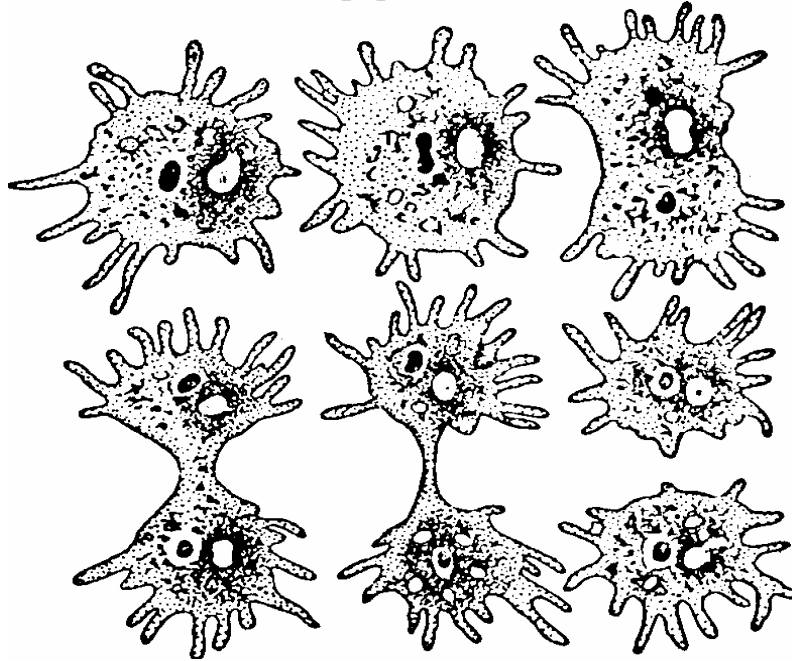
Одной из основных особенностей живых организмов является способность к размножению. Процесс размножения, или воспроизводство новых поколений своего вида, обеспечивает непрерывность существования видов на протяжении миллионов лет. В то же время каждому отдельно взятому организму свойственна определенная продолжительность жизни. В процессе размножения новому поколению передается генетический материал от родителей, что обеспечивает воспроизведение признаков, как родительских особей, так и вида в целом. Сохранение вида может быть достигнуто только в том случае, если каждое поколение будет производить больше потомков, чем было родительских особей, поскольку определенное, а иногда очень значительное число потомков гибнет в результате болезней, или нападения хищников. Это и обуславливает определенную стратегию размножения.

Способы размножения весьма разнообразны. Обычно выделяют *бесполое* и *половое размножение*. Первое, в свою очередь, делят на собственно

бесполое и вегетативное. Хотя, оба вида размножения характеризуются отсутствием полового процесса, природа и происхождение их разные. При собственно бесполом размножении особь развивается из одной клетки, не дифференцированной в половом отношении, а при вегетативном – начало новой особи дают многочисленные зачатки разного происхождения.

Бесполое размножение. Различные виды этого способа характеризуются в первую очередь тем, что осуществляются без участия половых клеток. Это самый древний способ размножения, который часто встречается у простейших. Его иногда называют агамной цитогонией, по предложению известного биолога М. Гартмана (1924).

У простейших такое размножение происходит в виде деления всей особи. Самая обычная его форма – деление надвое, которое называют простым или



бинарным. При этом образуются две идентичные дочерние клетки. Бинарному делению предшествует митоз ядра материнской особи, обособление цитоплазмы вокруг ядер, их расхождение, а затем перешнуровка и отделение дочерних особей (рисунок 91). Бинарное деление наблюдается у амёб, жгутиконосцев и инфузорий. В простейшем случае (у голых амёб) оно происходит в любом

Рисунок 91 - Бесполое размножение амёбы

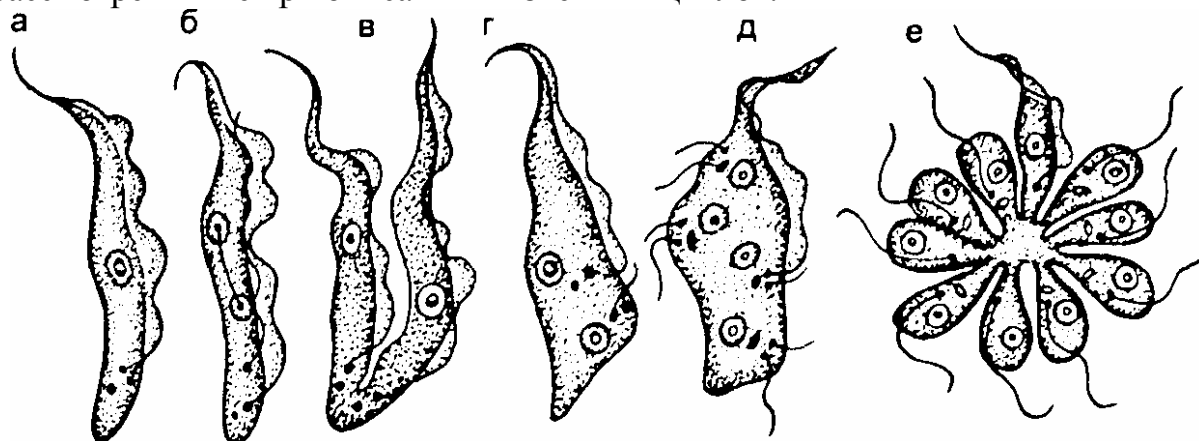
направлении, но у других простейших оно стабильно: жгутиковые делятся в продольном, а инфузории - в поперечном направлении.

Органоиды клетки при бинарном размножении либо разделяются между дочерними особями, либо образуются заново у одной из них, как это бывает со жгутиками и пульсирующими вакуолями. У некоторых простейших деление имеет иной характер.

Ядро клетки-организма делится митотическим путем многократно, а вслед за этим сама клетка разделяется на множество дочерних. Это множественное деление, или *шизогония* (от греч. шизос - распад). Шизогония особенно характерна для представителей класса споровиков. Примером может служить эритроцитарная шизогония малярийного плазмодия в организме человека. В этом случае ядро организма претерпевает серию митозов без распада на особи, а затем, когда число дочерних ядер достигнет определенного количества, следуют обособление цитоплазмы вокруг ядер,

образование клеточной мембраны и одновременный выход множества особей из-под разорвавшейся оболочки материнской клетки. Стадия, на которой происходит множественное деление, называется *шизонтом*. У малярийного плазмодия шизогония приводит к образованию сразу около тысячи дочерних клеток, каждая из которых может проникнуть в эритроцит крови. Такая высокая плодовитость компенсирует большие потери, сопровождающие передачу паразита от одного хозяина к другому. В паразитологии это получило название закона большого числа потомков. У паразитических жгутиконосцев из рода трипаносом наблюдаются оба варианта деления – простое и множественное (рисунок 92).

Особым видом размножения простейших, также бесполого, является образование спор. Оно характерно для представителей того же класса споровиков. *Споры* простейших - это одно- или многоклеточные образования, окруженные плотной оболочкой. С помощью спор организмы распространяются и переживают неблагоприятные условия, так как они отличаются большой устойчивостью. Процесс спорообразования будет рассмотрен ниже при описании жизненных циклов.



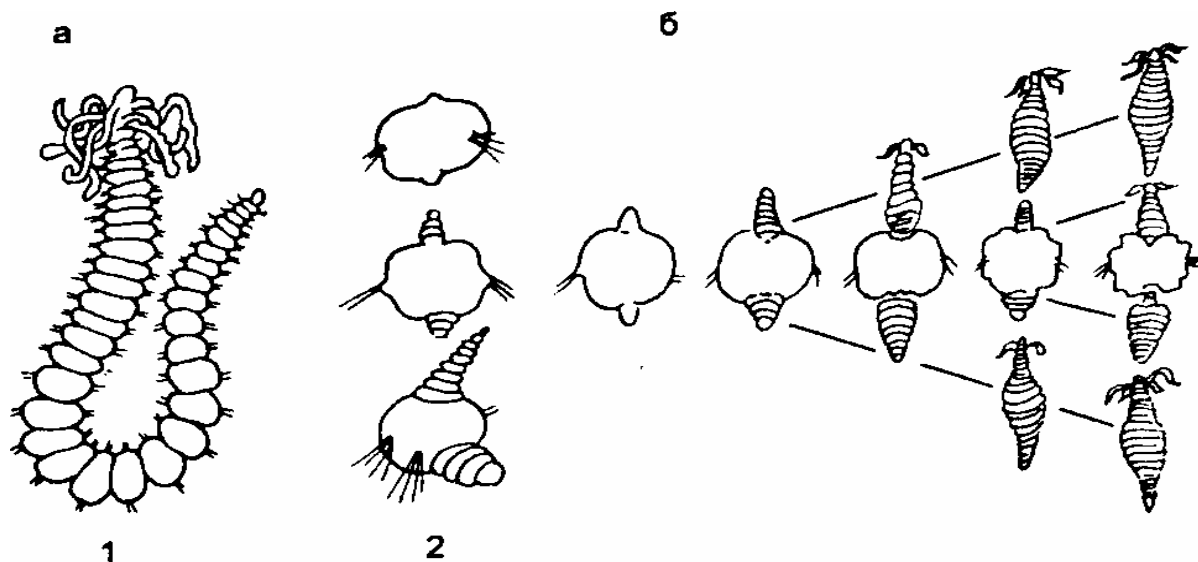
а, б, в - деление надвое; г, д, е – шизогония.

Рисунок 92 - Варианты бесполого размножения трипаносом

Вегетативное размножение. Этот вид размножения сводится к образованию новой особи из части родительской. Он свойствен многоклеточным животным с мягким телом - губкам, кишечнополостным, червям, реже некоторым иглокожим. Формами вегетативного размножения являются почкование и фрагментация.

В наиболее простом случае при *фрагментации* организм разделяется на две части, каждая из которых восстанавливает недостающую. Предпосылкой фрагментации являются способности к регенерации. Так, малощетинковый червь энхитреус при фрагментации делится на две половинки, а затем у передней (головной) части регенерирует задний конец тела, а у задней (хвостовой) - головной. При этом сначала происходит деление, а потом регенерация. Такое деление получило название *архитомии*.

Другой способ фрагментации, который называется *паратомией* или повторным поперечным делением, также наблюдается у кольчатых червей. При этом еще до разделения особи происходят закладка и образование органов, поэтому разделившиеся особи могут сразу приступать к питанию и размножению. Эти типы фрагментации изображены на рисунке 93.



a - начало фрагментации: 1 - взрослая особь до разделения на сегменты; 2 - стадия регенерации, каждый сегмент формирует голову и хвост путем прироста новых сегментов; *б* - образование особей из одного сегмента.

Рисунок 93 - Фрагментация у кольчатого червя

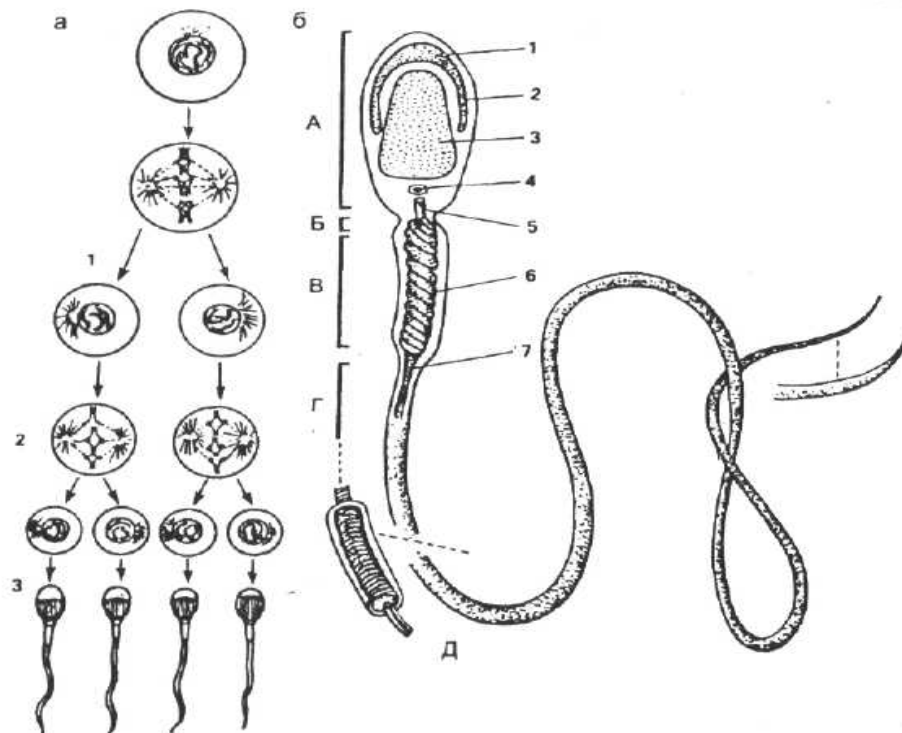
Почкование особенно характерно для губок и кишечнополостных. Так, у пресноводного полипа - гидры примерно на середине тела образуется бугор (почка), который постепенно растет. Почка-это выпячивание стенки тела, в которое входит и полость. Постепенно на вершине почки вырастают щупальца и прорывается рот. Почка при основании отшнуровывается от материнского организма, падает на дно, прикрепляется подошвой к субстрату и переходит к самостоятельной жизни. Если же почка не отрывается от материнской особи, а остается с ней, как это наблюдается у морских гидроидных полипов, то получается комплекс особей, сидящих на общем стволе, т. е. *колония*. Если все ее особи одинаковы по форме и функциям, колонию называют *мономорфной*. В *полиморфных* колониях особи не похожи друг на друга и различаются своими функциями: одни захватывают добычу, у других закладываются половые клетки, и они выполняют функцию размножения и т. д.

В последнее время многие зоологи к бесполому относят и однополое размножение, или партеногенез. Формально это правильно, поскольку при партеногенезе нет основного признака полового размножения - получения генетического материала с участием мужских гамет. Но традиционно большинство ученых относит партеногенез к половому, хотя и не совсем обычному, размножению.

Половое размножение. Для подавляющего большинства животных половое размножение является единственным способом воспроизведения. В этом случае происходит слияние мужской гаметы - сперматозоида с женской яйцеклеткой. Обычно гаметы заметно различаются своими размерами и это различие получило название *анизогамии*. Только у некоторых простейших наблюдается отсутствие морфологической разницы между гаметами (*изогамия*). Но и в этом случае имеются физиологические различия.

У многоклеточных животных половые клетки различаются. В яйцеклетке, кроме ядра, много цитоплазмы со всеми органоидами, присущими клетке, а также желтка, используемого при построении тела зародыша. Сперматозоид (рисунок 94, б) - клетка, приспособленная для движения. Она состоит из головки, в которой помещается ядро с хромосомами, средней части и хвоста, где находятся центриоли и митохондрии. При оплодотворении в яйцеклетку внедряются головка и средняя часть, а хвост отбрасывается. Слияние ядер яйцеклетки и сперматозоида дает ядро зиготы. Это и есть момент оплодотворения.

После него активизируется обмен яйцеклетки и накопленные в желтке углеводы служат донорами энергии для дальнейшего деления яйца.



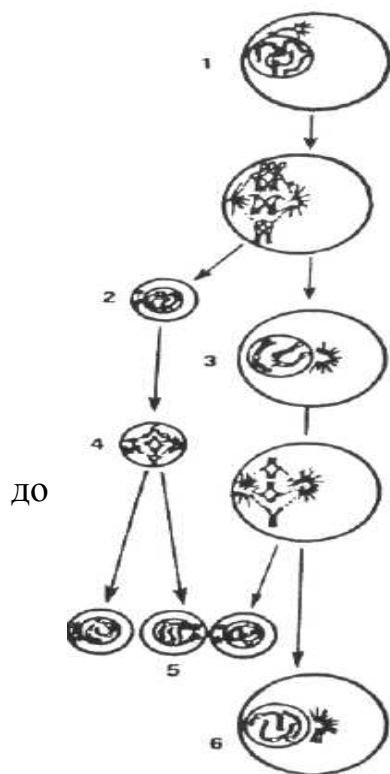
а - схема сперматогенеза, 1 - первый мейоз, 2 - второй мейоз, 3 - сперматозоиды; б - строение сперматозоида; А - головка; Б - шейка; В - средняя часть, Г - хвост, Д - нити; 1 - акросома, 2 - головной чехлик; 3 - ядро; 4, 5 - центриоли; 6 - митохондрия; 7 - нити.

Рисунок 94 - Схема сперматогенеза и организация сперматозоида

Сперматозоиды и яйцеклетки имеют гаплоидный набор хромосом. Этим они и отличаются от соматических, или телесных, клеток, входящих в состав

тканей. Гаплоидность половых клеток достигается в процессе редукционного деления, или мейоза. Развитие половых клеток многоклеточных называют *сперматогенезом* и *оогенезом*. Первоначально половые клетки имеют двойной набор хромосом, т. е. они диплоидны, но после многочисленных митозов наступает редукционное деление и зрелые половые клетки становятся гаплоидными. В регуляции процессов гаметогенеза у беспозвоночных большую роль играет эндокринная система.

На тип полового размножения оказывают влияние многие факторы, но главным из них является характер среды обитания. У большинства водных беспозвоночных яйца и сперматозоиды выделяются в воду, где и происходит оплодотворение: сперматозоиды плывут к яйцам, привлекаемые, вероятно, особыми химическими веществами. При этом многие сперматозоиды погибают еще до встречи с яйцами. Отсюда и высокая плодовитость животных, своего рода "страховой фонд", повышающий шансы на оплодотворение какой-то части яиц. Тем не менее, слияние гамет все же не



до

1 - ооцит первого порядка, 2, 5 - полярные тельца, 3 - ооцит второго порядка (после мейоза); 4 - вторая метафаза митоза, 6 - яйцеклетка.

Рисунок 95 - Схема оогенеза

совсем дело случая, поскольку сперматозоиды и яйца выделяются в одно время и в одном месте (массовый нерест). Это результат брачного поведения взрослых самцов и самок, причем серьезную роль играют химическая (феромональная) стимуляция и синхронизация размножения такими периодическими явлениями, как суточные, лунные и приливо-отливные ритмы. Примером может служить процесс размножения морского многощетинкового червя палоло. Это тихоокеанский массовый вид, который размножения живет на дне, периодически поднимается вверх и роится в поверхностных слоях. Здесь самцы и самки выбрасывают в воду половые продукты - сперматозоиды и яйца, большая часть которых и сливается. Это явление строго периодически и совпадает с определенным временем года и фазами луны.

После наружного оплодотворения из яиц морских беспозвоночных часто развиваются подвижные планктонные личинки, живущие в толще воды и питающиеся фитопланктоном, обычно мелкими водорослями. Это облегчает выживание и расселение, уменьшает конкуренцию из-за пищи и предоставляет потомству разнообразие местообитаний. И все же процесс наружного оплодотворения очень расточителен, поскольку животным приходится производить огромное

количество гамет, чтобы гарантировать развитие немногих зигот. Поэтому в

процессе эволюции животных наружное оплодотворение сменяется наружно-внутренним или внутренним.

Партеногенез. Под термином "партеногенез" подразумевают размножение посредством неоплодотворенных яиц. Выше уже говорилось о том, что его нередко считают разновидностью бесполого размножения, так что вопрос этот дискуссионный. Истинное половое размножение сопровождается перестройкой генетического аппарата потомства, поскольку при оплодотворении гаплоидные наборы хромосом сперматозоида и яйцеклетки, сливаясь, дают диплоидную зиготу, или оплодотворенное яйцо у многоклеточных. Половина наследственного материала происходит от самца, а половина от самки. В случае партеногенеза весь генетический материал потомки получают без участия мужских гамет.

Различают несколько форм партеногенеза: облигатный, при котором яйца способны только к партеногенетическому развитию, и факультативный, когда яйца могут развиваться и посредством партеногенеза, и в результате оплодотворения. В зависимости от пола потомства различают: *амфитокию*, при которой из неоплодотворенных яиц развиваются и самки, и самцы, *аррентокию* - только самцы (например, трутни у пчел) и *телитокию*, - только самки. Партеногенез может сопровождаться и живорождением, например у тлей. Поскольку 99 % беспозвоночных размножается обоеполым путем, возникает вопрос о причинах сохранения партеногенеза и его преимуществах при определенных обстоятельствах. Главное преимущество - это возможность быстрого размножения в течение благоприятного времени года. Так, ветвистоусые рачки-дафнии на определенных стадиях своего жизненного цикла производят только самок. При этом их партеногенетические, так называемые летние, яйца развиваются в выводковой камере материнского организма. Это дает возможность для быстрого роста численности популяции дафний в водоеме в летние месяцы. Только в конце лета, когда плотность популяции достигав пика, появляются самцы, а самки продуцируют другой тип яйца требующих для своего развития оплодотворения. Эти яйца способны перезимовывать благодаря плотной оболочке. Таким образом, у дафний в цикле развития чередуются два поколения - партеногенетическое и обоеполое. Такой же жизненный цикл наблюдается у некоторых насекомых, а именно у тлей. Подобный жизненный цикл можно рассматривать как приспособление к максимальному использованию непостоянных пищевых ресурсов в условиях, когда другие биологические факторы ограничивают размеры тела. Появление же самцов - реакция на изменение окружающих условий: перенаселение, изменение качества пищи или сокращение продолжительности светового дня. Итак, партеногенез сохраняется благодаря тому, что в каждом поколении удваивается число партеногенетических самок: одна единственная особь может основать колонию в новом местообитании. Неудивительно поэтому, что партеногенетические расы встречаются, как правило, на больших высотах в горах, в высоких широтах (например, в тундре), в островных местонахождениях, в сравнительно засушливых местах и, наконец, в

разрушенных местообитаниях. В сложном же биологическом окружении преобладает обоеполое размножение.

В то же время партеногенез не лишен и серьезных недостатков. Главный из них - утрата эволюционного потенциала. Иначе говоря, партеногенетические виды, утратившие самцов, не способны к эволюции. Как известно, движущей силой эволюции является отбор. Он может действовать только в случае появления разнообразного (разнокачественного) потомства. А партеногенетическое потомство - это клон, в котором все особи генетически одинаковы.

9.2 Жизненные циклы

В жизни беспозвоночных животных наблюдается определенная цикличность, обусловленная как внутренними, так и внешними факторами. Жизненный цикл, или цикл развития, представляет собой совокупность всех фаз развития, пройдя которые, начиная от зиготы, организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению. Длительность жизненного цикла определяется числом поколений (генераций), развивающихся в течение года, или числом лет, на протяжении которых осуществляется один жизненный цикл. Жизненный цикл может быть простым или сложным. Первый характеризуется прямым развитием, второй - метаморфозом, или чередованием поколений. Прямое развитие наблюдается, например, у пауков: после оплодотворения самка откладывает яйца, из которых выходят вполне сформировавшиеся, но очень мелкие паучки. Далее следует, рост сопровождаемый линьками, достижение половозрелости и размножение. Личиночных стадий нет, поэтому развитие и называется прямым. Примером цикла развития с метаморфозом служит онтогенез таких насекомых, как бабочки или жуки. Самки после оплодотворения откладывают яйца, из которых выходят личинки, затем следует куколка, из которой через определенное время появляется взрослое насекомое.

В течение жизни особи разных видов животных могут размножаться один или несколько раз в году. Продолжительность их жизни также различна. В связи с этими признаками выделяют мультивольтинные, поливольтинные виды, дающие в году несколько поколений, однолетние виды, живущие ровно один год и размножающиеся либо однократно (массовый нерест), либо в течение нескольких месяцев. Наконец, существуют и многолетние виды, размножающиеся один раз в год (морские звезды), либо один раз в жизни (головоногие моллюски).

Функциональный анализ жизненных циклов свидетельствует об их большом разнообразии. Так, у насекомых, например, можно выделить пять вариантов:

- личинки и взрослые используют сходные ресурсы пищи. На личиночную фазу приходится развитие и дифференцировка, а также

накопление ресурсов. Подобное наблюдается у прямокрылых (кузнечик, саранча);

- личинки и взрослые используют различные пищевые ресурсы. На личиночную фазу приходится развитие и накопление ресурсов. На куколочную - дифференцировка и развитие. На взрослую - накопление ресурсов, их поиск, спаривание и выбор мест для развития потомства. Таков жизненный цикл у падальных мух;

- взрослая фаза живет короткое время и не может накапливать ресурсы. На личиночную фазу приходится развитие и накопление ресурсов, а на взрослую - спаривание и расселение. Примером может служить жизненный цикл бабочек;

- взрослая фаза обеспечивает ресурсами свое потомство. Личинка накапливает ресурсы, а взрослые заняты расселением, поиском и накоплением ресурсов, спариванием, поиском мест для развития будущего потомства и откладкой яиц. Так происходит у дорожных ос;

- функции разделены между кастами. Этот тип жизненного цикла характерен для медоносной пчелы. В семье пчел есть самцы, матки, стерильные рабочие (самки не способные к размножению) и личинки. Функции личинок - использование ресурсов и рост, функции стерильных рабочих - накопление ресурсов, функций матки - спаривание, откладка яиц, расселение и поиск ресурсов. Самцы осуществляют только одну функцию - спаривание.

У других животных имеются свои, характерные для них циклы развития. Так, у книдарий, или кишечнополостных, цикл развития нередко сопровождается чередованием поколений.

Таким образом, размножение, являясь одной из основных особенностей живых организмов, обеспечивает непрерывность существования видов на протяжении миллионов лет. Разнообразие способов размножения - бесполого, вегетативного и полового, а также различные их формы - результат адаптации к условиям существования в различных средах. Определение пола будущего потомства может осуществляться с помощью трех механизмов: материнского, генетического и экологического. В циклах развития, если они сопровождаются метаморфозом, различные фазы выполняют присущие им функции, занимая разные экологические ниши. Сложные циклы развития с чередованием поколений и сменой хозяев свойственны паразитам, независимо от того, к каким классам они относятся.

9.3 Развитие

Все многоклеточные животные проходят в своем развитии несколько периодов. Жизнь начинается с оплодотворенного яйца, возникшего в результате слияния двух гаплоидных гамет. Диплоидная зигота (оплодотворенное яйцо) в дальнейшем развивается во взрослый многоклеточный организм. Ход этого

развития подразделяется на ряд периодов: эмбриональное развитие, или эмбриогенез, ювенильные стадии, взрослое состояние и старость. Первый из периодов - эмбриогенез - в свою очередь включает оплодотворение, возрастание скорости обмена в зиготе и трансляцию материнской РНК (мРНК), дробление, активацию ядра зиготы и транскрипцию новых специфичных для нее мРНК, органогенез и дифференцировку. В период ювенильных стадий выходящая из яйца личинка постепенно или внезапно превращается в сильно отличающееся от нее взрослое животное.

Эмбриональное развитие. Прежде чем рассматривать ход эмбриогенеза, остановимся вкратце на образовании половых клеток (гамет) у многоклеточных животных. Этот процесс носит название сперматогенеза у самцов и оогенеза у самок. *Сперматогенез* протекает быстро вследствие размножения первичных половых клеток. Ядра последних делятся митотически. В результате образуется множество половых клеток-сперматогониев, которые в свою очередь превращаются в сперматоциты первого порядка. Затем следуют мейоз и образование сперматоцитов второго порядка. Каждый из них дает четыре сперматиды. Сперматозоиды образуются в результате дифференцировки сперматид. Форма сперматозоидов может быть различной, но обычно он состоит из головки, шейки, средней части и хвоста. Головка включает акросому и ядро. Благодаря акросоме, которая имеет вид наконечника, частично покрывающего ядро, сперматозоиды проникают в яйцеклетку. Ядро содержит очень плотно упакованные дезоксирибонуклеопротейды (ДНП) в виде гаплоидного набора хромосом. В шейке сперматозоида находятся центриоли, одна из которых стимулирует деление оплодотворенной яйцеклетки. В средней части сконцентрированы митохондрии, обеспечивающие энергетическую и метаболическую активность сперматозоида.

Наконец, хвост позволяет сперматозоидам двигаться в разных средах, но у многих беспозвоночных его может и не быть. Образование яйцеклеток – *оогенез* (рисунок 95) происходит в гонадах (яичниках). В яичниках развиваются оогонии, количество которых растет в результате митотических делений. Оогонии дифференцируются в ооциты первого порядка. После первого мейоза они образуют ооциты второго порядка, а после второго - яйцеклетки. Яйцеклетка растет, увеличивается в размерах, как правило, за счет желтка - основной формы питательного материала в яйце. Оогенез - процесс длительный.

Зрелая яйцеклетка имеет упорядоченную структуру, которая определяет ход эмбриогенеза. В ней различают анимальный и вегетативный полюса, между которыми прослеживается соединяющая их передне-задняя ось. Полярность обычно определяется распределением желтка. Его меньше у анимального полюса и заметно больше у вегетативного. В зависимости от количества и распределения желтка в плазме яйца делятся на несколько типов. В алецитальных яйцах желтка мало или совсем нет. В плазме изолецитальных яиц, которые иногда называют гомолецитальными, он распределен равномерно, а ядро клетки находится в центре. У телолецитальных яиц желтка много и распределен он неравномерно, концентрируясь в вегетативной половине. Наконец, центролецитальные яйца, свойственные насекомым, замечательны тем, что под

их оболочкой располагается слой цитоплазмы, а находящееся в центре ядро также окружено слоем плазмы. Все остальное пространство заполнено желтком. От того, как упорядочено и ориентировано расположение желтка и плазмы, зависит тип дробления и органогенез.

Механизм оплодотворения яйцеклетки сперматозоидами - сложный процесс, включающий следующие этапы:

- физический контакт гамет;
- взаимодействие мембранной поверхности, приводящее к слиянию двух клеток;
- слияние гаплоидных ядер и формирование диплоидного ядра зиготы;
- начало дробления.

Электронно-микроскопические исследования показали, что многие стороны взаимодействия сперматозоида с яйцом у всех животных схожи, поскольку оно включает слияние мембран. Вокруг яйца и сперматозоида также образуется единая оболочка. После проникновения сперматозоида в яйцо и произошло слияние ядер, выделяется студенистая оболочка оплодотворения, препятствующая слиянию яйца с другими сперматозоидами. Непосредственным последствием оплодотворения наряду с прочими является мощная активация обмена яйцеклетки.

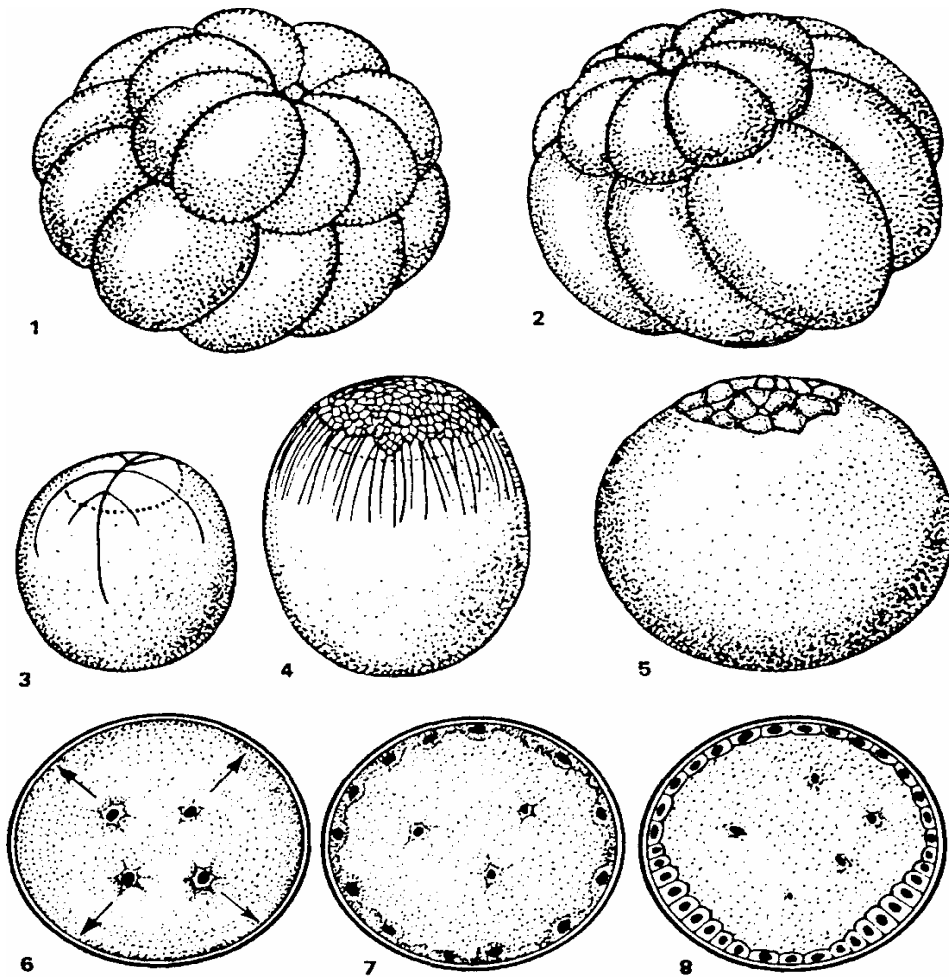
При этом используются накопленные в желтке углеводы и синтезируются различные ферменты из мРНК и рибосом.

После оплодотворения в яйце начинаются быстро следующие друг за другом деления ядра и цитоплазмы. По мере такого дробления эмбриональные клетки, называемые *бластомерами*, становятся мельче (палинотомическое деление). Дробление продолжается до формирования мелкоклеточного зародыша. Типы дробления оплодотворенных яиц обусловлены их строением. Прежде всего дробление может быть полным и частичным (рисунок 96).

При *полном*, или *голобластическом*, *дроблении* вся зигота или яйцеклетка делится на бластомеры, и борозды дробления проникают в самые глубокие части яйца. Иначе говоря, борозды дробления разделяют яйцо на бластомеры полностью. В зависимости от того, какой размер имеют получившиеся бластомеры, дробление может быть равномерным и неравномерным. При равномерном дроблении у гомолецитальных яиц длительное время сохраняется синхронность дробления бластомеров, поэтому они имеют одинаковые размеры и наблюдается удвоение их количества: 2, 4, 8, 16, 32, 64. При неравномерном дроблении синхронность дробления нарушена, так как бедные желтком бластомеры дробятся быстрее бластомеров, богатых желтком. В результате они оказываются разных размеров и последовательного удвоения их количества не происходит.

При *частичном*, или *меробластическом*, *дроблении* борозды не разделяют яйцо полностью, поэтому большая его часть не дробится. Здесь также есть свои варианты. Например, у птиц и рептилий зародыш развивается за счет незначительного количества цитоплазмы, расположенной у анимального

(верхнего) полюса. Остальная часть яйца заполнена желтком и не дробится. Образуется цитоплазматический диск, по которому и проходят борозды дробления.



1,2- полное; 3, 4, 5 - частичное; 6,7, 8- поверхностное.

Рисунок 96 - Типы дробления яиц

Поверхностное дробление характерно для насекомых, имеющих центролецитальные яйца. При этом несколько первых делений ядра, находящегося в центре яйца, происходят без деления цитоплазмы. Затем ядра окружаются небольшим слоем цитоплазмы и как бы всплывают из массы желтка на поверхность, объединяясь там с поверхностным слоем цитоплазмы. В этой зоне и идет образование бластомеров, внутри же остается неразделившийся желток.

В зависимости от расположения бластомеров относительно друг друга выделяют три типа дробления: радиальное, спиральное и билатеральное.

При *радиальном дроблении* два первых деления являются меридиональными, затем следуют экваториальные деления, когда плоскость деления перпендикулярна к плоскостям первых двух делений. В связи с этим четыре бластомера анимального полушария лежат над четырьмя бластомерами вегетативного полушария, что создает радиальную симметрию.

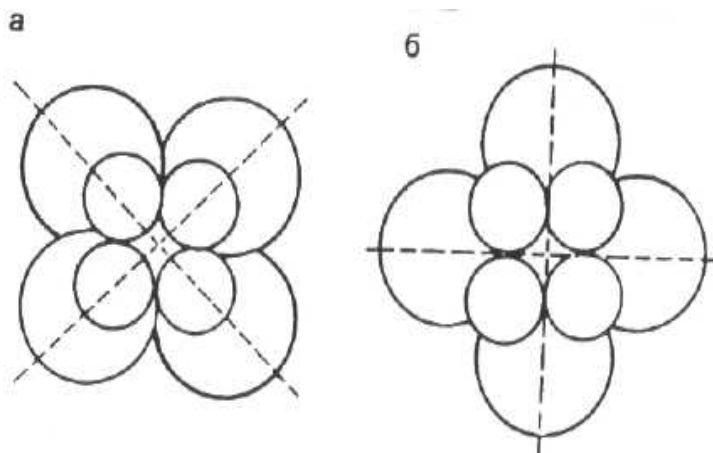


Рисунок 97 - Радиальное (а) и спиральное (б) дробление яиц

При *спиральном дроблении* (рисунок 97) анимальные клетки смещаются по отношению к анимально-вегетативной (передне-задней) оси яйца. Плоскость дробления проходит под углом к ней и к экватору яйца. Оси митотических веретен образуют спирали, и бластомеры как бы чередуются друг с другом. Спиральное дробление характеризуется жесткой упорядоченностью, что позволяет проследить дальнейшую судьбу бластомеров, вернее, их производных. После первых двух дроблений образуются четыре бластомера *A, B, C* и *D*. Последующие деления дают бластомеры меньшего размера (микромеры), *1a, 1b, 1c* и *1d*. Следующие микромеры обозначают *2a, 2b, 2d* и т. д. Установлено, что у ряда животных, дробление яиц которых осуществляется по спиральному типу, вся эктодерма происходит от трех квартетов микромеров, отделяющихся от первых четырех бластомеров в ходе последовательных этапов дробления.

Билатеральным называют дробление, при котором каждый бластомер правой половины бластулы соответствует подобному бластомеру левой половины.

Характер дробления яиц большинства животных, во время которого происходит и разделение крупного яйца на все более мелкие клетки (палинтомия), точно предопределен (детерминирован) с начала первого митоза.

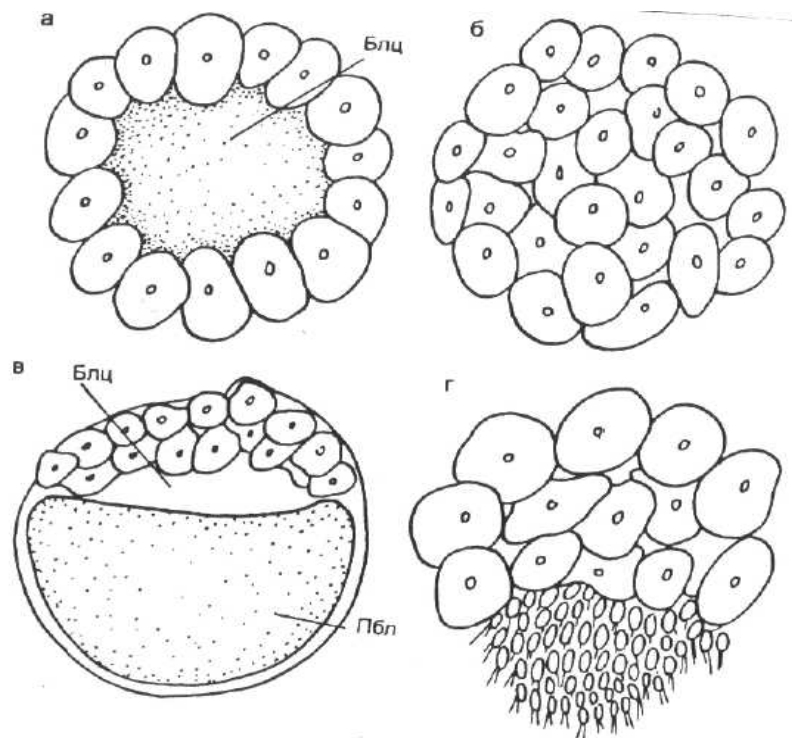
Многим группам беспозвоночных животных, таким, в частности, как немертины, кольчатые черви, моллюски, присуще спиральное дробление. Иногда высказывается мнение, что такой тип дробления является признаком филогенетического родства между ними. С уверенностью можно утверждать только то, что распространение спирального дробления в нескольких типах говорит лишь о том, что это - консервативный признак. Радиальное дробление яиц свойственно таким группам животных, как иглокожие. У морского ежа даже на стадии 64 бластомеров идентифицировать отдельные из них невозможно, так как первые этапы дробления дают одинаковые клетки.

Различные типы дробления в конечном итоге приводят к развитию однослойного зародыша - *бластулы*. Поскольку дробление идет по-разному, строение бластул неодинаково. В начальных стадиях дробления зиготы образуются так называемые *морулы*, которые представляют собой плотные

шары, состоящие из тесно сближенных бластомеров и не имеющие внутренней полости. Такова, к примеру, морула гидроидных полипов.

В других случаях уже на ранних этапах дробления между округлыми мибластомерами появляется щель, постепенно увеличивающаяся и превращающаяся в полость бластулы - *бластоцель*, или первичную полость зародыша. Стенка такой бластулы - *бластодерма* - состоит из одного слоя клеток (бластомеров). Иными словами, такая бластула имеет вид полого шара и называется *целобластулой* (рисунок 98).

При поверхностном дроблении бластоцель заполнена желтком. Такие бластулы называют *перибластулами*. При дроблении телolecитальных яиц в конце развития бластулы образуется многорядная бластодерма, а бластомеры на анимальном и вегетативном полюсах заметно различаются своими размерами. Если эти различия очень резки, то такая бластула именуется *амфибластулой*. Деление яйцеклетки приводит к тому, что клеточные ядра попадают в различные области цитоплазмы. Последние же сильно различаются между собой как количественно, так и качественно. Поэтому бластомеры в разной степени обеспечены запасными питательными веществами, находящимися в анимальной и вегетативной областях, митохондриями, рибосомами и т. д. Особое значение имеют структуры и соединения, закономерно распределенные в кортексе (поверхностном слое) яйца. Все это имеет решающее значение при дальнейшей дифференцировке клеточных систем. Так, только определенные бластомеры дадут в конечном итоге первичные половые клетки.



а- целобластула, б – морула, в – перибластула, г – амфибластула, Блц – бластоцель, Пбл – перибласт (желточные клетки).

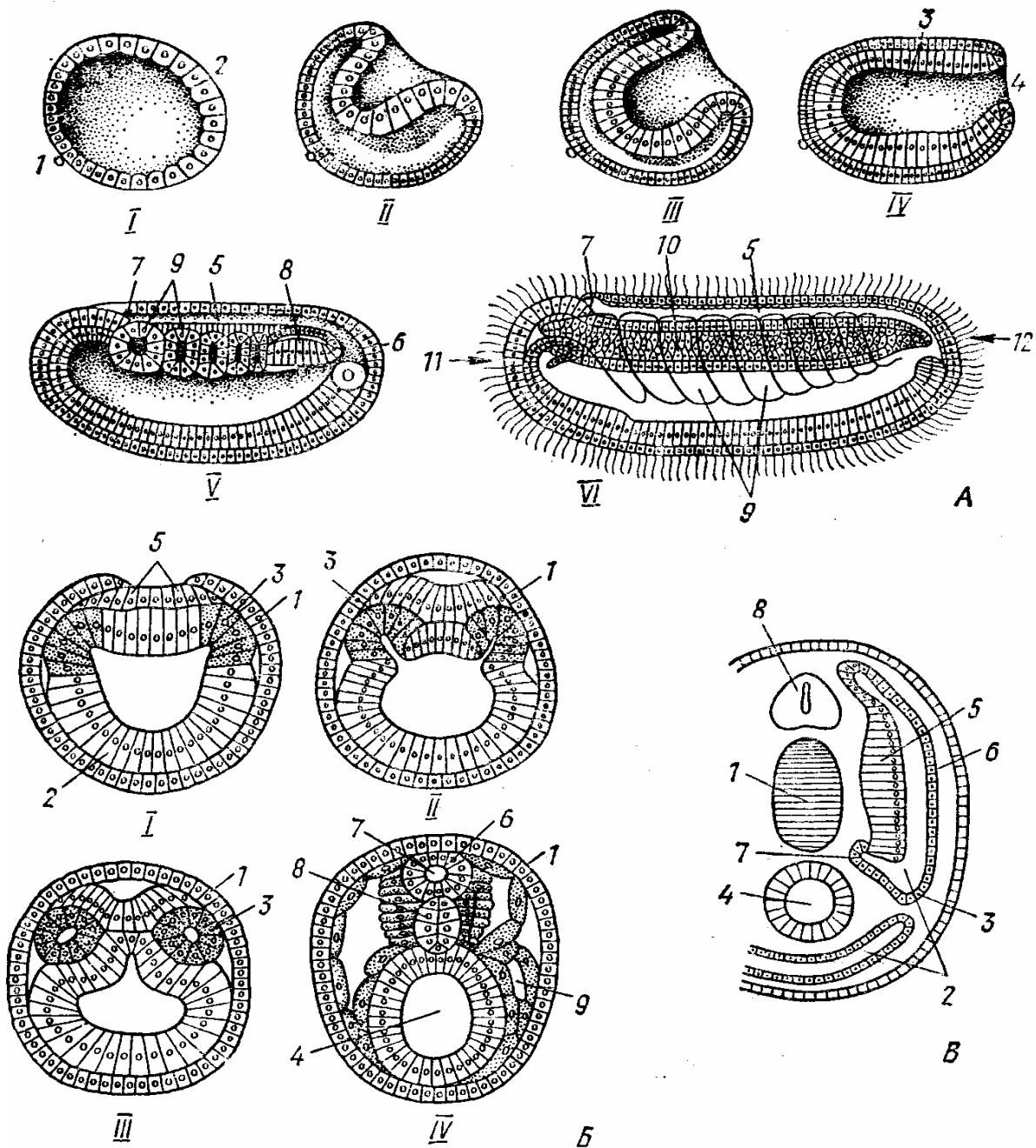
Рисунок 98 - Типы бластул

Следующая стадия эмбриогенеза называется *гастроулой*, а процесс ее образования – *гастроуляцией* (рисунок 99). Бластула, как однослойный зародыш, еще не дифференцирована на зародышевые листки, или пласты клеток. Зародыш только тогда приобретает признаки многоклеточного животного, когда его тело разделяется на наружный и внутренний зародышевые листки – *экто-* и *энтодерму*. Эктодерма образует первичный покров тела. Энтодерма дает первичную кишку.

Понятие зародышевого листка было введено знаменитым ученым-естествоиспытателем Карлом Бэрм, который открыл зародышевые листки у куриного эмбриона. Он показал, что у всех позвоночных образование определенных органов можно связать с тремя зародышевыми листками. Эктодерма образует эпидермис и его производные, такие, как волосы, перья, а также нервную систему и чувствительный эпителий. Из энтодермы возникают кишечник и связанные с ним органы, например печень и легкие. Третий зародышевый листок – *мезодерма*, о которой речь пойдет ниже, образует мускулатуру, скелет, выделительную систему и часть половых желез. Впоследствии было доказано, что теория зародышевых листков вполне приложима и к развитию беспозвоночных, являясь, таким образом, универсальной. Конечно, зародышевые листки в действительности не являются строго специализированными, так как границы между ними могут нарушаться за счет широких потенциальных возможностей клеток в ходе индивидуального развития. Вместе с тем основное положение теории зародышевых листков, согласно которой основной план строения многоклеточных животных согласуется с двумя-тремя малодифференцированными зачатками, указывающими на филогенетическую общность этих животных, вполне не оправданно. Итак, зародыш приобретает метаклеточный уровень развития тогда, когда его тело делится на *экто-* и *энтодерму*. Такое разделение достигается в процессе *гастроуляции*.

Существует несколько способов образования двухслойного зародыша – *гастроулы*. Наиболее простой путь – *иммиграция* (вползание) части клеток из поверхностного слоя в полость бластулы, размножение их там и заполнение всей бластоцели беспорядочно расположенной массой. Наружный слой клеток представляет собой *эктодерму*, а внутренний – *энтодерму* (рисунок 29). У многих низших многоклеточных за счет внутреннего слоя образуются две основные структуры: эпителий средней кишки (собственно *энтодерма*) и окружающие ее ткани, составляющие третий зародышевый листок, или *мезодерму*. Эти два слоя (*энто-* и *мезодерма*), по предложению И. И. Мечникова, называют *фагоцитобластом*, тогда как *эктодерму* – *кинобластом*. Функции этих слоев различны. У менее примитивных животных *гастроула* образуется не вползанием клеток в бластоцель, а вворачиванием наружного эпителия, после чего ввернувшаяся часть становится *энтодермой*. Этот процесс носит название *инвагинации*. Если после дробления яйца получается не полый шар, а *морула*, то двухслойность достигается путем *деламинации* (расщепления).

Сущность деламинации заключается в том, что наружные клетки превращаются в эпителий, а внутренние остаются энтодермой.



A — продольные разрезы. *I* — бластула, *II—IV* — гастрюляция, *V—VI* — образование мезодермы, хорды и нервной системы: *1* — анимальный и *2* — вегетативный полюса, *3* — гастральная полость, *4* — гастропор, *5* — нервный канал, *6* — нейро-кишечный канал, *7* — невропор, *8* — складка мезодермы, *9* — целомические мешки, *10* — хорда, *11* — будущий рот, *12* — будущий задний проход; *Б* — поперечные разрезы: *1* — эктодерма, *2* — энтодерма, *3* — мезодерма, *4* — полость кишечника, *5* — нервная пластинка, *6* — нервная трубка, *7* — невроцель, *8* — хорда, *9* — целом (вторичная полость тела); *В* — поперечный разрез через личинку: *1* — хорда, *2* — целом, *3* — гонотом, *4* — кишка, *5* — миотом, *6* — кожный листок, *7* — склеротом, *8* — нервная трубка.

Рисунок 99 - Эмбриональное развитие хордовых животных (на примере ланцетника)

Еще один способ образования двухслойного зародыша получил название *эпиболлии* или обрастания. Эпиболлия наблюдается в случае богатых желтком яиц, когда будущие клетки энтодермы оказываются внутри за счет обрастания их клетками анимального полюса.

Эмбриологи и эволюционисты придают большое значение процессам, превращающим одноклеточное оплодотворенное яйцо (зиготу) в многоклеточный двухслойный зародыш. По теории И. И. Мечникова многоклеточные возникли из шарообразных колоний простейших. Отдельные особи такой колонии, захватив пищу, уходили переваривать ее в полость колонии, возвращаясь потом назад. Со временем произошло разделение клеток на питающие и двигательные, снабженные жгутиками. Колония перестала быть полым шаром, поскольку внутри всегда находились питательные клетки, образуя фагоцитобласт. Такое строение многоклеточных Мечников назвал *паренхимой*. Паренхима-это гипотетическое первичное многоклеточное животное.

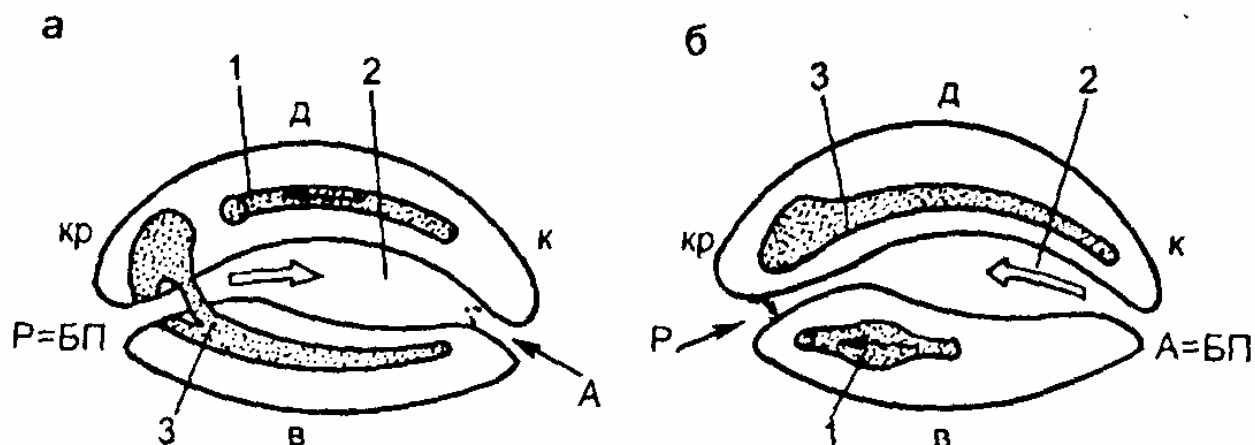
С другой стороны, не менее известный зоолог Э. Геккель, опять-таки исходя из наблюдаемых процессов, происходящих в развивающемся яйце, предположил, что первичное двухслойное животное произошло путем инвагинации в определенном месте колонии-шара простейших. Это гипотетическое животное Геккель назвал *гастреей*.

Что первично - иммиграция или инвагинация - решить сложно. Но следует иметь в виду общее правило: если в одном организме какой-то процесс происходит путем движения отдельных клеток, а в другом - изгибания эпителиальных слоев, первый организм по этому признаку примитивнее второго. Дело в том, что инвагинация требует, чтобы в организме уже были регуляторные механизмы, обеспечивающие дружное, координированное поведение вворачивающихся клеток.

Двухслойный зародыш на вегетативном полюсе образует первичный рот, или *бластопор*, ведущий в полость первичной кишки. В зависимости от положения первичного рта среди билатерально симметричных животных различают две основные группы: *первично-* и *вторичноротых*. У первичноротых бластопор превращается в ротовое отверстие животного, тогда как анальное отверстие возникает из вторично прогнувшейся эктодермы, соединяющейся с задней областью энтодермальной кишки (рисунок 100, *а*). У вторичноротых же первичный рот преобразуется в анальное отверстие, а в головной области в виде эктодермального впячивания заново образуется ротовое отверстие (рисунок 100, *б*).

Таким образом, основные процессы, происходящие на этом этапе эмбриогенеза, - это существенные перемещения клеток относительно друг друга (*морфогенетические движения*). В результате появляется зародыш, имеющий сложное анатомическое строение.

За гастрულიей следует период, когда продолжают и деление клеток и морфогенетические движения. В это время важны процессы клеточной дифференцировки и органогенеза. У представителей разных типов животных они сильно различаются.



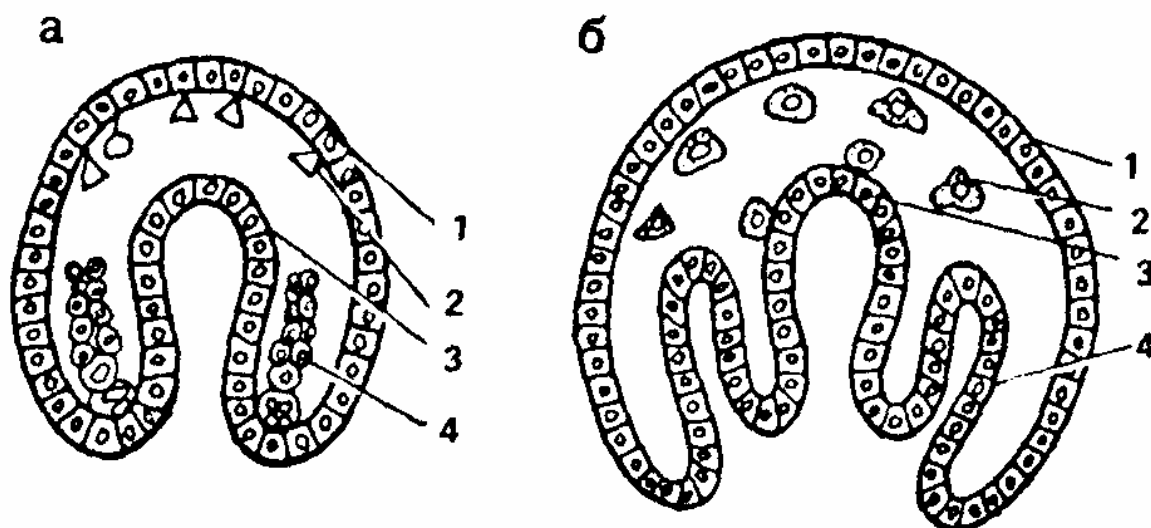
А - анальное отверстие, *БП* - первичный рот (бластопор); *К* - каудальный (задний конец); *кр* - краниальный (передний) конец, *в* - вентральная сторона; *д* - дорсальная сторона; *1* - сердце; *2* - кишки; *3* - ЦНС. Светлые стрелки указывают направление инвагинации первичной кишки; черные - направление вторичной инвагинации эктодермы (*А* - продуктеума, *К* - стомодеума).

Рисунок 100 - Схема плана строения первичноротых (а) и вторичноротых (б)

Важным моментом эмбриогенеза является образование вторичной полости тела или целома (рисунок 101). *Целом* - это полость тела, выстланная собственным эпителием. Он занимает все промежутки между органами и представляет собой тонкостенный мешок. Целом - имеет собственные протоки - целопродукты, открывающиеся наружу. В эмбриогенезе беспозвоночных (кроме иглокожих и погонофор) целом закладывается как парная кучка мезодермальных клеток - *телобластов*, расположенных по бокам кишечника личинки.

Увеличение числа клеток превращает эти кучки в пузырьки, увеличивающиеся в своем объеме. Стенки пузырьков образованы целомическим эпителием или целотелием, а полость пузырька есть вторичная полость тела, или целом.

У вторичноротых, к которым относятся иглокожие, погонофоры и все хордовые, целом формируется *энтероцельно*. Стенка кишечника зародыша образует карманообразные выпячивания, которые в конце концов отшнуровываются, замыкаются в пузырьки и располагаются рядом с кишкой. В дальнейшем они разрастаются, образуя полость.



а - телобластический способ, *б* - энтероцельный способ; 1 - эктодерма; 2 - мезенхима; 3 - энтодерма; 4 – телобласт. Рисунок 101 - Образование вторичной полости тела (целома).

Целом - важный орган животных. В простейших случаях он функционирует как полость гонад, поскольку в его стенках залегают половые железы. Часть целома представляет собой околосердечную сумку - перикардий, чаще же целом образует общую полость тела, в которой циркулирует жидкость. Это создает гидростатическое давление, помогая сохранять форму и выполнять организму ту или иную работу (при перекачке жидкости из одного конца тела в другой), например рытье. Наконец, целомическая жидкость несет и распределительные функции: В нее попадают продукты пищеварения, диффундирующие через стенку кишки, сюда же поступают продукты метаболизма и т. д.

Образование различных органов или их зачатков в процессе эмбрионального развития - органогенеза - происходит в результате морфогенетических движений слоев эпителиальных клеток либо рыхло расположенных клеток мезенхимы (предшественника мезодермы).

Эмбриональный период развития заканчивается выходом личинки (при развитии с метаморфозом) или рождением молодого животного, если развитие прямое.

Остановимся еще на одной стороне эмбриогенеза. Развитие зародышей с начала XX в. стали изучать экспериментаторы. В частности были исследованы возможности нормального развития изолированных клеток (бластомеров) зародышей беспозвоночных. Объектом изучения и экспериментов стали дробящиеся яйца морского ежа. У этого животного на стадии четырех клеток каждый из бластомеров, будучи изолированным, давал целую и совершенно нормальную личинку. Такое развитие называли *регуляционным*. В других случаях эмбрионы, развивающиеся из каждого бластомера на четырехклеточной стадии, были неполноценными. Такое развитие получило название *мозаичного*.

На основании этих экспериментов был сделан вывод о том, что отдельные клетки наследуют особый тип цитоплазмы, определяющий их дальнейшее развитие. Судьба же отдельных бластомеров выясняется при их мечении и составлении карты зачатков на бластуле. Однако ход развития в сильной степени зависит также от взаимодействия между клетками в развивающемся зародыше. Удаление клеток приводит к формированию неполноценной личинки или взрослого организма, поскольку каждая клетка отвечает за развитие определенного органа или части тела. Так, у дробящегося яйца морского ежа 2-й бластомер анимального полюса ответственен за формирование передней кишки, 1-й бластомер вегетативного полюса - за образование эктодермы, 2-й бластомер того же полюса - за формирование средней кишки и целома и т. д.

9.4 Личиночное развитие и метаморфоз

Жизненный цикл многих беспозвоночных характеризуется тем, что эмбриональное развитие ведет к появлению личинок, которые отличаются от взрослых своим строением и образом жизни. С позиций экологии это можно трактовать как расхождение (дивергенцию) экологических ниш, занимаемых ювенильной и взрослой стадиями. Наиболее типично это для морских беспозвоночных и таких наземных животных как насекомые. Подобное развитие требует достаточно резкого перехода от одного образа жизни к другому, а, следовательно, и перестройки организации. Совокупность процессов, ведущих от личиночной организации к взрослой форме, называется *метаморфозом*.

Эта фаза (стадия), как правило, неподвижна, совсем не питается, но перестройка организма при этом - самая кардинальная. Личиночные, или как их еще называют, провизорные органы, исчезают и образуются органы, присущие взрослому организму. Только после полного окончания перестройки из куколки выходит имаго. Личинка - это питающая стадия, а имаго - расселительная и размножающаяся.

У голометаболических насекомых еще в период раннего эмбриогенеза закладываются группы недифференцированных клеток, которые называются *имагинальными дисками*. В течение всей личиночной жизни эти группы клеток остаются в неизменном состоянии и только в куколочном периоде начинают оформляться в органы и структуры, свойственные взрослой стадии. Экспериментальным путем было показано, что клетки имагинального диска детерминированы с самого начала, превращаясь во время метаморфоза в усик, крыло, ногу и т. д. Пересадка дисков в личинку последнего возраста (перед окукливанием) дает дополнительную, но строго определенную структуру. Для модельных видов насекомых, таких как дрозофила, мясная муха, бабочка, составлены карты имагинальных дисков. Развитие структур из имагинальных дисков регулируется гормонами, так же как и весь процесс метаморфоза.

Регенерация. Под *регенерацией* подразумевается способность к восстановлению утраченных частей тела за счет компенсационного роста и дифференцировки. При этом новые клетки могут происходить как из недифференцированных тотипотентных клеток, так и из уже дифференцированных путем их дедифференцировки. У гидры восстановление утраченных участков тела идет за счет интерстициальных клеток (необластов), имеющих неограниченную потенцию к развитию.

Способность к регенерации хорошо выражена у беспозвоночных с мягкими покровами - книдарий (классические опыты проводились на гидре), ресничных и кольчатых червей и у некоторых иглокожих. У ряда животных наблюдается способность к восстановлению целого организма из его части. Так, у морских звезд отдельные лучи могут целиком достраивать центральный диск и остальные лучи. В целом регенерационные способности хорошо выражены у животных с низкой организацией, а с ее повышением они падают.

Между регенерацией частей тела и размножением имеется прямая связь. Уже говорилось о фрагментации и последующем восстановлении недостающих частей тела. В этих случаях регенерация является обязательным условием бесполого размножения. Но и у животных, обычно размножающихся половым способом, в жизненном цикле есть место регенерации. У некоторых морских полихет (нерейд), размножающихся один раз, тело разделяется на заднюю плодущую (эпитокную) часть и переднюю (атокную), в которой гонады не развиваются. После фрагментации передняя часть регенерирует задние сегменты, а задняя - новую голову. Но чаще регенеративные способности после достижения половозрелое подавляются эндокринным механизмом. Дело в том, что секреция гормона мозга, активно выделяющегося у неполовозрелой особи и вызывающего регенерацию хвостовой части, по мере полового созревания уменьшается. Уменьшение концентрации гормона в крови или в полостной жидкости способствует завершению гаметогенеза и вызывает изменения в строении половой системы. Поэтому половозрелые черви не способны восстанавливать утраченные задние сегменты и погибают после выделения гамет в воду. Эндокринный контроль развития будет рассмотрен подробно в разделе, посвященном системам контроля.

Старение и смерть. Сроки индивидуальной жизни животных чрезвычайно разнообразны - от нескольких часов у насекомых-поденок до 30 лет у самок муравьев. Но большинство беспозвоночных относится к короткоживущим животным. Естественная смерть индивида - явление, вызванное у многоклеточных животных отделением соматических клеток от половых, которые называют клетками зародышевого пути. У многих животных гибель генетически запрограммирована сразу же по завершении репродуктивного цикла. Обычно самцы умирают после спаривания, а самки - после откладки яиц или рождения потомства. Подобное явление наблюдается у кольчатых червей, пауков и насекомых.

У многократно размножающихся животных наблюдается постепенное старение, предшествующее смерти. Явления, сопутствующие старению, лучше изучены на млекопитающих. Можно предположить, что у всех животных старение означает нарушение динамического равновесия (гомеостаза) в организме в результате накопления необратимых изменений. Скорее всего, это происходит вследствие поражения каких-то частей клетки, нарушающих ход белкового синтеза. Процессам старения способствуют соматические мутации. В тканях с возрастом увеличивается число хромосомных aberrаций. Нервные клетки, которые уже на ювенильных стадиях утрачивают способность к делению, первыми подвергаются процессу старения.

Таким образом, процесс развития начинается с дробления оплодотворенного яйца и заканчивается формированием взрослого организма. Он включает эмбриональное (зародышевое) развитие и постэмбриональные стадии. Развитие может быть прямым или сопровождаться метаморфозом. В процессе эволюции развитие сопровождалось усложнением организации и приспособлением организмов к окружающей их среде. В целом это является отражением биологического прогресса.

9.5 Изменения в половой системе в эволюционном ряду хордовых

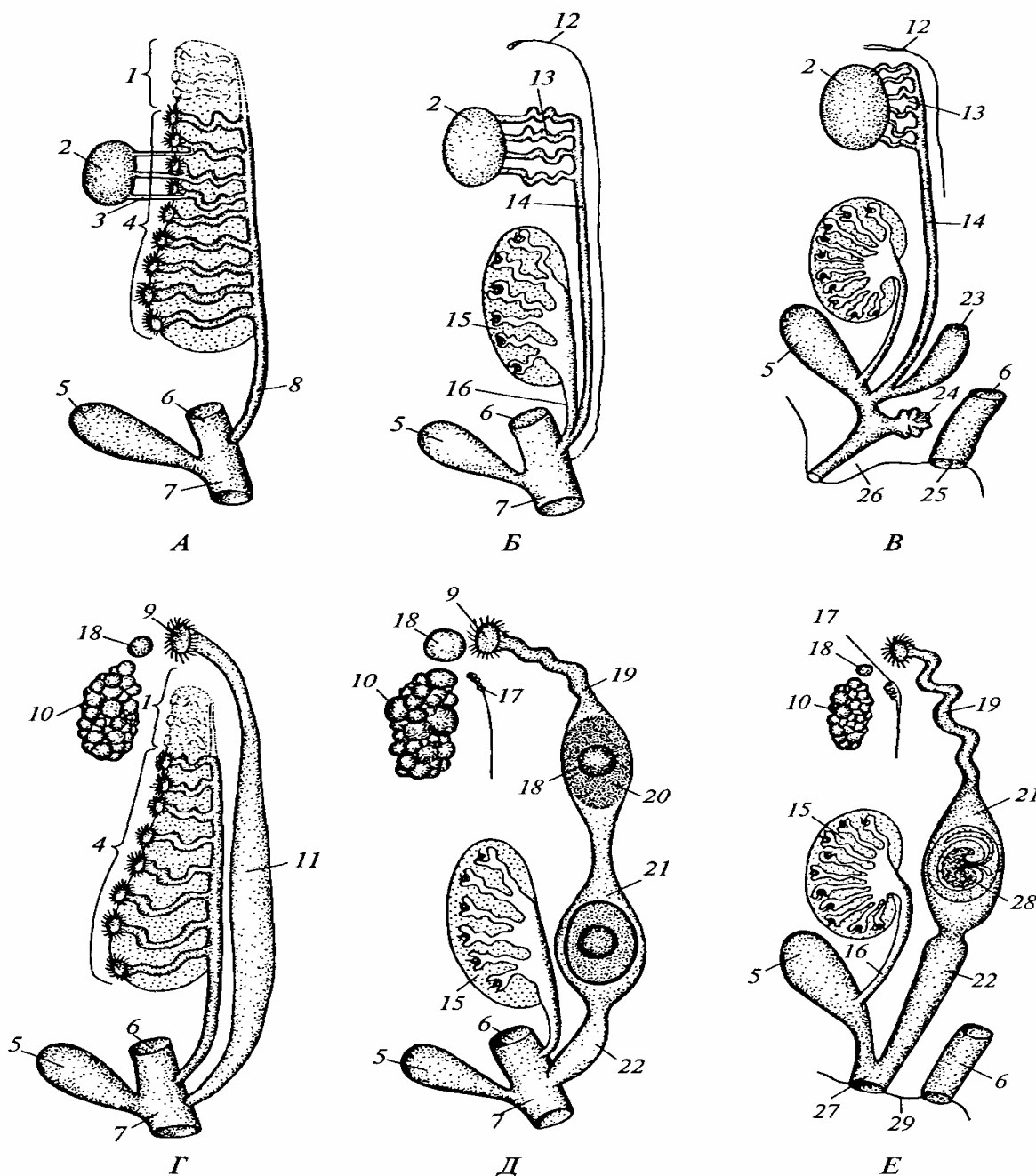
Все водные позвоночные (как и вообще все позвоночные) раздельнополы. Половые железы образуются из мезодермальных закладок в брюшной части сомита.

У ланцетника сходные по внешнему виду семенники и яичники в виде парного ряда округлых тел (около 25 пар) расположены в жаберном отделе целома. Созревшие половые продукты через разрывы стенок тела и специальные временно возникающие половые протоки выводятся в атриальную полость, а из нее через атриопор наружу. Оплодотворение происходит в воде.

У круглоротых половые железы непарные длинные, тянутся вдоль спинной части брюшной полости и тоже не имеют специальных протоков. Связь мочевыделительной и половой систем наиболее проста: собственно половых протоков не образуется вообще, половые клетки через разрыв стенки гонады попадают в полость тела, откуда через отверстие, называемое *половой порой*, проникают в мочеполовой синус — расширение, образующееся при слиянии мочеточников. Далее через канал мочепологого сосочка наружу

Оплодотворение у круглоротых внешнее. У миксин на поверхности яиц обнаружена тонкая скорлупа. На одном участке яйца (микропиле) она утончена и не препятствует оплодотворению (А. Ромер, Т. Парсонс, 1994).

У рыб образование половых протоков тесно связано с онтогенетическим развитием почек (рисунок 102). При формировании туловищной почки пронефрический проток расщепляется на два канала. Один из них — *мюллеров канал* — открывается в полость тела воронкой (*воронка*



Самцы: *А* — акулы, амфибии; *Б* — рептилии; *В* — млекопитающие. Самки: *Г* — акулы, амфибии; *Д* — рептилии; *Е* — млекопитающие. 1 — головная почка; 2 — семенник; 3 — выносящие протоки; 4 — туловищная почка; 5 — мочевой пузырь; 6 — прямая кишка; 7 — клоака; 8 — проток мезонефроса; 9 — воронка яйцевода; 10 — яичник; 11 — мюллеров канал; 12 — рудиментарный мюллеров канал у самца; 13 — придаток семенника (преобразованная туловищная почка); 14 — семяпровод; 15 — тазовая почка; 16 — вторичный мочеточник; 17 — рудиментарная туловищная почка самок амниот; 18 — яйцеклетка; 19 — яйцевод; 20 — белковая оболочка, выделяемая железами стенки яйцевода; 21 — матка; 22 — влагалище; 23 — семенной пузырек; 24 — предстательная железа; 25 — анус; 26 — пенис; 27 — мочеполовой синус; 28 — эмбрион в матке, окруженный эмбриональными оболочками; 29 — промежность.

Рисунок 102 - Схемы мочеполовой системы позвоночных

яйцевода), соответствующей воронке невроста головной почки. Второй проток - *вольфов канал* — принимает в себя канальцы нефронов туловищной почки и функционирует как мочеточник. Но так обстоит дело только у самок; канальцы нефронов связываются с семявыносящими канальцами семенника и функционируют как его придатки. Отсюда сперматозоиды попадают в вольфов канал и по нему достигают клоаки (хрящевых рыб) или прямо выводятся наружу у костистых рыб.

Таким образом, у самцов вольфов канал функционирует и как мочеточник, и как семяпровод; мюллеров канал у самцов редуцируется. Конкретное строение мочеполовой системы различных групп может существенно отличаться от этой схемы. Так, у самцов хрящевых рыб вольфов канал выполняет лишь функцию семяпровода, а мочеточники представляют собой морфологически - самостоятельные протоки, обособляющиеся от его нижней части. Вольфовы каналы и мочеточники объединяются лишь в своей конечной части, образуя *мочеполовой сосочек*, непарным отверстием открывающийся в клоаку. Мюллеровы каналы у самцов хрящевых рыб редуцируются не полностью; их нижние отделы формируют *семенные мешки*, отверстия которых тоже открываются в мочеполовой сосочек. У самок вольфовы каналы функционируют как мочеточники; в конечной части они объединяются и открываются в клоаку непарным мочевым сосочком.

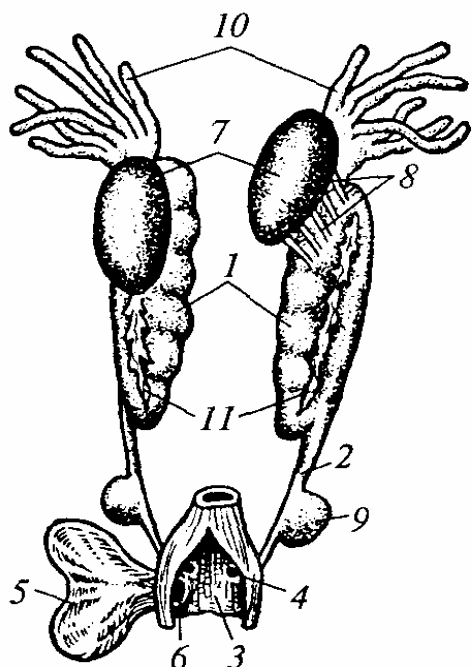
Яйцеводы (мюллеровы каналы) в верхней части сливаются, образуя воронку. В верхней половине яйцеводов образуется скорлуповая, железа, а в нижней — большое расширение «матка», которое особенно развито у живородящих видов.

У большинства костистых рыб самки имеют удлинённые мешкообразные яичники с полостью внутри. Созревшие яйца выпадают в эту полость и через проток, представляющий собой вытянутую часть оболочки яичника, выводятся через специальное отверстие, которое открывается либо в мочеполовой синус, либо прямо наружу. Мюллеровы каналы у них редуцированы. У самцов вольфовы каналы функционируют только как мочеточники, а семяпроводы представляют собой новообразования, не связанные с почечными протоками; они также открываются или в мочеполовой синус, или самостоятельно. Все они представляют собой вторичные отклонения от рассмотренного выше типичного соотношения выводных каналов половой системы и мезонефрических протоков, закладывающегося в ходе эмбрионального развития.

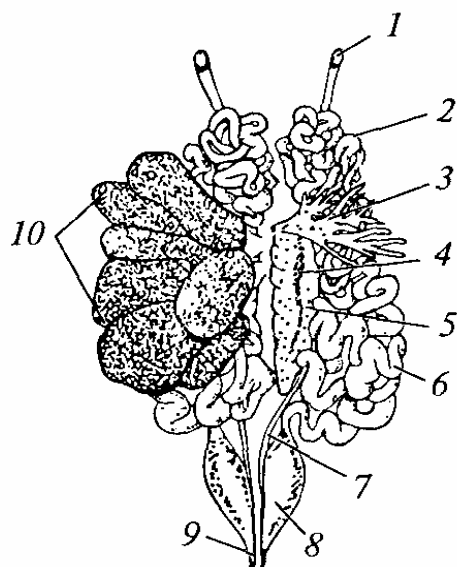
У всех водных позвоночных, кроме хрящевых и немногих костистых рыб, оплодотворение наружное и яйца (икра) развиваются в водной среде. Развитие, за редкими исключениями, включает стадию личинки. У многих видов хрящевых рыб яйца задерживаются в стадию личинки. Питание эмбриона вначале идет за счет запасов желтка, а позднее остатки желточного мешка врастают в стенки «матки», где образуется особая сеть кровеносных сосудов, напоминающая плаценту млекопитающих, через которую осуществляется обмен веществ зародыша с организмом матери. «Живорождение», встречающееся у некоторых костистых рыб; не имеет столь

тесной связи с организмом самки, и такие случаи правильнее называть яйцеживорождением. У яйцеживородящих видов икринки задерживаются в расширенных участках яйцеводов, которые используются лишь как «вместилища», и развиваются там самостоятельно. К яйцеживородящим формам относится и кистеперая рыба латимерия: в яйцеводах экземпляра из Американского музея естественной истории обнаружены развитые плоды, свободно лежащие в полости «матки». Ранее считали, что она откладывает крупные яйца во внешней среде.

Биологическое значение разных форм живорождения заключается в уменьшении масштабов гибели икры и молоди. Этот эффект достигается и свойственным многим видам поведением, связанным с заботой о потомстве,— от откладки икры в укрытых местах до сложных форм активной защиты икры и молоди. Во всех случаях, забота о потомстве открывает возможность воспроизведение вида с меньшими затратами пластических веществ и энергии, что биологически выгодно.



1 — почка; 2 — мочеточник; 3 — полость клоаки; 4 — мочеполовое отверстие; 5 — мочевого пузырь; 6 — отверстие мочевого пузыря; 7 — семенник; 8 — семявыносящие каналы; 9 — семенной пузырек; 10 — жировое тело; 11 — надпочечник. Рисунок 103 - Мочеполовая система самца лягушки



1 — воронка яйцевода; 2, 6 — яйцевод; 3 — жировое тело; 4 — надпочечник; 5 — почка; 7 — вольфов канал; 8 — яйцевая капсула; 9 — выходы в клоаку; 10 — яичник.

Рисунок 104 - Мочеполовая система самки лягушки

Парные семенники у амфибий, как и у акул, не имеют самостоятельных выводных путей (рисунок 103). Семявыносящие каналы проходят через передний отдел почки и впадают в вольфов канал, который выносит половые продукты в клоаку. Как и у акул, каждый вольфов канал у самцов образует расширение — семенной пузырек, временно резервирующий семя. Копулятивных органов у подавляющего большинства амфибий нет. Над семенниками лежат образования неправильной формы желтого цвета — *жировые тела*. Они служат для питания семенников и развивающихся в них сперматозоидов. Величина жировых тел меняется по сезонам: осенью они крупные, весной, во время интенсивного сперматогенеза, их вещество энергично расходуется и размеры затем резко сокращаются.

Яичники у амфибий парные; над ними также лежат жировые тела. Созревшие яйца выпадают из гонад в полость тела и отсюда поступают в воронкообразные расширения парных яйцеводов (мюллеровых каналов). Яйцеводы — длинные, сильно извитые трубки, их задний конец открывается в клоаку (рисунок 104).

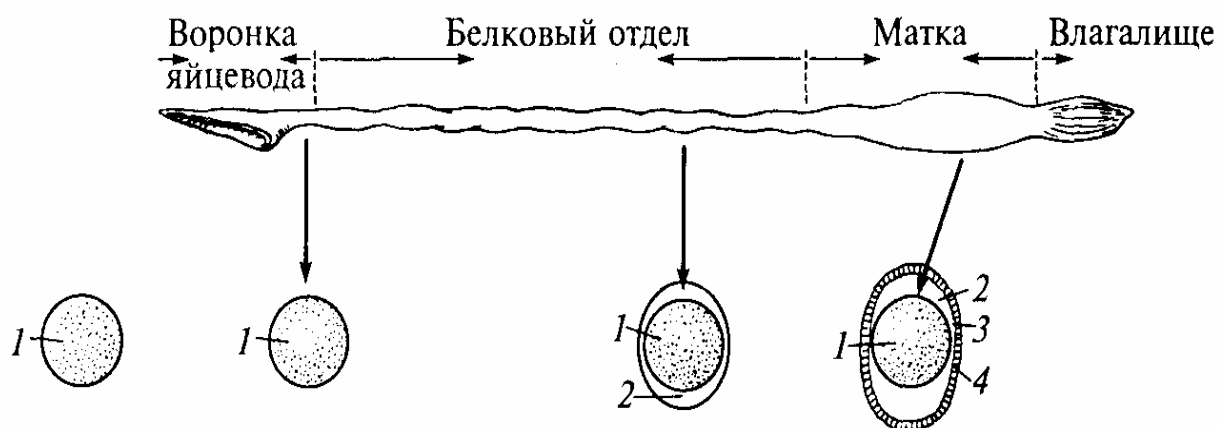
Большинству амфибий, как и костистым рыбам, свойственны наружное оплодотворение и многочисленные половые продукты. Немногие хвостатые и бесхвостые амфибии живородящие. У них вынашивание детенышей происходит, как и у акул, в яйцевых капсулах — специальных расширениях нижней части яйцеводов.

У рептилий половые железы лежат в полости тела по бокам позвоночника. К семенникам примыкает *придаток* — остаток верхней части мезонефрической почки. Каналы придатка впадают в вольфов канал, служащий у самцов рептилий (и у остальных высших позвоночных) семяпроводом. Все рептилии, кроме гаттерии, имеют совокупительные органы. У ящериц и змей это парные выросты задней стенки клоаки, которые в период возбуждения выворачиваются наружу. У крокодилов и черепах копулятивный орган непарный, также представляющий вырост стенки клоаки.

У самок в качестве яйцеводов функционируют парные мюллеровы каналы — тонкостенные трубки, открывающиеся воронками в полость тела, а другим концом — в клоаку. Яйцо оплодотворяется на воронке яйцевода. У черепах и крокодилов в эпителии средних отделов яйцеводов имеются железы, выделяющие белковую оболочку яйца. Железы, формирующие волокнистую или пропитанную известью скорлуповую оболочку, расположены в нижней части яйцеводов. В размножении рептилий много особенностей, свидетельствующих о приспособлении к наземному образу жизни. Оплодотворение всегда внутреннее. Развитие происходит без превращений: отсутствует личиночная стадия. Основные приспособления к размножению вне воды заключаются в особенностях строения яйца и развития зародыша.

В сравнении с амфибиями у рептилий яйца крупные. Они увеличиваются за счет обогащения их желтком, а у черепах и крокодилов к тому же за счет появления «белка» — белочной яйцевой оболочки. Большой запас питательного вещества в яйце создает возможность прямого (без превращения) развития эмбриона. Большинство рептилий откладывают яйца

на суше, у некоторых видов наблюдаются живорождение и яйцеживорождение. В связи с откладыванием яиц в условиях наземной среды у рептилий возникает ряд приспособлений, защищающих их от иссушения, механического повреждения и обеспечивающих развивающемуся эмбриону возможность газообмена, снабжения его водой и хотя бы частичного выведения продуктов обмена. Это прежде всего оболочки, покрывающие яйцо (волокнистая и белочная) (рисунок 105). Они образуются при прохождении оплодотворенного яйца по яйцеводу и продуцируются разными отделами его стенки. Яйца чешуйчатых имеют только волокнистую оболочку.



1 — яйцеклетка; 2 — белковая оболочка; 3 — волокнистая оболочка; 4 — скорлуповая оболочка.

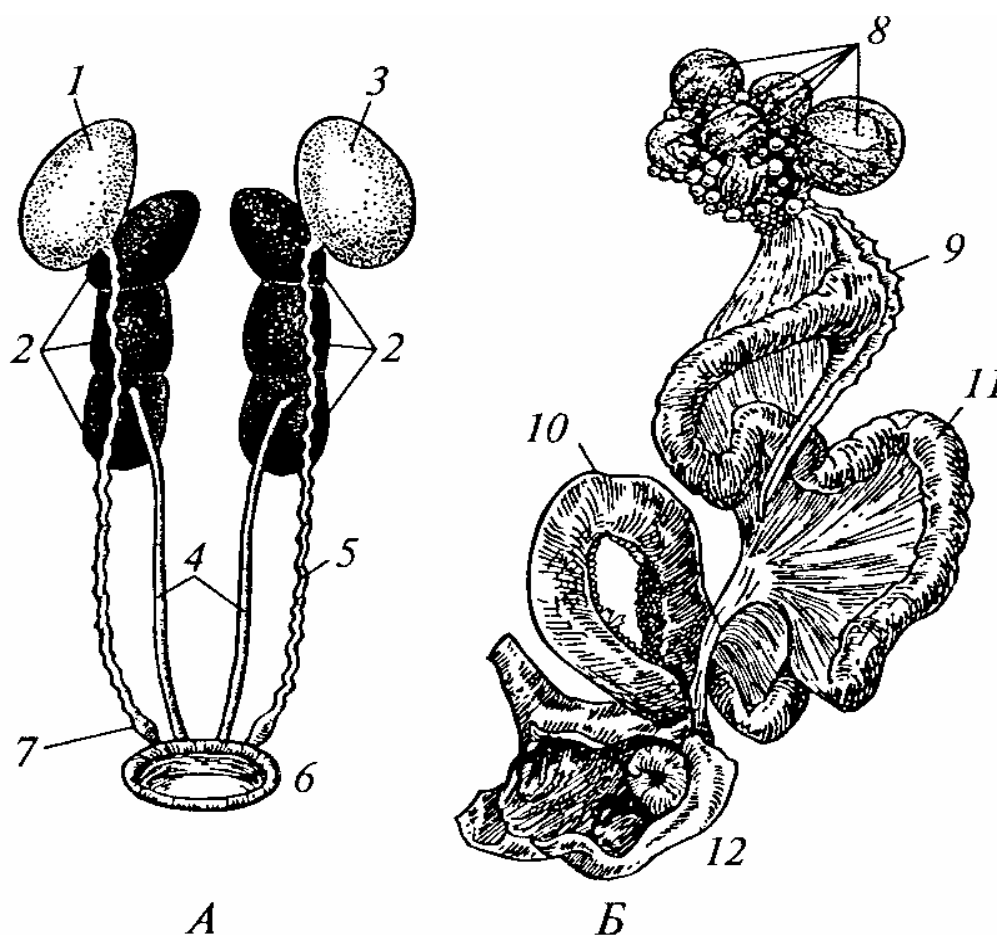
Рисунок 105 - Схема образования яйцевых оболочек в половых путях самки степной черепахи

Строение яйца черепах и крокодилов приближается к птицам. Их волокнистая оболочка пропитана известью и уплотнена. Кроме того, железы яйцевода продуцируют у них белочную оболочку. Ее жидкое содержимое в замкнутом яйце обеспечивает зародыш водой. У прочих рептилий необходимая для нормального развития зародыша вода имеет двойное происхождение. Большая часть ее высвобождается в результате окисления весьма обильного в желтке жира (так называемая метаболическая вода), другая часть поступает из наружной среды через оболочки яйца. Количество жира в яйце рептилий составляет 40 % (у амфибий — 8 — 11 %) их массы.

У птиц парные семенники бобовидной формы расположены над верхними долями почек по бокам позвоночника (рисунок 106). Их величина существенно меняется по сезонам, увеличиваясь к сезону размножения в 1000—1500 раз. К внутренним краям семенников присоединяются слабо выраженные придатки, гомологичные передним отделам туловищных почек эмбриона. От придатков отходят семяпроводы, которые тянутся параллельно мочеточникам и впадают в клоаку. У некоторых видов семяпроводы перед впадением в клоаку образуют расширения — семенные пузыри, резервирующие семя. Копулятивные органы свойственны немногим птицам

(например, страусам, гусям). У большинства видов оплодотворение достигается путем сближения клоак.

Половая система самок, за очень немногими исключениями, асимметрична и имеет только левый яичник и левый яйцевод. Правый яичник развивается у некоторых дневных хищников, сов, попугаев, куриных. Особенно часто его обнаруживали у попугаев, но он редко бывал функционирующим. Развитие правого яйцевода — явление еще более редкое. Причина редукции правой половины половых органов у самок птиц заключается, видимо, в откладывании относительно крупных яиц с жесткой и хрупкой скорлупой и замедленном продвижении по яйцеводу.



1, 3 — семенники; 2 — почечные доли; 4 — мочеточники; 5 — семяпровод; 6 — клоака; 7 — семенной пузырь; 8 — граафовы пузырьки; 9 — воронка яйцевода; 10 — матка; 11 — часть яйцевода, выделяющая белок; 12 — отверстие кишки.

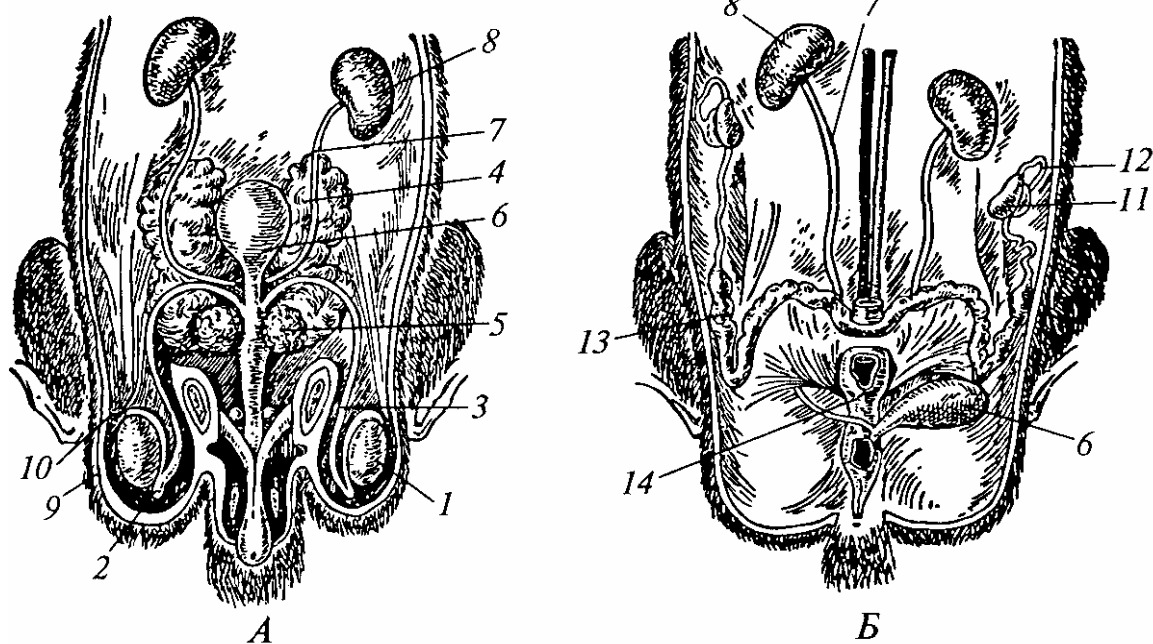
Рисунок 106 - Половые органы птиц (А — самка, Б — самец)

Неправильной формы зернистый яичник лежит впереди левой почки. Величина его варьирует очень сильно в зависимости от зрелости и размеров формирующихся в нем яиц. Яйцевод имеет вид длинной трубки, верхний конец которой открывается воронкой в полость тела, а нижний в клоаку. Созревшая яйцеклетка с запасом желтка попадает в воронку яйцевода. Здесь она оплодотворяется и транспортируется по нему далее. Собственно яйцевод

имеет несколько отделов. Верхний отдел почти по всей длине богат железами, выделяющими белок, который слой за слоем покрывает проходящее яйцо. В курином яйце эта оболочка формируется за 4 ч. В следующем, более тонком, отделе яйцо покрывается двумя волокнистыми пергаментообразными подскорлуповыми оболочками. На выходе из этого отдела яйцо задерживается. Его оболочки, набирая воду, набухают. Далее следует маточный отдел, богатый железами, образующими известковую скорлупу яйца и окрашивающими ее пигментами. Куриное яйцо задерживается здесь в течение 15—16 ч. С поверхности скорлупу покрывает тонкая кутикулярная надскорлуповая оболочка. Она имеет бактерицидное значение, предотвращая проникновение через поры скорлупы болезнетворных бактерий. Последний отдел яйцевода, «влагалище», короток, обладает значительной мускулатурой; из него яйцо выходит в клоаку и далее наружу.

Весь период прохождения яйца по яйцеводу составляет у курицы около суток, у голубя — 41 ч.

У млекопитающих половые железы самца — семенники — имеют характерную овальную форму (рисунок 107). У однопроходных, некоторых насекомоядных и неполнозубых, у слонов и китообразных они в течение всей жизни находятся в полости тела. У большинства других животных семенники первоначально располагаются в полости тела, но по мере полового созревания они опускаются вниз и попадают в мошонку — расположенный снаружи мешочек, сообщающийся с полостью тела паховым каналом. К семенникам прилегают вытянутые по их оси зернистые тела — *придатки семенников*. Они представляют собой клубок сильно извитых семявыносящих канальцев семенников, гомологичных передним отделам туловищных почек.



1 — семенник; 2 — придаток семенника; 3 — семяпровод; 4 — семенные пузыри; 5 — предстательная железа; 6 — мочевого пузырь; 7 — мочеточник; 8 — почка; 9 — мошонка; 10 — паховый канал; 11 — яичник; 12 — фаллопиева труба; 13 — матка; 14 — влагалище.

Рисунок 107 - Мочеполовые органы крысы (*А* — самец, *Б* — самка)

От придатков семенников отходят гомологичные вольфовым каналам парные *семяпроводы*, впадающие у корня полового члена в мочеполовой (мочеиспускательный, или семяизвергательный) канал. Семяпроводы в своем нижнем отделе, перед впадением в мочевого канал, образуют парные компактные тела с ребристой поверхностью — *семенные пузыри*. У млекопитающих в отличие от других позвоночных они выполняют железистые функции, секрет их принимает участие в образовании жидкой части спермы; кроме того, в связи с клейким свойством он, видимо, предотвращает обратное вытекание спермы из половых путей самки.

У основания полового члена лежит вторая парная железа — *предстательная*, протоки которой впадают также в начальную часть мочеполового канала. Эти протоки считают редуцированными гомологами мюллеровых каналов (И.И.Шмалыаузен, 1964). Секрет предстательной железы составляет основную часть жидкости, в которой плавают поступившие сюда из семенников сперматозоиды. В итоге сперма, или эякулят, представляет комбинацию сперматозоидов и жидкости, выделенной семенными пузырями, предстательной железой и некоторыми другими железами.

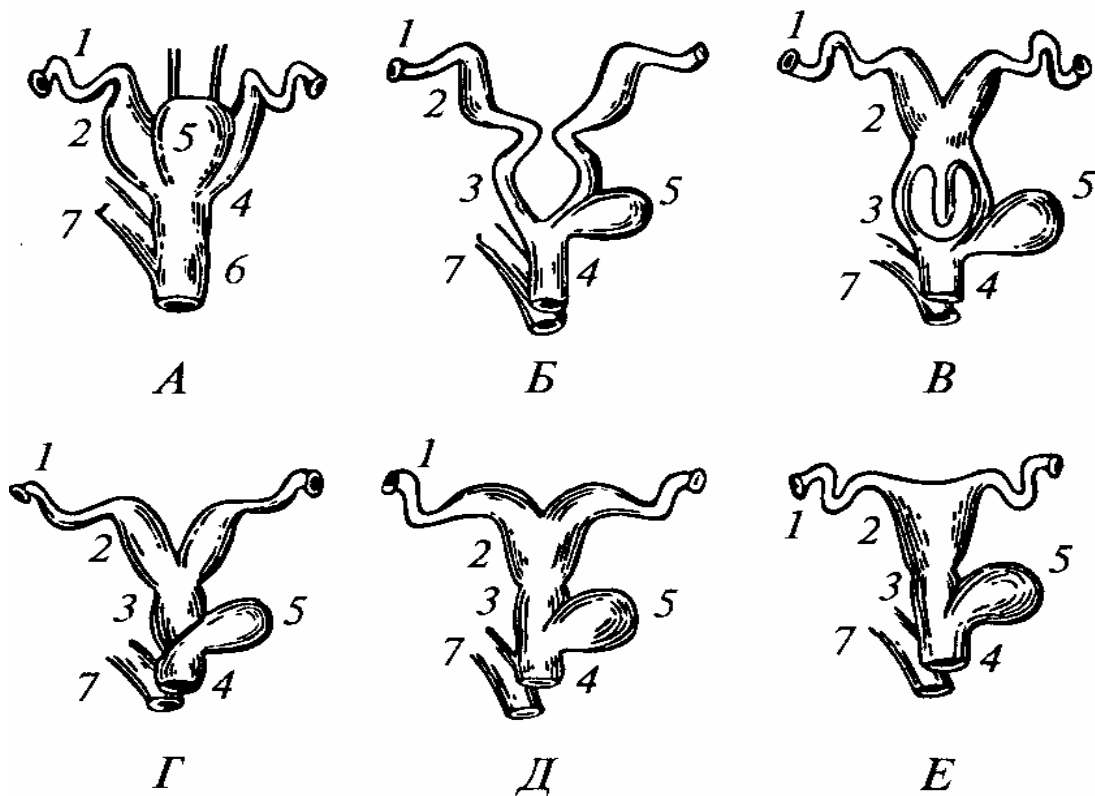
На нижней стороне совокупительного члена располагается упомянутый уже мочеполовой канал. Вверх и по бокам от этого канала лежат *пещеристые тела*. Их внутренние полости во время полового возбуждения наполняются кровью, в результате чего половой член становится упругим и увеличивается в размерах. У многих млекопитающих прочность полового члена обуславливается еще особой длинной *костью*, расположенной между пещеристыми телами. Таковы хищные, ластоногие, многие грызуны, некоторые летучие мыши. По бокам мочеполового канала расположены парные *куперовы железы*, имеющие с поверхности мускульную оболочку. Выделения этих желез участвуют в активизации сперматозоидов.

Парные яичники млекопитающих всегда лежат в полости тела и брыжейками прикреплены к спинной стороне брюшной полости. Парные яйцеводы, гомологичные мюллеровым каналам, открываются передними концами в полость тела в непосредственной близости от яичников, образуя широкие воронки. Верхние извитые отделы яйцеводов носят название *фаллопиевы трубы*. Далее идут расширенные отделы — *матки*, которые открываются в непарный у большинства зверей отдел — *вагалище*. Последнее переходит в короткий мочеполовой канал, в который, кроме вагалища, открывается мочеиспускательный канал. На брюшной стороне мочевого канала располагается небольшой вырост — *клитор*, обладающий пещеристыми телами и соответствующий пенису самца. У некоторых видов в клиторе имеется кость. В нижнюю часть вагалища открываются *бартолиниевы железы*, выделяющие слизистый секрет.

Строение половых путей самок существенно различается у разных групп млекопитающих. Так, у однопроходных яйцеводы на всем протяжении парные

и дифференцированы только на фаллопиевы трубы и матки, которые самостоятельными отверстиями открываются в мочеполовой синус.

У сумчатых обособляется влагалище, но часто оно остается парным. Соответственно бывают раздвоены совокупительные органы самцов. У плацентарных влагалище всегда непарное, а верхние отделы яйцеводов сохраняют парный характер. Матка в простейшем случае парная, ее левый и правый отделы открываются во влагалище самостоятельными отверстиями. Такую матку называют *двойной*; она свойственна многим грызунам, некоторым неполнозубым. Матки могут быть соединены только в нижнем отделе — *двураздельная* матка некоторых грызунов, летучих мышей, хищников. Слияние значительной части левой и правой маток приводит к образованию *двурогой* матки хищных, китообразных, копытных. Наконец, у приматов, полуобезьян, некоторых летучих мышей матка непарная — *простая*, и парными остаются только верхние отделы яйцеводов — фаллопиевы трубы. Разные варианты строения матки млекопитающих представлены на рисунок 108.



А — клоачное; *Б* — низшее сумчатое (опоссум); *В* — высшее сумчатое (кенгуру); *Г* — плацентарное млекопитающее с двойной маткой; *Д* — то же, с двурогой маткой; *Е* — то же, с простой маткой; 1 — фаллопиева труба; 2 — матка; 3 — влагалище; 4 — мочеполовой синус; 5 — мочевой пузырь; 6 — клоака; 7 — прямая кишка.

Рисунок 108 - Схема половых путей у разных млекопитающих

9.6 Тип развития. Зародышевые оболочки

Одно из важнейших приспособлений к полному освоению сухопутной среды, сформировавшихся на уровне амниот, - принципиальная перестройка типа размножения и индивидуального развития. Все амниоты размножаются только на суше. В связи с этим у них утрачена стадия водной личинки, столь характерная для их предков. Характерно развитие без метаморфоза; новорожденные (или вылупившиеся из яйца) детеныши по строению качественно не отличаются от взрослых животных.

Оплодотворение у всех амниот внутреннее. В простейшем виде оно осуществляется путем прижатия отверстия клоаки самца к клоаке самки. Такой способ спаривания свойственен низшим рептилиям (гаттерия), многим птицам. В других группах этих двух классов у самцов формируется специальные совокупительные органы в виде выростов стенок клоаки; при копуляции такие выросты выворачиваются наружу. Из рептилий у чешуйчатых такие совокупительные органы парные, а у крокодилов и черепах - непарные. Среди птиц совокупительные органы свойственны относительно немногим группам: страусам, гусеобразным и некоторым другим. У самцов млекопитающих развивается довольно сложный половой член (penis), который при совокуплении вводится во влагалище (vagina) самки.

Пресмыкающиеся, птицы и низшие млекопитающие (подкласс Prototheria) яйцекладущие. Строение яйца существенно отличается от анамний серией приспособления к откладке и развитию на суше. В частности, усложняются вторичные (образующиеся при прохождении яйцеклетки по яйцеводу) оболочки яйца. Наружная оболочка – *скорлуповая* – плотная, способствующая поддержанию формы яйца. У рептилий она имеет пергаментообразный вид и сложена волокнами рогоподобного вещества. У многих видов скорлупа импрегнирована известковыми кристаллами, придающими ей дополнительную прочность. У птиц известковые кристаллы создают сложную структуру. Обеспечивающую высокую прочность и жесткость скорлупы. Основные функции скорлуповой оболочки связаны с особенностями развития в воздушной среде. Прочность, сохранение формы – важные приспособления в условиях низкой плотности воздуха. Без такой скорлупы, отложенные на суше яйца, просто растекались бы по поверхности субстрата. Одновременно скорлуповая и расположенная под ней пленчатая *подскорлуповая* оболочки обуславливают минимальные потери влаги жидким содержимым яйца, что важно для нормального развития в окружении сухого воздуха. Наконец, скорлупа механически защищает яйцеклетку и зародыш, а имеющиеся с ней тонкие извилистые поры препятствуют проникновению микроорганизмов внутрь яйца, одновременно обеспечивая доступ содержащего кислород воздух.

В связи с развитием в замкнутом пространстве скорлупы яйцеклетка яйцекладущих амниот отличается большим запасом желтка, обеспечивающим пластические и энергетические потребности развивающегося зародыша. Поэтому дробление оплодотворенной яйцеклетки происходит неравномерно:

лишь на одном из полюсов яйца (он называется анимальным) идут процессы деления, в результате которых на инертной массе желтка, занимающей остальную часть желтка, занимающей остальную часть яйца (вегетативный полюс), появляется однослойный зародышевый диск, соответствующей эктодерме. Энтодерма и мезодерма формируется путем миграции части клеток зародышевого диска (в области так называемой первичной бороздки) под эктодерму. Так образуется трехслойный зародыш, в котором образуются сомиты и начинается органогенез.

Одновременно по краю зародышевого диска обособляется складка, составленная эктодермой и мезодермой с разделяющей их полостью внутри (рисунок 109). Эта складка разрастается вверх, охватывая зародыш, и вниз, обрастая желточный мешок, покрытый до этого энтодермальной оболочкой, образующийся как вырост первичной кишки. Постепенно края этой складки срастаются, их внутренняя и наружная стенки отделяются, друг от друга формируют самостоятельные зародышевые оболочки. Зародыш оказывается полностью охваченным оболочкой, внутренняя часть которой представлена эктодермой, а наружная – энтодермой. Эта зародышевая оболочка носит название – *амнион*. Полость ее заполнена *амниотической жидкостью*, продуцируемой клетками амниона. Зародыш, таким образом, проходит свое развитие, будучи полностью погружен в изотоничную жидкую среду.

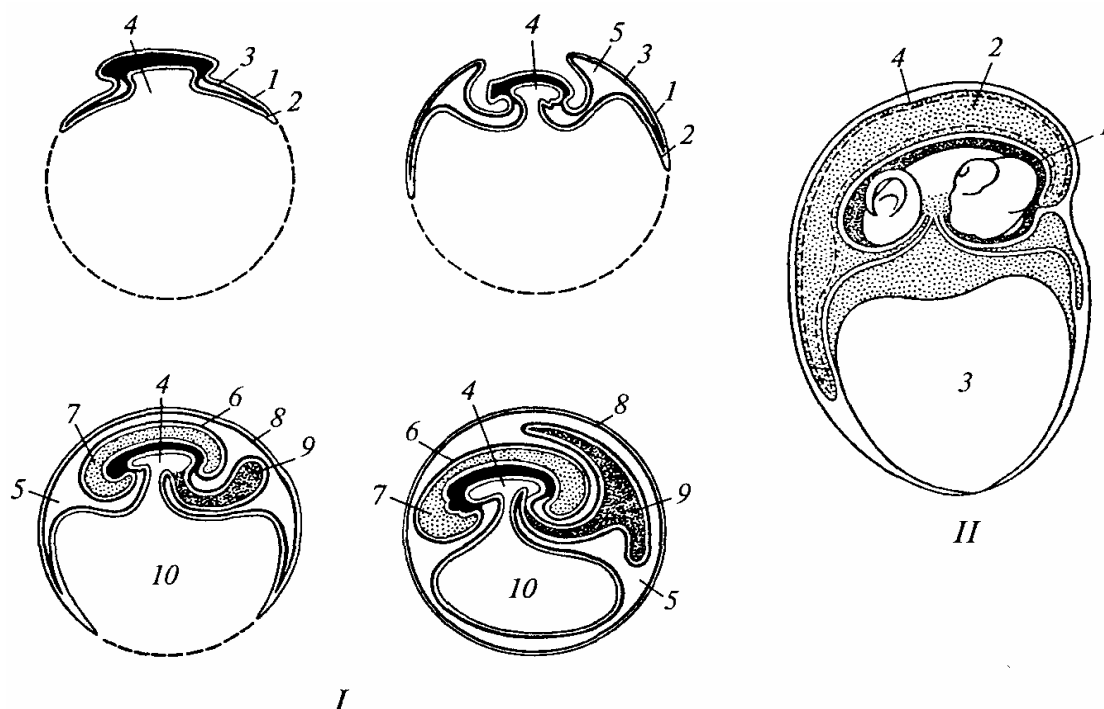
Наружная зародышевая оболочка – *сероза* – возникает из внешней части кольцевой складки и составлена эктодермой наружно и мезодермой внутри. Эта оболочка охватывает весь зародыш вместе с амнионом и желточным мешком и прилегает к внутренней поверхности скорлупы яйца. Пространство между серозной оболочкой и зародышем заполнено жидкостью (*серозная жидкость*), в которой плавает зародыш, в свою очередь окруженный амнионом.

Зародышевые оболочки – сероза и амнион – создают условия, необходимые для развития эмбриона: фактически развитие идет в водной изотонической среде; жидкость, окружающая зародыш, обеспечивает его правильную ориентацию при любых поворотах яйца и как бы «нейтрализует» силы гравитации, определяя сохранение формы зародыша и поддержание взаимной пространственной ориентации отдельных органов и тканей.

Несколько позднее вырост заднего отдела кишечника образует зародышевый мочевой пузырь – *аллантоис*. Это обширный зародышевый орган, составленный энтодермой (внутри) и мезодермой (снаружи) с полостью, которая соответствует полости кишечника. Аллантоис выполняет две функции. Во-первых, он представляет собой своеобразный орган выделения; в нем скапливаются кристаллы мочевой кислоты и некоторые другие продукты обмена. Во – вторых, аллантоис служит зародышевым органом дыхания; в его наружной стенке развивается сеть кровеносных капилляров, с помощью которых осуществляется газообмен с воздухом, поступающим через поры скорлупы к поверхности серозной оболочки.

У живородящих млекопитающих яйцо развивается в матке. Соответственно яйцеклетка содержит мало желтка (у сумчатых больше, чем у

плацентарных) и не покрывается скорлуповыми оболочками. Также как у остальных амниот, формируются серозная и амниотическая оболочки и зародышевой мочевой пузырь – аллантаис. Однако у плацентарных млекопитающих функция аллантаиса немного изменяется: часть его наружных стенок срастается с серозой и образует зародышевую часть плаценты – *хорион*. Материнская часть плаценты представлена участком стенки матки – рыхлой тканью, обильно снабженной кровеносными сосудами. Объединение зародышевой и материнской частей в единую *плаценту* (рисунок 110) происходит путем врастания хориона в рыхлую стенку матки.



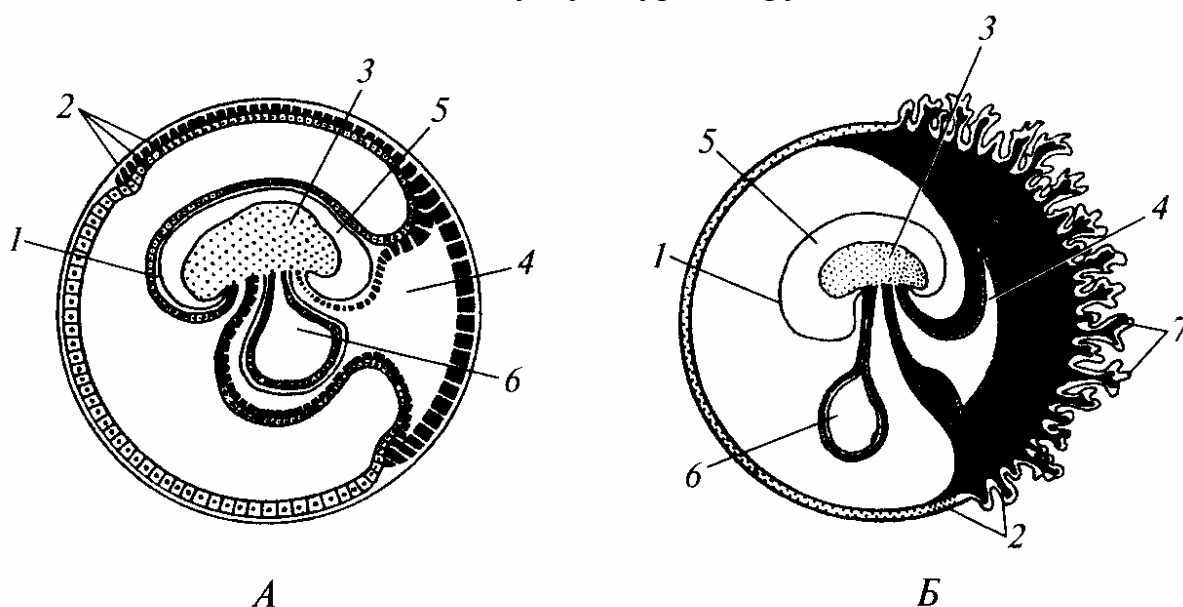
I: 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — мезодерма; 4 — полость кишечника; 5 — внезародышевая полость тела; 6 — амнион; 7 — амниотическая полость, заполненная амниотической жидкостью, в которой плавает зародыш; 8 — сероза; 9 — аллантаис; 10 — желточный мешок. *II:* 1 — амнион; 2 — аллантаис; 3 — желток; 4 — сероза.

Рисунок 109 - Последовательные стадии (1—11) развития зародышевых оболочек у амниота

В разных группах млекопитающих плацента довольно широко варьирует по форме, но во всех случаях выполняет функцию связи обменных процессов организма зародыша и матери. Эта связь осуществляется через кровеносную систему: в хорионе сконцентрированы сосуды аллантаиса, а в окружающих его тканях матки – сосудистая сеть материнского организма. Прямого объединения кровеносных русел плода и матери нет: происходит лишь контакт капилляров, через стенки которых осуществляется газообмен, передача питательных веществ и продуктов диссимиляции между зародышем и материнским организмом. Расположение сосудов в плаценте таково, что обеспечивает противоположное направление движения крови в сосудах

зародыша и матери. Как и в других случаях, противоточная система определяет высокую эффективность переноса веществ. То обстоятельство, что продукты распада выводятся из организма зародыша во внешнюю среду через кровеносную систему матери, предотвращает возможность интоксикации. Это послужило одной из причин сохранения млекопитающими уреотелического типа азотистого метаболизма.

У сумчатых млекопитающих плацента не образуется. У большинства видов стенка желточного мешка контактирует с гипертрофированной стенкой матки; в этом месте жидкость, содержащая питательные вещества «маточное молочко», может переходить в сосуды желточного мешка. Настоящая аллантоисная плацента появляется только у бандикута (*Perameles*). Новорожденные детеныши находятся на стадии предплода. Они активно переползают по брюху матери до соска, находящегося в сумке, и присасываются к нему. Питание осуществляется путем активного введения молока с помощью специальной мускулатуры вокруг соска.



1 — амнион; 2 — сероза; 3 — зародыш; 4 — аллантоис; 5 — амниотическая полость; 6 — полость кишки; 7 — ворсинки хориона.

Рисунок 110 - Плаценты млекопитающих (А — сумчатое, Б — плацентарное)

Кроме млекопитающих живорождение свойственно довольно большому числу видов чешуйчатых рептилий (ящериц и змей). В большинстве случаев речь идет о яйцеживорождении, при котором сам процесс эмбрионального развития не изменяется, но яйца задерживаются в половых путях самки практически до полного созревания эмбриона. Однако в некоторых случаях описано образование сосудистых сплетений в стенках яйцеводов, которые приходят в контакт с хориоаллантоисом. В этом случае можно говорить об образовании подобия плаценты, через которую осуществляется газообмен эмбриона и материнского организма (а в некоторых случаях — и трофический обмен).

Экологически яйцеживорождение у рептилий связано в первую очередь с освоением умеренных и холодных климатических зон. Доказано, что число живородящих видов увеличивается по направлению на север (в южном полушарии на юг). В этом случае живорождение представляет собой адаптацию, сокращающую сроки развития (температура тела самок на несколько градусов выше, чем на почве) и уменьшающую размер эмбриональной гибели.

Анализ рассмотренных специфических особенностей пресмыкающихся, птиц и млекопитающих как первичноназемных позвоночных позволяет сделать вывод, что наиболее принципиальные черты амниот связаны с перестройкой водного обмена, направленной на экономию водных потерь. В этом отражаются наиболее генеральные приспособления к лимитирующему влиянию низкой и изменчивой влажности воздушной среды. Преодоление «барьера сухости» открыло перед тремя классами амниот широкие возможности освоения разнообразных экологических ниш в наземной среде, а также дальнейшего прогрессивного развития в направлении повышения энергетики организма, биологической активности и уменьшения степени прямой зависимости от внешних влияний путем усиления регуляторных и координационных механизмов на уровне организма как целого.

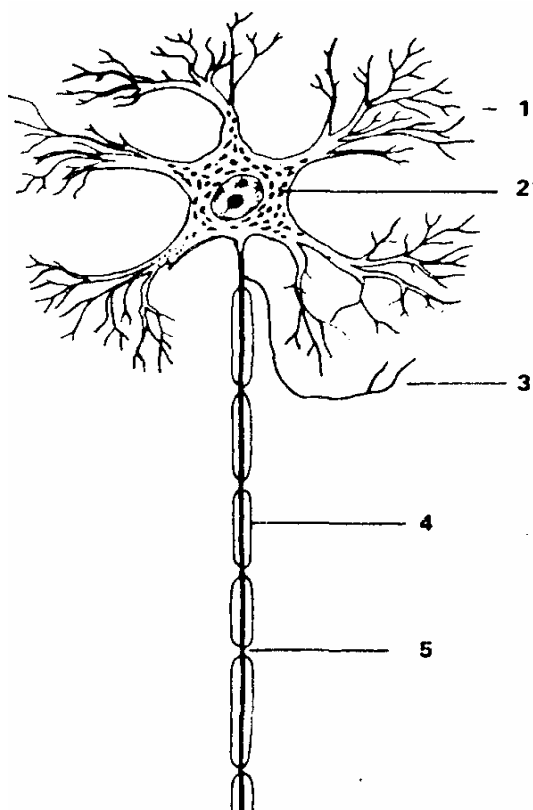
Таким образом, для позвоночных животных характерно половое размножение. Яичники самок и семенники самцов закладываются сходно в мезодерме. Примитивное наружное оплодотворение свойственно ланцетнику: из сходных по внешнему виду гонад по временным протокам в воду у самок выделяются яйцеклетки, у самцов — сперматозоиды, где после оплодотворения происходит развитие зародышей. Такой способ размножения присущ круглоротым, большинству рыб, амфибиям. В этом случае выделяется огромное количество половых продуктов, так как эффективность размножения очень мала из-за отсутствия заботы родителей о потомстве. Внутреннее оплодотворение возникало у позвоночных в разных систематических группах. Эволюционная прогрессивность внутреннего оплодотворения особенно ярко проявляется при развитии зародыша в теле матери. Высоких показателей эффективности размножения достигли птицы и млекопитающие: одни — путем совершенствования яйцекладности, другие — улучшения контактов детского и материнского организмов при живорождении. Важнейшую роль играет забота о потомстве: защита, обогрев, выкармливание и его обучение.

10 Системы контроля жизнедеятельности животного организма. Нервная и гуморальная регуляции. Рецепторы и сенсорные системы

Жизнедеятельность животных организмов обеспечивается множеством процессов, происходящих в их теле. Все эти процессы для поддержания

гомеостаза нуждаются во внутренней координации. Координация функций сопровождает всю жизнь животного: от оплодотворенного яйца до взрослой особи, иначе говоря, на всех стадиях жизненного цикла. Необходима также связь между поступающими из окружающей среды стимулами и реакцией на них организма. От этого зависит выживание особи в сложных условиях существования. Контроль и координацию функций обеспечивают две характерные для животного царства системы - нервная и эндокринная. Нервную систему можно назвать системой быстрого действия. В основе ее деятельности лежит электрическая и химическая передача импульсов. Эндокринная система функционирует более медленно и в основе ее действия лежит химическая передача сигнала через систему кровообращения, а если она еще не сформировалась, то через полостные жидкости. В процессе эволюции животных обе системы развивались параллельно. Для изучения систем контроля в настоящее время применяют весьма тонкие и точные методы, причем беспозвоночные животные во многих случаях служат отличными моделями. Изучение систем контроля привело к выделению особых отраслей науки - нейробиологии и эндокринологии.

10.1 Нервная регуляция



1 - дендриты; 2 - тело клетки (перикарион); 3 - коллатераль; 4 - обкладочная клетка; 5 - аксон; 6 - ветвление аксона.

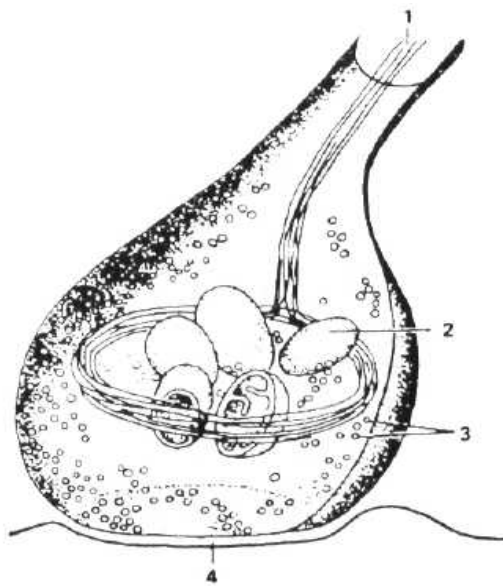
Рисунок 111 - Схема строения нервной клетки (нейрона)

Нервная система. Нервная система, состоящая из высокодифференцированных клеток, в процессе эволюции многоклеточных животных впервые появилась у кишечнополостных, или книдарий. В любой группе она состоит из нервных клеток - нейронов, являющихся функциональными единицами нервной системы. Нейроны восприимчивы к раздражению, т. е. способны возбуждаться (генерировать возбуждение), проводить возбуждения и, наконец, передавать его другим клеткам (нервным, мышечным, железистым). По нейронам проходят электрические импульсы, и это делает возможной коммуникацию между рецепторами (клетками или органами, воспринимающими раздражение) и эффекторами (тканями или органами, отвечающими на раздражение, например, мышцами). Нейроны, передающие импульсы в центральную нервную систему (ЦНС), называются *сенсорными* или *афферентными*. *Моторные*, или

эфферентные, нейроны передают импульсы от ЦНС к эффекторам, например, к мышцам. Те и другие нейроны могут связываться между собой с помощью вставочных нейронов (интернейронов). Последние еще называются контактными или промежуточными.

Нервная клетка - нейрон состоит из тела - перикариона с ядром и нескольких отростков (рисунок 111). Перикарион является метаболическим центром, в котором протекает большинство синтетических процессов, в частности, синтез ацетилхолина. В теле клетки есть рибосомы, микротрубочки (нейротрубочки) другие органоиды. Нейроны формируются из клеток-нейробластов, которые еще не имеют выростов. От тела нервной клетки отходят цитоплазматические отростки, число которых может быть различным. В зависимости от их числа и расположения нейроны делятся на *униполярные*, *биполярные* и *мультиполярные*. Короткие ветвящиеся отростки, проводящие импульсы к телу клетки, называются *дендритами*. Тонкие и длинные отростки, проводящие импульсы от перикариона к другим клеткам или периферическим органам, называются *аксонами*. Когда в процессе формирования нервных клеток из нейробластов происходит отращивание аксонов, способность нервных клеток делиться утрачивается.

Концевые участки аксона способны к нейросекреции. Их тонкие веточки со вздутиями на концах соединяются с соседними нейронами в специальных местах – синапсах. Вздутые окончания содержат мелкие пузырьки, наполненные ацетилхолином, играющим роль нейромедиатора. Различают несколько типов синапсов: химический, электрический, нервно-мышечный. Есть в пузырьках и митохондрии (рисунок 112). Разветвленные отростки нервных клеток пронизывают весь организм животного и образуют сложную систему связей. На синапсах возбуждение передается от нейрона к нейрону или к мышечным клеткам. Функции синапсов и нервно-мышечных соединений можно обобщить. Основная их функция - передача сигналов от рецепторов к эффекторам.



1 – нервные клетки, 2 – митохондрия, 3 – синаптическая щель.

Рисунок 112 - Синаптическое соединение

Проведение нервного импульса имеет следующие особенности:

- однонаправленность передачи, что обеспечивает надежность работы нервной системы;
- усиление. Каждый нервный импульс обеспечивает освобождение в нервно-мышечном синапсе определенного количества медиатора,

достаточного для того, чтобы вызвать ответ в мышечном волокне. Благодаря этому нервные импульсы, приходящие к синапсу, даже если они слабые, вызывают реакцию эффектора, что повышает чувствительность системы;

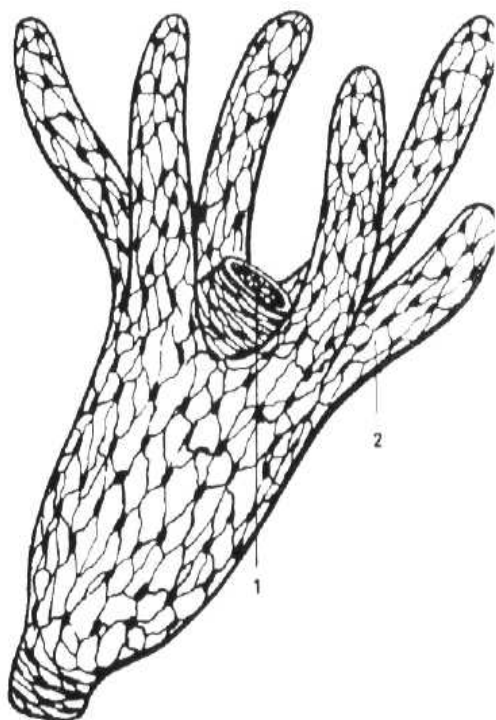
- адаптация. Если стимуляция непрерывна, то количество медиатора в синапсе истощается и дальнейшая передача им сигналов тормозится. Синапс утомлен. Адаптивное значение утомления заключается в том, что оно предохраняет эффектор от повреждения вследствие перевозбуждения;

- интеграция. Постсинаптический нейрон способен суммировать сигналы от большого числа возбуждающих и тормозных пресинаптических нейронов. Эти сигналы интегрируются и выдается координированный ответ;

- дискриминация. Из внешней среды непрерывно поступают сигналы, не имеющие значения для нервной системы. Слабые фоновые импульсы отфильтровываются в синапсе, но для нервной системы имеют значение только изменения интенсивности стимулов, вызывающие учащение импульсов. Это обеспечивает их передачу через синапс и соответствующую реакцию;

- торможение. Передача сигналов через синапсы может тормозиться определенными химическими веществами, которые действуют на постсинаптическую мембрану. Возможно и другое торможение - пресинаптическое, при котором стимуляция тормозного синапса уменьшает число синаптических пузырьков в возбужденном синапсе.

Типы нервных аппаратов. Наиболее просто устроена диффузная нервная система кишечнополостных (плексус). Она имеет вид сети (рисунок 113), состоящей из биполярных или мультиполярных нейронов. У гидроидных эта сеть расположена в эктодерме (поверх мезоглеи), а у сцифоидных медуз и коралловых полипов - в энтодерме. Особенность диффузной нервной системы заключается в том, что активность распространяется в любом направлении из любой точки стимуляции. Хотя нервная система подобного типа может считаться примитивной, такие действия, как питание, плавание, перемещение на раковины моллюсков у актиний и т. д., далеко не просты.



1 – рот, 2 – щупальца.

Рисунок 113 - Диффузная нервная система гидры

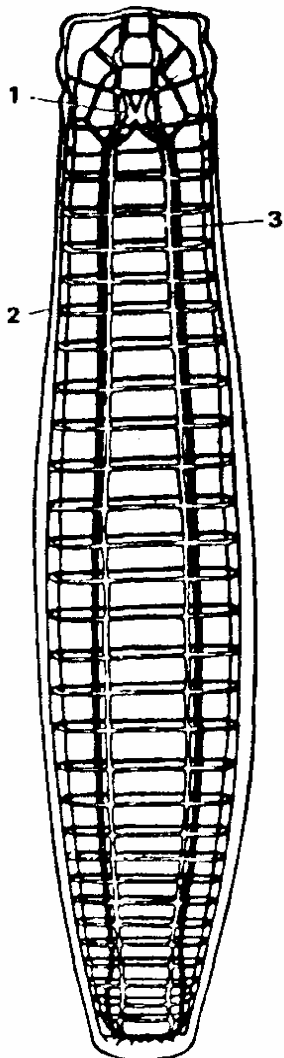
У медуз и актиний кроме нервной сети имеется еще система длинных биполярных нейронов, образующих цепочки. Они способны быстро передавать импульсы на большие расстояния без их затухания.

Возможно, это и позволяет организму осуществлять общую реакцию на различные стимулы.

Нервные сети встречаются также у некоторых групп типа плоских червей. Их функциональные характеристики такие же, как у книдарий. В других группах беспозвоночных животных нервные сети существуют наряду с нервными стволами. Они отмечены на различных участках тела - под кожей, в глотке или других частях кишечника, а также в ноге моллюсков или в лучах иглокожих. Уже у книдарий намечается тенденция к концентрации нейронов в области ротового диска, а у полипов еще и в подошве. У медуз образуются нервные сгущения по краю зонтика, а в определенных местах кольцевого сгущения - еще и скопления нервных клеток. Их называют *ганглии*. Краевые ганглии медуз представляют собой первый шаг к формированию центрального отдела нервного аппарата. В них сконцентрированы перикарионы нервных клеток, а сами ганглии нервными тяжами связаны

между собой и с периферией - органами чувств и эффекторами. Тяжи (нервы) состоят из аксонов нервных клеток, находящихся в ганглиях.

Следующим этапом концентрации нервных элементов и сложения нервных аппаратов является образование ортогона у плоских червей. Самые примитивные из них имеют рассеянное нервное сплетение. Затем в нем появляются продольные и поперечные сгущения, которые упорядочиваются и образуют прямоугольную решетку из продольных и кольцевых стволов - *ортогон* (рисунок 114). Это исходная форма для большинства типов нервного аппарата низших червей. Эволюция ортогона идет в сторону уменьшения числа стволов при смещении все большего числа нервных клеток в мозг. Его появление способствует интеграции организма. У более продвинутых в эволюционном отношении беспозвоночных лучше развиты передние ганглии. Это часть общего процесса дифференцировки головы, или цефализации. Она характерна для билатерально симметричных животных, ведущих, как правило, подвижный образ жизни. У таких животных ротовое отверстие и чувствительные органы располагаются на переднем конце тела. В таком случае обработка сигналов от органов чувств (зрительных, обонятельных, вкусовых и т. п.) осуществляется головным, или церебральным, ганглием. В его функции входят также нервный контроль пищедобывающего поведения и контроль рефлексов. Можно сказать, что мозг "принимает стратегические решения" и отдает "команды". Мозг образуется либо за счет утолщения одного из первых



1 – эндонный мозг;
2 – спинные
нервные стволы; 3
– брюшные
нервные стволы.

Рисунок 114 -
Ортогон.

колец примитивного ортогона, либо за счет скопления нервных клеток в переднем конце тела в толще паренхимы. Отсюда и различия в названиях: первый тип мозга называется *ортогонным*, а второй - *эндогонным*.

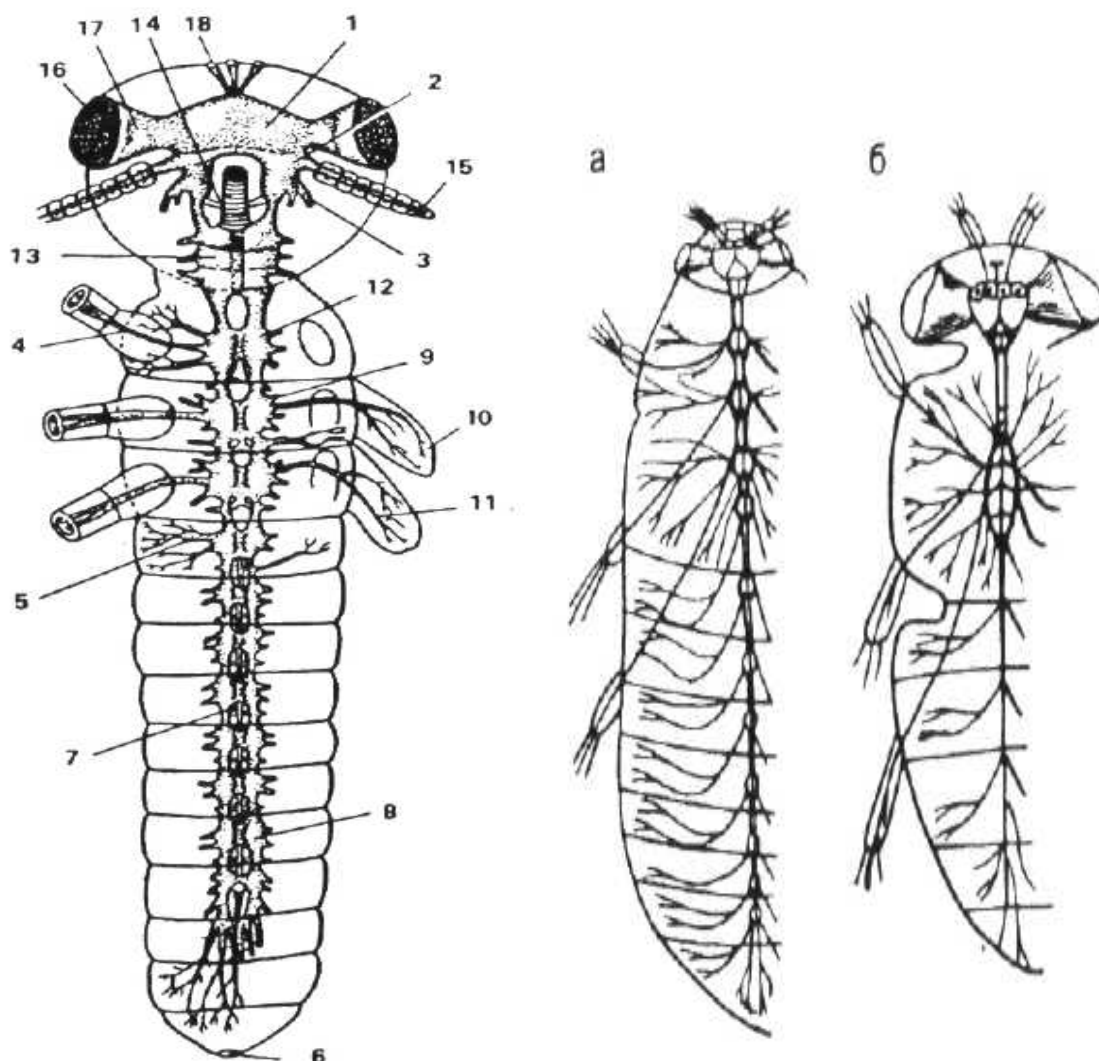
Нервный аппарат, подобный описанному выше, характерен для целого ряда беспозвоночных, в частности для круглых червей. По-видимому, ортогон следует считать исходным типом нервного аппарата моллюсков и кольчатых червей, поскольку личинки последних имеют близкое к нему строение нервной системы. Из современных моллюсков наиболее просто устроен нервный аппарат у боконервных. Их мозг развит очень слабо. От него отходят две пары нервных стволов - pedalные и плевровисцеральные, соединенные между собой множеством поперечных комиссур. Это центральный нервный аппарат, кроме у всех моллюсков есть еще периферическое нервное сплетение. У большинства моллюсков все клетки центрального нервного аппарата собираются в компактные, четкие ганглии, а участки стволов, соединяющие два ганглия, полностью освобождаются от нервных клеток. Ганглии можно сравнить с телефонными станциями, а промежуточные участки - с пучками проводов. Нервный аппарат моллюсков образует так называемый *разбросано-узловой тип*. Ганглии в нем расположены на разных уровнях. Общим для них является ганглиолизация и укорочение соединительных продольных (коннектив) и поперечных (комиссур) тяжей, а также уход ЦНС вглубь.

У кольчатых червей нет диффузного нервного сплетения, свойственного моллюскам. Их центральный нервный аппарат состоит из мозга, или надглоточного ганглия, окологлоточных коннектив и пары нервных стволов, лежащих под кишкой и соединяющихся поперечными комиссурами. У большинства кольчатых червей нервные стволы полностью ганглионизированы, причем в типичном случае в каждом сегменте тела образуется по одной паре ганглиев. Каждая пара иннервирует свой сегмент. У примитивных кольчатых червей брюшные стволы широко расставлены и соединены длинными поперечными комиссурами так, что образуется "лестничная нервная система". У более высокоорганизованных представителей происходит укорочение комиссур и сближение стволов, что ведет в конце концов к их слиянию. При этом ЦНС приобретает вид цепочки, которую называют *брюшной нервной цепочкой*.

Подобный тип нервного аппарата встречается и у членистоногих. Он расположен глубоко внутри тела и также состоит из мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки (рисунок 115), но в мозг включается одна пара брюшных ганглиев, образующая задний его отдел (тритоцеребрум).

В отличие от кольчатых червей у членистоногих широко распространена концентрация брюшной нервной цепочки за счет укорочения коннективов и слияния последовательных метамерных ганглиев. Коннективы укорачиваются в той же степени, в какой удлиняются периферические нервы. Этим достигается централизация нервного аппарата, укорочение межцентральных путей. В ряде случаев, характерных для раков и насекомых,

ганглии концентрируются лишь в голове и груди. Иннервация брюшка осуществляется длинными периферическими нервами (рисунок 116).



1,2,3 - части надглоточного ганглия, 4, 5 - нервы; 6 - анус; 7 - непарный нерв симпатической системы; 8 - брюшной ганглий; 9 - ганглий средне-груди, 10 - крыло, 11 - нерв крыла, 12 - ганглий переднегруди, 13 - подглоточный ганглий, 14 - комиссура, 15 - усик, 16 - глаз, 17 - оптическая поле мозга, 18 - глазок.

Рисунок 115 - Центральная нервная система насекомого

а - с полным набором ганглиев, б - со слиянием брюшных и грудных ганглиев.

Рисунок 116 - Схема строения центрального нервного аппарата насекомых

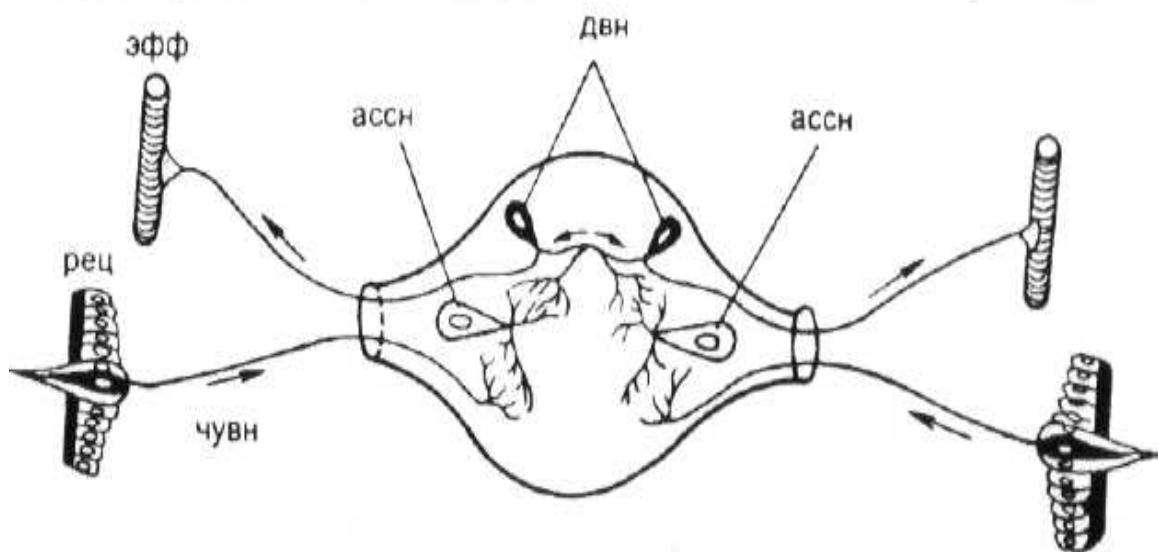
У насекомых особой сложности достигает головной мозг (надглоточный ганглий). Он состоит из трех пар слившихся ганглиев - протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума. Наиболее развит протоцеребрум, имеющий несколько центров, в том числе координирующие центры нервной системы. С протоцеребрумом связана пара очень крупных и сложных зрительных долей, иннервирующих сложные глаза. Дейтоцеребрум иннервирует усики, а тритоцеребрум - верхнюю губу.

Подглоточный ганглий состоит из трех пар слившихся ганглиев и иннервирует ротовые органы и передний отдел кишечника.

Концентрация нервной системы высших групп насекомых - яркое проявление принципа *олигомеризации* (уменьшения числа гомологичных органов и частей). Она улучшает нервное управление организмом и в целом способствует повышению морфофизиологического уровня насекомых.

Кроме ЦНС, у насекомых имеются также периферическая и симпатическая нервные системы. С последней связаны эндокринные железы - прилежащие и кардиальные тела.

Все рассмотренные типы нервных аппаратов характерны для так называемых первичноротых животных. К вторичноротым из беспозвоночных относятся иглокожие и погонофоры. Вторичноротыми являются и все хордовые, в том числе позвоночные животные.



Эфф – эффектор (мышца), рец – рецептор (сенсилла), дви – двигательный нейрон, чувн – чувствительный нейрон, ассн – ассоциативный нейрон.

Рисунок 117 - Схема рефлекторной дуги

По строению нервного аппарата низшие вторичноротые стоят на низкой ступени развития, отличаясь от кишечнополостных в основном тем, что имеют нервные сплетения не только в эктодерме, но и в эпителиях кишечника и целома (вторичной полости тела). У хордовых же ЦНС представлена нервной трубкой, проходящей по спинной стороне животного. Передний конец трубки обычно расширен и образует головной мозг.

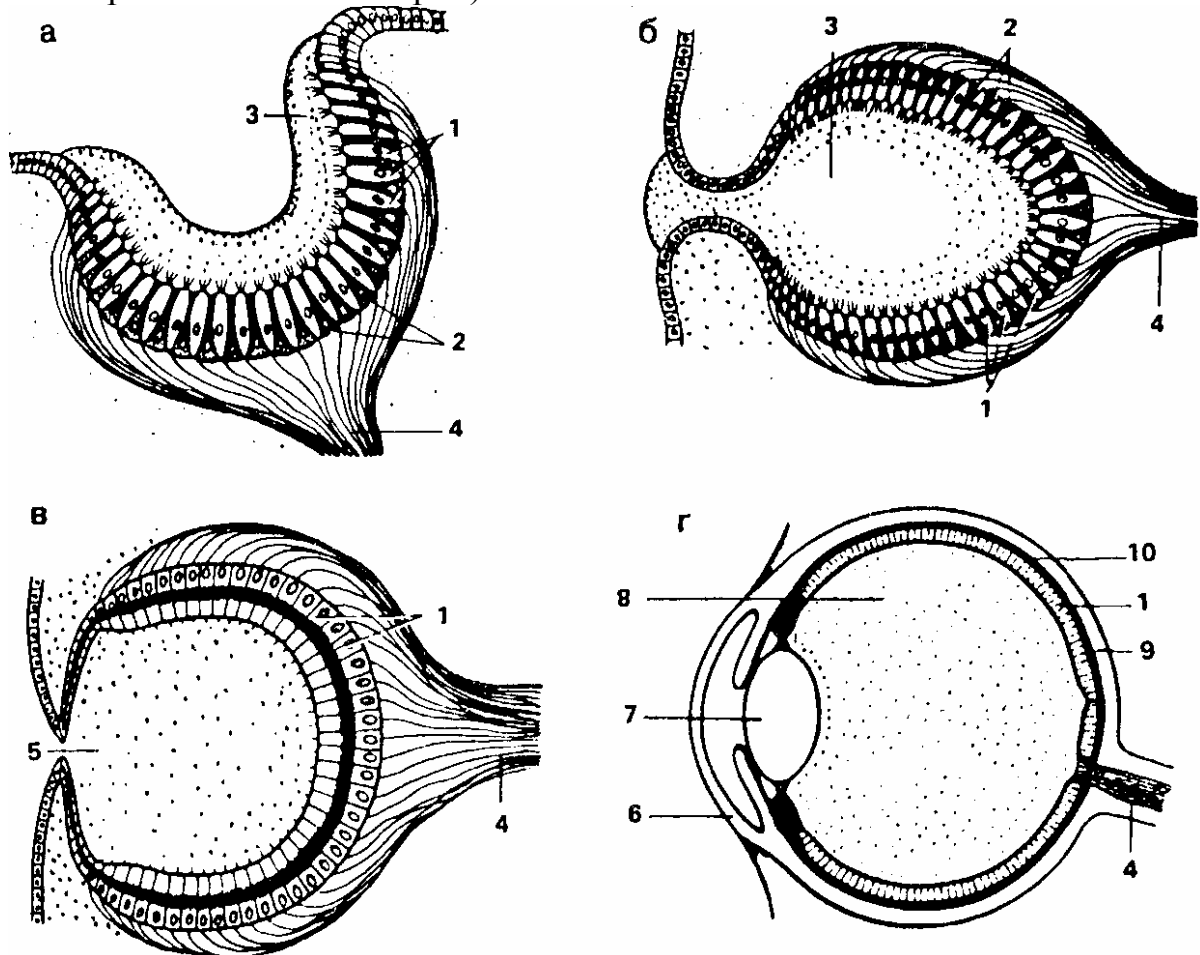
В централизованной нервной системе, подобно той, которую имеют головоногие моллюски или членистоногие, механизм быстрого ответа на раздражение осуществляется по типу рефлекторной дуги, в образовании которой участвуют несколько нейронов (рисунк 117): чувствительный, промежуточный (ассоциативный) и двигательный. Какое - либо внешнее раздражение вызывает изменения в воспринимающем органе что в свою очередь стимулирует чувствительный нейрон, от которого импульс через синапсы попадает на промежуточный нейрон, а от него - на двигательный. По аксону двигательного нейрона импульс доходит до мышечного волокна, которое отвечает на стимул сокращением.

10.2 Рецепторы и сенсорные системы

Чувствительностью к воздействиям окружающей среды отличаются все живые клетки. То же характерно и для целых организмов, независимо от их уровня сложности. Реакцию на свет, к примеру, можно наблюдать у самых примитивных одноклеточных, не имеющих никаких специализированных органоидов. Многоклеточные организмы отличаются тем, что в процессе эволюции у них сформировались специализированные чувствительные (сенсорные, или рецепторные) клетки, а в дальнейшем и сенсорные органы (органы чувств). Их функция - преобразование полученного раздражения в возбуждение, которое передается в ЦНС. Раздражителями выступают физические или химические факторы, вызывающие возбуждение в рецепторных клетках. Типы чувствительности называют *сенсорными модальностями*. Классификация сенсорных модальностей базируется на свойствах соответствующих стимулов - зрительных, слуховых, вкусовых, температурных и т. п. Выделяют оптические, механические, химические, тепловые, электрические и даже магнитные раздражители. У животных к каждой из модальностей имеются соответствующие рецепторы, обладающие повышенной чувствительностью к определенному виду поступающей энергии.

Фоторецепция (восприятие света). Относится к числу важнейших биологических реакций живых организмов. Животным дает зрение наибольшую информацию об окружающем мире. Несмотря на разнообразие зрительных органов, процессы восприятия световых раздражений всегда связаны с одинаковыми первичными реакциями. Чувствительность света обусловлена зрительным пигментом. Этот пигмент – родопсин - поглощает кванты света и в ответ выделяет свободную энергию. Родопсин обнаружен у всех организмов, начиная от водоросли-вольвокса и кончая высшими животными, включая человека. Родопсин - сложное соединение, состоящее из каротиноида ретиналя (форма витамина А) и белка опсина. При воздействии света происходит расщепление родопсина, что влияет на ионные каналы фоторецепторной мембраны и синтез новых веществ. Ретиналь и опсин существуют в разных формах и это позволяет определенным видам животных воспринимать свет различной окраски, т. е. различать цвета. При

всем кажущемуся разнообразию глаз животных они представлены двумя основными типами - ресничными и рабдомерными. В первом случае фоторецепторные органоиды представлены ресничками (у позвоночных животных мембранами, т. е. модифицированными микроворсинками), а во втором - рабдомами - микроворсинками, образующими правильные ряды. Есть также животные, имеющие и ресничные и рабдомерные рецепторы (некоторые моллюски и черви).

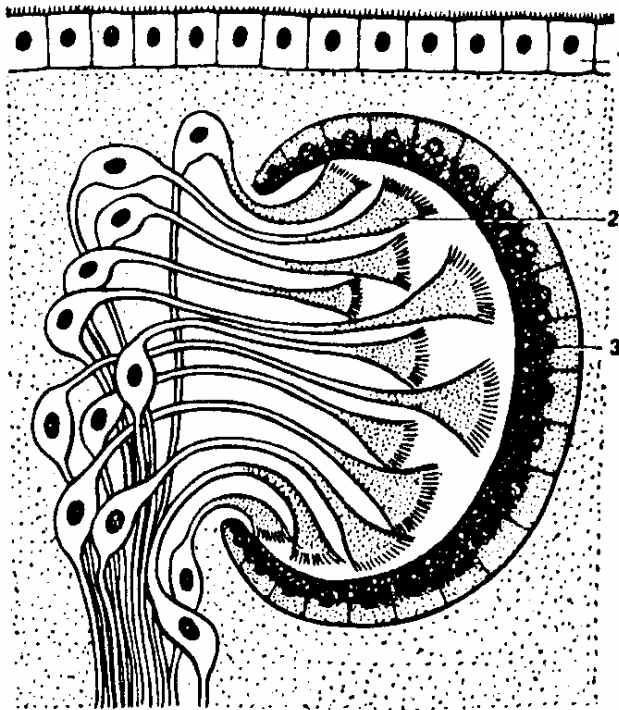


а - глазная чаша; *б* - глазная ямка, *в* - глазной бокал, *г* - глазной пузырь с линзой; 1 - зрительные клетки; 2 - пигментные клетки; 3 - секрет, 4- зрительный нерв. 5- зрачок, 6 -роговица; 7 - линза, 8 - стекловидное тело; 9 - склера, 10 - сосудистая оболочка.

Рисунок 118 - Различные типы глаз

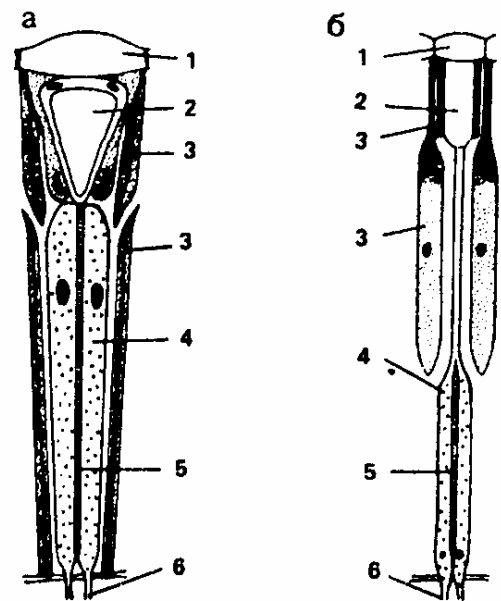
Фоторецепторные мембраны обоих типов способны разрушаться и обновляться в течение суток, что и происходит в глазах животных, активных в ночное время. Органы зрения беспозвоночных по уровню своей организации различны. Самые простые из них способны давать информацию только об интенсивности и направлении света. Это так называемые глазки. Образование и эволюция органов зрения сопровождаются концентрацией зрительных клеток в отдельные скопления, уходом их вглубь, созданием пигментных экранов, диоптрических и защитных приспособлений и, наконец, возникновением аккомодационных и глазодвигательных приспособлений. Можно выстроить ряд органов зрения, начиная от глазного пятна или ямки и

кончая сложными глазами насекомых или головоногих моллюсков, не уступающих по сложности глазам высших позвоночных (рисунок 118). Глаза, формирующие хорошо сфокусированные (четкие) изображения, называются камерными. Они имеют большой слой рецепторных клеток, образующих сетчатку, или ретину. Сетчатка может быть прямой и обращенной (инвертированной) (рисунок 119). Это зависит от того, как направлены рецепторные концы клеток - к источнику света или от него. Кроме того, такие глаза имеют фокусирующие устройства.



1 — эпидермис; 2 — светочувствительные клетки; 3 — клетки пигментной оболочки.

Рисунок 119 - Инвертированный глазок планарии



а - аппозиционный омматидий; б - суперпозиционный; 1 - хрусталик; 2 - хрустальный конус; 3 - пигментные клетки; 4 - зрительные клетки; 5 - рабдом; 6 - аксон зрительного нерва.

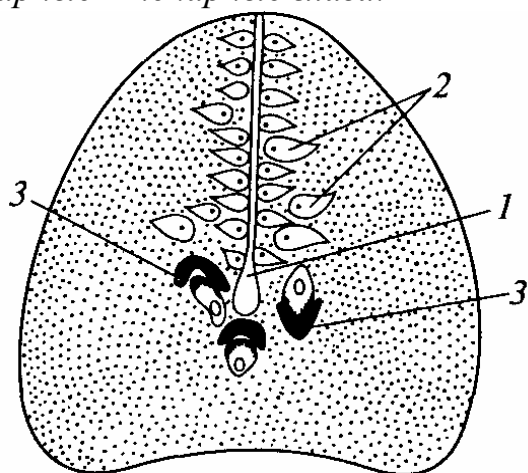
Рисунок 120 - Схема строения омматидия в сложном глазу насекомых

Особенно сложное строение имеют глаза насекомых. Они состоят из одинаковых зрительных элементов — омматидиев (рисунок 120). В таком зрительном элементе различают роговицу (линзу), кристаллический конус, клетки сетчатки (ретины), рабдом и окружающие омматидий пигментные клетки. Каждый омматидий работает как отдельная трубка бинокля. Он воспринимает кусочек общего изображения, поэтому такое зрение называют *мозаичным*. Опуская детали, можно сделать заключение о том, что такие глаза хорошо адаптированы к регистрации движения, но их разрешающая

способность в большинстве случаев невелика. Омматидий могут быть по-разному изолированы друг от друга, соответственно, различают и два типа сложных глаз: аппозиционный и суперпозиционный, которые отличаются расположением пигментных клеток, экранирующих рабдом. В оппозиционном "дневном" глазу, адаптированном к яркому свету, пигментные клетки полностью экранируют рабдом от любого света, не проходящего через роговицу (линзу) данного омматида. В суперпозиционном "ночном" глазу между кристаллическим конусом и рабдомом есть широкая неэкранированная зона и поэтому рабдомы получают свет, проходящий через несколько соседних омматидиев. Это увеличивает количество света и усиливает чувствительность глаза при слабом освещении.

Полученная информация в дальнейшем кодируется в изменениях мембранного потенциала рецепторов, а затем и преобразуется, т. е. обрабатывается. Главный аспект сенсорной обработки - выделение признаков. Считается, что сенсорная и нервная системы организованы так, чтобы различать, проводить и усиливать одни сигналы, не реагируя на другие. Информация постепенно передается от низших центров к высшим.

У бесчерепных светочувствительностью обладают глазки Гессе, лежащие в невроцели. Каждый глазок состоит из 2 клеток — светочувствительной и пигментной. Ланцетник воспринимает контраст света и тени (рисунок 121). Позвоночные имеют специализированные светочувствительные органы: *парные и непарные глаза*.



1 - невроцель; 2 - нервные клетки; 3 - пигментная клетка.

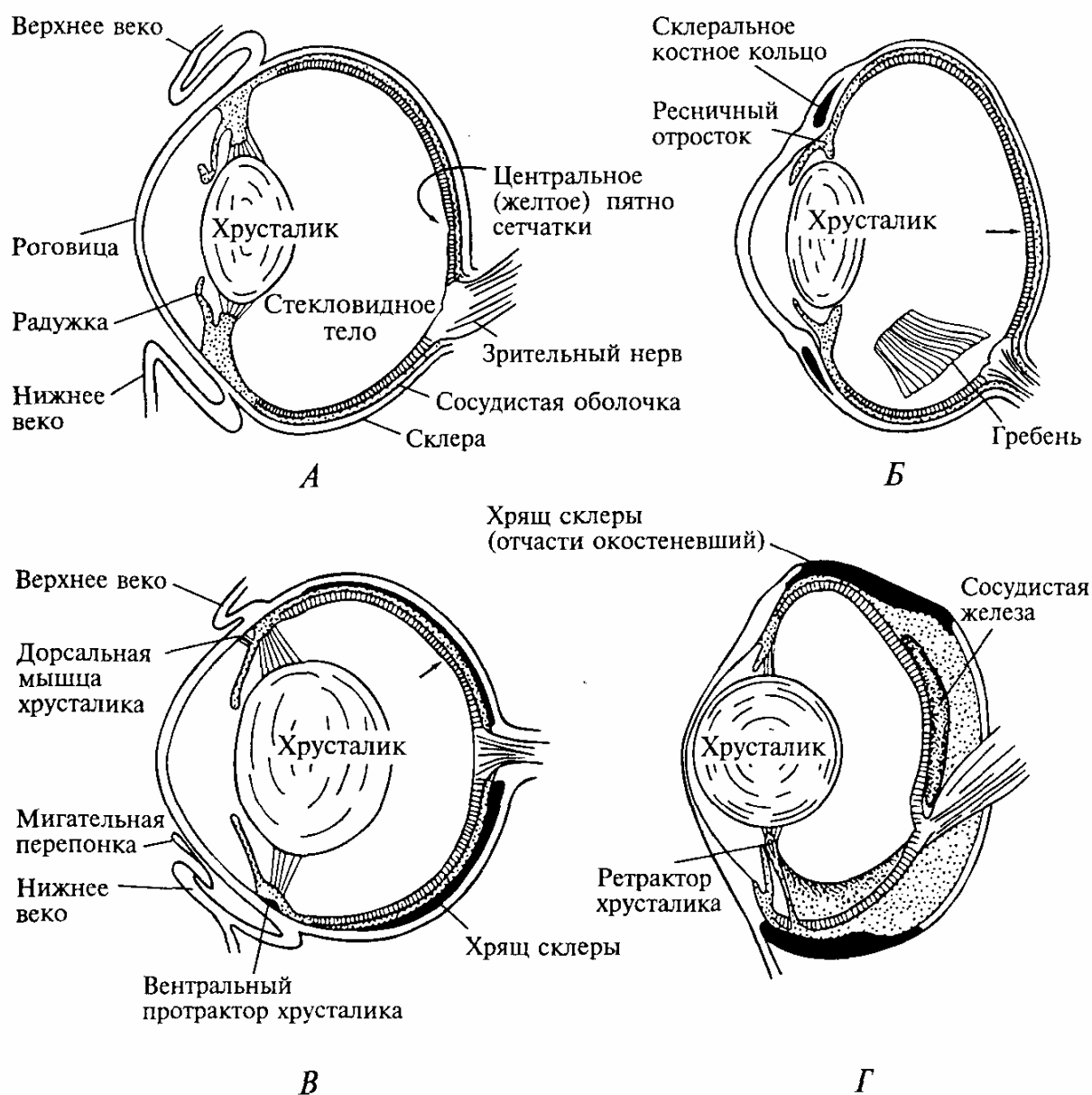
Рисунок 121 - Светочувствительные клетки в нервной трубке ланцетника.

Парные глаза закладываются в эмбриогенезе животного позднее органов обоняния, после замыкания нервной пластины в трубку. От нервной трубки на уровне таламуса промежуточного мозга выпячиваются наружу округлые *глазные пузыри*. Их соединения с мозгом — *глазные стебельки* — постепенно сужаются и оттесняются на брюшную сторону нервной трубки. Из них впоследствии оформляются зрительные нервы.

Наружная стенка каждого глазного пузыря впячивается и формируется двухслойный *глазной бокал*. Наружный тонкий слой клеток бокала превращается в *пигментную оболочку* камерного глаза.

Утолщенный внутренний слой становится его рецепторной оболочкой — *сетчаткой*, содержащей чувствительные, нервные и опорные элементы. У взрослых животных сосудистая и пигментная оболочки и сетчатка срастаются. Снаружи глазной бокал обрастает мезодермой. Из нее выделяются 2 оболочки: внутренняя — сосудистая и поверхностная — склера.

Парные глаза имеют сложное строение. Кроме названных оболочек в структуру глаза входят хрусталик, сосудистая оболочка, радужка, ресничное тело, склера, роговица, стекловидное тело. Структура глаза разных позвоночных показана на рисунк 122.



A — лошадь; *B* — голубь; *V* — лягушка; *Г* — лосось.

Рисунок 122 - Схематическое изображение вертикального разреза глаза у позвоночных разных классов

Хрусталик закладывается и обособляется в эктодерме зародыша напротив глазного пузыря. Замкнувшись в пузырек, он отшнуровывается от эктодермы и погружается в полость бокала.

Сосудистая оболочка примыкает к пигментной. Она обильно пронизана кровеносными сосудами, пигментирована и поглощает большую часть света, попадающего на нее сквозь сетчатку. В этой оболочке есть светоотражающие устройства, они помогают концентрировать лучи на сетчатке в слабо

освещенной среде и хорошо заметны по свечению глаз у ночных млекопитающих, рептилий и птиц, у глубоководных рыб.

Спереди глаза сосудистая оболочка вместе с утончающейся пигментной образуют окрашенную *радужную оболочку (радужку)*. Будучи пигментированной, она обуславливает цвет глаз. Радужина ограничивает *зрачок* и содержит мышечные волокна. Концентрически и радиально расположенные мышечные волокна способны сужать и расширять зрачок, регулируя размеры пучка света, пропускаемого в глаз. Спереди склера покрыта конъюнктивой.

Вблизи хрусталика расположено *ресничное тело*. Мускулатура этого тела участвует в его аккомодации.

С поверхности глаз окружен *склерой*. У круглоротых и млекопитающих она состоит из плотной соединительной ткани, у других — укреплена хрящом и даже костной тканью. Спереди глаза склера утончается и превращается в прозрачную *роговицу*. Форма роговицы изменчива: у рыб она плоская, у наземных и вторично-водных сферически выпуклая. Вместе с хрусталиком роговица участвует в преломлении потока света, поступающего в глаз.

Полость глазного яблока имеет внутри *три камеры*: передняя располагается между роговицей и хрусталиком, средняя — между хрусталиком и радужиной. Они заполнены жидкостью — *водянистой влагой*. В третьей, основной, камере находится прозрачное студенистое вещество — *стекловидное тело*. Внутри стекловидного тела у рептилий и птиц есть структура, обильно пронизанная кровеносными сосудами — *сосковый конус*, или *гребешок*. Он улучшает обеспечение глаза питательными веществами и кислородом и (предположительно) участвует в обеспечении остроты зрения (у птиц).

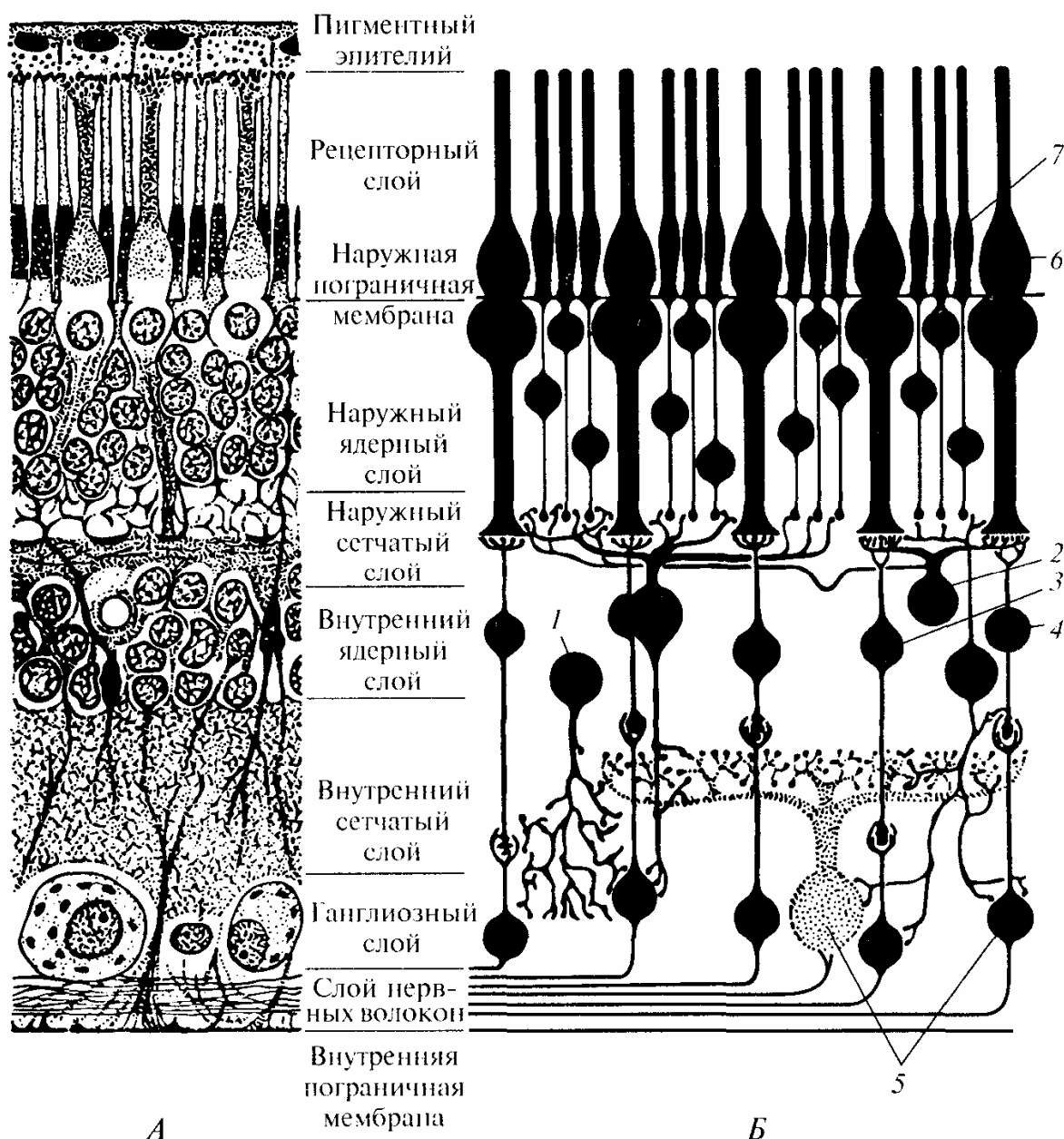
Главным рецепторным органом глаза является *сетчатка*. В основе ее структуры, как и в органах обоняния, лежат первично-чувствующие клетки, формирующиеся в эмбриогенезе эктодермально, т.е. из поверхности нервной трубки. Они содержат зрительные пигменты и способны возбуждаться при действии цветовых стимулов и проводить возбуждение в зрительные центры головного мозга. Общее количество рецепторных клеток, к примеру, в сетчатке лягушки больше миллиона, у кошки — около 100 млн. Структура сетчатки (в отличие от обонятельного эпителия) сложна и содержит несколько зон (рисунок 123).

Первая зона сетчатки лежит вблизи пигментного слоя. Она образована удлинёнными концами светочувствительных клеток — *палочек* и *колбочек*. Такая соответствующая своим названиям форма этих клеток наиболее четко различима в сетчатке глаза млекопитающего. Ядра палочек и колбочек слегка сдвинуты в глубь сетчатки и образуют *ядерную зону*.

Вторая зона включает биполярные клетки с короткими отростками. Они принимают возбуждение от палочек и колбочек и передают его клеткам третьего слоя.

Третья зона содержит нейроны с длинными отростками. Эти отростки образуют волокна зрительного нерва, по ним возбуждение передается в

промежуточный мозг. То место, где длинные отростки нервных клеток отходят от глаза и начинается зрительный нерв, не содержит чувствительных клеток: это слепое пятно сетчатки.



1 — амакриновая клетка; 2 — горизонтальный нейрон; 3 — биполярная клетка, связанная с колбочкой; 4 — биполярная клетка, связанная с палочками; 5 — ганглиозные клетки; 6 — колбочка; 7 — палочка.

Рисунок 123 - Сетчатка в глазе млекопитающего (А) и схема соединения между клетками сетчатки (Б)

У млекопитающих зрительная информация проходит через названные зоны сетчатки, через таламическую часть промежуточного мозга и передается коре переднего мозга, в которой сосредоточены основные зрительные зоны.

Своеобразие сетчатки позвоночных животных состоит в ее инвертированности (перевернутости рецепторного аппарата): палочки и колбочки размещаются не со стороны поступления в глаз света, а в глубине

оболочки. От нее отсчитываются слои сетчатки. Прежде чем достичь рецепторного слоя, свет должен пройти через всю толщу клеток сетчатки. Происхождение и функциональный эффект такой структуры сетчатки пока до конца не расшифрованы.

Расположение чувствующих клеток — палочек и колбочек — в сетчатке имеет некоторую упорядоченность. Колбочки сконцентрированы в центральном поле — *желтом пятне*. Это место соответствует наибольшей остроте зрения. Палочки группируются больше по периферии сетчатки — поэтому боковое зрение нечеткое и черно-белое. В сетчатке глаза лягушки желтого пятна нет, палочки и колбочки распределены по ней относительно равномерно. Волокна зрительного нерва отличаются у них разнокачественностью. В их составе есть элементы, реагирующие на мелкие темные движущиеся объекты, вне зависимости от освещенности (К. Шмидт-Ниельсен, 1982).

Палочки и колбочки функционально различны. Палочки — рецепторы, реагирующие на слабое освещение, они передают *изображение в черно-белых тонах*. Палочки преобладают в сетчатке у ночных наземных животных, у акул и глубоководных костных рыб. Колбочки чувствительны к интенсивному освещению, они хорошо передают тонкие детали изображения и *обеспечивают цветное зрение*. Колбочковое, цветное, зрение имеют костные рыбы, птицы и дневные пресмыкающиеся. Значительной части млекопитающих, ведущих сумеречный, ночной или подземно-роющий образ жизни, цветное зрение не свойственно. Известно, что цветным зрением среди млекопитающих обладают приматы.

В основе *цветного зрения* лежит неодинаковая спектральная чувствительность колбочек к свету. Например, у приматов известно *три типа колбочек*, максимум чувствительности которых соответствует синей, желтой и зеленой областям спектра. Это обусловлено наличием и количественным сочетанием в них зрительных пигментов. У позвоночных в колбочках сочетаются главным образом два пигмента родопсин и порфиросин (Л.Проссер, 1992) Их различная спектральная чувствительность и лежит в основе цветного зрения.

Порфиросин известен только у позвоночных. Он отличается от родопсина присутствием хроматофора. Например, порфиросин обнаружен в сетчатке пресноводных рыб, амфибий. Исследования показали, что у них соотношение родопсина и порфиросина в сетчатке находится под непосредственным контролем среды. Например, у проходных рыб при переходе из соленой воды в пресную происходит смена пигмента. У личинок хвостатых и бесхвостых амфибий при метаморфозе порфиросин сменяется родопсином и т.д., у жаб присутствует только родопсин. У человека родопсин расходуется днем и восстанавливается во время сна (Л.Проссер, 1978).

При переходе в течение суток от дневного зрения к сумеречному исчезает чувствительность к восприятию цветов — это явление называют *цветовой слепотой*. При цветовой слепоте наблюдается так называемая

ретиномоторная реакция сетчатки: палочки и колбочки несколько меняют свое местоположение в сетчатке.

Поток света, попадающий в глаз животного, проходит через *систему фокусировки*, позволяющей получать более или менее четкое изображение предмета. В этом участвуют *роговица*, *хрусталик* и *стекловидное тело*.

Рыбы имеют плоскую роговицу, слабо преломляющую световые лучи. У наземных она приобретает выпуклую сферическую форму и участвует в коррекции изображения. Водные млекопитающие сохраняют выпуклую (наземную) форму роговицы. Определенную оптическую роль играет стекловидное тело.

Наибольшая ответственность за передачу изображения принадлежит хрусталику. Форма его у позвоночных изменчива. Сферическая, округлая форма хрусталика и приближенность его к роговице создает у рыб эффект максимального увеличения и четкого изображения предмета на сетчатке только при близком рассмотрении предмета: рыбы — «близоруки». У наземных позвоночных хрусталик уплощен, имеет вид линзы и отодвинут от роговицы. Для получения четкого изображения имеет значение изменение формы хрусталика — *аккомодация*.

Механизмы аккомодации в глазах позвоночных довольно разнообразны. В этом принимают участие мезодермальные мышцы ресничного тела и эктодермальные мышцы радужки. У круглоротых, хрящевых и костных рыб, у личинок амфибий аккомодация достигается перемещением хрусталика внутри глазного яблока. У рептилий, птиц и млекопитающих приспособление к четкому пилению происходит за счет перемещения и изменения формы хрусталика. При рассмотрении удаленных предметов хрусталик уплощается, при ближнем зрении он округляется. Это осуществляется мышцей ресничного тела. Замечено, что спокойное состояние хрусталика у разных позвоночных может решить различные задачи: в одних случаях проблему близкого зрения, в других — дальнего.

К глазу позвоночного примыкают *вспомогательные структуры*: *веки*, *мышцы*, *слезные железы* и пр.

У большинства рыб веки практически отсутствуют. В отдельных случаях около глаз слегка разрастаются складки кожи, у некоторых акул могут быть верхнее и даже нижнее веки. У наземных позвоночных глаза всегда прикрыты веками. Они защищают роговицу от попадания соринки, пыли и от иссушения. У амфибий, рептилий и птиц сильнее развито нижнее веко, у млекопитающих и крокодилов — верхнее. Под подвижными веками у амфибий, рептилий, птиц есть третье веко — *мигательная перепонка*, прикрывающая глаз спереди назад. У змей веки срастаются, они достаточно тонкие, отчего роговица оказывается прикрытой прозрачной кожей. При линьке кожный покров отделяется от поверхности глаз, что вызывает нарушение зрения. Считают, что после линьки зрение у змей становится особенно острым.

Глазное яблоко приводят в движение шесть глазных мышц. Они иннервируются ветвями III, IV и VI пар черепномозговых нервов. У амфибий, некоторых рептилий и млекопитающих есть дополнительные мышцы: они

втягивают глазные яблоки внутрь глазной впадины и поднимают верхние веки.

Важное приобретение наземных позвоночных — *слезные железы*: они располагаются в заднем наружном углу глаза. Выделяемая ими жидкость смачивает и промывает роговицу. В переднем углу глаза лежит *гардерова железа*, секретирующая маслянистую жидкость. Гардеровы железы хорошо развиты у земноводных, пресмыкающихся и птиц. Млекопитающим они, как правило, не свойственны, исключая китообразных (и ластоногих), у которых секрет этих желез предохраняет глаза в воде, а над водой увеличивает дальность зрения, по принципу контактной линзы.

У наземных позвоночных в переднем углу глаза есть *носослезный проток*. Он выводит избыток слезной жидкости в носовую полость, увлажняя слизистую носа. У морских черепах и некоторых морских птиц через слезные железы выделяется гипертонический раствор соли, что позволяет им использовать для питья морскую воду и освободиться от лишних солей.

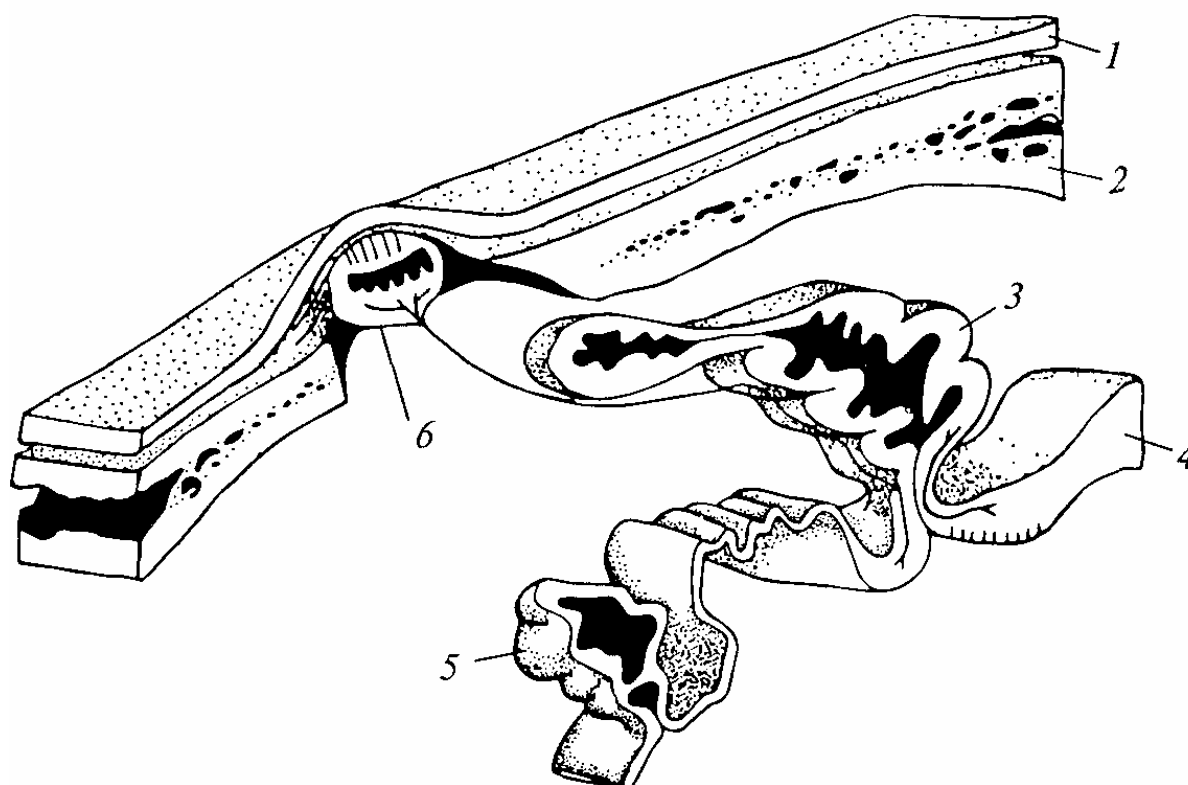
Парные глаза у позвоночных заметно отличаются разнообразием. Глазное яблоко может быть очень большим, равным по объему, к примеру, у хищных птиц, всему мозгу, и маленьким, чаще сферическим, или вытянутым. Пресноводную тропическую рыбку *Anableps* из Южной Америки называют четырехглазкой: в каждом глазном яблоке есть две роговицы и два хрусталика, поэтому она может видеть одновременно в воде и над ее поверхностью.

Отсутствие освещения приводит к редукции и упрощению глаз. Это свойственно глубоководным рыбам и некоторым норным животным, живущим под землей, — кротам, слепышам, слепушонкам, гоферам, землеройкам, слепозмеям.

Большинство животных обладают *монокулярным* боковым зрением, но у некоторых, например птиц, возникает частичное или полное *бинокулярное* зрение, при этом глаза сближаются на лицевом диске. Полное бинокулярное зрение позволяет охватывать большее пространство. Например, человек охватывает перед собой бинокулярным зрением 150° пространства, воробьиная птица — лишь 30°, сова — 60°.

Непарные глаза. Непарные глаза развиваются как два полых выроста эпителиума — крыши промежуточного мозга (рисунок 124). Отшнуровавшись, они превращаются в два пузырька, соединенных с мозгом посредством тонких ножек: передний (париетальный, или парапинеальный) называют *теменным органом*, задний (пинеальный) — *эпифизом*. Оба органа могут иметь фоторецепторные клетки с неинвертированной сетчаткой (Л.Проссер, 1992) и в эволюционном ряду позвоночных сильно изменчивы. Светочувствительная функция присуща теменному органу, например у рыб, хотя факты показывают, что у круглоротых и бесхвостых амфибий она принадлежит эпифизу. Большое разнообразие в строении теменного органа обнаружено у рептилий. Например, теменной орган гаттерии имеет вид пузырьчатого глаза. Его передняя стенка утолщена и образует хрусталик. Задняя стенка пигментирована и в отличие от парного глаза имеет

многослойную неинвертированную сетчатку: светочувствительные клетки обращены в полость глазного яблока. У некоторых бесхвостых амфибий и ящериц на уровне промежуточного мозга, на коже или под ней, есть светочувствительное пятно. Во всех случаях непарный глаз воспринимает уровень освещенности, а не образ предмета. Предполагают, что теменной «третий глаз» присутствовал у древних позвоночных: щитковых, панцирных, кистеперых, двоякодышащих рыб, стегоцефалов и даже ранних зверообразных рептилий (И. И. Шмальгаузен, 1964).



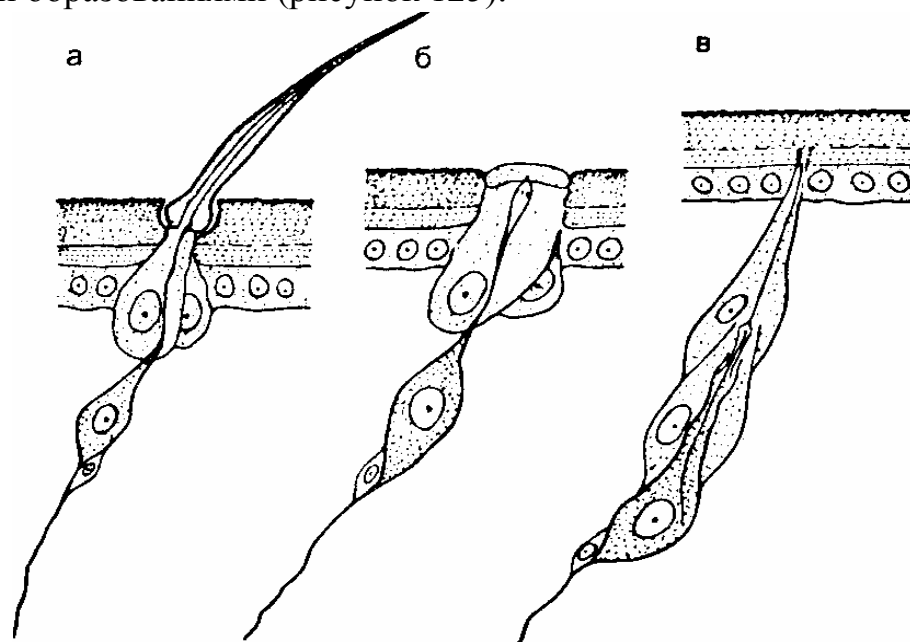
1 - кожа; 2 — крышка черепа; 3 — эпифиз; 4 — средний мозг; 5 — парафиз; 6 - теменной глаз.

Рисунок 124 - Теменной глаз ящерицы и смежные с ним структуры

Эпифиз, утратив зрительную функцию, превращается в железистое образование — *шишковидную железу*. Удаление этого органа у птиц подавляет годовой ритм миграционного беспокойства (Э.Хадорн, Р.Венер, 1989). У млекопитающих шишковидная железа участвует в регуляции деятельности половых желез и формировании вторичных половых признаков.

Хеморецепция. Восприятие вкуса или запаха широко распространено в животном мире. Даже простейшие проявляют хемотаксис, выражающийся в движении к области воды определенной кислотности, в которой они находятся. Однако достаточно точными сведениями о хеморецепции и хеморецепторных органах мы располагаем в случае насекомых, с которыми легче экспериментировать. Хеморецепцию обычно подразделяют на обоняние и вкусовое восприятие. Правильнее говорить о контактной и дистантной рецепции.

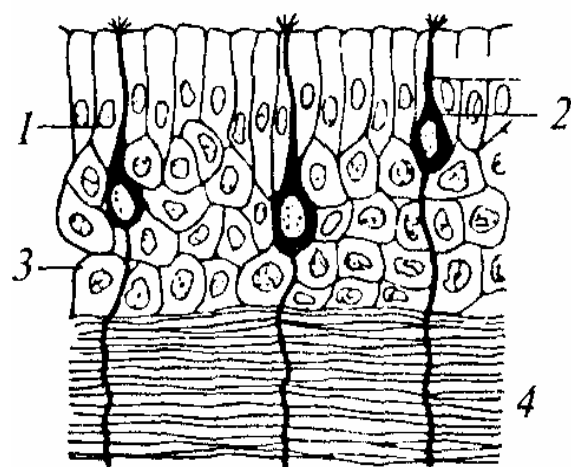
У многих беспозвоночных хеморецепторную функцию осуществляют сенсиллы. В частности, у насекомых рецепторные нейроны связаны с кутикулярными волосками, шипиками, пластинками, ямками и другими подобными образованиями (рисунок 125).



а - чувствительный волосок; б - колоколообразная сенсилла; в - хордотональный орган.

Рисунок 125 - Типы сенсилл

Именно эти сенсорные органы называются *сенсиллами*. Большое их количество располагается на усиках и лапках. У медоносной пчелы на каждом усике находится 14-15 тыс. сенсилл. Специализированные органы химического чувства (осфрадии) у моллюсков расположены в обонятельных ямках или отдельных участках мантийной полости. Полихеты имеют так называемые нюхальные ямки, помогающие находить и узнавать добычу.



1 — опорная клетка; 2 — обонятельная клетка; 3 — слизистая оболочка носа; 4 — нервное волокно.

Рисунок 126 - Поверхность обонятельного эпителия

Для всех позвоночных обонятельная (запаховая) рецепция — важная чувствующая система. Пользуясь органами обоняния, животные разыскивают пищу, обнаруживают врагов, оценивают химизм среды. Это важное средство внутривидовой коммуникации: оно проявляется при взаимодействии полов, родителей и детей, равно- и разновозрастных особей популяции. Запаховый след, запаховые метки животные оставляют в виде выделений специфических кожных желез, выделений из пищеварительного тракта, мочеиспускательных и половых путей.

Органы обоняния в эмбриогенезе закладываются в виде парных утолщений эктодермы на переднем конце тела зародыша. При погружении в глубь покровов образуются *обонятельные ямки*, а вслед за ними — *мешки*, выстланные цилиндрическими клетками обонятельного эпителия (рисунок 126). Периферический отросток обонятельной клетки выходит на поверхность в слой слизи, покрывающей обонятельный эпителий. Здесь он заканчивается булавовидным утолщением, несущим пучок длинных обонятельных волосков, контактирующих с молекулами пахучих веществ.

В передней стенке переднего мозга навстречу утолщениям эктодермы развиваются парные выпячивания — *обонятельные доли*, изнутри в них проникают полости боковых желудочков. Форма обонятельных долей изменчива у разных видов животных: «сидячие» на мозге, вытянутые в длину, «сидящие» на стебельках и т.д. Параллельно с обонятельными долями мозга формируется скелет обонятельных капсул, которые в дальнейшем входят в состав мозгового черепа.

Органы обоняния иннервируются I парой черепномозговых нервов. Особенность обонятельного нерва состоит в том, что он складывается из центральных отростков первичночувствующих клеток обонятельного эпителия. Войдя в обонятельные доли переднего мозга, эти отростки вступают в связь с дендритами других нервных клеток. Так идет передача ольфакторной (обонятельной) информации: сама обонятельная клетка является и рецептором, и проводником нервного возбуждения. Такой принцип организации наблюдается и в соответствующих органах беспозвоночных животных и свидетельствует об эволюционной древности чувства обоняния. У позвоночных животных с органами обоняния связана древняя кора переднего мозга.

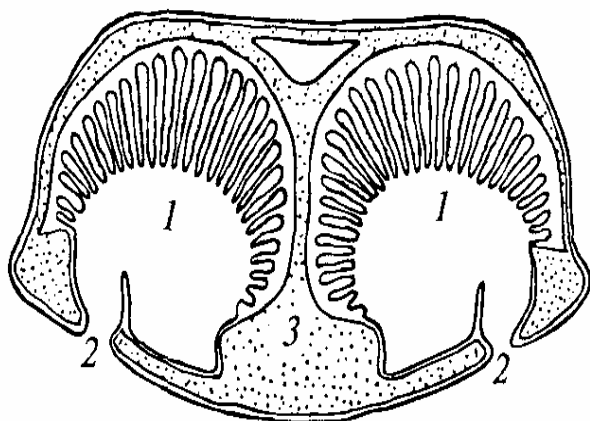
Органы обоняния в эволюционном ряду хордовых заметно усложняются. Поверхность обонятельного эпителия прогрессивно разрастается. Это сопровождается образованием многочисленных меридианальных складок внутри обонятельных капсул и изменением объема обонятельных долей переднего мозга.

Пороговая чувствительность обонятельных клеток очень высокая. Для стимуляции одной клетки достаточно энергии, развиваемой 1—4 молекулами пахучего вещества (Э.Хадорн, Р. Венер, 1989). По уровню чувствительности обонятельного аппарата к восприятию запахов среди позвоночных различают *макро-* и *микроосматиков*. Первые имеют высокочувствительное обоняние, у вторых его чувствительность понижена, и в ориентации им существенно помогают другие органы чувств.

У бесчерепных обонятельный эпителий сосредоточен в области дорсальной непарной обонятельной ямки (ямка Келликера), в том месте, где невроцель сообщался с поверхностью тела у их личинок.

У круглоротых обонятельный мешок тоже непарный. У миксин он открывается непарной ноздрей в верхней части рыла, у миног — на верхней поверхности головного отдела. Снизу непарный срединный мешок связан с гипофизарной трубкой. Расширение и сжатие этой трубки способствуют

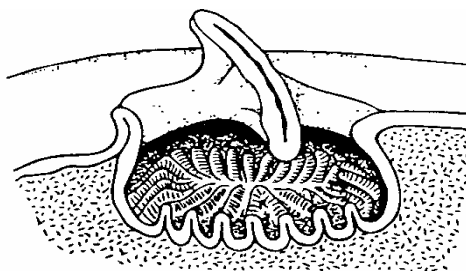
движению воды вблизи обонятельного эпителия. У миксин эта трубка открывается в глотку и участвует в акте дыхания при паразитическом питании.



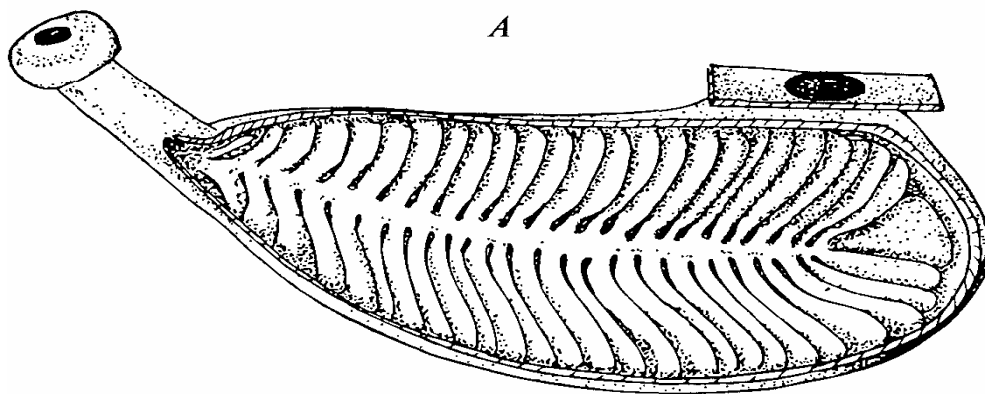
1 — обонятельный мешок; 2 — ноздря; 3 — носовая перегородка.
Рисунок 127 - Поперечный разрез через обонятельную область головы акулы

У хрящевых рыб пара несквозных ноздрей расположена на нижней поверхности рыла. Каждая ноздря частично разделена кожной складкой на вводное и выводное отверстия. Поверхность обонятельных капсул выстилает обонятельный эпителий (рисунок 127). Обонятельная область переднего мозга увеличена, при этом отмечают, что у скатов она крупнее, чем у акул.

Строение органов обоняния у костных рыб отличается довольно большим разнообразием. У осетровых они сходны с хрящевыми рыбами. У костистых рыб две пары ноздрей располагаются на верхней стороне головы: в передние вода входит, через задние — выходит. Обонятельный эпителий в капсулах собран в мелкие радиальные складки (рисунок 128). Подсчитано, например, что у обыкновенного угря (*Anguilla anguilla*) поверхность обонятельного эпителия содержит до 40000 клеток в 1 мм² (Л.Проссер, 1992).



А



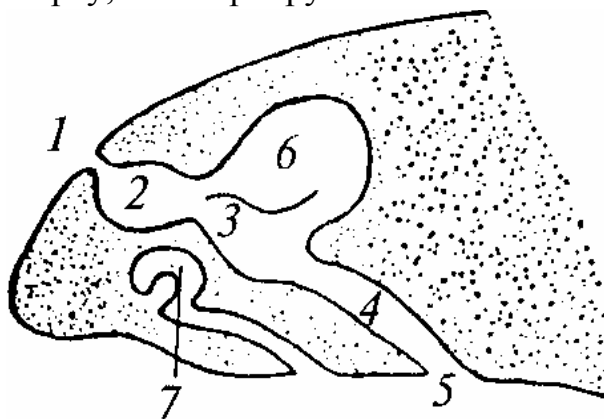
Б

Рисунок 128 - Носовые полости костистых рыб (А — гольян; Б — угорь)

У лопастеперых ноздри сквозные: изнутри они открываются в ротовую полость. Обонятельные складки внутри ноздрей выстланы однослойным цилиндрическим эпителием. Все четвероногие имеют сквозные ноздри, пропускающие атмосферный воздух в ротоглоточную полость. Среди обонятельных клеток размещены специальные железы, выделяющие внутрь ходов водянистый секрет и жироподобные вещества. В результате запаховые раздражители поглощаются пленкой жидкости, покрывающей обонятельный эпителий. Предполагают, что увлажнению способствует и поступление жидкости от глаз через *слезоносые* протоки (возможно, это пара бывших задних ноздрей костных рыб) (А. Ромер, Т. Парсонс, 1992).

У личинок амфибий обонятельный эпителий представлен, как и у рыб, радиальными складками. У взрослых амфибий в обонятельных капсулах появляются окостенения — обонятельные раковины, а эпителий приобретает вид закрученных выростов. У безногих есть своеобразные обонятельные щупальца, выпячивающиеся из ноздрей. Считается, что среди амфибий обоняние лучше развито у хвостатых.

Сквозные ноздри у амфибий полифункциональны: кроме обоняния они пропускают воздух к легким. Полость обонятельного мешка подразделяется у них на две части: внутреннюю, собственно обонятельную, выстланную обонятельным эпителием, и наружную — респираторную, выстланную покровным эпителием. У амфибий впервые намечается обособление от обонятельной капсулы специализированного участка обонятельного эпителия — *якобсонова органа*. У хвостатых этот орган выражен нечетко, у прочих же амфибий он организован в слепой мешок, открывающийся в основную носовую полость. Якобсонов орган информирует о запахе пищи, находящейся во рту, и иннервируется самостоятельной ветвью обонятельного нерва.



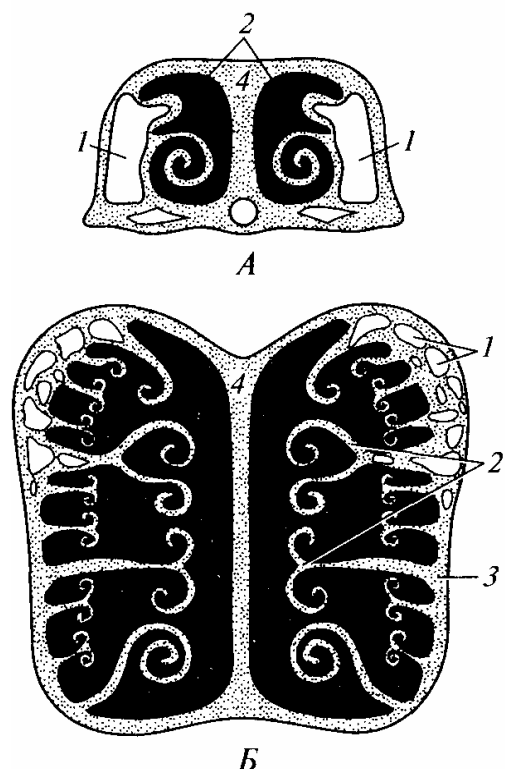
1 — наружная ноздря; 2 — преддверье; 3 — респираторный отдел; 4 — носоглоточный канал; 5 — хоана (внутренняя ноздря); 6 — обонятельный отдел; 7 — якобсонов орган.

Рисунок 129 - Дифференцировка обонятельного мешка у ящерицы

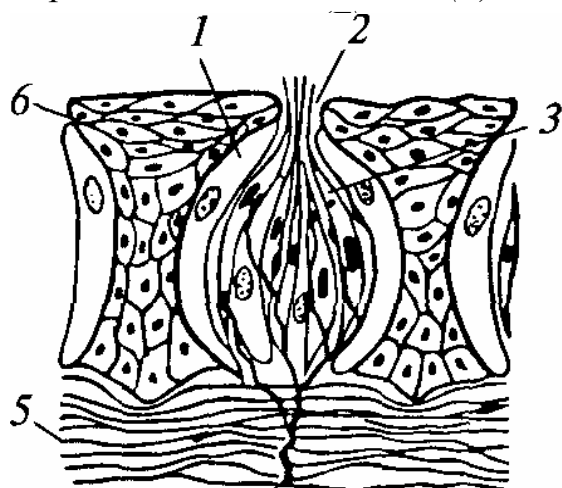
У рептилий происходит дальнейшая дифференцировка сквозных ноздрей на преддверие, средний и задний отделы (рисунок 129). Верхняя область носовой камеры имеет несколько выростов — раковин, выстланных обонятельным эпителием. У крокодилов и некоторых черепах носовая камера вместе с носоглоточным ходом отделены от рта вторичным костным нёбом.

Якобсонов орган хорошо развит у ящериц и змей; он парный и отделен от сквозных ноздрей. Химическая информация улавливается кончиком раздвоенного языка и переносится в слизь чувствующего эпителия этого органа. В отличие от обонятельной полости якобсонов орган постоянно

заполнен жидкостью, которая периодически выбрасывается и обновляется (И.И.Шмальгаузен, 1964). Рептилии преимущественно — макроосматики. Хорошим обонянием отличаются черепахи, крокодилы, большинство ящериц и змей.



1 — воздушные полости; 2, 3 — обонятельные раковины; 4 — носовая перегородка. Рисунок 130 - Поперечный разрез через орган обоняния птицы (А) и



1 — опорная клетка; 2 — вкусовая пора; 3 — рецепторная клетка; 4 — вкусовое нервное волокно; 5 — соединительная ткань; 6 — многослойный эпителий. Рисунок 131 - Вкусовая почка ротовой полости млекопитающего

У птиц отверстия ноздрей расположены обычно у основания клюва, иногда прикрыты роговой складкой. У киви они находятся на кончике клюва. Внутри носовых ходов есть три носовых раковины, выстланные небольшими участками обонятельного эпителия (рисунок 130). Якобсонов орган у них отсутствует. Чувствительность обонятельной рецепции у птиц в сравнении с рептилиями понижена. Тем не менее недавними исследованиями показано, что обоняние участвует у них в формировании разных форм поведения: поиске пищи, известной территории (хоминг).

У млекопитающих обоняние развито очень хорошо. Обонятельные раковины закручены в костные свитки, покрытые чувствующим эпителием. Собственно обонятельными являются примыкающие к решетчатой кости решетчатые раковины. Их число варьирует от 5 — 8 при хорошем обонянии, до 2 — при слабом. К макроосматикам среди млекопитающих относятся сумчатые, насекомоядные, грызуны, хищные, копытные. Общее число клеток обонятельного эпителия у тонко чувствующей овчарки достигает $225 \cdot 10^6$. К микроосматикам принадлежат беззубые киты, ластоногие, высшие приматы. У человека микроосматик количество клеток обонятельного эпителия равно $5 \cdot 10^6$ (Л. Проссер, 1978). Большинство млекопитающих имеют якобсонов орган. Работами отечественных океанологов показано, что киты и дельфины, используя якобсонов орган, улавливают след удалившегося стада своих собратьев.

Орган вкуса принадлежит к системе вторичночувствующей рецепции. Рецепторами вкуса служат *вкусовые луковичи* (или *почки*). Они состоят из

длинных цилиндрических клеток с тонким и коротким чувствующим волоском. Между сенсорными лежат длинные опорные клетки. Снизу во вкусовую почку проникают нервные волокна, которые и оплетают чувствующие клетки своими разветвлениями (рисунок 131).

Вкусовые почки располагаются главным образом в ротовой полости и глотке. Однако у костных рыб они распространены и на внешней поверхности тела в покровах встречаются на жаберных дугах, на плавниках, а особенно на губах и усиках. Например, осетры получают вкусовую информацию с нижней поверхности рыла, американские сомики-кошки (*Amiurus nembulosus*) — от клеток, разбросанных по телу. Обнаружено, что у другого сомика — пятнистого, или канального, (*Yctalurus punctatum*) — хеморецепторы на усиках весьма чувствительны к малым концентрациям различных аминокислот (К. Шмидт-Нильсен, 1982). Вкусовые почки у амфибий встречаются в коже. У рептилий и птиц они находятся в глотке, редко на языке. В основном на языке вкусовые почки концентрируются у млекопитающих. У грызунов, хищных и копытных млекопитающих на дорсальной поверхности языка присутствуют три вида *вкусовых сосочков*, несущих почки: *грибовидные*, *вальковатые* и *листовидные*. Вкусовые сенсорные клетки каждые несколько дней замещаются новыми (Л. Проссер, 1977— 1978). У большинства позвоночных вкусовые почки иннервируются ветвями лицевого (VII), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) нервов. У млекопитающих вкусовыми нервами являются ветвь лицевого нерва — барабанная струна и язычная часть языкоглоточного нерва.

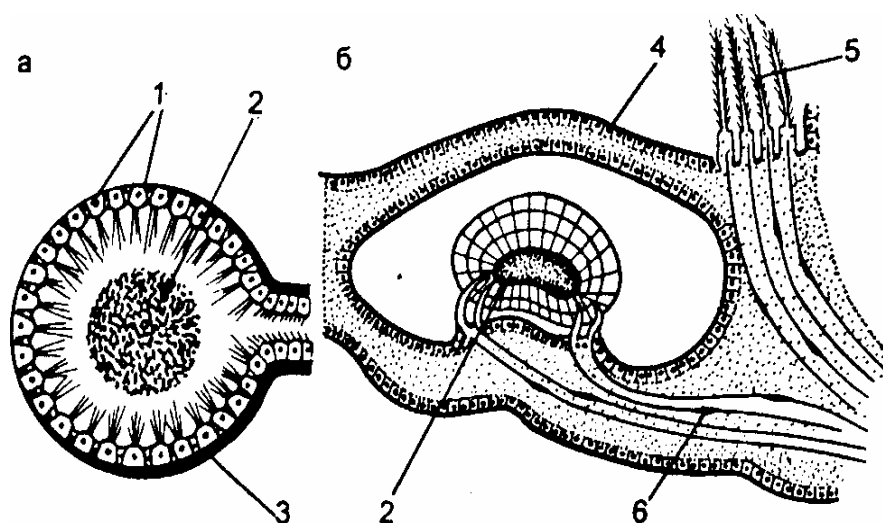
Позвоночные различают четыре основных вкусовых качества: горькое, соленое, кислое, сладкое. Рецепция вкуса происходит путем распознавания молекул и ионов в жидкой среде: кислот — как кислое, хлоридов — как соленое, ощущение горького вызывается алкалоидами, ощущение сладкого — сахарами и спиртами.

Механорецепция. Раздражение механорецепторов происходит вследствие физической деформации — движения или давления в их различных проявлениях (вибрации, изгибе, растяжении, звуке). Независимо от вида раздражения процессы механорецепции похожи. Во всех группах механорецепторов «эффективное» раздражение заключается в смещении видоизмененной ресничной структуры. Ее называют *сдвиговой деформацией*. Эффективные раздражения вызывают возбуждение в сенсорных клетках (рецепторный потенциал). Это возбуждение превращается затем в последовательность потенциалов действия (спайков) и уже в этом виде направляется в афферентные центры ЦНС.

Несмотря на сходство первичных механизмов раздражения, структуры (органы), воспринимающие раздражения, весьма разнообразны. Так, звуковые колебания воспринимаются у беспозвоночных кутикулярными сенсиллами или сколопидиями насекомых: гравитация - статоцистами, давление - свободными нервными окончаниями и кутикулярными сенсиллами, растяжение - рецепторами растяжения и хордо-тональными органами у членистоногих. Нужно отметить тот факт, что

механорецепторные органы могут выполнять одновременно и другие функции. К примеру, сколопидии насекомых воспринимают звук и вибрацию, а также контролируют положение тела в пространстве. Более того, у насекомых одни и те же сенсиллы могут являться и механо- и хеморецепторами.

Статоцисты имеются у многих первичноводных животных - медуз, морских кольчатых червей и ракообразных. Они отсутствуют только у наземных насекомых. Статоцисты считаются органами равновесия. Однако животные, снабженные статоцистами, реагируют и на сотрясения, поэтому эти образования можно считать сейсморецепторами. Статоцист представляет собой пузырек (рисунок 132), расположенный в коже или связанный с ней. Часть клеток эпителия пузырька выделяет конкреции углекислой извести, выпадающие в полость пузырька и играющие роль слуховых камешков, или статолитов. Другие клетки эпителия являются чувствительными, они воспринимают давление статолита и животное может регулировать движения в зависимости от того, на какие из чувствительных клеток статоциста давит статолит. Чаще раздражением является не давление на сенсорные клетки, а смещение в горизонтальной плоскости (сдвиг), как и у других механорецепторов.

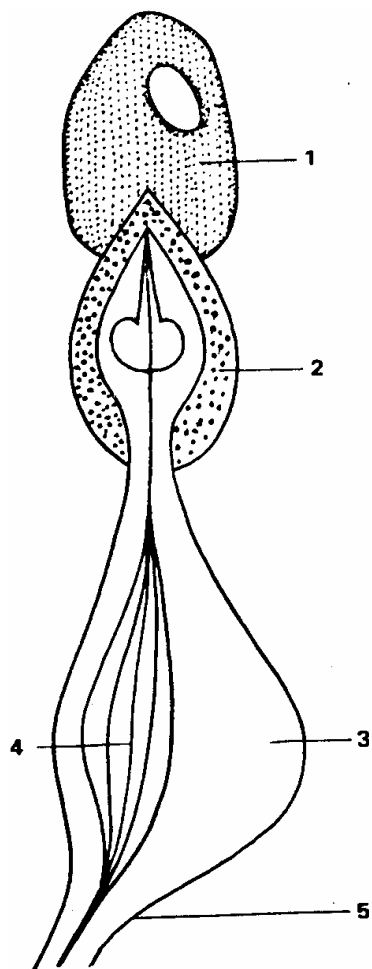


а - с подвижным статолитом; *б* - со сросшимся с чувствительными щетинками статолитом; 1 - чувствительные клетки; 2 - статолит; 3 - нервные волокна; 4 - полость статоциста; 5 - чувствительные щетинки; 6 - первичные нервные клетки.

Рисунок 132 - Статоцисты беспозвоночных

Располагаются статоцисты в геле у радиально-симметричных животных (например, медуз) - по радиусам, на краях зонтика, у высших раков - в первом членике первых антенн, у моллюсков - в ноге или голове. У наземных животных имеются органы, воспринимающие звуковые колебания. Это прежде всего хордотональные органы, состоящие из связки (типа струны), натянутой между двумя участками под покровами. Сенсорные клетки одним концом присоединяются к покровам, а другим - к

связке (рисунок 133). Колебание связки вызывает раздражение сенсорной клетки. Затем импульс передается на веточки соответствующего нерва



1 - гиподермальная кроющая клетка; 2 - обкладочная клетка; 3 - чувствительная клетка; 4 - нейрофибриллы; 5 - нейрит.

Рисунок 133 - Хордотональный орган

Значительно сложнее устроены органы слуха таких насекомых, как сверчки, кузнечики и цикады. Эти органы носят название *тимпанальных* (от греч. тимпанум - барабан). В тимпанальном органе кузнечика (рисунок 134) тонкая кутикулярная перепонка натянута на прочную рамку.

Под перепонкой, играющей роль барабанной, лежит трахейный ствол, между ним и перепонкой располагаются группы чувствительных клеток. У ночных бабочек-совок орган слуха настроен на звуки высокой частоты, издаваемые охотящейся летучей мышью. На третьей паре ног у них расположена ребристая кутикулярная пластинка - генератор ультразвуковых помех, сбивающих со следа летучих мышей, которые используют при ночном ориентировании эхолокацию.

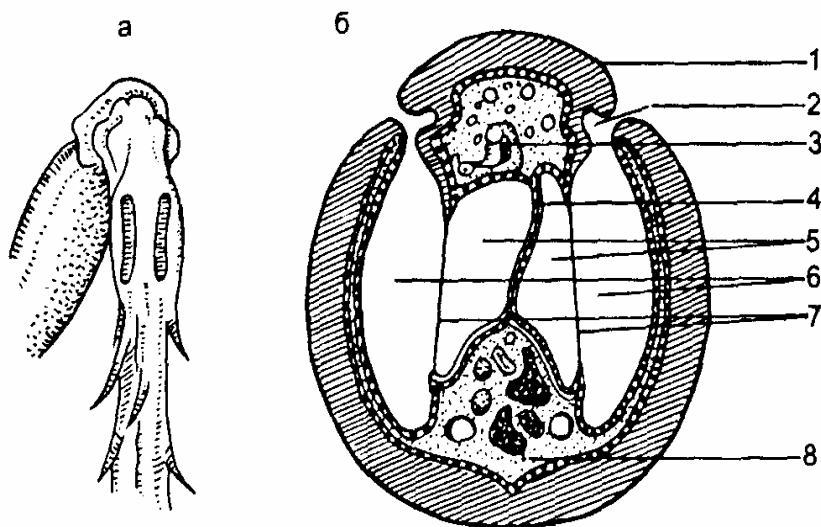
В эволюции позвоночных органы слуха претерпевают серьезные изменения. В наиболее оформленном виде эти органы свойственны птицам и млекопитающим.

У рыб специализированного слухового рецептора во внутреннем ухе нет. У рыб, земноводных и пресмыкающихся отсутствует и звукоорганизующая система - внешнее ухо. Звук они воспринимают всей поверхностью тела. Органами, воспринимающими колебания среды, у рыб и личинок земноводных следует считать внутреннее ухо, боковую линию и клетки кожного анализатора. Слуховую функцию во внутреннем ухе

выполняют отдельные волосковые клетки круглого мешочка и лагены - это *рецептор давления*. Они улавливают звуки, отдаленные на большие расстояния. Орган боковой линии - *рецептор смещения* - улавливает звуки вблизи их источника. Интенсивные звуки может воспринимать *кожный анализатор*. Обнаружено, что хрящевые рыбы воспринимают поверхностью тела звуковые колебания низких частот.

У костных рыб в восприятии звуков участвуют система полостей в черепе и плавательный пузырь. Например, у сельдеобразных звуковые колебания с поверхности тела передает трубчатый отросток плавательного пузыря, соприкасающийся с перепончатым лабиринтом. У карпообразных механизм иной: плавательный пузырь связан у них с перепончатым лабиринтом системой косточек - производных отростков

передних позвонков (*веберов аппарат*). Полагают, что они действуют подобно слуховым косточкам млекопитающих (А. Ромер, Т. Парсонс, 1992).



a - передняя голень спереди; *и* - поперечный разрез голени в области тимпанального органа; 1 - наружная кутикула ноги; 2 - слуховая щель; 3 - хордотональный орган, 4 - стенка трахейной полости; 5 - трахея, 6 - полость ноги; 7 - барабанные перепонки; 8 - полость с кровью.

Рисунок 134 - Строение тимпанального органа передней ноги кузнечика

Звукоизлучение в воде имеет разную природу. Это внешние звуки, связанные с течением, приливами и отливами, ветром, землетрясениями, с биологической жизнью обитателей водоемов, с индустриальной деятельностью людей. Важными раздражителями являются звуки, издаваемые самими рыбами. Это разнообразные варианты механических звуков, возникающих с участием стридуляционных (инструментальных) механизмов. Специалисты выделяют несколько типов таких звуков: звуки, связанные с движением жаберных крышек, сочленений скелета, трением лучей плавников, срывом водяных вихрей с поверхности тела и т.д. Диапазон частот этих звуков от 20 Гц до 5 кГц. Такие звуки возникают при питании рыб, захвате и перетирании пищи. Другие звуки издаются при участии плавательного пузыря. Они воспроизводятся импульсивно и напоминают серии ударов, барабанный бой, молоточные удары, хрюканье. Эти звуки реализуются в диапазоне 50 Гц — 2,5 кГц и т.д.

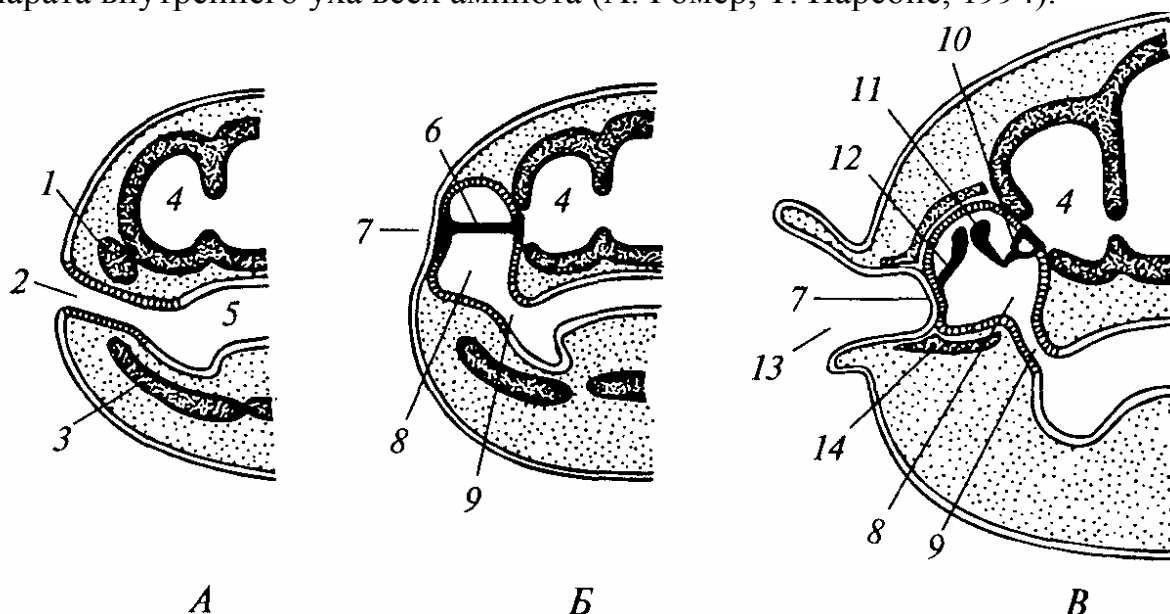
Вода как среда для проведения звуков имеет ряд особенностей. Скорость распространения звука в воде в силу ее большой плотности и малой сжимаемости в 4,5 раза больше, чем в воздухе, и составляет 1440 м/с. Она меняется в зависимости от температуры воды и ее плотности. При понижении температуры скорость звука уменьшается, при увеличении плотности, например с глубиной, возрастает. Начиная с глубины 1220 м, где температура воды остается практически постоянной, скорость звука меняется за счет изменения давления.

В наземной среде условия передачи звуков иные. Скорость распространения звуковой волны в воздухе меньше, чем в воде: 330 м/с. Звуки

быстро рассеиваются и затухают. В воздушной среде механические звуки и голоса, столь распространенные у рыб, становятся малоэффективными. Поэтому системы звуковосприятия и звукоизлучения у наземных позвоночных совершенствовались в процессе эволюции.

У амфибий рецепторный аппарат внутреннего уха приобретает новообразования — сосочки. На границе между утрикулусом и саккулусом располагается *амфибиальный сосочек*. Это оригинальная черта амфибий, несвойственная прочим наземным позвоночным. При его участии воспринимаются звуки в довольно узком диапазоне: 200 — 940 Гц. Полагают, что амфибиальный сосочек участвует у них и в системе водного восприятия звуков (И.И. Шмальгаузен, 1964). Другой сосочек, *базиллярный*, располагается в саккулусе вблизи лагены. Он воспринимает звуки в диапазоне 3 — 4 Гц — 1 кГц. Передача звуков на рецепторный аппарат внутреннего уха осуществляется у амфибий двумя путями: водным (через лимфатические мешки, венозную систему и эндолимфу внутреннего уха) и воздушным (через среднее ухо).

Во внутреннем ухе настоящих наземных позвоночных (амниота) важную роль для восприятия звуков в воздушной среде играет расположенная в слуховой капсуле (и выходящая за ее пределы в полость черепа) *перилимфатическая цистерна* — мешочек с одноименным протоком. Проток отделен от базиллярного сосочка подстилающей базиллярной мембраной. Это образование считают важнейшим компонентом звуковоспринимающего аппарата внутреннего уха всех амниота (А. Ромер, Т. Парсонс, 1994).

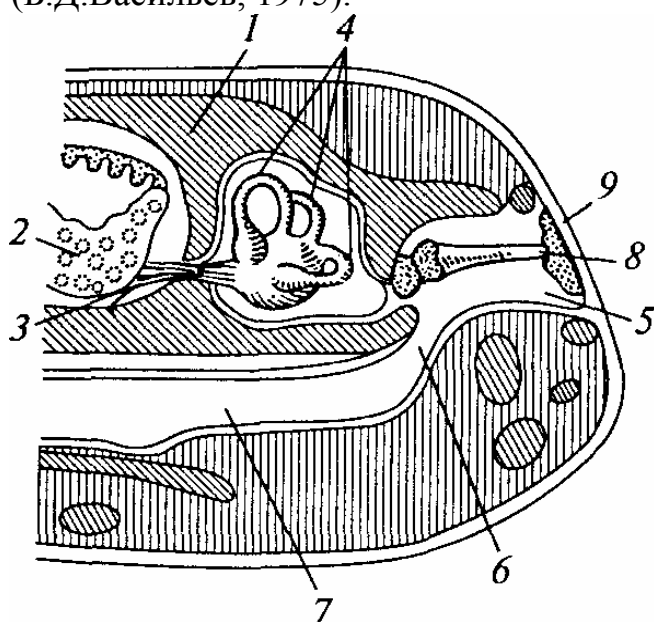


А — хрящевые рыбы; *Б* — земноводные и пресмыкающиеся; *В* — млекопитающие; 1 — гиомандибулярный хрящ; 2 — брызгальце; 3 — гиоид; 4 — слуховая капсула черепа; 5 — ротовая полость; 6 — столбик (стремя); 7 — барабанная перепонка; 8 — среднее ухо; 9 — евстахиева труба; 10 — стремечко; 11 — наковальня; 12 — молоточек; 13 — наружный слуховой проход; 14 — барабанная кость.

Рисунок 135 - Схема развития среднего уха в ряду позвоночных

Наземным позвоночным свойственны и иные формы совершенствования звуковоспринимающей системы. У них образуется новый отдел — *среднее ухо* (рисунок 135). В этот орган преобразуются: IV жаберная щель — брызгальце и участок IV висцеральной дуги — подвесок (гиомандибуляре). Снаружи полость среднего уха ограничена тонкой мембраной — *барабанной перепонкой*. Она образована листком соединительной ткани и прикрыта с поверхности кожей (у амфибий, многих ящериц). Через широкое отверстие или через канал (евстахиева труба) эта полость соединяется с глоткой. Гиомандибуляре теряет роль подвеска челюстей и превращается в столбчатую косточку — *стремечко*. Расширенный в виде подошвы конец стремечка упирается в овальное окно слуховой капсулы и передает колебания барабанной перепонки на систему: перилимфатический проток — базилярная мембрана — лагена. Таким путем звук из воздушной среды передается на жидкость внутреннего уха (рисунок 136).

Описанная выше система свойственна большинству бесхвостых земноводных. Хвостатые амфибии, находясь постоянно в воде, не имеют среднего уха и не пользуются системой звуковосприятия в наземной среде. Безногие вторично его утратили. Эти амфибии не используют акустические раздражители в воздушной среде. Вторичную утрату среднего уха связывают с недостаточностью его защитных и акустических свойств в воде и почве, в результате чего барабанная перепонка исчезает, а полость редуцируется (Б.Д.Васильев, 1975).



1 — черепная коробка; 2 — продолговатый мозг; 3 — слуховой нерв; 4 — полукружные каналы; 5 — полость среднего уха; 6 — евстахиева труба; 7 — глотка; 8 — стремя; 9 — барабанная перепонка.

Рисунок 136 - Поперечный разрез через голову лягушки в области уха (схема)

Хвостатые амфибии в большинстве не имеют голоса. Однако некоторые саламандры пищат, амфиумы и сирены свистят, тихоокеанская амбистома (*Dieamptodon ensatu*) лает, *Megalobatrachus* громко мычит. Амбистомовые имеют голосовые связки и подают звуки при выдохе. Безлегочные саламандры издают звуки при сокращении объема ротоглоточной полости.

Разнообразно звукообразование у бесхвостых. Они излучают довольно широкий диапазон звуков от 100 Гц до 12—15 кГц. Органом звукоизлучения у них служит гортанная щель. Интенсивность звука усиливается за счет голосовых мешков (резонаторов). Отсутствие голосовых мешков сочетается иногда с полной безголосостью, как, например, хвостатая лягушка

гладконог (*Ascaphus truel*), или со способностью издавать звуки под водой (*Pipa*). Воспроизводство звуков имеет у бесхвостых земноводных важное биологическое значение при коммуникации между особями во время брачных игр, криков агрессии, испуга, защиты.

В органе слуха у многих рептилий оформились три отдела: внутреннее, среднее и наружное ухо. Внутреннее ухо по организации близко к амфибиям, за исключением отсутствующего амфибиального сосочка. В круглом мешочке (саккулусе) заметен вырост, получивший название — *кохлеарный канал* (или *улитка*). В нем концентрируются волосковые клетки базилярного сосочка и лагены. Структура внутреннего уха в разных систематических и экологических группах рептилий изменчива (Б. В. Васильев, 1975). Наиболее примитивный рецепторный аппарат обнаружен у агам, игуан, веретениц. Более специализирован он у gekkonov, chelonians. Диапазон звуковых частот, воспринимаемый ящерицами, — 100 Гц — 6 кГц. У черепах рецепторный аппарат упрощен. Их диапазон — 20 Гц — 4 кГц, а область лучшей слышимости сужена до 80 — 450 Гц. Рецепторный аппарат крокодилов совершеннее: их волосковые клетки отличаются разнообразием форм, а диапазон их слышимости — 100 Гц — 5 кГц.

Среднее ухо хорошо развито у крокодилов, черепах и нескольких семейств ящериц. Его положение на голове в сравнении с амфибиями несколько смещено вниз. Через евстахиеву трубу барабанная полость сообщается с глоткой. В целом стремечко повышает чувствительность слуха у рептилий в широком диапазоне частот.

У гаттерий и змей среднее ухо полностью редуцировано. Исчезновение его, как правило, связано с ползающим и роющим образом жизни. Обитание в водной среде к редукции этой части уха обычно не приводит (И. Ямалова, 1970). У многих рептилий звукоорганизующей системой становится *наружный слуховой проход*. Он защищает барабанную перепонку, в нем поддерживаются постоянная температура и давление. Развитость этого канала меняется у рептилий в широких пределах. Наиболее хорошо наружный слуховой проход оформлен у крокодилов и некоторых gekkonov. Кольцевые мышцы позволяют сужать и перекрывать наружное отверстие. Слуховой проход хорошо обозначен у ящериц, укрывающихся в тесных убежищах, под камнями, в узких щелях — сцинки, золотистая мабуя, полосатый гологлаз. У ящериц, пользующихся просторными убежищами среди крупных камней, в трещинах скал, между корнями деревьев, слуховой проход или слегка обозначен, или неразвит вовсе (агамы, скальные ящерицы). У змей он отсутствует.

Способы звукообразования у рептилий довольно разнообразны. Настоящим голосом обладают крокодилы, gekkonov, хамелеоны. Многие рептилии шипят, резко выдыхая воздух из легких (черепахи, змеи, ящерицы). Аризонский аспид, змея-носорог, африканская гадюка издадут довольно громкие звуки, приводя в движение мускулатуру клоаки и стенки брюшной полости.

У рептилий встречаются стридуляционные механизмы. К ним относятся быстрые движения покрытого крупными чешуями хвоста у сцинкового геккона, погремущки на хвосте гремучих змей.

Считают, что в целом у рептилий акустическая сигнализация слаба, хотя многие могут издавать предупреждающие шумовые сигналы. Крики гекконов имеют, по-видимому, привлекающее и территориальное значение. У крокодилов есть призывные, предупреждающие и территориальные сигналы частотой 0,8 — 3,4 кГц (Л.Проссер, 1977-1978).

В органе слуха птиц хорошо оформлены все три отдела уха: внутреннее, среднее и наружное. Во внутреннем ухе, как и у рептилий, рецепторным органом является базилярный сосочек. Он располагается в выросте саккулуса — улитке, имеющей вид слабо изогнутой трубки (0,5 оборота). На ее дистальном конце расположена лагена. Волосковые клетки у птиц многообразны по форме. Они представлены тремя модификациями (высокие, низкие, скошенные) и отличаются строением, типографией и иннервацией (И.Ямалова, 1980). В улитке увеличены размеры овального и круглого окон.

Общий план строения среднего уха птиц и рептилий сходен: барабанная перепонка, барабанная полость, стремечко, евстахиева труба. Через стремечко сохраняется однокосточковая передача колебаний от барабанной перепонки к внутреннему уху. По морфологическим особенностям специалисты выделяют у птиц несколько типов среднего уха: *клипеоларный* (совы), *шатровый* (воробьиные), *поршневой* (многие группы) и др. (В.Д.Ильичев и др., 1972).

Наружное ухо оформлено у птиц в короткий и сложный по рельефу наружный слуховой проход с расположенными у входа *кожными складками* (*оперкулум* и *птерилогизис*), *валиками* и *ушными птерилиями*. Выделяют несколько морфофункциональных типов наружного уха:

1) *рупорный* (совы, луны, козодой), обладающий высокой акустической чувствительностью к пространственному анализу звуков низкой интенсивности;

2) *рефракторный* (воробьиные птицы), имеющий широкий диапазон акустических возможностей;

3) *водозащитный*, сформировавшийся у плавающих птиц в связи с необходимостью защищать барабанную перепонку от воды; у этих птиц нет кожных складок, наружное отверстие уменьшено и прикрыто перьями;

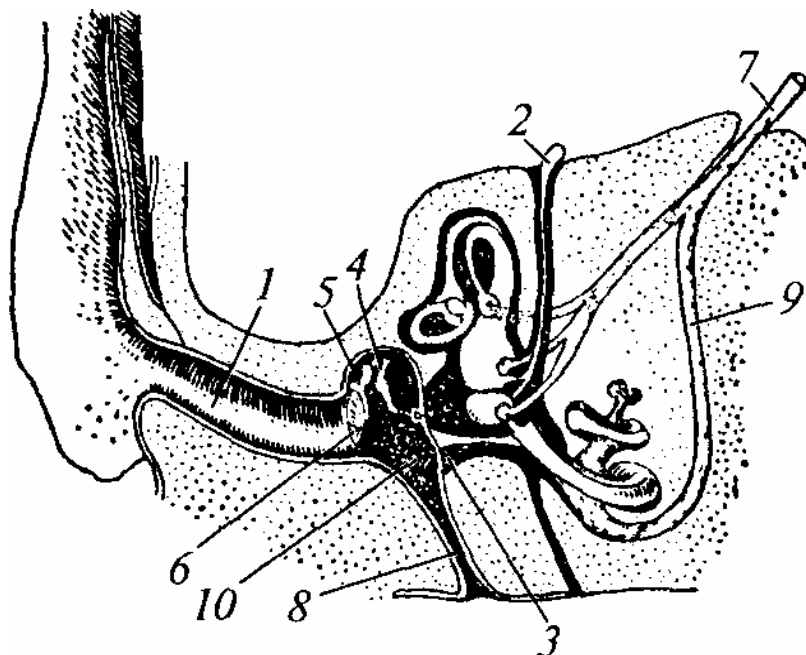
4) *универсальный тип*, характерный для Columbiformes, Galliformes, Gruiformes, — полагают, что слабое развитие звукового общения не требует у этих птиц чуткого специализированного слуха, отверстие мало, кожные складки отсутствуют, валики выражены плохо (В.Д.Ильичев, 1972).

Птицы воспринимают звуки в очень широком диапазоне частот: от 120 Гц до 15 кГц. Отдельные виды способны к эхолокации. Например, обитающий в пещерах Южной Америки козодой (гуахаро) при полетах в темноте подземелий издает ультразвуки с частотой 7,3 кГц. Используя ультразвуки в мутной воде, охотятся пингвины, ориентируются в тумане кроншнепы.

Для воспроизведения звуков птицы используют *настоящий* (дыхательный) *голос* и *инструментальный* (стридуляционный). Настоящий голос

образуется на выдохе при участии голосовых связок нижней гортани и резонирующих полостей тела (верхняя гортань, пищевод, трахея, воздушные мешки). Издавая дыхательные звуки, птица может варьировать их параметры и управлять ими. Поэтому в акустической ориентации птиц именно дыхательный голос играет ведущую роль и служит основным источником разнообразных и сложных сигналов общения. Инструментальные звуки воспроизводятся оперением, клювом, лапами. Выполняя те же функции, что и настоящий голос, они расширяют возможности общения за счет дополнительных каналов связи, заменяя, дополняя и дублируя настоящий голос.

Млекопитающие имеют в органе слуха три хорошо развитых отдела (рисунок 137).



1 — наружный слуховой проход; 2 — эндолимфатический канал; 3 — круглое окно; 4 — наковальня; 5 — молоточек; 6 — барабанная перепонка; 7 — слуховой нерв; 8 — евстахиева труба; 9 — нерв улитки; 10 — стремя.

Рисунок 137 - Схема органа слуха млекопитающего

Во внутреннем ухе улитка спирально закручена в 1—5 оборотов и полностью изолирована от вестибулярного аппарата, у однопроходных она имеет 0,5 оборота и напоминает улитку у птиц. Оригинальной чертой млекопитающих считают постоянное число рецепторных клеток и одинаковый характер их размещения, независимо от специализации животного.

Заметно преобразуется среднее ухо. В передаче звуков с барабанной перепонки на овальное окно внутреннего уха участвуют три слуховые косточки — *молоточек*, *наковальня* и *стремечко*, гомологи соответственно квадратной, сочленовной костей и подвеска. Считается, что система косточек эффективнее предохраняет внутреннее ухо от нагрузок при быстрых изменениях интенсивности звуков. Нарушения в системе косточек не ведут к полной потере слуха. В этом случае звуковые колебания к внутреннему уху поступают через прилежащие кости черепа.

У видов, обладающих эхолокацией и воспринимающих ультразвуки (землеройки, летучие мыши, некоторые грызуны, зубатые киты), между молоточком и наковальней появляется дополнительный рычаг, а молоточек жестко присоединяется к барабанной перепонке. Это повышает жесткость системы и улучшает восприятие и проведение специфических сигналов.

Наружное ухо у наземных млекопитающих включает слуховой проход и ушную раковину, форма и подвижность которой сильно варьируют. Животное «настораживает» уши благодаря мускулатуре, обслуживающей ушные раковины. Наружное ухо — орган многофункциональный: с его помощью животное улавливает звуки, осуществляет терморегуляцию, демонстрирует эмоциональное состояние. У полуводных (например, ластоногих) ушные раковины укорачиваются, а специальные кожные выросты при нахождении зверя под водой закрывают ушной проход. У настоящих тюленей раковина редуцируется, а слуховой проход имеет коленообразный изгиб. У дельфинов ушная раковина редуцирована, а слуховой проход замкнут и заполнен воздухом, однако это не мешает им хорошо слышать. Исследования показали, что дельфин определяет направление сигнала с точностью до $1,5^\circ$, а при отсутствии помех — до $0,5^\circ$.

Звуковая коммуникация важна в жизни млекопитающих, хотя имеет меньшее значение, чем у птиц. Им свойственны лай, вой, писк, рев, мяуканье, скуление и др. Эти звуки отражают эмоциональное состояние животного, но в малой степени видоспецифичны. Отдельные группы зверей способны к эхолокации. Например, большой бурый кожан издаёт звуковые сигналы с частотой 2500 — 50000 Гц. Высокочастотные звуки, издаваемые летучими мышами и воспринимаемые чутким ухом, позволяют им успешно охотиться в темноте. Их ушная раковина при этом приобретает сложную архитектуру. Дельфины используют локационную систему при охоте в мутной воде или ночью, при обнаружении предметов.

Рекорд дальности в звуковой коммуникации млекопитающих поставлен горбатыми китами: их песни могут восприниматься другими китами с расстояния в несколько десятков километров. У китообразных большую роль в восприятии звуков играют специализированные структуры головы. Эхолокацией пользуются также землеройки. Охотясь в подстилке, они издают импульсные звуки с частотой до 50000 Гц и более.

10.3 Гуморальная регуляция

Кроме нервной регуляции деятельности органов и систем, у животных существует еще и гуморальная, или гормональная, регуляция. Гомеостаз организма поддерживается координированной работой обеих систем. Как указывалось ранее, нервная система передает сигналы в виде нервных импульсов, а эндокринная использует для этого внутренние секреты — гормоны, которые поступают в кровь или другую внутреннюю жидкость. Железы, выделяющие гормоны, называются *эндокринными* или *железами внутренней секреции*. Сами гормоны могут рассматриваться в качестве

химических посредников, целенаправленно влияющих на отдаленные клетки определенных органов.

Все гормоны описываются по следующей схеме: какой эндокринной железой секретируются; препятствует ли нормальному развитию или нормальной функции каких-либо органов удаление такой железы; восстанавливает ли нормальные размеры и функциональные свойства изменившихся органов искусственное введение гормона (при отсутствии соответствующей эндокринной железы). Иначе говоря, хирургическое удаление должно прекращать действие предположительно вырабатываемого железой гормона, а ее реимплантация или инъекция гормона этой железы должна это действие восстанавливать.

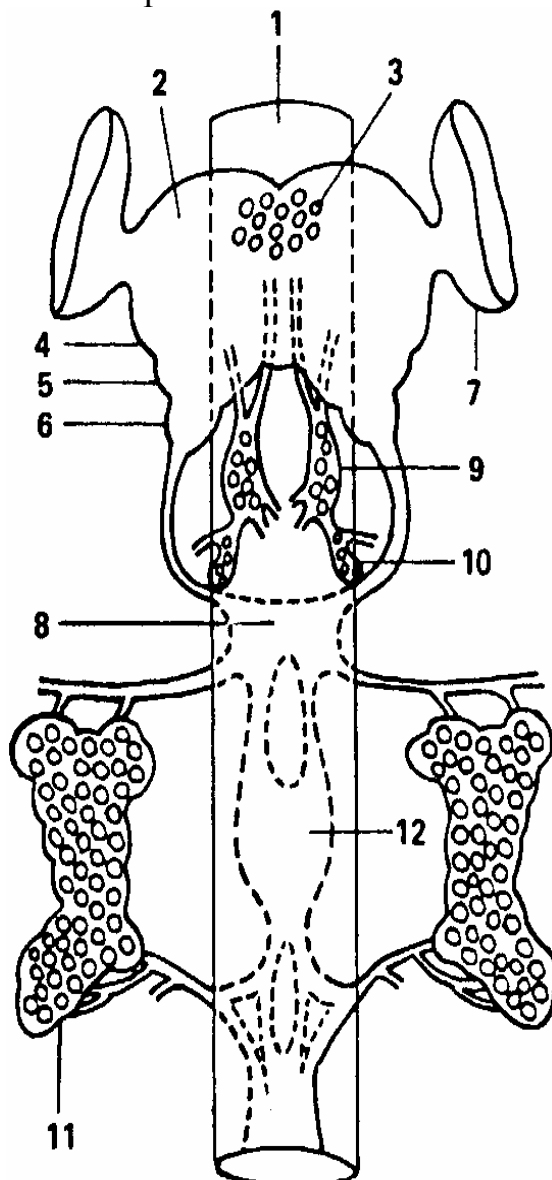
Передачи информации для нервной и эндокринной систем является высвобождение химических веществ в качестве средств сообщения между клетками. Гормоны могут продуцироваться и в специализированных нервных клетках, так называемых нейросекреторных, проходить по аксонам до их вздутых окончаний и выделяться затем в кровь. Такие процессы характерны для насекомых, у которых нейросекреторные клетки находятся в головном ганглии ЦНС. Таким образом, между нервной и гуморальной регуляциями оказывается связующее звено. Большинство гормонов беспозвоночных являются нейросекретами, а по своей химической природе - пептидами или белками. Можно считать, что нервная, эндокринная и нейросекреторная системы образуют у высокоорганизованных беспозвоночных общие нейроэндокринные системы.

Действие гормона может сказываться сразу на целом организме, но чаще его активность высоко специфична. Результат гормонального сигнала зависит от рецепторов на клетках - мишенях.

Хорошо изучены эндокринная система и внутренняя секреция насекомых. Удобными моделями их делает своеобразный характер развития, включающий линьки и метаморфоз. Гормоны эндокринных желез регулируют обмен и развитие насекомых, а также связанные с ними процессы - личиночный рост, линьку, диапаузу (прекращение развития), половое созревание, поведение и т. д. Наиболее изучены четыре вида эндокринных желез: нейросекреторные клетки ЦНС, прилежащие тела, кардиальные тела и проторакальные (переднегрудные) железы. Кардиальные и прилежащие тела вместе составляют так называемый *ретроцеребральный комплекс*.

Нейросекреторные клетки находятся в разных ганглиях ЦНС. Они вырабатывают нейрогормоны. Мозговые нейросекреторные клетки выделяют активационный гормон, управляющий активностью прото-ракальных желез. Ретроцеребральный комплекс состоит из двух пар мозговых желез, называемых кардиальными и прилежащими телами. Кардиальные тела располагаются позади мозга и соединяются с ним нервами. От кардиальных тел отходят нервы к прилежащим телам. Функции ретроцеребрального комплекса состоят в запасании материала, который поступает из мозговых нейросекреторных клеток, и в продуцировании собственных гормонов,

регулирующих обмен веществ, поведение, развитие и размножение насекомых. Органы, запасавшие нейросекреторные продукты и выделяющие их в гемолимфу, называются *нейрогемальными*. У большинства насекомых главными нейро-гемальными органами являются кардиальные тела. В них различают два отдела - запасавший и железистый. Именно во втором отделе синтезируются собственные гормоны.



1 - кишечник; 2 - надглоточный узел; 3 -нейросекреторные клетки головного мозга; 4 - протоцеребрум; 5- дейтоцеребрум; 6- тритоцеребрум; 7 - глазные доли; 8 - подглоточный узел; 9 - кардиальные тела; 10 -прилежащие тела; 11- переднегрудная железа; 12 - ганглии брюшной нервной цепочки.

Рисунок 138 - Схема эндокринной системы насекомых и переднего отдела ЦНС

Основная функция прилежащих тел заключается в синтезе и выделении ювенильных гормонов, которые у личинок насекомых задерживают метаморфоз, а у взрослых - стимулируют развитие половых желез. Проторакальные железы имеют вид тяжей, расположенных в переднегрудном

отделе тела. Они являются источниками гормонов, вызывающих линьку насекомых. Вся эта система (рисунок 138) работает слаженно. Нейрогормоны, выделяемые нейросекреторными клетками насекомых, представляют собой большую группу физиологически активных веществ - пептидов. Различают четыре нейроэндокринные системы насекомых. Первая имеет один гормональный этап: нейросекреторные клетки мозга синтезируют диуретический гормон, который по аксонам переходит в запасающую часть кардиального тела, а из них выделяется в кровь. Гормон стимулирует образование мочевины мальпигиевыми сосудами. Вторая система состоит из нервных волокон, идущих от нейросекреторных клеток головного мозга к железистой части кардиальных тел. Там волокна образуют синапсы с железистыми клетками, работой которых они управляют, выделяя нейромедиатор октопамин. При его стимуляции железистые клетки выделяют гормон, получивший название *адипокинетического*. Этот гормон мобилизует липиды жирового тела, служащие источником энергии при полете насекомого. Третья система - комплекс мозг - кардиальные тела. Этот комплекс вырабатывает проторакотропный гормон, стимулирующий секрецию переднегрудными (проторакальными) железами гормона экдизона, который запускает линьку. Эта система имеет два эндокринных этапа. Четвертая система секретирует ювенильный гормон прилежащими телами при стимуляции их активационным гормоном нейросекреторных клеток головного мозга. Все эндокринные системы действуют по принципу обратной связи. Например, высокое содержание экдизона в гемолимфе, влияя на нейросекреторные клетки мозга, тормозит синтез экдизона проторакальными железами.

У насекомых есть и другие гормоны. Гормон эмбриональной диа-паузы продуцируется нейросекреторными клетками подглоточного ганглия и там же накапливается. Этот процесс характерен для гусениц старших возрастов и куколок бабочек. В конце куколочного развития выделенный в гемолимфу гормон переходит в яйцеклетки, а его присутствие в яйцах вызывает эмбриональную диапаузу. Если в гемолимфе этого гормона нет, яйца развиваются без задержки. Еще один ней-рогормон - бурсикон - действует на покровные ткани и вызывает затвердение кутикулы во время линьки. Он продуцируется нейросекреторными клетками, расположенными в разных ганглиях ЦНС - брюшных, грудных и даже головных. Гормоны, выделяемые нейросекреторными клетками, могут стимулировать также деятельность сердца, вызывать сокращение задней кишки или (у неоплодотворенных самок) выделение феромонов.

Гормональная регуляция обнаружена у многих беспозвоночных, таких, как кольчатые черви, моллюски, ракообразные и др. В частности, у раков обнаружен и линичный, и ювенильный гормоны. Но в отличие от насекомых, на половую дифференциацию которых влияет непосредственно генотип, у них присутствует также половой гормон. У раков же мужской гормон секретируется специальными (андрогенными) железами, имеющими связь с семяпроводами. Женский гормон вырабатывается яичниками. Пересадка андрогенной железы самкам приводит к смене пола. У ракообразных гормоны

регулируют также и изменение окраски. В покровах тела этих животных есть клетки, содержащие гранулы пигмента определенного цвета. Эти клетки (хрома-тофоры) контролируются гормонами. Два гормона-антагониста действуют в противоположных направлениях. Один из них вызывает концентрацию пигмента, а другой - его рассеивание. Как правило, гормоны подобного рода выделяются в ответ на поступающие извне стимулы, такие как освещение фона, смены дня и ночи, приливно-отливные ритмы.

Для позвоночных животных характерно наличие следующих желез внутренней секреции: гипофиза, щитовидной, паращитовидной вилочковой (тимус), надпочечников, поджелудочной, половых.

Для большинства эндокринных желез выделение гормонов — единственная их специфическая функция (щитовидная, паращитовидная, зобная, надпочечники, гипофиз), для других — выделение гормонов — их дополнительная функция наряду с другой основной (поджелудочная железа, половые железы). Топографически располагаются в разных участках тела животного.

Железы внутренней секреции (эндокринные) не имеют специальных выводных протоков в органы. Секреты эндокринных желез (гормоны) поступают в кровеносное русло через капиллярную сеть и с током крови разносятся по всему телу. Они регулируют обмен веществ, влияют на развитие и рост органов и всего организма в целом, корректируют сезонное состояние организма и вместе с нервной системой осуществляют нейрогуморальную регуляцию функций всех органов и систем в организме.

Множество процессов, происходящих в организме животных, нуждается в координации и регуляции. Их слаженность обеспечивает организму нормальное существование а условиях изменяющейся среды и оставление потомства. Необходимо также обеспечивать адекватные ответы организма на стимулы, поступающие из внешней среды. Контроль и координация всех функций осуществляются двумя системами - нервной и эндокринной. Первая из них - система быстрого действия, и в ее основе лежит электрическая и химическая передача. Вторая действует более медленно, и в основе ее функционирования - химическая передача сигнала через систему кровообращения или полостные жидкости. Эндокринная (гуморальная) передача сигнала обеспечивает такие процессы, как созревание, подготовка к размножению, метаморфоз и диапауза. Обе системы развивались в процессе эволюции животных организмов параллельно.

11 Основные этапы и закономерности эволюции животного мира

Животные прошли долгий эволюционный путь развития, во время которого происходили морфологические и функциональные изменения. По данным палеонтологии, возраст древнейших найденных остатков животных

составляет более 2 млрд лет. Это были простейшие с минеральным скелетом, губки, трилобиты и ракоскорпионы, гидроидные полипы и ряд других. Естественно, эти достаточно высокоорганизованные животные были не первыми, но сведений о более примитивных формах нет. В период от архейской до кайнозойской эры одни организмы сменяли других, наблюдались эпохи расцвета и упадка определенных классов, периоды полного вымирания отдельных филогенетических ветвей. Определенные типы и классы не только дожили до наших дней, но и получили небывалое развитие.

Первичные организмы имели крайне простое строение. Экологические отношения между организмами и средой также не могли быть сложными. Организмы либо менялись адекватно изменениям среды, либо оказывались нежизнеспособными и вымирали. Изменения среды - это не просто изменения физических условий. Организмы, населяющие определенную среду, вступают во взаимоотношения друг с другом, строение и функции самих организмов также не остаются постоянными, а всякое изменение строения и функций самого организма изменяет и окружающую среду. Происходит это потому, что организм входит в другие взаимоотношения со средой, сталкивается с иными ее факторами, иначе их воспринимает.

В процессе эволюции организмов их пассивное усложнение сопровождается усложнением взаимоотношений между ними и средой. Да и сама среда дифференцируется и усложняется. Данные палеонтологии показывают нам непрерывные эволюционные ряды, в которых последующие звенья демонстрируют новые приспособления, более соответствующие изменившейся обстановке. Эволюция животных идет по линии морфофизиологического прогресса.

Выдающийся русский ученый А. Н. Северцов обосновал пути биологического прогресса, который выражается в возрастании приспособленности организма к окружающей его среде. Приспособленность проявляется в увеличении численности и расширении занятой его потомками площади.

Наряду с этим он показал и противоположную сторону эволюции - биологический регресс, означающий снижение приспособленности организма, отставаний в темпах эволюции от изменений во внешней среде и в результате уменьшение численности, а в перспективе - вымирание.

В конечном итоге биологический прогресс сводится к победе в борьбе за существование, а регресс - к поражению, которое заканчивается вымиранием не только видов, но и целых систематических групп.

Биологический прогресс достигается несколькими путями. Первый из них - морфофизиологический прогресс, который А. Н. Северцов назвал *ароморфозом*. При этом жизнедеятельность организмов поднимается на более высокую ступень. Преимущества, которые такие организмы получают в борьбе за существование, носят общий характер, не ограниченный какой-либо конкретной средой. Поэтому организмы получают возможность выйти за пределы той среды, в которой жили их предки, и захватить новые области

обитания. При крупных ароморфозах четко выражено преобразование всей организации животных.

К числу ароморфозов (сейчас более употребительным термином является *арогенез*) следует отнести возникновение многоклеточной организации животных, появление разнополости и соответственно развитие двух типов гамет, образование фагоцитобласта у беспозвоночных, возникновение билатеральной организации и ряд других преобразований. Для каждой группы организмов типичны свои формы арогенезов. Класс насекомых, например, отличают такие характерные арогенезы, как развитие расчлененных конечностей, появление трахейной дыхательной системы, способности к полету, развитие твердого хитинового панциря, препятствующего испарению воды, и, наконец, концентрация центральной нервной системы. Все это объясняет преимущества насекомых среди наземных животных. Поэтому можно считать, что каждый новый тип организации является результатом арогенезов.

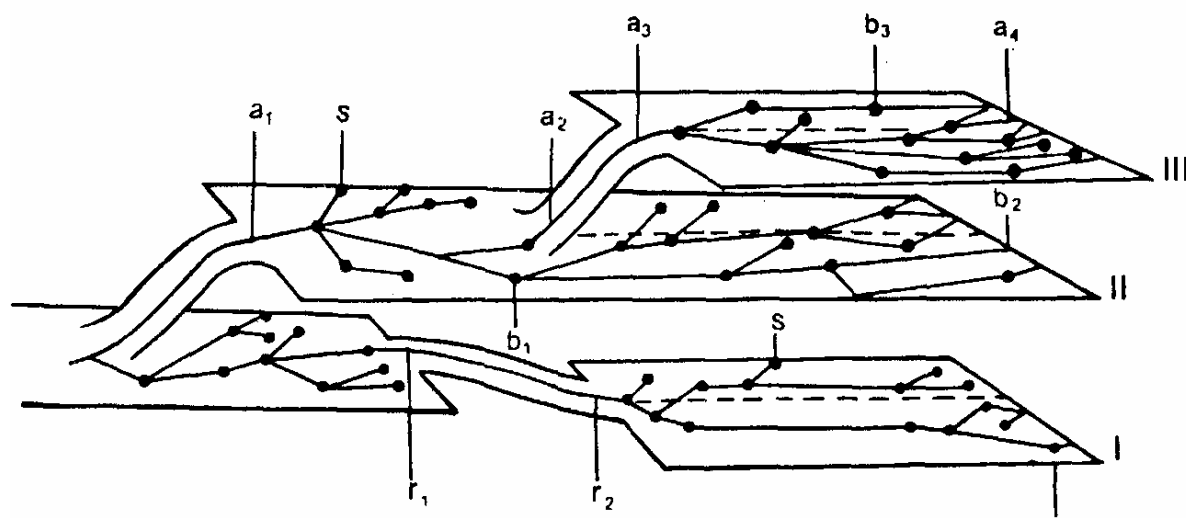
Другой путь, ведущий к биологическому прогрессу, - это идиоадаптации, или, как чаще говорят, - *идиогенезы*. Под этим понимаются ограниченные приспособления к среде, при которых организмы не испытывают ни значительного усложнения строения, ни упрощения. В данном случае эволюция часто направлена в сторону специализации и адаптации к конкретной экологической обстановке. Это наиболее обычный путь эволюции, на котором организмы приобретают известные преимущества в борьбе за существование, но они носят частный характер. У тех же насекомых к числу идиогенезов можно отнести варианты строения ротовых аппаратов, позволяющие использовать разные источники питания. Идиогенезы лежат в основе видовой дифференцировки и вообще ведут к повышению многообразия жизненных форм.

В животном мире наблюдается и регрессивная эволюция, когда новые систематические единицы происходят от более высокоорганизованных групп. Особенно часты случаи биологического регресса среди сидячих форм или паразитических организмов. К упростившим свою организацию потомкам более сложно организованных животных можно отнести класс мшанок, отряд усонюгих раков, червецов и щитовок среди насекомых. При переходе к паразитическому образу жизни нередко утрачиваются многие органы чувств, иногда весь пищеварительный тракт, локомоторные органы и т. п.

Все эволюционные пути - арогенез, идиогенез и морфофизиологический регресс - ведут к биологическому прогрессу. Соотношение этих путей показано на схеме А. Н. Северцова (рисунк 139). Необходимо только принять во внимание то обстоятельство, что морфофизиологический прогресс достигается не внезапным скачком, а ступенчатым накоплением положительных эффектов, создаваемых частными арогенезами.

Изучение основных проявлений жизни подтверждает идею о том, что органический мир нашей планеты исторически целостен и имеет единое (монофилитическое) происхождение, несмотря на неисчерпаемое многообразие живых форм. Не следует забывать, что важнейшие цепные реакции, обеспечивающие жизнедеятельность организмов, являются внутриклеточными и,

главное, - общими для любых живых форм. Это относится в равной степени к ферментам, аминокислотам и РНК.



Арогенезы (*a*) показаны в виде подъема на более высокий уровень (плоскости II и III); идиогенезы (*b*) в виде отклонений в пределах данной плоскости; специализация – (*s*); регресс (*r*) - спуск на нижележащую плоскость I.

Рисунок 139 - Схема эволюционных преобразований (по Северцову).

Единый способ возникновения живого следует из того факта, что все существующие на Земле организмы имеют в своей генетической основе единую структуру ДНК и нуклеопротеидов. Именно в этом смысле и нужно понимать процесс возникновения жизни как монофилию. Вслед за этим появились элементарные формы отбора и дивергенция, что привело к увеличению численности и повышению многообразия первичных организмов, а также биологическому прогрессу. Все это в конечном итоге послужило развитию биосферы.

Эволюция животного мира базируется на определенных закономерностях. Прежде всего, что было четко отмечено еще Ч. Дарвином, эволюционные изменения всегда являются приспособлениями к изменившимся условиям среды. Иначе говоря, эволюция - адаптивна.

Далее, как было установлено Ж. Кювье, части и органы организма взаимосвязаны и изменения одних влекут за собой изменения других. Эта закономерность получила название *принципа корреляции*. Термин "корреляция" (соотношение) используется при сравнении и означает взаимосвязанность изменений. Усложнение организации обязательно ведет к установлению новых зависимостей и усложнению всей системы связей.

Основным принципом прогрессивного усложнения организации является установленный Г. Мильн-Эдвардсом принцип дифференциации, основанный на разделении труда. Целое, несущее общие жизненные функции, расчленяется на части с разными, более специализированными функциями. Но хотя части организма получают свои особые функции, все они обеспечиваются общими

функциями (особенно обмена), без которых нет жизни. Дифференцировка тела - на слои - эктодерму (покровы) и энтодерму (первичную кишку) и разделение "труда" между ними означает одновременно централизацию питания. Образование мезенхимы с широкими межклеточными пространствами в среднем слое позволило обеспечить более равномерное распределение пищевого материала по клеткам тела. Возникновение органов кровообращения объединило функции распределения в одной системе. Еще большее значение имели процессы дифференцировки, приведшие к образованию нервной системы, связывающей все части животного организма.

Еще Дарвин утверждал, что группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь. Эту закономерность, получившую название закона, в окончательном виде установил палеонтолог Л. Долло: "Организм не может вернуться даже частично к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков". И далее: "Организм никогда не возвращается точно к прежнему состоянию, даже в том случае, если он оказывается в условиях существования, тождественных тем, через которые он прошел".

В соответствии с этим законом¹ во всех известных случаях эволюционные преобразования органов происходят каждый раз по-новому и не являются точным повторением однажды пройденного пути. Так, наземные позвоночные произошли от рыб, и пятипалая конечность возникла из парного плавника. Наземное позвоночное может вернуться к жизни в воде, и при этом пятипалая конечность вновь приобретет форму плавника. Но внутреннее строение плавникообразной конечности - лапа сохраняет основные признаки пятипалой конечности и не может вернуться к исходному состоянию рыбьего плавника. То же относится и к крыльям пингвинов - птиц, освоивших водную среду. Их крылья превратились в лапы, но скелет этой конечности принципиально отличается от плавника рыбы.

Подобные примеры подтверждают невозможность повторного филогенетического появления абсолютно одинаковых систем органов и тканей. Тем более, невероятно повторение уникального сочетания признаков, свойственных каждой группе организмов. Поэтому необходимо заботиться о сохранении всех уникальных групп животных, созданных эволюцией.

Зоолог В. А. Догель установил правило, согласно которому в процессах филогенетического развития наблюдается широко распространенное явление изменения числа гомологичных органов. Хотя это явление может идти как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения их числа, основное значение в эволюции животных имеет процесс *олигомеризации* (уменьшения), который обычно связан с рудиментацией и полной редукцией таких органов. Явления олигомеризации прослеживаются, например, в изменении числа парных конечностей у членистоногих или уменьшении числа гонад у ресничных червей.

Еще один закон природы получил название *закона неограниченности эволюционного процесса*. Он проявляется в непрерывном обновлении форм жизни в филогенетических ветвях. Еще Дарвин утверждал, что абсолютная гармония между средой и организмом недостижима. Вид всегда находится на пути к недостижимому абсолютному совершенству. Сущность этого явления

состоит в том, что органический мир самим фактом своего существования меняет среду жизни. Организмы изменяют структуру и химическую характеристику почвы, влияют на режим водоемов, на состав атмосферы, образуют в конечном итоге биосферу нашей планеты. На протяжении веков в результате деятельности организмов меняется среда обитания, к которой они приспособлены. Через механизмы естественного отбора возникают новые формы отношений организмов со средой и вырабатываются новые приспособления. Эти процессы ведут к различным изменениям в теле животных и коррелируются с отбором новых генетических характеристик. Организмы - наиболее активный фактор изменений среды. Поэтому единство организмов и среды - всегда самодвижущаяся система, которая обязательно и непрерывно развивается.

Необходимо остановиться еще на одной чрезвычайно важной проблеме - связи между индивидуальным и историческим развитием животных, иначе говоря, между онтогенезом и филогенезом. Еще в XVIII и начале XIX в. натурфилософы говорили о "параллелизме" между индивидуальным развитием животных и "лестницей" живых существ. Анализ этого параллелизма позволил российскому академику К. Бэру сформулировать закон зародышевого сходства. Согласно этому закону, чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами. Иначе говоря, зародыши разных групп животных на ранних стадиях развития чрезвычайно схожи. Различия формируются впоследствии. Бэр своим законом подготовил почву для эволюционного осмысления процессов онтогенеза. Уже Дарвин подчеркивал, что изучение онтогенеза организмов проливает свет на их происхождение. Это положение легло в основу биогенетического закона Э. Геккеля и Ф. Мюллера, который Геккель кратко сформулировал так: "Онтогенез является кратким и быстрым повторением филогенеза". Процесс повторения филогенетических признаков в онтогенетическом развитии называется *рекапитуляцией*.

Недостаток биогенетического закона в трактовке Геккеля заключался в том, что он историю взрослого организма отрывал от истории эмбриона. Этот недостаток был устранен в теории филэмбриогенезов Северцова. Под филэмбриогенезами он понимал такие изменения в онтогенезе, которые переходят во взрослое состояние и служат материалом для новых направлений филогенеза. Способов филэмбриогенетических изменений несколько. Это анаболии, или надставки конечных стадий зародышевого развития, девиации - отклонения от типичного развития на одной из средних стадий эмбриогенеза, архаллак-сисы - изменения на начальных стадиях эмбриогенеза. Рекапитуляции четко выявляются при анаболиях, захватывают лишь часть онтогенеза при девиациях и совсем не обнаруживаются при архаллаксистах.

В 1927 г. русский биолог Ю. А. Филипченко предложил разделить эволюцию на два процесса - микроэволюцию и макроэволюцию. *Микроэволюция* - это дивергенция от популяционного до видового уровня, а *макроэволюция* - дивергенция на уровне выше вида. В основе микроэволюции - мутационная изменчивость под контролем естественного отбора. На характер процессов

микроэволюции могут оказывать влияние колебания численности популяции (волны жизни), обмен генетической информацией между ними, их изоляция и дрейф генов. Микроэволюция лежит в основе процесса видообразования.

В разработке проблем микроэволюции большое участие принимали отечественные зоологи и эволюционисты. Начало этим разработкам положила работа С. С. Четверикова "О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики" (1926), в которой автор показал значение подразделения вида на отдельные группы особей. Положение о том, что вид представляет собой сложную структуру подчиненных единиц - подвидов, морф и т. д., еще раньше обосновал А. П. Семенов-Тянь-Шанский.

Исследователи в области популяционной генетики первыми поняли фундаментальное значение сравнительно мелких объединений особей, на которые распадается население каждого вида. Именно в них происходят все процессы первичного обмена генетическим материалом, идут процессы отбора и прочие эволюционные изменения. Эти изменения Н. В. Тимофеев-Ресовский, крупнейший генетик и эволюционист нашего времени, и назвал *процессом микроэволюции*.

Микроэволюционные события происходят в популяциях живых организмов. Согласно современным представлениям, популяции - это длительно существующие группы особей, устойчиво сохраняющиеся на протяжении жизни многих поколений. Скрещивания между особями внутри популяции происходят гораздо чаще, чем между особями соседних популяций. Важной характеристикой каждой популяции является численность составляющих ее особей, которая, конечно, может быть различной.

Исследования в природных условиях показали, что популяции всегда являются смесями различных генотипов. Генотипические различия между разными популяциями еще больше. Именно популяция, а не вид, как считалось раньше, является элементарной эволюционной единицей благодаря длительности своего существования. Всякий новый вид при своем возникновении проходит стадию популяции родительского вида.

Эволюционный процесс связан с изменениями в популяциях. Они касаются относительной распространенности различных генотипов. Элементарное эволюционное явление - это длительные и направленные изменения генотипического состава популяции. Для того чтобы произошло самое незначительное эволюционное изменение популяции, необходимо воздействие эволюционных факторов на элементарный эволюционный материал. В качестве такового выступают мутации, стойко меняющие характеристику всей популяции, т. е. наследственные изменения признаков. Мутационный процесс - поставщик эволюционного материала.

Вторым поставщиком материала для микроэволюции является периодическое изменение численности особей, популяционные волны, или "волны жизни", как их назвал С. С. Четвериков. Он обратил внимание на то, что при изменении численности особей в популяции меняется интенсивность естественного отбора. Кроме того, что более важно, последствием "волн жизни" оказывается резкое изменение генотипической структуры популяции и

выведение редких прежде мутаций в другую среду. Это своеобразная апробация для редких генотипов в смысле их жизнеспособности. И популяционные волны, и мутационный процесс - факторы-поставщики эволюционного материала. При этом ряд генотипов случайно выводится на арену эволюции.

Фактором ускорения и закрепления возникших различий следует считать изоляцию. Изоляция, или возникновение барьеров, нарушающих свободное скрещивание, закрепляет возникшие случайно и под влиянием отбора различия в наборах генотипов в разных частях популяции. В результате действия изоляции из одной исходной популяции образуются две или более генотипически отличающихся популяции.

Безусловно, важнейшим эволюционным фактором является естественный отбор. Он действует в пределах каждой популяции, отбирая (или убирая) одни или другие генотипы, входящие в ее состав. Естественный отбор - это процесс, обеспечивающий вероятность повышения или понижения вероятности оставления потомства одной группой организмов по сравнению с другими. В условиях меняющейся среды отбор приводит к замене одних количественно преобладающих генотипов другими. Именно эту форму отбора (движущую, или ведущую) имел в виду Ч. Дарвин. Следует помнить, что в каждый определенный момент отбором оценивается не сам по себе генотип, а его внешнее выражение - *фенотип*, т. е. набор фенотипических признаков - генетически обусловленных дискретных признаков.

Изучением фенотипов в нашей стране успешно занимались академик Н. И. Вавилов, генетики А. С. Серебровский и Н. В. Тимофеев-Ресовский, а в настоящее время А. В. Яблоков.

Макроэволюция, согласно современным представлениям, не имеет специфических механизмов и осуществляется только посредством процессов микроэволюции, являясь их совокупным выражением. Накопление микроэволюционных процессов внешне выражается в макроэволюционных явлениях. Только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности эволюции органического мира, которые не поддаются наблюдению на уровне микроэволюции.

12 Современное состояние животного мира

Число видов животных в различных частях земного шара неодинаково. По направлению от равнинных территорий тропической зоны до высоких широт и больших высот горных хребтов четко проявляется уменьшение разнообразия. Это явление носит название *главного градиента разнообразия*. Это касается как общего разнообразия, так и числа видов в отрядах и семействах. Неодинакова также плотность популяций одних и тех же видов в разных частях своего ареала.

Естественная смена одних организмов другими на геологических отрезках времени - установленный палеонтологами факт. Его рассматривают как результат эволюции животного мира нашей планеты. Процесс этот протекал крайне медленно и не идет ни в какое сравнение с темпами вымирания под воздействием антропогенного влияния на биосферу. О темпах вымирания можно

судить по таким цифрам: с 1600 по 1969 г. исчезли 38 видов млекопитающих и 94 вида птиц. В Красной книге насчитывается 236 исчезающих видов млекопитающих, 287 видов птиц, 36 видов амфибий и 119 видов рептилий. Данных о беспозвоночных животных, исчезнувших с лица Земли, не существует.

Только в Европе под угрозой исчезновения сейчас находится 53 % рыб 45 % рептилий; 40 % птиц и 40 % млекопитающих. В Красной книге Республики Беларусь среди видов животных, требующих охраны, числятся 14 видов млекопитающих, 75 видов птиц, 2 вида рептилий, 1 амфибия, 5 видов рыб, 79 видов насекомых, 5 видов ракообразных и 119 вид моллюсков, всего 177 видов.

Мы достаточно хорошо осведомлены об опустошении животного мира, когда речь идет о крупных и заметных животных, особенно имеющих промысловое значение. Но угроза всем системам, которые поддерживают нашу жизнь, связана с исчезновением бесчисленных популяций малозаметных организмов, гибнущих при вспашке, открытой добыче ископаемых, обработанные почвы пестицидами, не говоря уже о мелиоративных мероприятиях. Между тем мы знаем почти ничего о действительной или потенциальной ценности этих видов для человека. Ясно, что при отсутствии надлежащих мер охраны биоразнообразие будет уменьшаться с катастрофической быстротой и человечество лишится значительной части генетического материала. В будущем понадобится для селекционной работы, биологической борьбы с вредителями и сорняками, для получения сырья при создании лекарств и сывороток, введения в лабораторную практику новых объектов и т.д.

Одна из серьезнейших причин уменьшения биоразнообразия – из местообитаний. При этом в первую очередь теряются редкие, малочисленные виды. Если редкие виды хищников исчезают из экосистемы, последняя разрушается, так как нарушаются биотические связи. Биоценотические последствия антропогенных воздействий, меняющих вековые соотношения между массовыми и малочисленными видами, еще более опасны. Редкие виды в конце концов исчезают, а массовые или как их еще называют – сорные травы увеличивают свою долю в экосистемах. Между тем роль большинства видов животных в функционировании экосистем и поддержании их стабильности не изучена.

В настоящее время считается доказанным, что стабильное существование биосферы и ее функционирование зависят от совершенства регуляции происходящих в ней процессов. А оно может осуществляться только через разнообразие. Поэтому сохранение биологического разнообразия относится к числу важнейших мировых задач.

Изменения животного мира определенных районов могут иметь и другой характер. Наряду с уменьшением площади ареалов видов происходит ее расширение, обусловленное различными причинами и часто прямо или косвенно связанными с деятельностью человека. Примеры такого рода хорошо известны. Прямое воздействие человека на животный мир выражается в образовании вторичных ареалов путем случайного или, наоборот, планомерного завоза животных в новые районы.

Случайный завоз возможен морским и сухопутным транспортом. Таким

образом, в Черном море появился новый вид усконогих раков - американский морской желудь. Из дальневосточных морей в Балтику попал китайский мохнатый краб.

Используя транспортные средства, переселяются сухопутные животные - спутники человека - тараканы, комары, москиты, клопы. Вместе с посадочным материалом неумышленно были завезены многие насекомые-вредители, в том числе такие опасные, как вредитель виноградной лозы - филлоксера, вредители цитрусовых - червецы и щитовки и многие другие. В случае пригодности новых местообитаний эти вредители не только укореняются в местах завоза, но и расселяются дальше.

Особое значение в обогащении фауны новыми для нее видами имеет сознательный завоз животных человеком. Теперь уже трудно перечислить акклиматизированные - виды зверей, птиц, рыб, моллюсков и насекомых. Из Южной Америки в Европу завезли нутрию. Сейчас она стала обычным видом в Европе и у нас в Беларуси. В целях биологической борьбы с вредными насекомыми интродуцируются их естественные враги - хищные и паразитические насекомые. Растительноядных насекомых завозят для борьбы с сорняками. Все эти мероприятия требуют тщательной предварительной подготовки; изучения потребностей акклиматизируемых видов, их возможных конкурентов в новых местах и т. д.

Прекрасный пример роли человека как фактора, содействующего изменению фауны и расширению ареалов многих видов, демонстрирует природа Новой Зеландии. Острова, не имевшие до колонизации европейцами ни одного вида млекопитающих, получили их в большом количестве. Среди них еж, горноста́й, хорек, ласка, черная и серая крысы, кролик, заяц, серна (все из Европы), олени, аксис и замбар (из Азии) американский лось и виргинский олень (из Америки) и т. д.

Увеличение численности и расширение ареалов животных в природе происходят и естественным путем без вмешательства человека. Это нормальный процесс, основанный на динамике численности популяций. Если рождаемость в популяции какого-нибудь вида превышает смертность и это продолжается в течение длительного времени, то происходят выселение части популяции за пределы ее ареала и заселение новых территорий. Процесс этот идет большей частью постепенно и только длительный мониторинг может уловить описанную

Постепенно расселяется на север России заяц русак, на запад лось, который уже встречается на территории Германии и Австрии, быстрые темпы расселения и появления на новых территориях не так часты. Они получили название инвазий. Так, кольчатая горлица до 1925 г. не встречалась севернее Болгарии, однако за 30 лет она стала гнездовой птицей Франции, Бельгии, Голландии, Дании, а в 1957-1958 гг. отмечалась на гнездовании в Шотландии, Южной Швеции и в Прибалтике. О быстром расселении колорадского жука известно всем. Это пример комбинированного расселения: завоз с картофелем и самостоятельные залеты. Все случаи появления в местных фаунах новых для них видов требуют внимательного рассмотрения и изучения. Как правило, все-

таки это результат изменения окружающей среды; то ли исчезновение препятствий к расселению, то ли какие-то действия человека - вырубка лесов, распашка целины, мелиорация ландшафта и т. п. п.

Наряду с чисто практическими результатами исчезновения одних видов и вселения других в определенные экосистемы эта проблема имеет и теоретический интерес. В любом из этих случаев мы имеем дело с перестройкой взаимоотношений между видами в цепях питания, системе - доминирования и другими биоценотическими последствиями, что становится уже предметом изучения экологии сообществ. Так, если из состава местной фауны выпадает растительноядный вид, регулировавший численность определенного растения, то это может привести к возрастанию плотности популяции другого фитофага пребывавшего ранее в угнетенном состоянии. В итоге возможны изменения состава его хищников и паразитов, т. е. всего состава консорции. Эти события могут оказаться и практически важными для хозяйства, чему уже есть примеры. Химическая борьба с вредителями сельскохозяйственных культур нередко оказывается неэффективной, из-за того, что пестициды в первую очередь уничтожают хищных насекомых как концевых звеньев пищевой цепи, а это приводит к увеличению численности вредителей. Все это заставляет, очень внимательно просчитывать возможные последствия антропогенного вмешательства в экосистемы.

С другой стороны, все изменения в составе фаун, вызывают пристальное внимание зоогеографов, поскольку они влекут за собой перестройку границ ареалов.

И еще одна проблема возникает в эпоху кардинальных перестроек в экосистемах нашей планеты: эволюционные последствия прямого или косвенного воздействия деятельности человека. Не исключено, что целенаправленное и долгосрочное воздействие может вызвать изменения темпов эволюции определенных видов животных, особенно скорости мутационного процесса, дрейфа генов и т. д. Все это объясняет важное значение результатов воздействия антропогенных факторов на биосферу и то внимание, которое уделяется, этой проблеме в наше время.

Список использованных источников

- 1 Гуртовой, Н. Н.** Практическая зоотомия позвоночных/ Н. Н. Гуртовой, Б. С. Матвеев, Ф.Я Держинский. — Т. 1. Низшие хордовые, Бесчерепные, Рыбы. — М.: Высшая школа, 1976; — Т. 2. Земноводные, Пресмыкающиеся, 1978; — Т. 3. Птицы, Млекопитающие, 1992.
- 2 Держинский, Ф.Я.** Сравнительная анатомия позвоночных животных/ Ф.Я. Держинский — М.: Изд-во МГУ; «ЧеРо», 1998 – 123с..
- 3 Кэрролл, Р.** Палеонтология и эволюция позвоночных: в 3 т./ Р. Кэрролл — М.: Мир. Т. 1 - 1992; Т. 2-3- 1993.
- 4 Левушкин, С. И.** Общая зоология/ С. И. Левушкин, И. А. Шилов, — М.: Высшая школа, 1994- 325 с.
- 5 Лопатин, И.К.** Функциональная зоология/ И.К. Лопатин. - Минск. Высшая школа, 2002 – 150 с.
- 6 Наумов, Н. П.** Зоология позвоночных: в 2 т./ Н.П. Наумов, Н. Н. Карташев— М.: Высшая школа, 1979 – 425 с.
- 7 Проссер, Л.** Сравнительная физиология животных: в 3 т./ Л Проссер— М.: Мир, 1977-1978.
- 8 Ромер, А.** Анатомия позвоночных: в 2 т./ А Ромер., Т. Парсонс — М.: Мир, 1992, 1994.
- 9 Хадорн, Э.** Общая зоология/ Э. Хадорн., Р. Вене — М.: Мир, 1989 – 257 с.
- 10 Шарова, И.Х.** Сравнительная анатомия и эволюция животных/ И.Х Шарова, К. В. Макаров— М.: Энас, 2003.
- 11 Шмальгаузен, И. И.** Основы сравнительной анатомии позвоночных животных/ И. И. Шмальгаузен — М.: Советская наука, 1964.
- 12 Шмидт-Ниельсен, К.** Физиология животных. Приспособление и среда: в 2т./ К. Шмидт-Ниельсен - М.: Мир, 1982.
- 13 Константинов, В.М.** Сравнительная анатомия позвоночных животных/ В.М. Константинов, С.П. Шаталова М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 304с.