Н. В. Чебышев, С. В. Кузнецов,
С. Г. Зайчикова

Новая Волна

Биология

пособие для поступающих в вузы



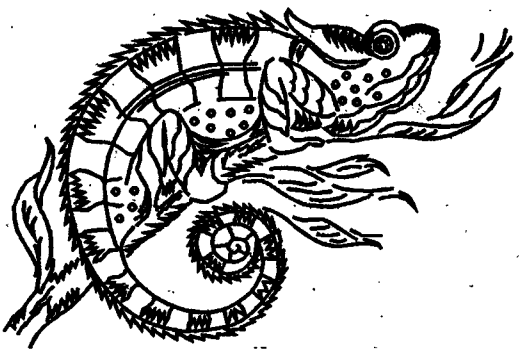
биология клетки
генетика и онтогенез
зоология

Биология

пособие для поступающих в вузы

под редакцией академика РАО Н. В. Чебышева

1 биология клетки генетика и онтогенез зоология



Москва
«Новая Волна»
2002

УДК 57(075.3)
ББК 28я729
Б63

Авторы:

д-р биол. наук, профессор Н. В. Чебышев,
канд. биол. наук, доцент С. В. Кузнецов,
канд. фармац. наук, доцент С. Г. Зайчикова,
канд. биол. наук С. И. Гуленков

Биология: Пособие для поступающих в вузы. Том 1.—
Б63 М.: ООО «Издательство Новая Волна»: Издатель Умеренков, 2002.— 448 с.

ISBN 5-7864-0111-1 (Изд. Новая Волна)
ISBN 5-94368-018-7 (Изд. Умеренков)

Данный курс биологии написан с учетом современных научных достижений и уровня знаний, необходимого для успешной сдачи вступительных экзаменов в вуз. В первый том вошли разделы «Биология клетки», «Генетика и онтогенез», «Зоология», во второй том — «Ботаника», «Анатомия и физиология» и «Эволюция и экология». Обращено внимание на органичную связь всех биологических дисциплин. Четкость и доступность изложения делают возможным самостоятельное изучение предлагаемого материала. В книге имеется большое количество иллюстраций, схем и таблиц.

Издание предназначено для подготовки абитуриентов к вступительным экзаменам в вузы, а также может быть использовано учащимися лицеев с медицинским и биологическим уклоном в качестве базового учебника.

УДК 57(075.3)
ББК 28я729

ISBN 5-7864-0111-1 (т. 1) (Изд. Новая Волна)
ISBN 5-94368-018-7 (т. 1) (Изд. Умеренков)
ISBN 5-7864-0110-3 (Изд. Новая Волна)

© Коллектив авторов, 1998
© Оформление. ООО «Издательство Новая Волна», 1999

К ЧИТАТЕЛЮ

Предлагаемый курс биологии является учебным пособием для подготовки абитуриентов к вступительным экзаменам в вузы, а также может быть использован учащимися лицеев с медицинским и биологическим уклоном.

В первый том вошли разделы: «Биология клетки», «Генетика и онтогенез» и «Зоология», во второй том — «Ботаника», «Анатомия и физиология» и «Эволюция и экология».

Данное пособие, предназначенное для углубленного изучения биологии, написано для «сильных» абитуриентов, хотя в последнее десятилетие наметилась тенденция к схематичному изложению материала, рассчитанному на «среднего» школьника. Из-за боязни «перегрузить» учащихся в большинстве пособий необходимые сведения сообщаются упрощенно, что приводит к сужению диапазона знаний о предмете, которых оказывается недостаточно для поступления в вуз.

Авторы, используя свой многолетний опыт преподавания биологии в Московской медицинской академии им. И. М. Сеченова, стремились представить фактический материал с учетом современных достижений биологических наук, на уровне, необходимом для успешной сдачи вступительных экзаменов.

Целью настоящего курса является поэтапное усвоение абитуриентами отдельных тем, позволяющее систематизировать конкретные сведения, стимулировать самостоятельность процесса познания, развить склонность к анализу явлений и фактов и выработать биологическое мышление.

В книге содержится около 500 иллюстраций, а также множество схем и таблиц, повышающих уровень восприятия информации и помогающих успешному ее усвоению.

Если после знакомства с предлагаемыми материалами у абитуриентов появятся вопросы и, следовательно, возникнет

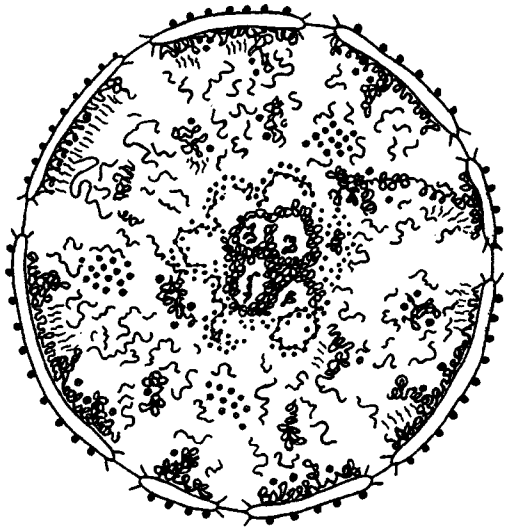
интерес к предмету, значит, авторам удалось решить поставленную при написании учебника задачу — повысить средний уровень знаний абитуриентов и осуществить преемственность школьного и вузовского преподавания биологических дисциплин.

Авторский коллектив желает всем читателям успехов в изучении биологии — интереснейшей науки о живой природе.

Авторы

раздел 1

Биология клетки



КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЦИТОЛОГИИ

В настоящее время учение о клетке является во многих отношениях центральным пунктом биологических исследований. После изобретения микроскопа стало возможным изучение строения животных и растений, невидимого простым глазом. Микроскоп был изобретен в 1590 г. голландскими механиками **Гансом и Захарием Янсенами**. Однако микроскоп Янсенов не использовался для научной работы. После того как **Корнелиус Дреббель** (1572—1634) создал на основе микроскопа Янсенов так называемый сложный микроскоп, получивший распространение в Европе, английский ученый **Роберт Гук** (1635—1703) в 1665 г. заметил при микроскопировании в тонком срезе пробковой пластинки мелкие полости и назвал их клетками, или ячейками. С 1674 г. **Марцелл Мальпиги** (1628—1694), а затем английский естествоиспытатель **Неэмия Грю** (1641—1712) положили начало микроскопической анатомии растений.

Среди блестящей плеяды микроскопистов XVII в. одно из первых мест занимает **Антон Левенгук** (1632—1723), голландский купец, который завоевал себе славу ученого, подарив науке немало изумительных открытий. Он был первым натуралистом, наблюдавшим клетки животного организма. Он открыл и описал эритроциты позвоночных, а также сперматозоиды, которые Левенгук называл «анималькули». Разумеется, понять клеточную природу эритроцитов, и тем более сперматозоидов, он в то время не мог. Из животных тканей Левенгук видел и очень точно описал строение сердечной мышцы; на рисунке он изобразил ее сетчатый характер, и, что особенно удивительно и доказывает исключительную наблюдательность Левенгука, отчетливо видел исчерченность волокон сердечной мышцы. Наблюдения клеточного строения, сделанные Левенгуком, привлекли внимание микроскопистов к новым объектам и еще раз подчеркнули исключительное значение нового инструмента.

Крупнейший вклад в изучение клеток растительных и животных тканей внес **Иоганн Мюллер** (1801—1858). Он создал блестящую школу физиологов и анатомов, в частности, его учеником был основоположник клеточной теории анатом и физиолог **Теодор Шванн** (1810—1882).

В 1838 г. была опубликована работа **Маттиаса Шлейдена** (1804—1881) «Данные о фитогенезисе», где автор, опираясь

на уже имевшиеся в ботанике представления о клетке, выдвинул идею об идентичности растительных клеток с точки зрения их развития. В 1839 году вышла в свет ставшая классической книга Шванна «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений», в которой автор сделал окончательное обобщение относительно значения клетки как основы структуры, жизнедеятельности и развития растений и животных.

Основы клеточной теории, окончательно заложенные Теодором Шванном, можно сформулировать следующим образом.

1. Клетка есть биологическая элементарная единица строения организма и может быть рассматриваема как биологическая индивидуальность низшего порядка.

2. Жизнь организма может и должна быть сведена к сумме жизней составляющих его клеток.

3. Клеткообразование есть универсальный принцип развития.

Как следствие основных положений клеточной теории вытекает следующее утверждение: «Мир организмов разделен на две группы: многоклеточных и одноклеточных».

В 1858 г. **Рудольф Вирхов** (1821—1902) применил клеточную теорию в патологии (медицине), дополнив ее следующими важными положениями:

4. Всякая клетка происходит из другой клетки (все живое — только из клетки).

5. Всякое болезненное изменение связано с каким-то патологическим процессом в клетках, составляющих организм.

Клеточная теория оказала плодотворное влияние на все направления биологических исследований. Так, в 1841 г. **Роберт Ремак** (1815—1865) показал, что деление есть единственный способ возникновения новых клеток в живом организме. В 1844 г. **Гуго Моль** (1805—1872) подробно описал «содержимое клетки» применяя для него термин «протоплазма». В 1875 г. немецкий ботаник **Эдуард Страсбургер** (1844—1912) заложил основы современного учения о кариокинезе. В цитоплазме клетки были обнаружены своеобразные «органоиды». В 1836 г. **Габриелем Валентини** (1810—1883) в ядре было открыто ядрышко. В 1876 г. **Эдуард ван Бенеден** (1845—1910) установил наличие клеточного центра в делящихся половых клетках. В 1890 г. **Рихард Альтман** (1852—1901) открыл митохондрии (биобласты). **Камилло Гольджи** (1844—1926) в 1898 г. открыл органоиды, названные в его честь (аппарат Гольджи). Хромосомы были впервые описаны **Карлом Бенда**

(1857—1923) в 1898 г. В 1875 г. **Оскаром Гертвигом** (1848—1922) было открыто явление оплодотворения яйца. Ученик Гертвига, профессор зоологии **Теодор Бовери** (1862—1915), разработал теорию индивидуальности хромосом и создал своими работами базу для цитологической теории наследственности.

Таким образом, к началу XX в. благодаря созданию клеточной теории сформировалось представление о единстве органической природы, стало понятно, что клетка — это важнейшая составляющая часть всех живых организмов и в мире растений и в мире животных.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КЛЕТКИ

Световая микроскопия. 1. *Фазово-контрастная микроскопия* — позволяет резко повысить контрастность изображения объекта.

2. *Поляризационная микроскопия* — в поле зрения поляризационного микроскопа в результате двойного лучепреломления («анизотропии») объекты оказываются ярко светящимися на темном фоне.

3. *Интерференционная микроскопия* — при микроскопии свет разделяется на два пучка. Один из них проходит через объект, другой — мимо него. Вследствие этого свет, прошедший через объект, испытывает фазовый сдвиг и изображение строится таким образом, что участки клетки, обладающие разной плотностью, будут отличаться друг от друга по степени контрастности.

4. *Микроскопия в темном поле* — изображение попадает в объектив в результате отражения света от объекта, благодаря чему мельчайшие частицы выглядят светящимися точками на темном фоне.

5. *Ультрафиолетовая микроскопия* — компоненты объекта, совершенно не поглощающие видимый свет, обладают специфическим поглощением УФ-лучей с определенной длиной волны, что позволяет выявить подобные вещества без всякого окрашивания.

6. *Флуоресцентная микроскопия* — метод позволяет изучить как собственную (первичную) флуоресценцию ряда веществ, так и «вторичную», вызванную окрашиванием клеточных структур флуорохромами.

Электронная микроскопия. 1. *Трансмиссионная электронная микроскопия* — изображение на флуоресцирующем экране электронного микроскопа создается при рассеивании пучка электронов объектом, причем чем больше рассеивающая способность того или иного участка, тем более темным выглядит он на экране (рис. 1.1).

2. *Сканирующая* (*растровая*) *электронная микроскопия* — метод позволяет изучить трехмерную картину поверхности клетки в результате пробегания пучка электронов по поверхности объекта.

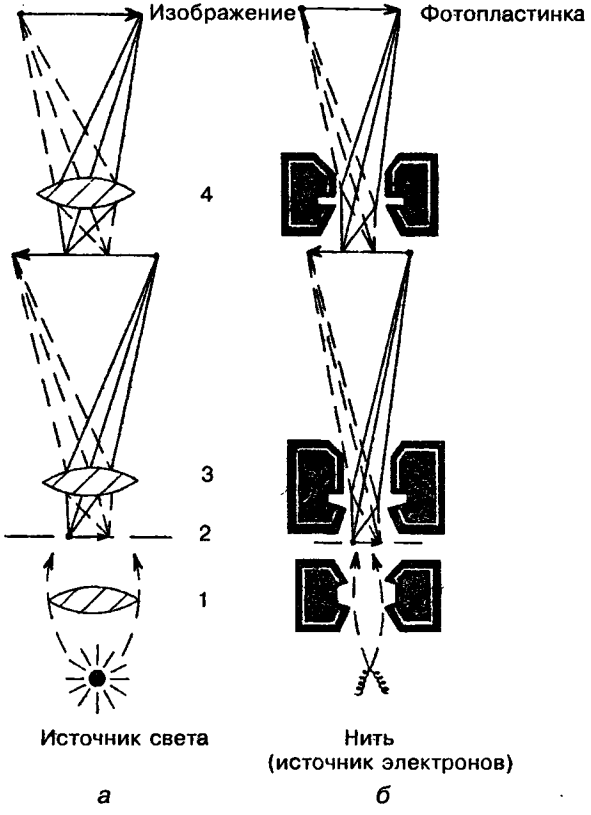


Рис. 1.1. Ход лучей в световом (*а*) и электронном (*б*) микроскопах:
1 — конденсорная линза; *2* — объект; *3* — объективная линза; *4* — окуляр (проекционная линза)

Метод фракционирования клетки — дифференциальное ультрацентрифугирование. Метод основан на разделении субклеточных фракций соответственно их массе, поверхности и плотности после гомогенизации ткани или разрушении клеточных границ различными механическими способами (рис. 1.2).

Рентгеноструктурный анализ. Позволяет изучить конфигурацию молекул белка, нуклеиновых кислот и т. д. (рис. 1.3).

Витальное (прижизненное) изучение клеток. Объектом изучения являются свободноживущие простейшие организмы, клетки культуры ткани, а также клетки крови.

Изучение фиксированных клеток. Объектом являются клетки тканей, изучаемые с использованием специфической обработки и применением различных красителей.

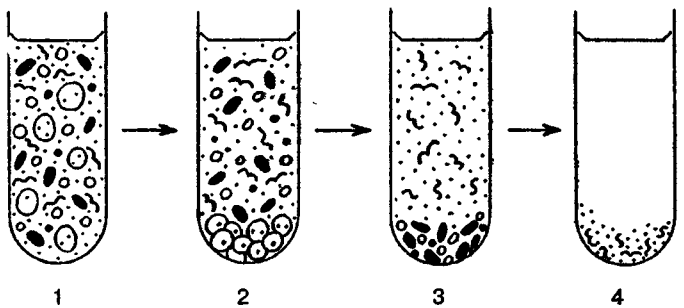


Рис. 1.2. Схема фракционирования клетки:

1 — гомогенат; *2* — осаждение ядер; *3* — осаждение макросомальной фракции (митохондрии, лизосомы); *4* — осаждение микросомальной фракции (мембран, микросом)

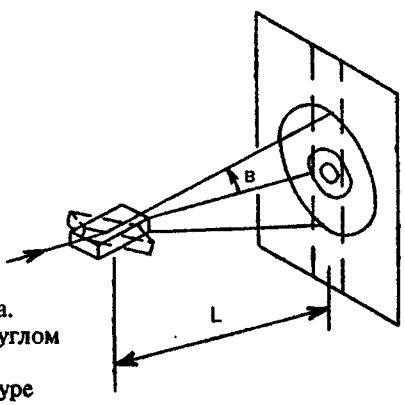


Рис. 1.3. Рентгенограмма. Связь между расстоянием и углом содержит информацию о кристаллической структуре

1. *Цитохимические методы исследования* основаны на принципе специфического связывания красителей с определенными компонентами или веществами клетки.

2. *Метод авторадиографии* основан на регистрации веществ, меченных радионуклидами.

3. *Иммуногистохимические методы* применяются как для определения различных антигенов в клетках, так и для обнаружения тканевых антител.

4. *Цитоспектрофотометрия* основана на определении количества веществ в клетке и их составных элементов в зависимости от поглощения ими световых лучей определенной длины волны.

Микрохирургия. Метод позволяет выполнить с помощью специальных манипуляторов различные операции на клетке и ее органоидах.

Прижизненное окрашивание. Применяется для окрашивания живых клеток красителями в диапазоне концентраций, не вызывающих токсического эффекта.

Цитофизиологический метод. Позволяет изучить физиологические процессы на отдельных изолированных клетках — мышцы, нервные стволы, ганглии и т. д.

Метод культуры тканей. Дает возможность исследовать живые клетки, помещенные в соответствующую среду, в которой они способны к автономному росту.

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Форма клетки. Различают клетки с изменчивой формой (амебы, лейкоциты и др.) и клетки, форма которых более или менее постоянна и специфична для каждого типа клеток (инфузории, сперматозоиды, эритроциты, эпителиальные и нервные клетки, а также большинство растительных клеток).

Форма клеток зависит от функционального приспособления клеток, поверхностного натяжения и вязкости протоплазмы, механического воздействия прилегающих клеток, ригидности клеточной мембраны.

Размеры клеток. Размеры клеток колеблются в широких пределах. Диаметр самых мелких животных клеток равен 4 мкм. Однако некоторые растительные и животные клетки можно видеть невооруженным глазом, так как они достигают нескольких сантиметров в диаметре (например, яйца некоторых птиц).

В тканях животных объем клеток определенного типа довольно постоянен и независим от общих размеров тела. Например, клетки почек и печени у быка, лошади и мыши имеют примерно один и тот же размер; различие в величине органа обусловливается числом, а не объемом клеток. Это правило иногда называют *законом постоянного объема.*

Типы клеток. По характеру организации ядерного аппарата все клетки делятся на две группы.

1 *Прокариотные клетки*, для которых характерно отсутствие ядерной оболочки, укладка ДНК без участия гистонов, унирепликационный тип репликации ДНК, моноцистронный принцип организации транскрипции и ее регуляция по принципу положительной и отрицательной обратной связи.

2 *Эукариотные клетки*, отличающиеся наличием ядерной оболочки, мультирепликационным типом репликации молекул ДНК, образующих набор хромосом. Упаковка ДНК происходит с помощью комплекса белков. Процессы транскрипции ДНК и ее регуляции у эукариот значительно отличаются от таковых у прокариот. В таблице приведено сопоставление некоторых черт прокариотной и эукариотной клеточной организации.

№	Признак	Прокариотная клетка	Эукариотная клетка
1	Организация генетического материала	Нуклеоид (ДНК не отделена от цитоплазматической мембраны); нуклеоид состоит из одной хромосомы; митоз отсутствует	Ядро (ДНК отделена от цитоплазмы мембраной); ядро содержит обычно больше одной хромосомы; репликация хромосомы митозом
2	Локализация ДНК	В нуклеоиде и независимых от нуклеоида плазмидах, не ограниченных элементарной мембраной	В ядре и некоторых органеллах
3	Цитоплазматические органеллы	Отсутствуют	Имеются
4	Рибосомы в цитоплазме	70S-типа	80S-типа
5	Движение цитоплазмы	Отсутствует	Часто обнаруживается
6	Клеточная стенка	В большинстве случаев содержит пептидогликан	Пептидогликан отсутствует
7	Жгутики	Состоят из одной или нескольких фибрилл	Каждый жгутик состоит из микротрубочек, собранных в группы $(2 \times 9) + 2$

Химический состав клеток. Из 110 элементов Периодической системы Д. И. Менделеева в состав организмов входит более половины, причем 24 из них являются обязательными и обнаруживаются почти во всех типах клеток. В соответствии с процентным содержанием в клетке химические элементы делятся на три группы.

1. *Основные элементы* (макроэлементы) — водород, углерод, азот, кислород. Концентрация основных элементов в клетке достигает 99,9%. Они являются универсальными компонентами органических соединений клетки.

2. *Микроэлементы* — натрий, магний, фосфор, сера, хлор, калий, кальций. Концентрация микроэлементов в клетке составляет 0,1%. Они также имеют универсальное значение в живых организмах.

3. *Ультрамикроэлементы* — бор, кремний, ванадий, марганец, железо, кобальт, медь, цинк, молибден. Концентрация ультрамикроэлементов в клетке — менее 0,001%. Отсутствие их в живых организмах является причиной заболеваний и разного рода нарушений (сахарный диабет, эндемический зоб, злокачественная анемия и др.).

НЕОРГАНИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ КЛЕТКИ

Вода — это универсальная дисперсионная среда живой материи. Даже наземные организмы, которые на первый взгляд способны нормально существовать лишь в газообразной среде, на самом деле живут в сугубо водной среде, что легко обнаружить, если рассматривать жизнь на клеточном уровне. Активные клетки состоят на 60—95% из воды, однако и в покоящихся клетках и тканях, например, в спорах и семенах, на долю воды обычно приходится не менее 10—20%. Вода в клетке находится в двух формах — свободной и связанной.

Свободная вода составляет 95% всей воды в клетке и используется главным образом как растворитель и как дисперсионная среда коллоидной системы протоплазмы.

Связанная вода, на долю которой приходится всего 4—5% всей воды клетки, непрочно соединена с белками водородными и другими связями.

Основными свойствами воды являются следующие.

1. Вода — естественный растворитель для минеральных ионов и других веществ.

2. Вода — дисперсионная фаза, играющая важную роль в коллоидной системе протоплазмы.

3. Вода необходима для метаболизма клетки, так как физиологические процессы происходят в исключительно водной среде.

4. Вода участвует во многих ферментативных реакциях клетки и образуется в процессе обмена веществ.

5. Вода служит источником ионов водорода при фотосинтезе.

Содержание воды в организме зависит от его возраста и метаболической активности. Оно наиболее высоко у эмбриона (90—95%) и с возрастом постепенно уменьшается. Содержание воды в различных тканях варьирует в зависимости от их метаболической активности.

Минеральные вещества, соли и ионы имеют имеют немаловажное значение для обеспечения процессов жизнедеятельности клетки.

Основными свойствами минеральных веществ, солей и ионов являются следующие.

1. Соли диссоциируют на анионы и катионы, играя тем самым важную роль в поддержании осмотического давления и кислотно-основного равновесия клетки.

2. Неорганические ионы служат кофакторами, необходимыми для реализации ферментативной активности.

3. Из неорганического фосфата образуется в процессе окислительного фосфорилирования аденозинтрифосфат (АТФ) — вещество, в котором запасается энергия, необходимая для процессов жизнедеятельности клетки.

4. Ионы кальция найдены в циркулирующей крови и в клетках. В костях они соединены с фосфатными и карбонатными ионами и образуют кристаллическую структуру.

5. Некоторые минеральные компоненты присутствуют в клетке в неионизированной форме. Например, железо, связанное с углеродом, содержится в гемоглобине, ферритине, цитохромах и других ферментах, играющих важную роль в поддержании нормальной активности клетки.

ОРГАНИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ КЛЕТКИ

Важнейшими органическими веществами клетки являются белки, липиды, углеводы и нуклеиновые кислоты.

Структурные и другие особенности клетки тесно связаны с длинными молекулами, состоящими из повторяющихся

элементарных единиц, соединенных ковалентными связями. Эти единицы называются **мономерами**, а образующиеся макромолекулы — **полимерами**.

Белки

Строительными блоками белков, называемых также протеинами, служат **аминокислоты**. Аминокислоты по существу представляют собой производное органической кислоты, в котором водород в α-положении замещен на аминогруппу ($-NH_2$). Поскольку в аминокислотах одновременно присутствуют и кислая и основная группы (карбоксил — COOH и аминогруппа — NH_2 соответственно), они относятся к амфотерным соединениям.

Аминокислоты классифицируются следующим образом.

1. ***Моноаминомонокарбоновые.*** Глицин (Гли), Аланин (Ала), Валин (Вал), Лейцин (Лей), Изолейцин (Иле).
2. ***Моноаминодикарбоновые.*** Глютаминовая кислота (Глу), Аспарагиновая кислота (Асп).
3. ***Диаминомонокарбоновые.*** Аргинин (Арг), Лизин (Лиз), Оксилизин (Оли).
4. ***Гидроксилсодержащие.*** Треонин (Тре), Серин (Сер).
5. ***Серосодержащие.*** Цистин (Цис), Метионин (Мет).
6. ***Ароматические.*** Фенилаланин (Фен), Тирозин (Тир).
7. ***Гетероциклические.*** Триптофан (Три), Пролин (Про), Оксипролин (Опр), Гистидин (Гис).

Структуры белка. ***Первичная структура белка.*** В молекуле белка аминокислоты нанизаны как бусины на нити, и последовательность их расположения имеет важное биологическое значение. Конденсация аминокислот, приводящая к образованию белковой молекулы, происходит таким образом, что кислая группа одной аминокислоты соединяется с основной группой соседней. Образуется связь (—NH—CO—), которая называется пептидной связью. Комбинация из двух аминокислот носит название дипептида, из трех — трипептида. Пептид, состоящий из небольшого числа аминокислот, называется олигопептидом. Если же число аминокислот в молекуле достаточно велико, вещество называется полипептидом.

Кроме пептидной связи известна еще дисульфидная связь, которая играет важную роль в укладке полипептидной цепи. Формируется дисульфидная связь при взаимодействии двух остатков аминокислоты цистеина.

Вторичная структура белка. Белковые молекулы представляют собой компактные, жесткие, не слишком удлиненные частицы. По конфигурации такие белки напоминают спиральную структуру, между витками которой могут возникать еще две связи:

ионные и электростатические связи между положительными и отрицательными ионами;

водородные связи, более сильные, чем ионные, образующиеся между двумя сильно отрицательными атомами — С или О.

Третичная структура белка. Полипептидные цепи в результате сложной пространственной укладки образуют компактную структуру так называемых глобулярных белков. Пространственное расположение цепей предопределяется еще двумя видами связи:

гидрофобные связи — слабые связи между неполярными боковыми цепями, возникающие в результате взаимного отталкивания молекул растворителя;

гидрофильные связи, образующиеся за счет вандерваальсовых сил при взаимодействии полярных боковых цепей.

Под влиянием высокой температуры и некоторых других факторов может произойти денатурация белка, заключающаяся в нарушении третичной структуры. Денатурация обычно сопровождается утратой биологической активности. В некоторых случаях белки могут восстановить свою исходную конфигурацию (ренатурация) и вновь приобрести биологическую активность.

Четвертичная структура белка. В отличие от первичной, вторичной и третичной структур, которые содержат одну полипептидную цепь, четвертичная структура состоит из двух или более цепей. Эти цепи могут быть одинаковыми или разными, но в обоих случаях они удерживаются слабыми связями типа водородных или дисульфидных мостиков.

Классификация белков. I. *Простые белки* (*протеины*). Состоят только из остатков аминокислот:

1) протамины и гистоны — обладают основными свойствами и входят в состав нуклеопротеидов. Играют важную роль (особенно гистоны) в регуляции метаболической активности генома;

2) проламины и глютелины — относятся к белкам растительного происхождения, составляют основную массу клейковины;

3) альбумины и глобулины — белки, широко распространенные в органах и тканях животных. Наиболее

богаты этими белками сыворотка крови, молоко, яичный белок, мышцы и др.

II. *Сложные белки* (*протеиды*). Это молекулы, в которые входит небелковая часть — так называемая простетическая группа:

1) хромопротеиды — белки, в которых простетической группой служит пигмент (гемоглобин, миоглобин, цитохромы, активные участники аккумуляции энергии);

2) нуклеопротеиды — белки, связанные с нуклеиновыми кислотами;

3) липопротеиды — состоят из белка в связи с каким-либо липидом;

4) фосфопротеиды — состоят из белка и простетической группы, представленной лабильным фосфатом, абсолютно необходимы для выполнения клеткой ряда биологических функций, в большом количестве содержатся в молоке, желтке куриного яйца, в икре рыб, в ЦНС;

5) гликопротеиды — простетические группы, которые представлены углеводами и их производными, весьма прочно связанными с белковой частью молекулы, являются составной частью клеточной оболочки и участвуют в явлениях межклеточной адгезии;

6) металлопротеиды — белки, содержащие негеминовое железо, а также белки, координационно связанные с атомами металлов в составе сложных белков-ферментов.

Свойства белков. 1. *Структурное* — являются структурными компонентами биологических мембран и многих внутриклеточных органелл, главным компонентом опорных структур организма.

2. *Ферментативное* — служат катализаторами определенных химических реакций; у разных организмов обнаружено более 2000 различных ферментов.

3. *Иммунологическое* — предохраняют организм от вторжения других организмов и от повреждений.

4. *Сократительное* — обеспечивают движение клеток, внутриклеточных структур.

5. *Энергетическое* — питают зародыш на ранних стадиях развития и запасают биологически ценные вещества и ионы.

Липиды

Липиды — это большая группа соединений, характеризующаяся относительной нерастворимостью в воде и растворимостью в органических растворителях. Это свойство обус-

ловлено тем, что в их молекулах преобладают неполярные и гидрофобные структуры.

Классификация липидов. 1. *Простые липиды.* Представляют собой спиртовые эфиры жирных кислот. К ним относятся природные жиры и воска.

2. *Сложные липиды.* При гидролизе этих липидов образуются помимо спирта и кислот также и другие соединения. К ним относятся фосфолипиды (лецитины, кефалины и др.), гликолипиды и сфинголипиды (обнаруживаются главным образом в миелиновых оболочках нервов и выполняют рецепторную функцию в клеточных мембранах).

3. *Стероиды.* Для этих липидов характерно наличие циклопентанперигидрофенантренового ядра. К стероидам принадлежит ряд очень важных веществ организма: гормоны коры надпочечников и половых желез, витамин D, желчные кислоты, холестерин.

4. *Пигменты.* Каротиноиды (это животные и растительные пигменты); порфирины, к ним относятся биологические важные пигменты (гемоглобин, хлорофилл, билирубин); флавины (важнейшие вещества: лактофлавин молока и рибофлавин — витамин B_2).

Свойства липидов. 1. *Энергетическое* — служат для накопления энергии.

2. *Структурное* — входят в состав нервной ткани, эпидермиса и волос, содержатся в клеточной мембране и клеточном ядре, а также в крови.

3. *Гормональное* — стероидные гормоны регулируют ряд важнейших процессов обмена веществ и размножения.

Углеводы

Классификация углеводов. Углеводы, имеющие биологическое значение, делятся на три класса.

1. *Моносахариды.* Представляют собой простые сахара с эмпирической формулой, $(CH_2O)n$. В зависимости от числа углеродных атомов в их молекуле различают триозы, тетрозы, пентозы (рибоза, дезоксирибоза, рибулеза), гексозы (глюкоза, фруктоза).

2. *Дисахариды.* Это сахара, образующиеся в результате конденсации двух моносахаридов (гексоз) с потерей молекулы воды. Их эмпирическая формула имеет вид $C_{12}H_{22}O_{11}$. Наиболее важными из этой группы являются сахароза и мальтоза (у растений) и лактоза (у животных).

3. *Полисахариды.* Образуются в результате конденсации большого числа молекул моносахаридов (гексоз) с соответствующей потерей молекул воды. Их эмпирическая формула имеет вид $(C_6H_{10}O_5)n$. Наибольшее биологическое значение имеют полисахариды крахмал, гликоген и целлюлоза.

Кроме полисахаридов, состоящих из полимеров гексоз, существуют значительно более сложные длинные молекулы, содержащие аминный азот (как, например, в глюкозамине), который, кроме того, может быть ацетилирован (как в ацетилглюкозамине) или замещен на остатки серной или фосфорной кислоты. Эти сложные полисахариды представлены следующими соединениями.

Нейтральные полисахариды, содержащие только ацетилглюкозамин (например, хитин — опорное вещество насекомых и ракообразных).

Кислые мукополисахариды, содержащие в молекуле остатки серной и других кислот. К этой группе принадлежит гепарин, гиалуроновая кислота.

Мукопротеиды (мукоиды) и гликопротеиды представляют собой комплексы ацетилглюкозамина и других углеводов с белками. К ним принадлежат вещества, входящие в состав слюны и секрета слизистой желудка, также к гликопротеидам относятся яичный и сывороточный альбумины.

Свойства углеводов. 1. *Структурное* — входят в состав оболочек растительных клеток и формируют опорный скелет растений.

2. *Энергетическое* — являются важным резервом энергии в организме.

Нуклеиновые кислоты

Мономером нуклеиновой кислоты является нуклеотид, образующийся в результате соединения одной молекулы фосфорной кислоты, одной молекулы пентозы и одного пуринового или пиримидинового основания.

Фосфорная кислота в полинуклеотидной цепи играет роль связующего звена — может образовывать ионные связи с основными белками (гистонами и протаминами).

Пентозы. В нуклеиновые кислоты входят пентозы двух типов: рибоза в РНК и дезоксирибоза в ДНК.

Пиримидиновые основания. В нуклеиновых кислотах содержатся цитозин (Ц), тимин (Т) и урацил (У). Цито-

зин найден и в ДНК, и в РНК, тогда как тимин характерен для ДНК, а урацил — для РНК.

Пуриновые основания. Главными пуриновыми основаниями являются аденин (А) и гуанин (Г), содержащиеся и в ДНК, и в РНК.

Локализация нуклеиновых кислот. ДНК локализуется главным образом в ядре и в период деления клетки образует основную часть хромосом; во время интерфазы ДНК входит в состав хроматина. В ядре ДНК соединена с белками, образуя нуклеопротеиды. Она содержится также в митохондриях, хлоропластах и, вероятно, в других самовоспроизводящихся органоидах. РНК обнаруживается как в ядре, так и в цитоплазме. В ядре она локализована в ядрышке, нуклеоплазме и хроматине; в цитоплазме она составляет значительную часть рибосом.

Типы РНК.

1. Информационная РНК (иРНК).
2. Транспортная РНК (тРНК).
3. Рибосомальная (рРНК).
4. Внеклеточная РНК (вирусная).

Модель ДНК по Уотсону—Крику. На основании рентгеноструктурных исследований Уилкинса и Френклин в 1953 г. Уотсон и Крик предложили пространственную молекулярную модель ДНК (двойная спираль).

Основные черты модели.

1. Каждая молекула ДНК состоит из двух длинных полинуклеотидных цепей, образующих двойную спираль, закрученную вокруг центральной оси.

2. Каждый нуклеотид расположен в плоскости, перпендикулярной оси спирали.

3. Две цепи скреплены водородными связями, образующимися между основаниями, принадлежащими разным цепям.

4. Спаривание оснований высокоспецифично. Так как расстояние между углеводными компонентами двух спаренных нуклеотидов строго фиксировано (1,1 нм), пуриновое основание может соединяться лишь с пиримидиновым. Таким образом, единственно возможными парами являются пары АТ и ГЦ. Между А и Т образуются две водородные связи, а между Г и Ц — три. Образование этих водородных связей препятствует образованию пар АЦ и ГТ.

5. Последовательность оснований в одной цепи определяет строго комплементарную ей последовательность в другой полинуклеотидной цепи.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ КЛЕТКИ И ИХ ФУНКЦИИ

Поверхностный аппарат клеток

Поверхностный аппарат клеток состоит из трех субсистем: плазматической мембраны, субмембранного опорно-сократительного аппарата гиалоплазмы и надмембранного комплекса.

Плазматическая мембрана (рис. 1.4). Среди многочисленных моделей мембран, наиболее универсальной оказалась так называемая «жидкостно-мозаичная» модель, которая постулирует наличие гидрофобно-гидрофильных взаимодействий не только между липидными молекулами, но и между липидами и белками. В этом случае основой является жидкостный билипидный слой, образованный строго ориентированными липидными молекулами. Двойной слой липидных молекул обращен друг к другу гидрофобными участками, а внешняя и внутренняя поверхности билипидного слоя образованы гидрофильными участками молекул. Белки, входящие в мембрану, не составляют сплошного слоя на внутренней и внешней поверхности билипидного слоя. Мембранные белки представлены тремя разновидностями:

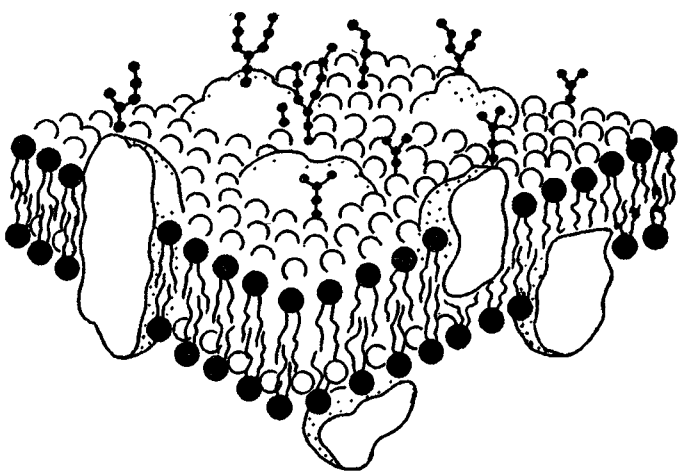


Рис. 1.4 Мозаичная модель клеточной мембраны

периферические белки располагаются на поверхности билипидного слоя и связаны с полярными головками липидных молекул электростатическими взаимодействиями;

интегральные белки пронизывают всю толщу мембраны, причем их гидрофобная часть погружена в гидрофобную зону билипидного слоя;

полуинтегральные белки погружены в мембрану лишь наполовину, выступая наружу с какой-то одной (внешней или внутренней) поверхности мембраны. Гидрофобные части белковых глобул сосредоточены на одном из полюсов.

Из этой модели организации мембраны вытекает важное следствие, а именно: возможность латерального и отчасти вертикального смещения интегральных и полуинтегральных белковых глобул, то есть динамичность и лабильность такой системы. Более того, мембранные белки обладают разнообразными специфическими функциями. Они выполняют рецепторные функции, являются активными и пассивными переносчиками различных соединений, наконец, входят в состав многочисленных ферментных систем.

Субмембранная система клетки. Представляет собой специализированную периферическую часть цитоплазмы и занимает, следовательно, пограничное положение между рабочим метаболическим аппаратом клетки и плазматической мембраной. В субмембранной системе поверхностного аппарата можно выделить две части: *периферическую гиалоплазму*, где сосредоточены ферментативные системы, связанные с процессами трансмембранного транспорта и рецепции, и структурно оформленную *опорно-сократимую систему*. Опорно-сократимая система состоит из микрофибрилл, микротрубочек и скелетных фибриллярных структур.

Надмембранные структуры поверхностного аппарата эукариотных клеток можно разделить на две большие категории.

1. *Собственно надмембранный комплекс*, или *гликокаликс*. В его состав входят периферические белки мембраны, углеводные части гликолипидов и гликопротеинов. Гликокаликс играет важную роль в рецепторной функции, обеспечивает «индивидуализацию» клетки — в его составе сосредоточены рецепторы тканевой совместимости.

2. *Производные надмембранных структур*. К ним относятся специфические химические соединения, не производящиеся самой клеткой. Наиболее изучены они на мик-

роворсинках клеток кишечного эпителия млекопитающих. Здесь ими являются гидролитические ферменты, адсорбирующиеся из полости кишки. Их переход из взвешенного в фиксированное состояние создает базу для качественно иного типа пищеварения, так называемого пристеночного пищеварения. Последнее по своей сути занимает промежуточное положение между полостным и внутриклеточным.

Основные функции поверхностного аппарата. 1. *Трансмембранный транспорт.* Представлен тремя категориями процессов:

а) диффузия;

б) пассивный транспорт, или облегченная диффузия;

в) активный транспорт, или избирательный (при участии АТФ и ферментов).

2. *Рецепторная функция.*

3. *Транспорт в мембранной упаковке.* Делится на экзоцитоз и эндоцитоз (фагоцитоз, пиноцитоз) в зависимости от того, в каком направлении переносятся вещества (в клетку или из клетки).

Цитоплазматический матрикс

Цитоплазматический матрикс представляет собой основную и наиболее важную часть клетки, ее истинную внутреннюю среду. Компоненты цитоплазматического матрикса осуществляют процессы биосинтеза в клетке и содержат ферменты, необходимые для продуцирования энергии, главным образом за счет анаэробного гликолиза.

Основные свойства цитоплазматического матрикса. 1. С матриксом связаны коллоидные свойства клетки. Вместе с внутриклеточными мембранами вакуолярной системы его можно рассматривать как высокогетерогенную или многофазную коллоидную систему.

2. Обеспечивает изменение вязкости цитоплазмы различных клеток, которая возникает под действием внешних и внутренних факторов.

3. Ответствен за циклоз, амебовидное движение, деление клетки и движение пигмента в хроматофорах.

4. Определяет полярность расположения внутриклеточных компонентов.

5. Обеспечивает механические свойства клеток, такие, как эластичность, способность к слиянию, ригидность.

Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) состоит из трех морфологических компонентов: канальцев, микровакуолей и крупных цистерн.

Существуют две разновидности ЭПС:

шероховатая, или **гранулярная**, когда цистерны и канальцы связаны с рибосомами.

гладкая, или **агранулярная**, когда связь с рибосомами отсутствует.

Функции ЭПС. 1. Обеспечивает синтез белка.

2. Обеспечивает активный транспорт различных соединений по внутримембранной фазе.

3. Синтез мембранных липидов.

4. Транспорт и накопление ионов в клетке, а также резервуар ионов кальция.

5. Синтез предшественников стероидных гормонов и других специфических соединений.

6. Детоксикация вредных продуктов метаболизма (особенно в гепатоцитах позвоночных).

7. Синтез протеолитических ферментов.

8. Первичный синтез секрета.

Комплекс Гольджи

Комплекс Гольджи (КГ) состоит из трех морфологических компонентов: уплощенных цистерн, микровакуолей и крупных цистерн (рис. 1.5). В растительных клетках цистерны отсутствуют. Такой КГ называют *диктиосомой*.

Особенность строения КГ состоит в том, что на своих мембранах он никогда не имеет рибосом.

Функции КГ. 1. Формирование первичных лизосом с их своеобразными мембранами и сложной структурной организацией гидролаз.

2. Формирование особых структур — пероксисом, или микротелец, — пузырьков, ограниченных одинарной мембраной и содержащих каталазу, оксидазу Д-аминокислот, уротоксидазу и некоторые другие окислительные ферменты.

3. Сборка и «рост» мембран, которые затем окружают накапливающиеся продукты секреции, после чего они освобождаются из органеллы.

4. Обезвоживание, накопление, упаковка и транспорт продуктов секреции.

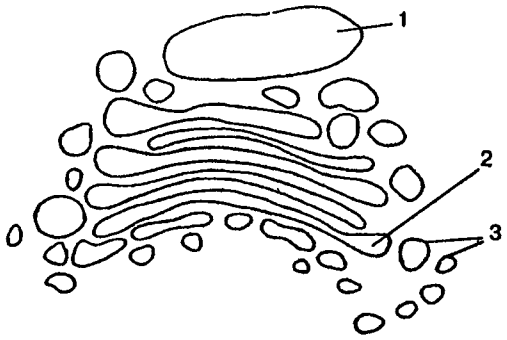


Рис. 1.5. Строение аппарата Гольджи:
1 — крупные цистерны; *2* — уплощенные цистерны; *3* — микровакуоли

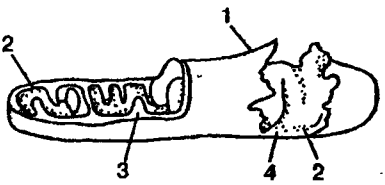
5. Синтез структурных компонентов клетки, таких, как, например, коллаген — компонент соединительной ткани.

6. Участие в синтезе желтка яйцеклеток и синтезе полисахаридов.

Митохондрии

Митохондрии ограничены двумя мембранами. **Внешняя мембрана** отделяет ее от гиалоплазмы. Обычно она имеет развитые контуры, не образует впячивания или складки. **Внутренняя мембрана** ограничивает собственно внутреннее содержимое митохондрии, ее матрикс. Характерной чертой внутренней мембраны митохондрий являются складки, которые имеют вид плоских гребней, или *крист*. Как межмембранное пространство, так и полость матрикса заполнены содержимым гомогенного строения. В матриксе иногда выявляются тонкие нити и гранулы (рис. 1.6).

Рис. 1.6. Строение митохондрии:
1 — внешняя мембрана; *2* — внутренняя мембрана; *3* — впячивания внутренней мембраны (кристы); *4* — места впячивания (вид с поверхности внутренней мембраны)



Функции митохондрий. 1. Осуществление синтеза АТФ.

2. Расщепление углеводов и жирных кислот, причем на наружной мембране и в окружающей ее гиалоплазме идут процессы анаэробного окисления (гликолиз), а на внутренней мембране митохондрий происходят превращения в цикле трикарбоновых кислот и каскадный перенос электронов на кислород.

3. Осуществление синтеза белка. Митохондрии обладают полной системой синтеза белков, т. е. имеют свою специфическую ДНК, митохондриальную РНК и свои рибосомы.

Клеточный центр

Совокупность центриолей (диплосома) и центросферы носит название клеточного центра. Основу строения центриолей составляют расположенные по окружности девять групп микротрубочек (по одной, две или три микротрубочки в группе), образующих таким образом полый цилиндр. Систему микротрубочек центриоли обычно описывают формулой (9 + 0), подчеркивая отсутствие микротрубочек в ее центральной части. Вокруг каждой центриоли расположен бесструктурный или тонковолокнистый матрикс. Часто около центриолей и в связи с ними можно обнаружить несколько дополнительных структур (сателлиты, фокусы схождения микротрубочек, исчерченные волокнистые корешки, дополнительные микротрубочки, образующие особую зону — центросферу вокруг центриоли) (рис. 1.7). Центриоли характерны и обязательны для клеток животных, их нет у высших растений, у низших грибов и некоторых простейших.

Строение и активность центриолей меняется в зависимости от периода клеточного цикла (интерфаза, митоз). Начиная с *профазы* и кончая *телофазой*, центриоли имеют сходное строение. В это время происходит формирование веретена митотического аппарата, состоящего из микротрубочек, т. е. клеточный центр является местом полимеризации микротрубочек (рис. 1.8).

В *предсинтетический период* активность клеточного центра связана с образованием цитоплазматических микротрубочек (цитоскелета).

В *синтетический период* помимо образования микротрубочек цитоскелета может идти образование ресничек, или жгутиков. Базальные тельца этих структур кроме периферических групп микротрубочек имеют центральную группу микротрубо-

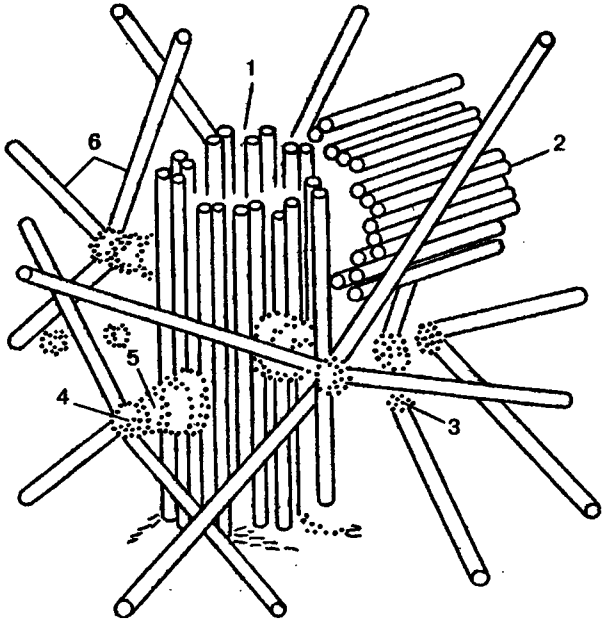


Рис. 1.7. Строение клеточного центра:

1 — материнская центриоль; *2* — дочерние центриоли; *3* — фокусы схождения микротрубочек; *4* — головка сателлита; *5* — ножка сателлита; *6* — микротрубочки

чек. Систему микротрубочек реснички описывают как (9 + 1) в отличие от системы центриолей, описываемой (9 + 0).

При наступлении синтетического периода происходит удвоение числа центриолей. В *постсинтетический период* микротрубочки цитоскелета исчезают и вокруг центриолей (диплосом) начинают отрастать митотические трубочки.

Функции клеточного центра. 1. Образование цитоплазматических микротрубочек.

2. Построение веретена деления.

3. Образование ресничек и жгутиков.

Рибосомы

Рибосомы — это сложные рибонуклеопротеиды (РНП), в состав которых входят белки и молекулы РНК примерно в равных весовых соотношениях. Работающая рибосома состоит из

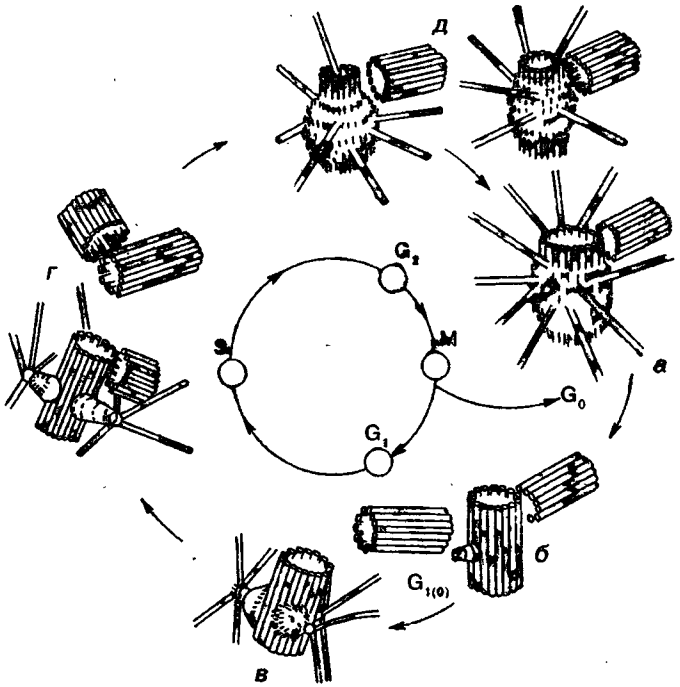


Рис. 1.8. Центриолярный цикл:
а — диплосома во время митоза; *б* — центриоль в начале G_1-периода; *в* — центриоль в G_1-периоде; *г* — центриоли в S-периоде удвоение центриолей; *д* — центриоли в G_2-периоде

двух неравных субъединиц — большой и малой. Конфигурация субъединиц весьма сложна. Малая субъединица изогнута в виде телефонной трубки, а большая напоминает ковш.

Рибосомы присутствуют в прокариотных и эукариотных клетках. В клетках эукариот существуют две разновидности рибосом: рибосомы собственно цитоплазмы и рибосомы, локализованные в таких клеточных органоидах, как митохондрии и хлоропласты.

Рибосомы эукариот имеют коэффициент седиментации 80S (S — константа седиментации в единицах Сведберга; коэффициент седиментации характеризует скорость осаждения частицы при ультрацентрифугировании), а прокариот — 70S. Рибосомы митохондрий и хлоропластов в общем тоже относятся к классу 70S.

В состав цитоплазматических рибосом эукариотных клеток входят всего четыре молекулы РНК (из них три в большой субъединице), а в рибосомах прокариот присутствуют три молекулы РНК (из них две в большой субъединице).

Белковый состав рибосом очень гетерогенен. Белки большой и малой субъединиц рибосом резко отличаются по аминокислотному составу и молекулярной массе.

При укладке тяжа РНП в субъединицы рибосом образуются белковые активные центры. На малой субъединице имеются два активных центра:

а) иРНК — связывающий участок;

б) участок, удерживающий аминоацил-тРНК.

На большой субъединице выделяют:

а) аминоацильный центр;

б) пептидный центр.

Между этими участками располагается еще один, частично перекрывающийся с ними пептидилтрансферазный центр, который катализирует образование пептидных связей.

Функция рибосом. Рибосомы — это фабрики биосинтеза.

Лизосомы

Лизосомы состоят из пузырьков размером 0,2—0,8 мкм, ограниченных одиночной мембраной. Каждая лизосома содержит разнообразные ферменты, способные расщеплять биологические продукты в слабокислой среде. Содержащиеся в лизосоме ферменты окружены мембраной и благодаря этому разобщены с субстратом, находящимся в клетке.

Основные протеолитические ферменты лизосом. 1. Кислая РНКаза и кислая ДНКаза расщепляют нуклеиновые кислоты.

2. Кислая фосфатаза — фосфорные эфиры.

3. Фосфопротеидфосфатаза — фосфопротеиды и пирофосфаты.

4. Катепсин и коллагеназа — белки.

5. Альфа-глюкозидаза — полисахариды.

6. Бета-глюкуронидаза — мукополисахариды.

7. Арилсульфатаза — эфиры серной кислоты.

Морфологические типы лизосом. 1. *Первичные лизосомы* формируются из вакуолей периферической зоны аппарата Гольджи и заполнены протеолитическими ферментами в неактивной форме, ранее синтезированными на гранулярной эндоплазматической сети (рис. 1.9).

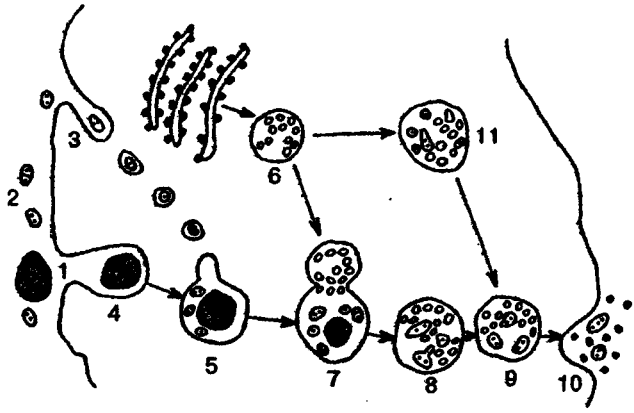


Рис. 1.9. Эндоцитоз:

1, 2 — крупные и мелкие частицы в среде, окружающей клетку; *3, 4* — захват частиц путем фагоцитоза и пиноцитоза; *5* — фагосома; *6* — возникновение лизосом (первичная, или накапливающая, лизосома); *7* — фаголизосома; *8* — пищеварительное тельце; *9* — остаточное тельце; *10* — выделение продуктов расщепления; *11* — аутолизосомы

2. *Вторичные лизосомы*, или *внутриклеточные пищеварительные вакуоли*, по своей морфологии представляют собой первичную лизосому, сливщуюся с фагоцитарными или пиноцитозными вакуолями. От типа поглощенных веществ или частичек зависит размер и внутренняя структура таких лизосом. Судьба поглощенных биогенных веществ, попавших в состав лизосомы, заключается в их расщеплении гидролазами до мономеров и в транспорте этих мономеров через мембрану лизосомы в состав цитоплазмы, где они включаются в различные синтетические и обменные процессы.

3. *Телолизосомы*, или *остаточные тельца*. Такие лизосомы возникают из вторичных, если переваривание биогенных микромолекул внутри лизосом идет не до конца. Остаточные тельца уже содержат меньше протеолитических ферментов, в них происходит уплотнение содержимого и его отложение в виде сложных структур. Судьба остаточных телец может быть двоякой: одни из них выбрасываются из клетки путем экзоцитоза, другие же остаются в клетках вплоть до их гибели (например, липофусциновые гранулы).

4. *Аутолизосомы* (аутофагосомы). По своей морфологии их относят к вторичным лизосомам, но с тем отличием, что в составе этих вакуолей встречаются фрагменты или даже целые цитоплазматические структуры. В этом случае лизосомы

выполняют роль внутриклеточных чистильщиков, контролирующих дефектные структуры.

Функции лизосом. 1. Гетерофагическая — участие в гидролитической обработке чужеродных веществ, поступающих в клетку при фагоцитозе и пиноцитозе (микрофаги).

2. Защитная — образование мощно развитой системы лизосомных аппаратов в свободных клеточных элементах (макрофаги), которые реализуют функции адаптивного иммунитета.

3. Участие во внутриклеточном пищеварении — главном способе питания первичных одноклеточных эукариотных клеток.

4. Функция эндогенного питания в условиях голодания многоклеточных организмов — переваривание с помощью лизосом части цитоплазматических структур и усвоение образующихся низкомолекулярных соединений на нужды энергетического обмена.

5. Специфическая аутофагия — при необходимости утилизация избытков секрета в клетке, а также как регулируемая деятельность лизосом в эмбриогенезе, в морфогенетических процессах и при дифференцировке клеток.

6. Полная клеточная аутофагия — при нарушении барьерной изоляции внутрилизосомальных протеолитических ферментов.

Микротельца или пероксисомы

Это небольшие вакуоли (0,3—1,5 мкм) с одинарной мембраной, ограничивающей гранулярный матрикс, в центре которого располагается сердцевина. Микротельца, подобно лизосомам, происходят из эндоплазматической сети клетки. В них обнаруживаются ферменты, связанные с метаболизмом перекиси водорода (оксидазы, уракситодазы и др.).

Функции микротелец. 1. Защитная — нейтрализация перекиси, которая является токсическим веществом для клеток;

2. Образование депо ряда ферментов, которые играют важную роль при превращении жиров в углеводы и катаболизме пуринов.

Пластиды

Это органеллы, теснейшим образом связанные с процессами обмена в растительных клетках. Они встречаются у всех растений, за исключением некоторых бактерий, водорослей,

миксомицетов и грибов. Для этих органоидов характерно наличие пигмента (хлорофилл и каротиноиды), а также способность синтезировать и накапливать запасные вещества (крахмал, жиры и белки).

В зависимости от местоположения в растении различают три типа пластид.

1. *Лейкопласты* — обнаружены в клетках меристемы, эмбриональных и половых клетках, а также в неосвещенных частях растений.

2. *Хромопласты* — нефотосинтезирующие окрашенные пластиды, содержащие главным образом красные, оранжевые и желтые пигменты (каротиноиды). Особенно их много в зрелых плодах томатов и клетках некоторых водорослей.

3. *Хлоропласты* — фотосинтезирующие окрашенные пластиды, содержащие главным образом хлорофилл и отчасти каротиноиды.

Химический состав хлоропластов. Около 80% белка составляют нерастворимые белки, связанные с липидами (липопротеиды). Остальные структурные белки находятся в комплексном соединении с хлорофиллом, часть из которых составляют ферменты. Липидная фракция включает нейтральные жиры, стероиды, воска и фосфолипиды. Хлорофилл, как и пигменты животного организма — гемоглобин и цитохромы, представляет собой порфирин, но в его молекуле место железа занимает магний. Другие пигменты растений, относящиеся к группе каротиноидов, маскируются зеленой окраской хлорофилла и проявляются только осенью, когда его содержание уменьшается. Хлоропласты имеют специальную нехромосомную генетическую систему (ДНК, РНК), а также содержат некоторые цитохромы, витамины К и Е, атомы металлов, например, железо, медь, магний и цинк.

Строение хлоропластов (рис. 1.10). Этот органоид, подобно митохондриям, окружен плазматической мембраной и заполнен матриксом, или стромой. В строме располагаются внутренние мембраны, или ламеллы, хлоропласта, имеющие более сложное строение. Эти мембраны сливаются между собой. Многие из таких слившихся мембран уложены в стопки, или граны, соединяющиеся кое-где длинными одиночными мембранами.

Граны образуются путем наложения друг на друга отдельных замкнутых камер, называемых тилакоидами. В тилакоидах открыты еще более мелкие «субструктуры» — квантосомы. Внутренняя мембранная система — это то место, где

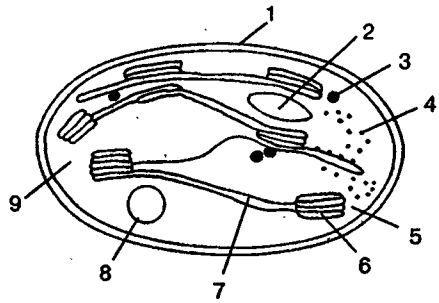


Рис. 1.10. Строение хлоропластов:

1 — наружная мембрана; *2* — крахмальное зерно; *3* — капелька жира; *4* — рибосомы, *5* — стопка гран; *6* — тилакоид; *7* — ламелла между гранами; *8* — ДНК хлоропласта; *9* — строма

протекают световые реакции фотосинтеза. В строме происходят темновые реакции фотосинтеза, в ней находятся растворимые ферменты, в том числе ферменты цикла Кальвина, а также сахара и органические кислоты.

Функция хлоропластов. Хлоропласты осуществляют фотосинтез.

Клеточное ядро

Рассмотрим строение ядра в **интерфазе** (рис. 1.11) — рабочей фазе клеточного ядра, когда хромосомы функционируют. Как правило, в интерфазном ядре видны следующие структуры.

1. *Ядерная оболочка* обеспечивает компартментализацию ядерного аппарата и формирует связь с мембранными компонентами цитоплазмы (ЭПС и КГ). Ядерная оболочка построена двумя замкнутыми мембранами, разделенными перинуклеарным пространством. Во многих местах ядерной оболочки образуются округлые перфорации, заполненные сложной структурой — комплексом ядерных пор.

2. *Кариоплазма* (нуклеоплазма), или *ядерный сок* заполняет все внутреннее пространство ядра между его компонентами.

3. *Диффузный хроматин* представлен различными гранулярными и фибриллярными образованиями и является в сущности формой существования хромосом в интерфазном ядре до начала их организации и уплотнения перед следующим клеточным делением.

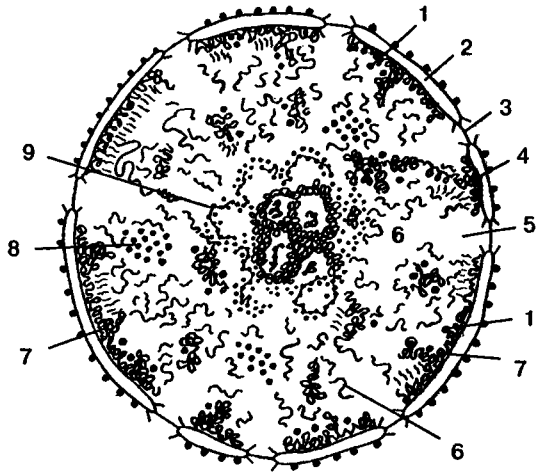


Рис. 1.11. Интерфазное ядро:

1 — перихроматиновые гранулы; *2* — ядерная оболочка (две мембраны, внешняя и внутренняя, и между ними перинуклеарное пространство); *3* — ядерная пора; *4* — конденсированный хроматин; *5* — кариоплазма (ядерный сок); *6* — диффузный хроматин; *7* — перихроматиновые фибриллы; *8* — интерхроматиновые гранулы; *9* — ядрышко

4. *Глыбки хроматина*, среди которых выделяют следующие структуры:

а) перихроматиновые фибриллы, которые обнаруживаются по периферии участков конденсированного хроматина и представляют собой новосинтезированную ДНК-подобную РНК;

б) перихроматиновые гранулы — РНК-содержащие структуры (в их состав, возможно, входит информационная РНК);

в) интерхроматиновые гранулы — третий тип РНК-содержащих структур. Функциональное значение их пока неизвестно.

5. *Ядрышко.* Тельца, обычно округлой формы, сильно преломляющие свет. Ядрышко — не самостоятельная структура или органоид. Оно является производным хромосомы, одним из ее локусов, активно функционирующим в интерфазе. В ядрышке образуются рибосомные РНК и рибосомы.

Белки хроматина. Во фракции хроматина весовые соотношения ДНК : гистоны : негистоновые белки : РНК : липиды равны 1 : 1 : 0,2 : 0,1 : 0,01.

Гистоны — основные белки, играющие роль не только в упаковке хромосомной ДНК, но и в регуляции транскрипции. Гистоны можно разделить на пять фракций:

H_1 — богатый лизином гистон, молекулярная масса 2100;

$H_{2б}$ — умеренно богатый лизином гистон, молекулярная масса 13700;

$H_{2а}$ — умеренно богатый лизином гистон, молекулярная масса 14500;

H_4 — богатый аргинином гистон, молекулярная масса 11300;

H_3 — богатый аргинином гистон, молекулярная масса 15300.

В препаратах хроматина эти фракции гистонов обнаруживаются в приблизительно равных количествах, кроме H_1, которого примерно в два раза меньше любой из других фракций.

Негистоновые белки — специфические белки-регуляторы, узнающие определенные нуклеотидные последовательности в ДНК.

Структурная организация хроматина. Как митотическая, так и работающая интерфазная хромосома в основе своего строения имеет элементарную хромосомную фибриллу, молекулу дезоксирибонуклеопротеида (ДНП). Существует несколько степеней структурной укладки молекул ДНК, первичным из которых является хромосомная фибрилла.

Хромосомная фибрилла расщепляется на фрагменты стандартной длины (около 200 нуклеотидных пар). Каждый фрагмент, получивший название нуклеосомы, состоит из глобулы и свободного нитьевидного участка. Нить — ДНК, а глобула — «сердцевина» нуклеосомы. В состав «сердцевины» входят восемь гистонов (октомер гистонов — две молекулы гистона $H_{2а}$, две — $H_{2в}$, две — H_3, две — H_4), вокруг которых спирально (1,75 витка) уложена нить ДНК длиной около 140 пар нуклеотидов. Остальная часть ДНК (около 60 нуклеотидных пар) образует так называемый «линкер»; или межнуклеосомный участок. С этим «линкерным» участком, так и с «сердцевиной» связан гистон H_1, который обеспечивает в растворе сближение нуклеосом (рис. 1.12).

Уровни компактизации ДНК (рис. 1.13).

Первый уровень — *нуклеосомный* — образует структуру хроматиновых фибрилл в виде «бусинок на нитке», при этом происходит укорочение ДНК примерно в 7 раз.

Второй уровень — *нуклеомерный*, где идет объединение 8—10 нуклеосом в виде глобулы.

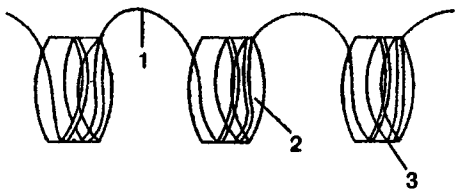


Рис. 1.12. Схема строения нуклеосом:
1 — «линкер»; *2* — сердцевина нуклеосомы (октомер); *3* — ДНК, накрученная на сердцевину

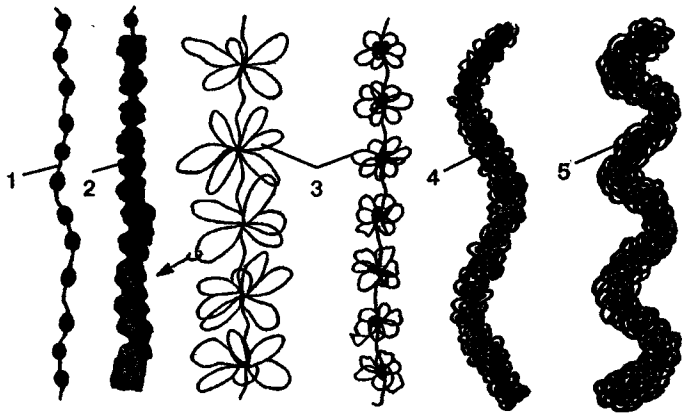


Рис. 1.13. Уровни компактизации хромосом:
1 — нуклеосома; *2* — нуклеомер; *3* — хромомер; *4* — хромонема; *5* — хромосома

Третий уровень — ***хромомерный***, где нуклеомерные фибриллы формируют многочисленные петли, объединенные скрепками из негистоновых белков.

Четвертый уровень — ***хромонемный*** — образуется за счет сближения в линейном порядке хромомерных петель с образованием хромонемной нити.

Пятый уровень — ***хромосомный*** — образуется в результате спиральной укладки хромонемы (или хроматиды). Таким образом, хромосомы как животных, так и растений образуются в процессе конденсации из фибрилл ДНП нитчатых хромонемных структур, являющихся единицей последующей хромосомной структуризации.

В самой же интерфазе хромосом как плотных тел не видно, так как они находятся в разрыхленном, деконденсированном состоянии (рис. 1.14).

Морфологию хромосом лучше всего изучать в момент их наибольшей конденсации — в **метафазе** и в начале **анафазы** (рис 1.15, 1 16).

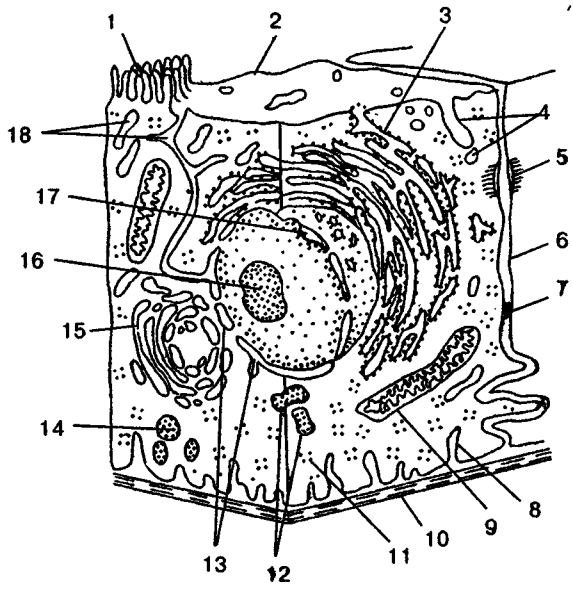


Рис. 1.14. Обобщенное строение клетки:

1 - микроворсинки; *2* - клеточная мембрана; *3* — шероховатая ЭПС, *4* - пиноцитозные канальца; *5* – десмосома; *6* – межклеточная щель, *7* - плотный контакт; *8* - базальные лакуны; *9* – митохондрия; *10* — базальная мембрана; *11* - рибосомы; *12* - центриоли; *13* ядерная оболочка с порами, *14* лизосомы; *15* — аппарат Гольджи; *16* – ядрышко; *17* – хроматин; *18* - гладкая ЭПС

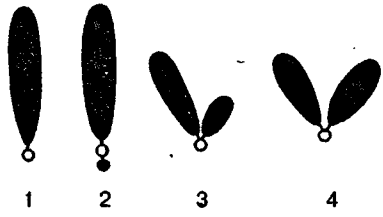


Рис. 1.15 Классификация хромосом:

1 — телоцентрическая (центромера отсутствует либо расположена на конце хромосомы); *2* - акроцентрическая центромера смещена к концу плеча хромосомы), *3* - субметацентрическая (центромера делит хромосому на два неравных плеча); *4* – метацентрическая (центромера делит хромосому на два равных плеча)

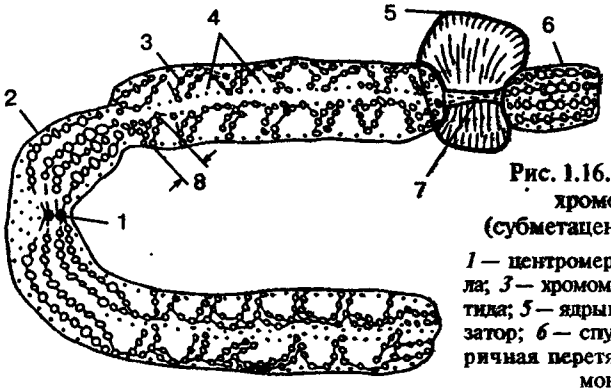


Рис. 1.16. Строение хромосомы (субметацентрической):

1 — центромера; *2* — пелликула; *3* — хромомера; *4* — хроматида; *5* — ядрышковый организатор; *6* — спутник; *7* — вторичная перетяжка; *8* — хромонема

ПОТОК ЭНЕРГИИ В КЛЕТКЕ

Пять миллиардов лет назад, до появления жизни на Земле, вся свободная энергия, щедро изливаемая на нашу планету Солнцем, быстро рассеивалась в виде бесполезного тепла и излучалась в космическое пространство. Позднее возникли мельчайшие системы, способные захватывать часть свободной энергии и использовать эту энергию для поддержания своей организации, а также для ее распространения. Таким образом, живая материя не стоит особняком от физического мира, а составляет неотделимую ее часть.

Все живые организмы, обитающие на Земле, представляют собой **открытые системы**, способные активно организовывать поступление энергии и вещества извне. Энергия необходима для осуществления жизненно важных процессов, но прежде всего — для химического синтеза веществ, используемых для построения и восстановления структур клетки и организма.

Для синтеза компонентов организма необходимо потребление извне химических элементов, используемых в качестве строительных блоков. Главным структурным элементом органических молекул является углерод. В зависимости от источников углерода живые организмы делят на две большие группы: **автотрофы**, использующие неорганический источник углерода (диоксид углерода), и **гетеротрофы**, использующие органические источники углерода. Автотрофы самостоятельно синтезируют простые органические соединения, используя для этого неорганические вещества и энергию солнечного излучения (при фотосинтезе) либо энергию окисления неорганических веществ (при хемосинтезе). Гетеротрофы получают

простые органические вещества в процессе пищеварения, когда под влиянием пищеварительных ферментов сложные органические компоненты пищи расщепляются на более простые. Однако ни сами органические вещества, ни продукты их расщепления не могут непосредственно служить «топливом» для клеточных процессов. Роль такого универсального топлива играет АТФ (аденозинтрифосфат). Синтез АТФ, этого высококалорийного клеточного топлива, происходит в результате дыхательного обмена — системы множества строго регулируемых химических реакций. Дыхательный обмен поставляет не только энергию, но и строительные материалы. Многие продукты расщепления углеводов, жиров и белков используются для синтеза разнообразных соединений, из которых состоит клетка, в том числе и для синтеза новых углеводов, жиров и белков. Именно это тесное переплетение процессов утилизации веществ для производства энергии и для производства других веществ придает феномену регуляции клеточного метаболизма его уникальный, неповторимый характер. Во всех этих процессах происходит преобразование одного вида энергии в другой.

В общем виде поток энергии можно представить следующим образом.

1. Энергия Солнца → автотрофы → органические вещества → АТФ → различные формы работы.

2. Энергия Солнца → автотрофы → органические вещества → гетеротрофы → АТФ → различные формы работы.

Существуют два типа клеточных механизмов, обеспечивающих поток энергии.

1. Процесс приобретения энергии и вещества живыми организмами называется *питанием*.

2. Процесс, с помощью которого живые организмы высвобождают энергию из богатых ею веществ, полученных с пищей, называется *дыханием*.

Автотрофное питание

Автотрофы способны к самостоятельному синтезу необходимых для них органических соединений за счет CO_2, воды и энергии света (фотосинтез) или энергии, выделившейся при окислении неорганических соединений (хемосинтез).

Организмы, которые синтезируют все необходимые им органические вещества за счет энергии света, называются **фототрофами** (это все зеленые растения). Процесс утилизации энергии света называется *фотосинтезом*. Фотосинтети-

ческими органоидами клеток являются хлоропласты. Мембранная система хлоропластов — это то место, где протекают световые реакции фотосинтеза. В мембранах находится хлорофилл и другие пигменты, ферменты и переносчики электронов.

Структурной и функциональной единицей хлоропластов является тилакоид, имеющий форму плоских мешочков. Тилакоиды местами уложены в стопки — граны. На мембранах тилакоидов имеются частицы двух типов. Такие частицы называются квантосомами. Более мелкие частицы составляют фотосистему 1 (ФС-1), более крупные — фотосистему 2 (ФС-2).

В центре квантосомы находится липопротеидный комплекс, а на внутренней ее стороне — молекулы хлорофилла, каротина и фосфолипида.

Хлорофилл а с максимумом поглощения Р 690 нм и максимумом поглощения Р 700 нм образуют энергетические ловушки и являются *основными* пигментами, а такие как хл а Р 680 нм, Р 670 нм или хл в, хл с, хл д — *вспомогательными*. Пигменты улавливают квант света и передают возбужденный электрон (*е*) к реакционному центру.

Каждая квантосома содержит 200 молекул хлорофилла, но только 10 из них связаны с ферментативным комплексом. В ферментативные комплексы входят цитохромы — это белки, связанные с гемом. Без цитохромов хлорофилл не может передавать возбужденный электрон.

Фотосинтез можно подразделить на две фазы.
1. Световая фаза, которая включает в себя:
а) циклическое фосфорилирование;
б) нециклическое фосфорилирование;
в) фотолиз воды.
2. Темновая фаза.

Световая фаза. При *циклическом фосфорилировании* квант света ударяет в хлорофилл и выбивает из магния электрон, который тут же захватывается ферментативным комплексом. При этом задействована только фотосистема 1 (ФС-1). Возбужденный электрон проскакивает цитохромы и вновь возвращается на свою орбиту в хлорофилл, но при этом энергия света, которую получил электрон, переводится на цитохромах в энергию химических связей АТФ. Этот механизм, являющийся самым примитивным, имеет место у фотосинтезируемых бактерий:

$$2\,\text{хл a} + 2\,\text{АДФ} + 2\,\text{Ф} + 2 \xrightarrow{h\nu\ \text{цитохромы}} \underset{\text{окисл. ф.}}{2\,\text{хл}^{+} + 2e^{-}} + 2\,\text{АТФ}.$$

АТФ — соединение нестойкое, а в качестве более стойкого акцептора выступает вещество НАДФ. Эта кумуляция (накопление) энергии происходит при нециклическом фосфорилировании. Параллельно с этим процессом происходит и фотолиз воды.

Нециклическое фосфорилирование и фотолиз воды. Нециклическое фосфорилирование наблюдается у растений, имеющих ФС-1 и ФС-2. Квант света выбивает электроны из ФС-1 и ФС-2. Возбужденный электрон из ФС-2 переносится на молекулу акцептора (Q). Молекула хлорофилла ФС-2, потерявшая свои электроны, может заменить их электронами молекулы воды. Светозависимое окислительное расщепление молекул воды называют ф о т о л и з о м. Ферменты фотолиза локализованы на внутренней мембране тилакоидов.

1. $2\,H_2O \xrightarrow{h\nu} 2H^+ + 2OH^-$

2. $OH^- + OH^- \rightarrow H_2O + {}^1/_2O_2 + 2e^-$

   ${}^1/_2O_2 + {}^1/_2O_2 = O_2$

3. $2\,\text{хл}\,a^+ + 2H^+ + 2e^- + \text{НАДФ} \rightarrow 2\,\text{хл}^+\,a + \text{НАДФ}\cdot H_2$

   окис. форма; от фотолиза

4. $2\,\text{хл}\,a^+ + 2e^- \rightarrow 2\,\text{хл}\,a$

   от фотолиза; восстановл. форма

В ФС-1 энергия света передает электроны на акцептор Р 430, представляющий собой железосерный белок. Далее электроны передаются следующему переносчику — ферредоксину, отдающему свои электроны коферменту НАДФ, который восстанавливается до НАДФ·H_2. Электроны молекулы Р 700 (ФС-1) замещаются электронами ФС-2, поступающими по электронно-транспортной цепи от акцептора Q. При этом происходит фотофосфорилирование с образованием АТФ (рис. 1.17).

Общее уравнение нециклического фосфорилирования:

$$H_2O + \text{НАДФ} + 2\text{АДФ} + 2\Phi \rightarrow {}^1/_2O_2 + \text{НАДФ}\cdot H_2 + 2\text{АТФ}.$$

В дальнейшем НАДФ·H_2 переходит в строму хлоропласта, где участвует в синтезе углеводов. Для этих реакций свет не нужен, и поэтому они называются темновыми.

Темновая фаза. В темновой фазе происходит перевод активного Н с НАДФ·H_2 на компактный акцептор — углерод, т. е. в темновой фазе синтезируются углеводы. В строму хлоропласта поступает НАДФ·H_2, CO_2 и АТФ. Процесс синтеза

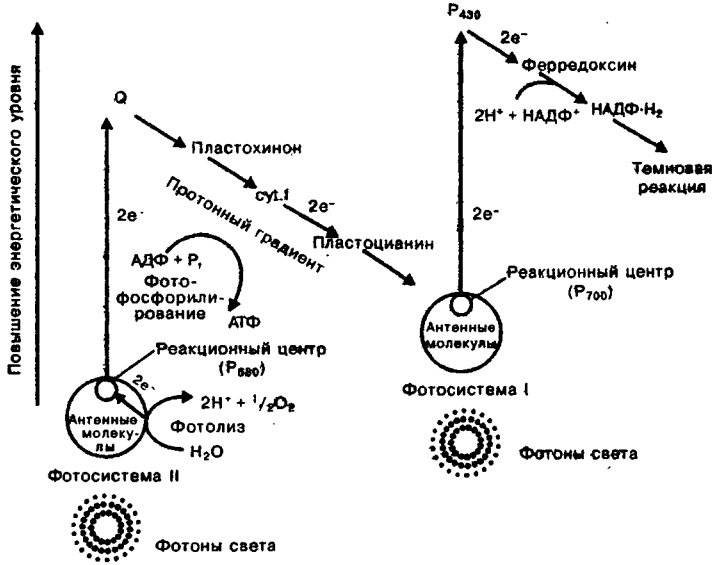


Рис. 1.17. Нециклический поток электронов и фотофосфорилирование

углеводов происходит циклично и называется циклом Кальвина (рис. 1.18).

Исходным (или конечным) соединением цикла Кальвина является сахар — рибулозо-1,5-бифосфат (РБФ). Процесс начинается, когда CO_2 входит в цикл и фиксируется на РБФ. Шесть молекул РБФ реагируют с шестью молекулами CO_2, образуя 12 молекул 3-фосфоглицерата, которые превращаются в 12 молекул глицероальдегид-3-фосфата. Десять из них перераспределяются с образованием шести пятиуглеродных молекул РБФ. Оставшиеся две молекулы глицероальдегид-3-фосфата представляют собой «чистый выход» цикла Кальвина. В течение каждого оборота цикла одна молекула CO_2 восстанавливается, а молекула РБФ регенерируется. Шесть оборотов цикла с поглощением шести С необходимо совершить чтобы образовался шестиуглеродный сахар — глюкоза. Суммарное уравнение темновой фазы:

$$6CO_2 + НАДФ \cdot H_2 + 18АТФ \rightarrow$$
$$\rightarrow C_6H_{12}O_6 + 12НАДФ + 18АДФ + 18Ф + 6H_2O.$$

Помимо углеводов при фотосинтезе образуются промежуточные продукты, например, фосфоглицериновая

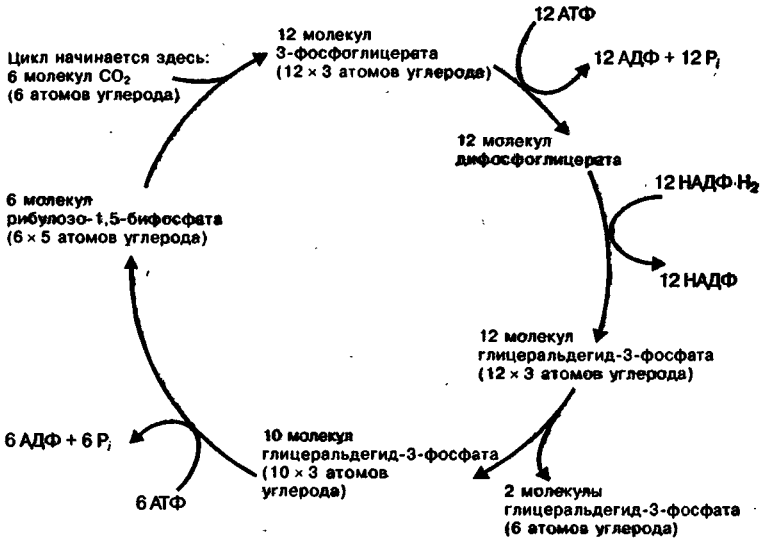


Рис. 1.18. Общий итог цикла Кальвина

кислота, которая вступает на путь гликолиза, превращается в ацетильную группу, присоединяется к коферменту А и образует ацетилкофермент А. Из последнего синтезируются жирные кислоты — как в цитоплазме, так и в хлоропластах.

Высшие растения способны синтезировать все необходимые им аминокислоты. Для этого им нужен источник азота или нитратов, а источником углерода служит фосфоглицериновая кислота.

Таким образом, все органические вещества, включающие в себя углерод в качестве акцептора возбужденного электрона, являются источниками энергии.

Кроме фотосинтеза существует еще одна форма автотрофной ассимиляции — *хемосинтез*, наблюдаемый у некоторых бактерий. Такие бактерии называются хемосинтетиками. Хемосинтез — это способность хемосинтетиков при окислении неорганических веществ использовать выделившуюся энергию на образование органических веществ, идущих на построение клеток своего тела.

Хемосинтетики в отличие от фототрофов, используют в процессе синтеза не солнечный свет, а энергию экзотермических реакций.

Открытие бактериального хемосинтеза принадлежит С. Н. Виноградскому (1856—1953). Он впервые доказал суще-

ствование в природе автотрофных незеленых организмов — серо-, железо- и нитрифицирующих бактерий и описал сущность процесса хемосинтеза.

Нитрифицирующие бактерии, широко распространенные в почве и в различных водоемах, добывают энергию путем окисления аммиака до азотистой кислоты, играя при этом важную роль в круговороте азота в природе Аммиак, образующийся в почве и водоемах при гниении белков, окисляется нитрифицирующимися бактериями, которым С. Н. Виноградский дал название нитросомонас:

$$2NH_3 + 3O_2 \rightleftarrows 2HNO_2 + 2H_2O + 158 \text{ ккал}$$

Дальнейшее окисление HNO_2 осуществляется другой группой нитрифицирующих микроорганизмов, которые С. Н. Виноградский назвал нитробактером:

$$2HNO_2 + O_2 \rightleftarrows 2HNO_3 + 38 \text{ ккал.}$$

HNO_2 реагирует с минеральными соединениями почвы, превращаясь в соли HNO_3.

В водоемах, вода которых содержит H_2S, живут бесцветные серобактерии. Энергию, необходимую для синтеза органических соединений, из CO_2 они получают, окисляя H_2S:

$$2H_2S - O_2 = 2H_2O + 2S.$$

При недостатке H_2S серобактерии производят дальнейшее окисление.

$$2S + 3O_2 + 2H_2O = 2H_2SO_4 + 115 \text{ ккал.}$$

Колоссальное количество серобактерий имеется в Черном море

Железобактерии окисляют закисные соединения железа в окисные, участвуя в круговороте железа в природе.

$$4FeCO_3 + O_2 + 6H_2O = 4Fe(OH)_3 + 4CO_2 + 81 \text{ ккал.}$$

Образованная гидроокись железа оседает и образует так называемую болотную железную руду.

Известны также бактерии-хемосинтетики, способные окислять метан, окись углерода, водород.

Таким образом, хемосинтетики являются типичными автотрофами, так как самостоятельно синтезируют из неорганических веществ необходимые органические соединения (углеводы, липиды, белки и др.), а не берут их в готовом виде, как гетеротрофы

Гетеротрофное питание

Гетеротрофами называются организмы, использующие для питания готовые сложные органические соединения.

Большинство животных и насекомоядные растения используют *голозойный способ питания*, состоящий из нескольких этапов.

1. Поглощение пищи (потребление сложных органических соединений).

2. Переваривание (расщепление больших, сложных, нерастворимых молекул органических соединений и превращение их в небольшие, растворимые молекулы, способные к диффузии).

3. Всасывание (всосавшиеся питательные вещества либо сразу поступают в клетку; либо вначале попадают в кровеносное русло и с кровью транспортируются к клеткам соответствующих участков тела).

4. Ассимиляция. Использование организмом всосавшихся молекул для получения энергии или для пластических нужд.

5. Экскреция. Удаление из организма непереваренных остатков пищи.

Гетеротрофы получают готовые органические вещества, синтезируемые автотрофами. Эти органические вещества, окисляясь, являются источником энергии как у авто-, так и у гетеротрофов. У гетеротрофов это единственный источник энергии, а автотрофы используют его с наступлением темноты, т. е. с прекращением фотосинтеза.

Биологическое окисление органических веществ в клетках ведет к образованию H_2O и CO_2. Процесс протекает ступенчато при участии ряда ферментов и переносчиков *е.* 50% энергии превращается в энергию АТФ, а также иных молекул — носителей энергии. Оставшиеся 50% энергии превращаются в теплоту, необходимую теплокровным для поддержания постоянной температуры своего тела.

Одним из основных источников энергии для всех клеток является *глюкоза*. У растений в результате полимеризации из глюкозы образуется крахмал, а в клетках животных — гликоген.

1-й этап — подготовительный.

При недостаточном поступлении органических веществ в клетки животных или при прекращении фотосинтеза эти запасные полисахариды расщепляются ферментами до мономеров (глюкоза), которая далее окисляется и служит, таким

образом, источником энергии. Выделяющаяся незначительная энергия рассеивается в виде теплоты.

2-й этап — гликолиз.

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow \underset{\text{пировиногр. к-та}}{2C_3H_4O_3} + 4H^+ + \underset{\text{чистый выход}}{2АТФ}.$$

Глюкоза → глюкозо-1-фосфат (– АТФ) → фруктозо-6-фосфат → фруктозо-1,6-дифосфат (– АТФ) → 3 фосфоглицериновый альдегид и его изомер → 1,3 дифосфоглицериновая кислота (+ 2АТФ) → 3 фосфоглицериновая кислота → ПВК (+ 2АТФ).

Итак, в результате гликолиза глюкоза не только расщепляется на две трехуглеродные молекулы ПВК, но и теряет 4 атома H^+, т. е. происходит ее окисление. Акцептором H^+ и e^- является НАД.

В дальнейшем пировиноградная кислота (ПВК) подвергается:

1) в присутствии кислорода аэробному окислению до CO_2 и H_2O с образованием 38 АТФ;

2) в отсутствии кислорода анаэробному окислению:

а) в животных клетках до 2 молекул молочной кислоты, которая в дальнейшем с током крови попадает в печень и используется в синтезе гликогена;

б) в растительных клетках происходит спиртовое брожение с выделением CO_2. Конечным продуктом является этанол.

3-й этап — аэробное окисление, или цикл Кребса.

Если в клетке имеется кислород, то ПВК переходит в митохондрии для полного окисления до CO_2 и H_2O.

На внутренней мембране, где имеются ферменты аэробного окисления, ПВК подвергается окислительному декарбоксилированию ($-CO_2$) и одновременному дегидрированию (окислению) и присоединению кофермента А(KoAS-H) с образованием ацетил-кофермента А ($CH_3CO \sim S\text{-KoA}$), обладающего высокоэнергетической связью. В результате гидролиза ацетил-КоА дает два атома углерода щавелево-уксусной кислоте (ЩУК) с образованием шестиуглеродной лимонной кислоты.

Биологический смысл цикла Кребса. На всех этапах цикла Кребса при переходе от одной к другой карбоновой кислоте будет отщепляться Н, который тут же захватывается акцептором накотинамидадениндинуклеотида (НАД), флавинадениндинуклеотида (ФАД), и идет восстановление до НАДН (рис. 1.19). Передача энергии от НАДН к

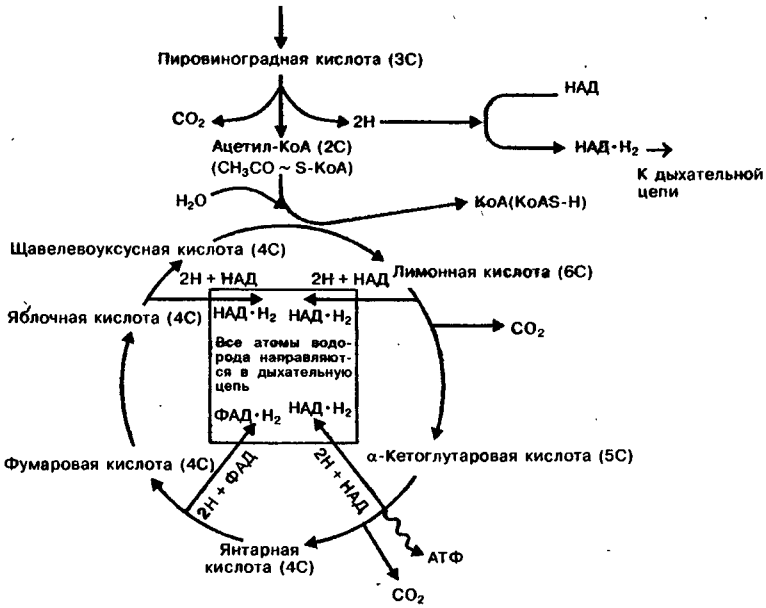


Рис. 1.19. Схема цикла Кребса

АТФ происходит на внутренней мембране митохондрий в дыхательной цепи. В ходе этого процесса e^- от НАДН перемещается по многоступенчатой цепи переноса e^- к конечному акцептору — молекулярному кислороду. Это — цепь процессов окисления—восстановления с освобождающейся энергией для фосфорилирования АДФ в АТФ и называется поэтому окислительным фосфорилированием.

Атом H^+ у НАДН транспортирует e^- к внутренней мембране митохондрий, а катион H^+ переносится на наружную сторону. Электроны соединяются с O_2 с образованием аниона

$$O_2 + e^- \rightarrow O_2^-.$$

Между наружной мембраной H^+ и внутренней, где находится анион O_2^-, возникает разность потенциалов. Катионы начинают двигаться через каналы в молекуле фермента, отвечающего за синтез АТФ, и их энергия расходуется на синтез АТФ. Эти ферменты встроены в мембраны митохондрий.

После того, как H^+ отдал свою энергию, его вновь нужно связать с акцептором и удалить из клетки. Если H^+ свяжется с НАД, то прекратится поставка энергетического водорода и клетка погибнет. Поэтому при дыхании в клетку поступает последний акцептор — O_2^-, для связывания H^+, отдавшего свою энергию:

$$2H^+ + O_2^- \rightarrow H_2O.$$

1. $C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \xrightarrow[\text{гликолиз}]{\text{цикл Кребса}} 6CO_2 + 12H^+ + 4АТФ.$

2. $12H^+ + 6O_2 \xrightarrow{\text{дыхательная цепь}} 12H_2O + 34АТФ.$

Общее уравнение:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 38АТФ.$$

Таким образом, цикл Кребса — это общий конечный путь, которым завершается обмен углеводов, жирных кислот и аминокислот.

Преобразование химической энергии

Все живые организмы можно рассматривать как машины, которые не могут работать без достаточного притока энергии. Энергия используется для осуществления множества различных жизненно важных процессов.

1. **Химическая работа.** В клетке происходит биосинтез нуклеиновых кислот, белков, жиров, полисахаридов, и в биохимических реакциях биосинтеза используется энергия АТФ.

2. **Осмотическая работа.** Эта работа состоит, с одной стороны, в накоплении веществ, присутствующих в окружающей среде в малых количествах, а с другой стороны — в выведении в окружающую среду веществ, которые в самой этой среде присутствуют в высоких концентрациях.

3. **Электрическая работа.** Этот вид работы связан с поддержанием разной степени потенциалов на мембране клетки, особенно в нервной ткани.

4. **Механическая работа.** Эта работа связана с движением, будь-то сокращение мышечного волокна, биение ресничек, циклоз или сложный «хоровод» хромосом при делении клетки.

5. **Регуляторная работа.** Механизм клеточной регуляции, при котором затрачивается энергия на повышение упорядоченности — уменьшение энтропии.

ПОТОК ИНФОРМАЦИИ В КЛЕТКЕ

Исходным пунктом системы потока информации является ДНК, которая имеет линейную структуру, и потому заключенная в ней информация также является линейной. Кульминацией потока информации является синтез белков (каталитических или структурных). Химические же свойства белков определяет переход от линейной информации к трехмерной. В рассматриваемом потоке происходит перенос информации с ДНК на белок. В этом потоке информации можно выделить два этапа.

1. **Транскрипция** — ДНК передает закодированную в ней последовательность аминокислот информационной или матричной РНК посредством однонаправленного механизма, основанного на принципе комплементарности между азотистыми основаниями нуклеиновых кислот.

2. **Трансляция**, состоящая в преобразовании линейного четырехбуквенного кода нуклеиновой кислоты в линейный же двадцатибуквенный белковый код. Двадцатибуквенное линейное сообщение принимает затем трехмерную конфигурацию, уникальную для каждого белка.

Белок-синтезирующая система включает в себя:

информационную РНК (иРНК) в качестве главного компонента системы;

набор из 20 аминокислот, входящих в состав молекулы белка;

минимум 20 разных транспортных РНК (тРНК), играющих роль связующих звеньев между триплетным кодом, содержащимся в иРНК, и аминокислотной последовательностью полипептидной цепи;

набор минимум 20 различных ферментов — аминоацил-тРНК-синтетаз, обладающих двойной специфичностью, т. е. «узнающих» только одну какую-либо аминокислоту и одну тРНК;

рибосомы (точнее полисомы, состоящие из 4—12 монорибосом с присоединенной к ним иРНК);

АТФ- и АМФ-генерирующую систему ферментов;

ГТФ, принимающую специфическое участие в инициации и элонгации синтеза белка в рибосомах;

цитоплазматические факторы инициации, элонгации, терминации; ионы магния.

Стадии синтеза белка

1. **Стадия активации аминокислот.** Активация осуществляется с помощью специфических ферментов аминоацил-тРНК-синтетаз в присутствии АТФ.

2. **Стадия присоединения к тРНК активированной аминокислоты.** Аминокислота присоединяется к концевому 3-ОН-гидроксилу адениловой кислоты, которая вместе с двумя остатками цитидиловой кислоты образует концевой триплет (ЦЦА), являющийся постоянным для всех транспортных РНК. Реакции аминокислот с тРНК нуждаются в энергии (используется АТФ) и катализируются аминоацил-тРНК-синтетазами. Отличаются тРНК друг от друга тем, что в одной из петель молекулы тРНК имеется триплет нуклеотидов, комплементарный строго определенному кодону иРНК. Такой триплет называется антикодоном, т. е. одна тРНК от другой тРНК отличается своими антикодонами.

3. **Стадия инициации.** Синтез белка начинается с образования инициирующего комплекса. Поступившая из ядра в цитоплазму иРНК соединяется с малой субъединицей рибосомы. Первый кодон у всех иРНК несет информацию об аминокислоте метионине. Взаимодействуя с соответствующим антикодоном, тРНК-мет, именуемая инициаторной тРНК, формирует комплекс, который обеспечивает связь малой субъедининицы рибосомы с большой. Большая субъединица имеет два участка: пептидильный, связанный с удлиняющейся цепью полипептида, а второй, аминоацильный, присоединяющий новую аминоацил-тРНК. После того как связывание субъединиц произошло с образованием функционально активной рибосомы, белковые факторы инициации и продукты гидролиза ГТФ и тРНК-мет из аминоацильного центра переходят в пептидильный центр рибосомы. Освободившийся при этом аминоацильный центр может реагировать с определенной аминоацил-тРНК в строгом соответствии с очередным кодоном иРНК (рис. 1.20).

4. **Стадия элонгации.** В процессе элонгации так же, как и в процессе инициации, участвует несколько факторов и энер-

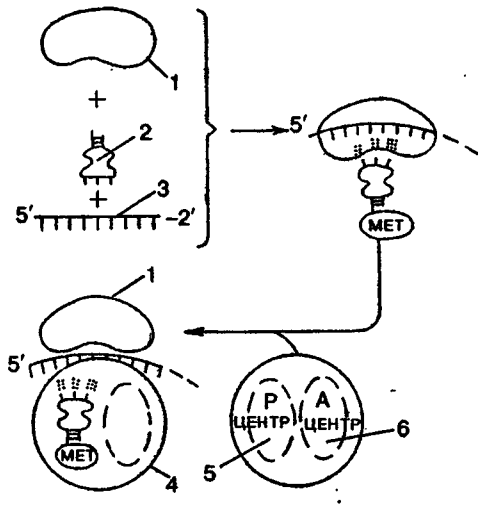


Рис. 1.20. Схема образования целой рибосомы (инициация биосинтеза):

1 — малая субъединица рибосомы; *2* — тРНК; *3* — матричная РНК (или иРНК); *4* — большая субъединица рибосомы; *5* — пептидильный центр; *6* — аминоацильный центр

гия. Группа факторов элонгации доставляет аминоацил-тРНК в аминоацильный участок рибосомы. Затем рибосомный фермент — пептидилтрансфераза переносит (транслирует) аминокислоту (первая аминокислота метионин) из пептидильного центра в аминоацильный, и образуется первая пептидная связь между аминокислотами. При этом получается дипептидил-тРНК, связанная с первым кодоном иРНК (после инициирующего). После этого под действием факторов элонгации происходит перемещение рибосомы относительно иРНК, и дипептидил-тРНК оказывается в области пептидильного центра рибосомы, по-прежнему связанная с первым кодоном иРНК. При перемещении тРНК-мет освобождается из рибосомы.

Дальнейшее удлинение пептидной цепи происходит путем повторения предыдущих фаз — к аминоацильному центру присоединяется аминоацил-тРНК, соответствующая второму кодону иРНК, затем из пептидильного центра аминокислоты транслируются в аминоацильный центр, и образуется вторая пептидная связь (получается трипептид)

и т. д. (рис. 1.21). Таким образом, в стадии элонгации происходит последовательное наращивание полипептидной цепи по одной аминокислоте в строгом соответствии с порядком кодонов в молекуле иРНК.

5. **Стадия терминации.** Удлинение полипептидной цепи продолжается до тех пор, пока на пути рибосомы не встретится один из терминирующих (бессмысленных) триплетов РНК (УАА, ЦАГ, УГА). В области этих триплетов под действием факторов терминации (внерибосомные белки) происходит гидролитическое расщепление связи между пептидом и последней тРНК, и освобождается готовый белок.

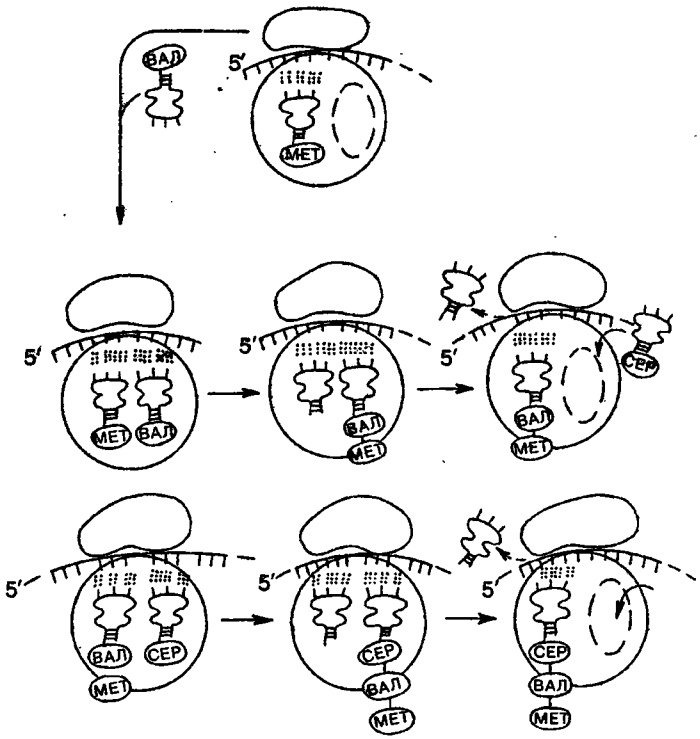


Рис. 1.21. Циклический процесс образования пептидной связи (элонгация биосинтеза)

6. **Конформационная стадия.** Биосинтез белка заканчивается формированием соответствующей структуры белка — первичной, вторичной, третичной или четвертичной.

Регуляция синтеза белка

Основным условием существования любых живых организмов является наличие тонкой, гибкой, согласованно действующей системы регулирования, в которой все элементы тесно связаны друг с другом.

Рассмотрим регуляцию синтеза белка на уровне **оперона** — генетической единицы, включающей в себя следующие гены:

а) *структурные гены*, содержащие генетическую информацию о синтезе ферментов метаболического пути;

б) *ген-регулятор*, который может находиться на некотором расстоянии от структурных генов и таким образом непосредственно не входить в организацию оперона. Ген-регулятор обеспечивает синтез особого белка — р е п р е с с о р а. Репрессор обладает очень сильным сродством к гену-оператору и может легко присоединяться к нему;

в) *ген-оператор* — управляет функционированием структурных генов оперона, т. е. «включает» или «выключает» их. Если этот ген свободен, то это значит, что работа структурных генов разрешена, если он связывается с репрессором, то работа этих генов прекращается;

г) *ген-промотор* — служит местом прикрепления РНК-полимеразы, которая узнает этот ген с помощью субъединицы, имеющей особую конфигурацию.

Весь процесс регуляции биосинтеза можно подразделить на две фазы.

I. **Индукция.** Присоединение молекулы индуктора к активному участку молекулы репрессора изменяет третичную структуру репрессора так, что он не может связаться с геном-оператором и репрессировать его. Оператор оказывается в активном состоянии и включает структурные гены, а именно: отсутствие блокады гена оператора позволяет РНК-полимеразе связаться с геном-промотором. Закрепившись, РНК полимераза может начать транскрипцию структурных генов оперона. В качестве индукторов могут выступать продукты распада белка, гормоны и другие метаболиты.

II. **Инактивация.** Если индуктор в клетке отсутствует, то репрессор обладает способностью связываться с геном-оператором. При этом происходит инактивация оператора и тем

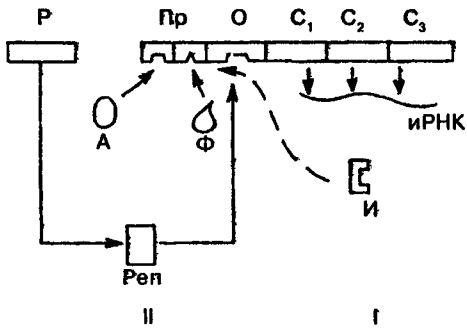


Рис. 1.22. Схема регуляции биосинтеза белка:

I — индукция; *II* — инактивация; *Р* — ген-регулятор; *Пр* — ген-промотор; *О* — ген-оператор; C_1, C_2, C_3 — структурные гены; *Реп* — репрессор; *И* — индуктор; *Ф* — фермент-РНК-полимераза; *А* — компонент, активирующий РНК-полимеразу

самым предотвращается включение структурных генов, т. е. РНК-полимераза не связывается с геном-промотором и транскрипция отсутствует (рис. 1.22).

РЕПРОДУКЦИЯ КЛЕТОК

Один из постулатов клеточной теории гласит, что увеличение числа клеток, их размножение, происходит путем деления исходной клетки. Это положение исключает какое-либо «самозарождение» клеток или их образование из неклеточного «живого вещества».

Жизненный цикл клетки

Время существования клетки как таковой — от деления до деления — называют **жизненным циклом клетки** (рис. 1.23). Клеточный цикл делится на четыре периода, составляющих интерфазу и собственно митоз, заканчивающийся делением клетки.

Интерфаза в свою очередь делится на следующие периоды.

I. **Предсинтетический период** (G_1-период). Это отрезок времени, предшествующий началу синтеза ДНК

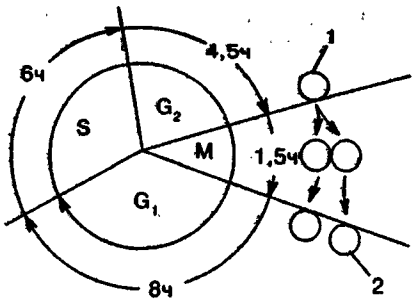


Рис. 1.23. Жизненный цикл клетки:

M — митоз; G_1 — предсинтетический период; *S* — синтетический период; G_2 — постсинтетический период; *1* — старая клетка (2*n*4*c*); *2* — молодые клетки (2*n*2*c*)

Особенности:

а) дочерние клетки, начинающие жизненный цикл, по объему и по общему содержанию белков и РНК вдвое меньше, чем исходная родительская клетка;

б) в начале периода возобновляется синтез РНК;

в) наступает активный синтез белка, ферментов метаболизма РНК и ферментов, необходимых для образования предшественников ДНК (например, нуклеотидфосфокиназ);

г) синтез пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов и четырех нуклеозидтрифосфатов, входящих в состав молекулы ДНК;

д) идет рост клетки, необходимый для достижения определенной «критической массы» цитоплазмы, определяющей начало синтеза ДНК;

е) накопление АТФ в виде резервуара энергии, обеспечивающей механическую и химическую работу митотического аппарата;

ж) в этом периоде клетки имеют диплоидное содержание ДНК (2*n*2*c*).

II. **Синтетический период** (S-период). Это отрезок времени, в течение которого происходит редупликация (удвоение) ДНК (2*n*4*c*).

Особенности:

а) продолжает возрастать уровень синтеза РНК в соответствии с увеличением количества ДНК;

б) параллельно синтезу ДНК в клетке идет интенсивный синтез гистонов в цитоплазме и происходит их миграция в ядро, где они связываются с ДНК.

III. **Постсинтетический период** (G_2-период, 2*n*4*c*). Это отрезок времени, характеризующийся процессами, направленными на подготовку клетки к делению.

Особенности:

а) интенсивный синтез белка, который идет на цитоплазматические белки дочерних клеток;

б) образование митотического аппарата;

в) усиленный синтез общего белка, РНК (иРНК и рРНК), синтез белков, которые определяют деление клетки;

г) масса цитоплазмы удваивается;

д) резко возрастает объем ядра.

Митоз

Митоз подразделяется на четыре основные фазы (рис. 1.24, 1.25):

I. **Профаза** представляет собой стадию конденсации хромосом и формирование митотического аппарата.

Особенности:

а) формирование микроскопически видимых хромосом за счет их спирализации;

б) разрушение ядерной оболочки;

в) разрушение ядрышек;

г) формирование митотического аппарата: центриоли расходятся к противоположным сторонам клетки и образуют полюса, между которыми начинает образовываться веретено деления.

II. **Метафаза** является стадией, во время которой хромосомы сосредоточиваются в экваториальной области веретена деления.

Особенности:

а) движение хромосом к веретену завершается прикреплением их кинетохоров (центриолей) к нитям митотического аппарата;

б) упорядоченное расположение хромосом строго по экватору (фигура экваториальной пластинки);

в) при переходе метафазы в следующую стадию деления начинается разъединение сестринских хроматид.

III. **Анафаза** — стадия расхождения хроматид к полюсам.

Особенности:

а) завершение деления сестринских хроматид;

б) движение хроматид к противоположным полюсам митотического аппарата;

в) в каждой клетке находятся два диплоидных набора (*4n4c*).

IV. **Телофаза** — заключительная стадия митоза.

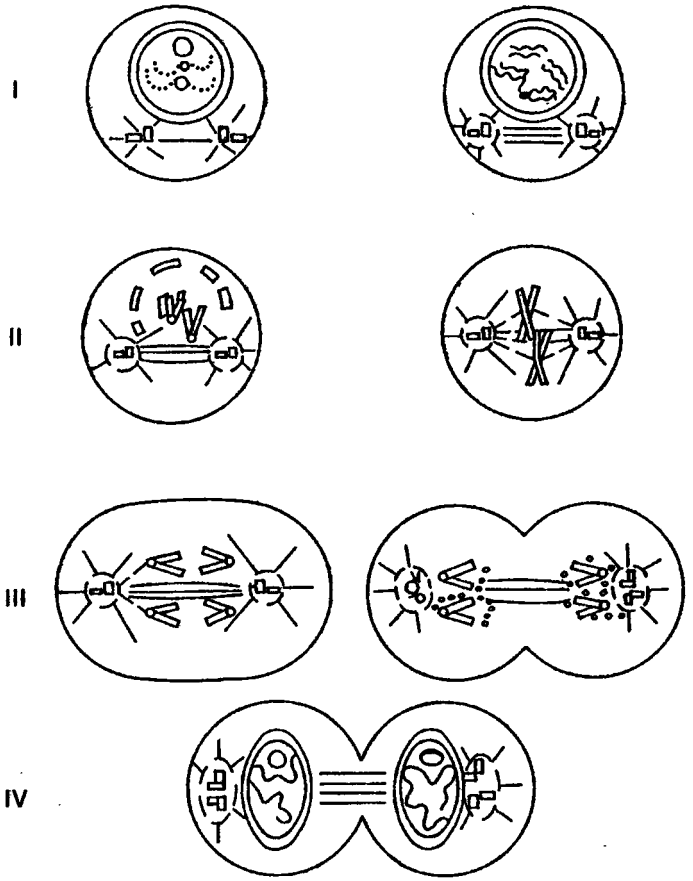


Рис. 1.24. Фазы митоза:
I — профаза; *II* — метафаза; *III* — анафаза; *IV* — телофаза

Особенности:

а) разрушение митотического аппарата;

б) разделение клеточного тела (цитотомия, или цитокинез);

в) дочерние хромосомы деспирализуются;

г) формируются оболочки дочерних ядер;

д) восстанавливаются ядрышки.

Патология митоза. Нарушение нормального течения митоза и неправильное распределение хромосом между дочерними клетками приводит к возникновению клеток с несба-

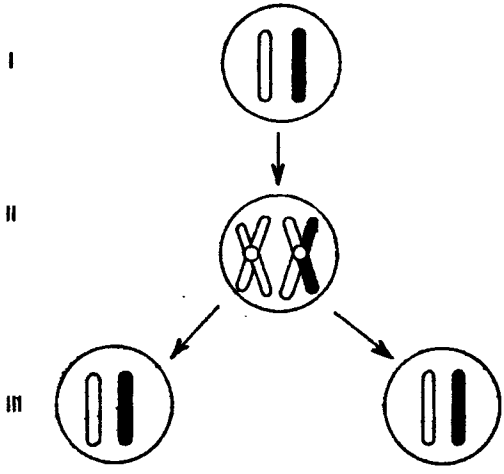


Рис. 1.25. Схема митоза:
I — материнские хромосомы $2n2c$; *II* — хромосомы, состоящие из двух хроматид после G_2-периода $2n4c$;
III — дочерние хромосомы $2n2c$

лансированными кариотипами. Патологический митоз — один из способов возникновения мутаций и развития анеуплодии.

Формы патологии митоза.

1. Повреждение хромосом. Под действием различных митотических ядов (например, колхицина, метанола и др.) возникает нарушение целостности хромосом, а отсюда нарушение расхождения их к полюсам.

2. Повреждение митотического аппарата. Вследствие этого митоз приводит к неравномерному распределению хромосом между дочерними клетками.

3. Нарушение цитотомии. Образование дочерних клеток нарушается в результате позднего или преждевременного возникновения борозд деления.

Мейоз, или редукционное деление

Мейоз — это форма ядерного деления, сопровождающаяся уменьшением числа хромосом с диплоидного ($2n$) до гаплоидного (n). В исходной материнской клетке происхо-

дит однократное удвоение хромосом (репликация ДНК как при митозе), за которой следуют два цикла клеточных и ядерных делений. Таким образом, одна диплоидная клетка дает начало четырем гаплоидным клеткам. Мейоз происходит при образовании спермиев и яйцеклеток (гаметогенез) у животных и при образовании спор у большинства растений.

Подобно митозу, мейоз — процесс непрерывный, но его можно подразделить на профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Эти стадии имеются в первом делении мейоза и еще раз повторяются во втором.

Особенности первого мейотического деления

Интерфаза 1. Происходит увеличение числа органелл, и клетка увеличивается в размерах. Репликация ДНК и гистонов в основном заканчивается к концу интерфазы (*2n4c*).

Каждая хромосома представлена парой хроматид, соединенной центромерой. Из всех ядерных структур наиболее четко выявляется ядрышко.

Профаза 1. Самая продолжительная фаза, поэтому ее делят на пять стадий.

1. *Лептотена.* Происходит спирализация хромосом, они укорачиваются и становятся видимыми как обособленные структуры.

2. *Зиготена.* Гомологичные хромосомы сближаются по длине и образуют пары. Эти хромосомы имеют одинаковую длину, их центромеры занимают одинаковое положение, и они обычно содержат одинаковое число генов, расположенных в одной и той же линейной последовательности. Начинается синапс (конъюгация) хромосом.

Конъюгация начинается в нескольких точках хромосом, а затем хромосомы соединяются по всей длине. Пару конъюгировавших гомологичных хромосом называют б и в а л е н т а м и. При этом происходит как более плотная упаковка на молекулярном уровне, так и внешне заметное скручивание (спирализация). Так как каждая из гомологичных хромосом обладает своей центромерой, то в биваленте имеются две центромеры.

3. *Пахитена.* Каждая гомологичная хромосома на стадии пахитены продольно расщепляется в плоскости, перпендикулярной плоскости конъюгации. Таким образом, каждый элемент теперь уже состоит из четырех хроматид. Эти точ-

ки называются хиазмами (перекрест). В результате гены из одной хромосомы оказываются связанными с генами из другой хромосомы, что приводит к новым генным комбинациям в образующихся хроматидах. Этот процесс называют кроссинговером.

4. *Диплотена.* Гомологичные хромосомы частично деспирализуются и несколько отходят друг от друга. Вместе с тем они сохраняют взаимосвязь с помощью мостиков-хиазм, которые служат структурным выражением кроссинговера, имевшего место в предыдущую стадию.

5. *Диакинез.* На этой стадии хромосомы полностью уплотнены и интенсивно окрашиваются. Ядерная оболочка и ядрышко исчезают. Центриоли, если они есть, мигрируют к полюсам и затем образуются нити веретена.

Метафаза 1. Гомологичные хромосомы (биваленты) выстраиваются в экваториальной плоскости. Их центромеры выглядят двойными, но ведут себя как единые структуры.

Анафаза 1. По нитям веретена расходятся к полюсам центромеры, каждая из которых связана с двумя хроматидами. Таким образом, в анафазе первого деления расходятся не дочерние хроматиды гомологичных хромосом, как при митозе, а непосредственно гомологичные хромосомы и на каждом полюсе имеется гаплоидный набор $n2c$, а во всей клетке $2n4c$.

Телофаза 1. Расхождение гомологичных хромосом к противоположным полюсам означает завершение первого мейотического деления. Число хромосом в одном наборе стало вдвое меньше, но каждая хромосома состоит из двух хроматид. У животных и у некоторых растений хроматиды деспирализуются.

Особенности второго мейотического деления

Интерфаза 2. Эта стадия наблюдается обычно только в животных клетках. Синтетический период отсутствует и дальнейшей репликации ДНК не происходит. После короткой интерфазы 2 наступает профаза 2.

Профаза 2. В клетках, где выпадает интерфаза 2, эта стадия тоже отсутствует. В профазе 2 ядрышки и ядерные мембраны разрушаются, а хроматиды укорачиваются и утолщаются. Происходит образование веретена, которое знаменует начало метафазы 2.

Метафаза 2. На этой стадии число хромосом вдвое меньше, чем в соматических клетках. Хромосомы выстраиваются

в плоскости экватора, а центромеры ведут себя как двойные структуры.

Анафаза 2. Центромеры делятся, и две сестринские хроматиды направляются к противоположным полюсам. Отделившиеся друг от друга хроматиды называются хромосомами и на каждом полюсе клетки формируется гаплоидный набор (*nc*).

Телофаза 2. Стадия эта схожа с телофазой митоза. Хромосомы деспирализуются. Нити веретена исчезают, а центриоли реплицируются. Вокруг каждого ядра, которое содержит теперь гаплоидное число хромосом исходной родительской клетки, вновь образуется ядерная мембрана. Таким образом, из исходной родительской клетки получается четыре дочерние клетки (рис. 1.26).

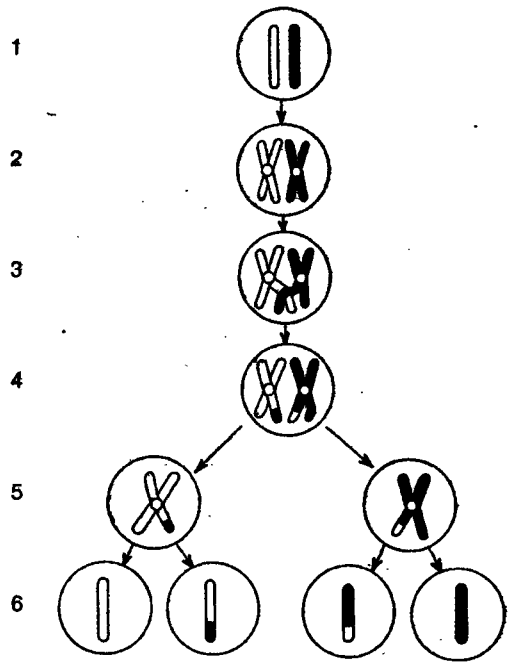


Рис. 1.26. Схема мейоза:

1 — материнские хромосомы; *2* — хромосомы, состоящие из двух хроматид после G_2-периода; *3* — конъюгация; *4* — кроссинговер; *5* — первое мейотическое деление; *6* — второе мейотическое деление

Значение мейоза

1. У организмов, размножающихся половым путем (после слияния гамет), предотвращается удвоение числа хромосом в каждом новом поколении.

2. Мейоз создает возможность для возникновения в гаметах новых генных комбинаций (после конъюгации, а затем кроссинговера). При этом распадаются существовавшие ранее группы сцепления и возникают новые.

3. Уменьшение числа хромосом от диплоидного до гаплоидного сопровождается расхождением (разделением) аллелей, так что каждая гамета несет только одну аллель по данному локусу. Это лежит в основе «закона чистоты гамет».

4. Расположение бивалентов экваториальной пластинки веретена в метафазе 1 и хромосом в метафазе 2 определяется случайным образом. Последующие их разделения в анафазах 1 и 2 соответственно создают новые комбинации аллелей в гаметах. Этот процесс, называемый независимым распределением, лежит в основе третьего закона Менделя.

Размножение прокариот

Прокариотные клетки (бактерии и сине-зеленые водоросли) не имеют ядерной оболочки (обособленного ядра).

После достижения определенных (критических) размеров клетка подвергается делению. Для подавляющего большинства прокариот характерно **равновеликое бинарное поперечное деление**, приводящее к образованию двух одинаковых дочерних клеток. Весь цикл деления прокариот можно разделить на три стадии.

I. *Редупликация.* Начинается в точке прикрепления кольцевой хромосомы к цитоплазматической мембране, которая определяет начало и конец ее репликации.

II. *Синтез мембраны* в области контакта ДНК с цитоплазматической мембраной. Это приводит к разделению (растаскиванию) дочерних молекул ДНК и оформлению обособленных хромосом.

III. *Образование поперечной перегородки.* Синтез поперечной перегородки, разделяющей две дочерние хромосомы, каждая из которых прикреплена к цитоплазматической мембране идет от периферии к центру (рис. 1.27).

При равновеликом бинарном делении материнская клетка, делясь, дает начало двум дочерним клеткам и сама, таким образом, исчезает.

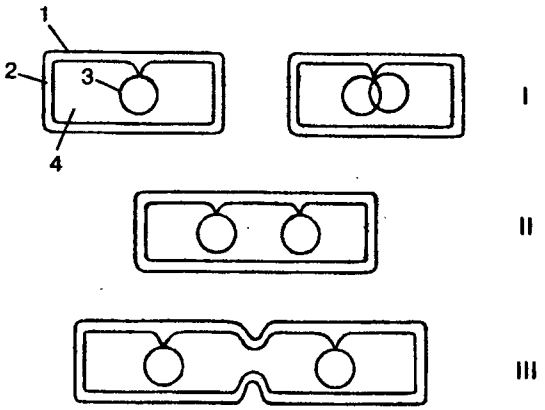


Рис. 1.27. Схема деления прокариот:

1 — клеточная оболочка; *2* — плазматическая мембрана; *3* — молекула ДНК; *4* — цитоплазма; *I* — стадия репликации ДНК; *II* — стадия синтеза плазматической мембраны; *III* — формирование поперечной перегородки

Размножение вирусов

Вирусы — это простейшие формы жизни на Земле. Вирусы бактерий называются фагами. У них нет пола и поэтому они не могут размножаться как высшие организмы. Тем не менее вирусы воспроизводят себе подобные частицы в огромном количестве.

Отличие вирусов от клетки:

вирусы (фаги) никогда не размножаются делением;

вирусы (фаги) имеют только один тип нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК);

вирусы никогда не размножаются вне клетки хозяина.

Репродукция (размножение) вирусов — процесс многоэтапный, который можно разделить на шесть стадий.

I. *Стадия адсорбции.* Это процесс прикрепления вирусов к поверхности восприимчивой клетки.

II. *Стадия инъекции.* Связана с введением (инъекцией) в клетку инфекционной нуклеиновой кислоты вируса (как у фагов) или проникновением в клетку целой вирусной частицы с последующим «раздеванием» вируса от белковой

оболочки и высвобождением инфекционной нуклеиновой кислоты.

III. *Репликация вирусных молекул нуклеиновой кислоты.* Репликация идет за счет нуклеотидов, накопленных в клетке хозяина.

IV. *Синтез вирусспецифических структурных белков и ферментов.* Процесс синтеза идет в рибосомах клетки хозяина.

V. *Стадия сборки (самоорганизации) вирусных частиц.* Сначала происходит коплексирование нуклеиновых кислот с частью белков и образование нуклеопротеидов. Последние покрываются оболочками. В состав этих оболочек входят часто некоторые компоненты клеточной мембраны.

VI. *Стадия лизиса.* У бактерий распад клеток происходит под влиянием ферментов фага, а у клеток высших организмов — путем выпячивания оболочки клеток и «выталкивания» вирусных частиц в окружающую среду (рис. 1.28).

На этом весь цикл репродукции вирусов заканчивается. Новые частицы вирусного потомства, исчисляемые сотнями и тысячами (в зависимости от вида вируса), очутившись в окружающей среде, заражают новые клетки, и в каждой из них весь цикл репродукции повторяется от начала до конца.

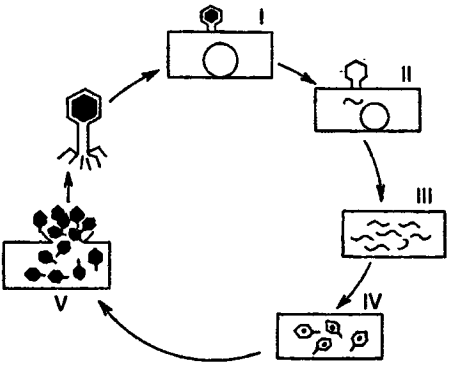


Рис. 1.28. Схема размножения фагов:

I — стадия адсорбции; *II* — стадия инъекции; *III* — стадия синтеза копий вирусной ДНК; *IV* — стадия синтеза белковых вирусных оболочек и сборки вирусных частиц; *V* — стадия лизиса

ЭВОЛЮЦИЯ КЛЕТКИ

В настоящее время в результате открытия трех основных конструкций живой материи — вирусной, бактериальной и клеточной — стало совершенно очевидным, что клетка как сложная форма структурной организации жизни не могла быть первичным элементом ее эволюции. Клетке несомненно предшествовали более примитивные конструкции живого вещества бактериальной или вирусной природы.

Основные гипотезы происхождения и эволюции клетки

1. **Гипотеза мембраногенеза Робертсона** (1959). Согласно данной гипотезе органеллы клетки (митохондрии и пластиды) и все остальные мембранные устройства, включая ядро, возникли в протоклетке из выпячиваний и разрастаний плазмолеммы. По Робертсону все процессы филогенетического развития цитоплазматических органелл и ядра обосновываются на наличии мембранных связей между органеллами и ядром, а также формировании органелл (пикосом, фагосом) путем впячиваний плазмолеммы.

Однако по схеме Робертсона структурная динамика клетки не имеет никакого начального этапа, так как клетка рассматривается как система взаимосвязанных и переходящих одна в другую мембран, и ее онтогенез заключается в формировании одних мембранных систем за счет других.

Плазмидная гипотеза (1975), как вариант теории Робертсона, рассматривает происхождение митохондрий в структуре предкового прокариотического организма как результат проникновения плазмидной ДНК, вокруг которой сформировались мембраны, путем впячивания плазмолеммы.

2. **Гипотеза симбиогенеза Мережковского** (1910), согласно которой эволюционное происхождение клетки сводится к симбиотическому объединению предковых организмов бактериального типа. Однако явления фаго- и пиноцитоза у прокариотов не обнаружены, в силу чего пути проникновения в матрикс бактерий для других организмов сомнительны.

3. **Гипотеза синбактериогенеза Студитского** (1962, 1981) сводится к эволюционному построению клетки из органелл, возникших путем специализации из бактериоидных предков,

сформировавших клетку путем комплексирования. Гипотеза основывается на фактах онтогенетической и функциональной динамики клеточных структур, что позволяет видеть отражение их исторического прошлого, которое, согласно синбактериогенной гипотезе, включает доклеточное состояние в виде бактериоидных форм, ставших в ходе эволюции органеллами клетки. С позиций данной гипотезы происхождения клетки получили вполне удовлетворительное объяснение такие явления, как размножение, активная подвижность, развитие безъядерных эритроцитов и кровяных пластинок и многие другие проявления структурного динамизма клетки.

Онтогенез и филогения клетки

Онтогенез клетки начинается с телофазы, когда продукты деления — дочерние клетки — принимают свой структурный облик и приобретают готовность к самостоятельному существованию.

Рекапитуляция (повторение) филогенетического процесса — формирование клетки за счет комплексирования предковых протоклеточных организмов рассматривается как главное явление в телофазном процессе. Центрально расположенные протоклетки сформировали ядро — орган деления клетки, состоящий из протоклеток, преобразовавшихся в ядерные органеллы — хромосомы и ядрышки. Из плазмолемм этих протоклеток возникла общая ядерная мембрана — кариолемма, а их матрикс превратился в общую кариоплазму. Таким образом, можно выделить **этап онтогенеза клетки**, который заключается в обособлении рабочей части клетки от генеративной. На периферию клетки в цитоплазму вынесены следующие рабочие блоки: а) органеллы ассимиляции (белкового синтеза); б) органеллы диссимиляции (окислительного метаболизма); в) органеллы сегрегации (аккумуляции и выведения секретов и конечных продуктов метаболизма); г) органеллы движения и опоры.

Образование генеративной части клетки (интерфазного ядра). Следует специально отметить следующие события.

1. *«Демонтаж» митотического аппарата.*

2. *Восстановление хроматинового аппарата в результате демонтажа хромосом.* У большинства эукариотов хроматин интерфазного ядра имеет сложную гранулярно-волокнистую конструкцию, в которой содержатся ДНП, РНП (рибосомы) и белки.

3. *Реконструкция ядрышек* в основном из компонентов ядрышковых конструкций, которые включены были в состав хромосом. (Известно, что параллельно с демонтажем ядрышка в профазе обнаруживается накопление РНК в профазных хромосомах.) Кроме того, сборка ядрышек обнаруживается в определенных участках между телофазными хромосомами. Синтез РНП и сборку ядрышек принято связывать с определенными участками хромосом — так называемыми организаторами. Ядрышки являются производными хромосом.

4. *Реконструкция ядерной оболочки.* Ядерная оболочка (кариомембрана) монтируется из пузырьков (кариотеловезикул), образовавшихся ранее в профазе при демонтаже материнского ядра, хотя участие пузырьков эргастоплазмы в этом процессе не только не исключено, но и вполне вероятно. Внутренняя стенка двойной ядерной мембраны представляет собой собственно кариомембрану, возникшую за счет плазмолемм ядерных протоклеток. Что касается наружной стенки ядерной мембраны, то она представляет собой производное плазмолемм, прилежащих к ядру цитоплазматических протоклеток — эргастосом. Отсюда и тенденция внешней стенки кариомембраны к накоплению рибосом.

Образование рабочей части клетки. Следуя представлениям о филогенетическом развитии мембранных систем клетки и исходя из гипотезы синбактериогенеза, все внутриклеточные мембраны первично возникли за счет плазмолемм протоклеток, объединившихся в клеточный комплекс.

1. *Онтогенез мембранных конструкций эргастоплазмы* (ЭПС) происходит путем:

а) сборки рабочих блоков эргастоплазмы из мелких одноконтурных пузырьков и рибосомных гранул, находящихся в цитоплазме;

б) синтеза в ядре липопротеидных блоков, которые, мигрируя вместе с рибосомами в цитоплазму, становятся источниками строительного материала для конструирования мембранных систем эргастоплазмы.

2. *Онтогенез митохондрий.* По современным данным митохондрии представляют собой структурно обособленную систему, обладающую всеми компонентами бактериальной конструкции — плазмолеммой (мембраной), рибосомным аппаратом и аппаратом ДНК, гомологичным нуклеоиду бактерий.

Митохондрии в клетке могут образовываться следующими способами:

а) ростом и делением предшествующих митохондрий, в том числе передающихся из поколения в поколение при делении клетки;

б) возможным превращением микротелец (пероксисом) в некоторых клетках (печень) в митохондрии;

в) определенным участием ядра (у растительных объектов);

г) за счет строительных блоков, пригодных для конструирования митохондрий путем самосборки.

3. *Онтогенез аппарата Гольджи.* Характерная упаковка элементарных компонентов комплекса Гольджи в виде стопки блюдец как нельзя более соответствует способу осуществления сегрегационной функции, очевидно, путем дифференциальной фильтрации, завершающейся накоплением конечного продукта в ампулах и цистернах комплексов Гольджи. Этот способ функционирования должен быть связан с интенсивным изнашиванием мембранных структур и обновлением субстрата комплексов Гольджи, что имеет весьма существенное значение.

Мембранная система аппарата Гольджи в самой малой степени сохранила свойство саморепродукции в цитоплазме вследствие утраты рибосомного аппарата и нуклеиновых кислот. Имеются данные о том, что комплекс Гольджи возникает в онтогенезе путем «отшнуровывания» от ядерной мембраны.

4. *Онтогенез клеточного центра.* По современным представлениям репродукция клеточного центра может осуществляться путем:

а) удвоения предшествующих центриолей;

б) развития их из других предшествующих внутриклеточных структур;

в) новообразования этого органоида из гранул-предшественников.

5. *Онтогенез лизосом.* Эти органоиды представляют собой образования, полностью зависящие от функционирования эргастоплазмы гранулярного типа.

ПАТОЛОГИЯ КЛЕТКИ

Как отдельные клетки, так и целые многоклеточные организмы могут подвергаться различным воздействиям, которые приводят к их структурно-функциональным изме-

нениям, к нарушениям их жизненных функций, т. е. к патологии.

Различают несколько уровней клеточной патологии.

1. **Уровень денатурационных изменений.** Это совокупность неспецифических обратимых изменений клетки, возникающих под воздействием различных агентов, обозначенных термином «паранекроз» (на основе денатурационной теории Насонова и Александрова, 1940).

2. **Уровень нарушений регуляции обменных процессов,** приводящих к отложению различных веществ (дистрофии).

3. **Уровень нарушений регуляторных процессов дифференцировки** (опухолевый рост).

4. **Уровень, связанный с деструктивными изменениями,** ведущими к необратимым повреждениям клетки — разрушению и гибели.

Развитие патологического изменения многоклеточного организма начинается с клетки или группы клеток.

Современные методы исследования показали, что морфофункциональные показатели повреждения возникают стереотипно вне зависимости от природы клеток или от типа повреждающего воздействия. Такой монотонный неспецифический характер ответных реакций клетки на различные повреждающие факторы может свидетельствовать о наличии каких-то общих процессов, вызывающих развитие сходных ответов клетки.

Основные биохимические показатели патологии клетки.
1. Снижение активности окислительного фосфорилирования: а) прекращение синтеза АТФ; б) рост потребления кислорода.
2. Активизация гликолиза.
3. Активация протеолиза.

Основные морфологические показатели патологии клетки.
1. Изменение структуры кариоплазмы: а) конденсация хроматина, что является отражением падения синтетических процессов; б) коагуляция хроматина (пикноз, кариопикноз, кариолизис).

2. Изменение структуры ядрышка: а) снижение фибриллярного компонента ядрышка; б) увеличение в размерах; в) фрагментация и появление внутри органоида «полостей» с низкой плотностью.

3. Изменение структуры ядерной оболочки: а) расширение (отечность) перинуклеарного пространства; б) извитость контура ядерной оболочки (сочетание с пикнозом).

4. Изменение структуры плазматической мембраны: а) потеря числа клеточных выростов и микроворсинок; б) появле-

ние на поверхности клеток мелких пузырей (часто поверхность клетки как бы вскипает).

5. Изменение структуры митохондрий: а) сжатие с последующим набуханием и обводнением митохондриального матрикса; б) расширение межмембранного пространства; в) редукция числа и размера крист; г) разрыв мембран митохондрий.

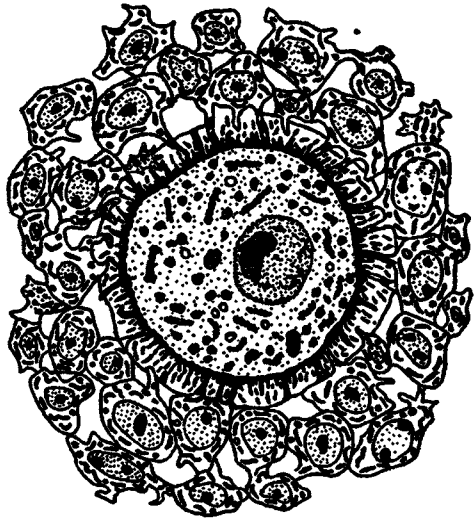
6. Изменение структуры эндоплазматического ретикулума (ЭПС): а) вакуолизация и распад на мелкие пузырьки; б) снижение числа рибосом на мембранах гранулярного ретикулума; в) появление крупных полостей, окруженных мембранами эндоплазматического ретикулума.

7. Изменение структуры аппарата Гольджи: а) расширение цистерн с последующим распадом на мелкие вакуоли; б) распад внутри вакуолей скоплений секретируемого продукта.

8. Изменение структуры лизосом: а) повышение проницаемости мембран лизосом и выход ферментов в окружающую среду (начинается внутриклеточный лизис); б) нарастание числа аутофагосом.

раздел 2

Генетика и онтогенез



ГЕНЕТИКА

Генетика изучает закономерности наследственности и изменчивости. Наследственность и изменчивость относятся к основным свойствам, характеризующим жизнь.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИКИ

I. **Открытие законов наследственности.** В 1865 г. австрийский естествоиспытатель Грегор Мендель описал в статье «Опыты над растительными гибридами» два принципиально важных явления, открытых с помощью разработанного им метода генетического анализа.

1. Признаки определяются отдельными наследственными факторами, которые передаются через половые клетки.

2. Отдельные признаки организма при скрещивании не исчезают, а сохраняются в потомстве в том же виде, в каком они были у родительских особей.

Таким образом, был открыт один из важных источников изменчивости, а именно механизм сохранения приспособительных признаков вида в ряду поколений.

II. **Официальное рождение генетики.** Весной 1890 г. три ботаника независимо друг от друга в трех разных странах на разных объектах пришли к открытию важных закономерностей наследования признаков в потомстве гибридов. Это Г. де Фриз (Голландия), К. Корренс (Германия) и К. Чермак (Австрия). Однако оказалось, что три ботаника всего-навсего «переоткрыли» закономерности наследования Г. Менделя.

III. **Развитие хромосомной теории.** С 1911 г. Т. Морган с сотрудниками в Колумбийском университете (США) начинает публиковать серию работ, в которых формулирует хромосомную теорию наследственности. Экспериментально доказывается, что основными носителями генов являются хромосомы и что гены в хромосомах располагаются линейно.

IV. **Открытие нуклеиновых кислот как наследственного материала.** Особую роль в этом открытии, сделанном в 1928 г., сыграли исследования Ф. Гриффита, касающиеся природы явления трансформации: приобретение соответствующих свойств живыми клетками под влиянием веществ из убитых высокой температурой клеток. О. Эвери и другие ученые затем показа-

ли, что подобные свойства от одной клетки к другой могут передаваться только с очищенной ДНК.

V. **Расшифровка строения молекулы ДНК.** В 1953 г английский биофизик и генетик Ф. Крик и американский биохимик Дж. Уотсон предложили модель структуры ДНК, которая с тех пор многократно проверялась и была признана правильной как в целом, так и во многих деталях. С этого момента начинается совершенно новый период развития не только генетики, но и всей биологии в целом.

МЕТОДЫ ГЕНЕТИКИ

I. Специфические методы генетики.

1. *Гибридологический метод* (открытый Менделем).

Основные черты метода:

а) Мендель учитывал не весь многообразный комплекс признаков у родителей и их потомков, а выделял и анализировал наследование по отдельным признакам (одному или нескольким);

б) Менделем был проведен точный количественный учет наследования каждого признака в ряду последующих поколений;

в) Менделем исследовался характер потомства каждого гибрида в отдельности.

2. *Генеалогический метод.* В основу метода положено составление и анализ родословных.

II. Неспецифические методы генетики.

1. *Близнецовый метод.* Используется прежде всего для оценки соотносительной роли наследственности и среды в развитии признака.

2. *Цитогенетический метод.* Заключается в изучении хромосом с помощью микроскопа.

3. *Популяционный метод.* Позволяет изучить распространение отдельных генов или хромосомных аномалий в популяциях.

4. *Мутационный метод.* Метод обнаружения мутаций в зависимости от особенностей объекта — главным образом способа размножения организма.

5. *Рекомбинационный метод.* Основан на частоте рекомбинаций между отдельными парами генов, представленных в одной хромосоме. Позволяет составлять карты хромосом, на которых указывается относительное расположение различных генов.

6. *Метод селективных проб* (биохимический). С помощью данного метода устанавливают последовательность аминокислот в полипептидной цепи и таким образом определяют генные мутации.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Кариотип

Исследованиями цитологов установлен факт специфичности хромосомного набора клеток организмов одного вида. Специфичность проявляется в постоянстве числа хромосом, их относительных размеров, деталей строения и т. д. Хромосомный комплекс клеток конкретного вида растений или животных с характерными для него морфологическими особенностями называется кариотипом. Кариотип можно охарактеризовать с помощью четырех постоянных морфологических правил хромосом.

Правило постоянного числа хромосом. Цитологический анализ показывает, что даже у близких видов имеется различное число хромосом в кариотипах. Для соматических клеток многоклеточных организмов характерен *диплоидный* (удвоенный) хромосомный набор. Половые клетки отличаются вдвое меньшим — *гаплоидным* числом хромосом. Так, у человека диплоидный набор хромосом составляет 46, а гаплоидный — 23.

Правило индивидуальности хромосом. В гаплоидных клетках каждая хромосома имеет строго индивидуальное строение. Друг от друга они отличаются длиной, расположением центромеры, наличием спутников и т. д. Такие хромосомы называются *негомологичными хромосомами.*

Правило парности хромосом. Каждая индивидуальная хромосома в соматических клетках (диплоидных) имеет себе пару. То есть в кариотипе обнаруживается пара хромосом, имеющих сходные повторяющиеся в деталях размеры и особенности их морфологии. Такие хромосомы называются *гомологичными.*

Правило непрерывности хромосом. Каждая хромосома образуется только из хромосомы путем редупликации.

Цитологический анализ кариотипа показывает, что его структура может быть таксономическим (систематическим) признаком, который все чаще используется в систематике животных и растений.

Ген и его свойства

В настоящее время ген рассматривается как единица функционирования наследственного материала, определяющая развитие какого-либо признака или свойства организма. С позиции молекулярной генетики ген представляет собой участок ДНК, который содержит информацию, необходимую для создания специфической последовательности аминокислот в полипептидной цепи.

Свойства гена. 1. Выступает как *кодирующая система.*

2. Обладает способностью к *ауторепродукции.*

3. Обладает способностью к *мутациям.*

4. Обладает способностью к *рекомбинации.*

Генотип — это весь комплекс генов, полученных организмом от своих родителей. Под генотипом следует, однако, понимать не молекулярную структуру нуклеиновых кислот, а информацию, закодированную в них.

Фенотип — это весь комплекс внешних и внутренних признаков организма, таких, как форма, размеры, окраска, химический состав, поведение, биохимические, микроскопические и макроскопические особенности. Под признаком понимают единицу морфологической, биохимической, иммунологической, клинической и любой другой дискретности организма.

Наследственность — это способ передачи наследственной информации, который может изменяться в зависимости от форм размножения.

Явление наследственности — это общее свойство живого, которое одинаково проявляется у всех организмов, обусловливает хранение и репродукцию наследственной информации, обеспечивает преемственность между поколениями.

Понятие аллели. Правило парности указывает, что в гомологичных хромосомах имеются парные гены, отвечающие за развитие одного и того же признака. Такие пары генов получили название пары аллелей. Они занимают одно и то же место в гомологичных хромосомах, однако могут либо одинаково, либо по-разному влиять на один и тот же процесс развития.

Когда они одинаково влияют на развитие признака (или процесс развития признака), то организм называют *гомозиготой*, или *гомозиготным по данному гену.* Если организм несет два разных аллельных гена, он называется *гетерозиготой*, или *гетерозиготным по данному гену.*

Различия аллелей возникают путем мутации. Благодаря таким мутациям, возникает явление множественного аллелизма.

Создается так называемая серия аллелей, «рассеянных» в популяции данного вида. Итак, разнообразные стойкие состояния одного и того же гена, занимающего определенный локус в хромосоме, представленные то в виде нормального аллеля, то в виде мутации, получили название множественных аллелей. Примером множественного аллелизма может служить система групп крови АВО, открытая австрийским ученым К. Ландштейнером в 1900 г. (см. таблицу).

Группа крови системы АВО

Группа крови	Эритроцитарный антиген	Аллели, присутствующие в генотипе
I	О	I^OI^O
II	А	I^AI^A или I^AI^O
III	В	I^BI^B или I^BI^O
IV	АВ	I^AI^B

Закон «чистоты» гамет

Феномен несмешивания аллелей альтернативных признаков в гаметах гибридного организма вошел в науку под названием гипотезы «чистоты» гамет. В результате мейоза в каждом аллеле оказывается только одна из гомологичных хромосом с каким-то одним из аллельных генов. Цитологические исследования хромосом в гаплоидных (гамета) и диплоидных (соматические) клетках свидетельствуют о правильности сделанного вывода.

Следствия из закона «чистоты» гамет. 1. В формулах генотипов родителей каждый признак должен быть обозначен двумя (парой) генетических символов (например, АА, Аа, аа), а в формулах геномов, обозначающих гаметы, каждый признак должен быть обозначен одним генетическим символом (например, А, а).

2. Если ген представлен парой одинаковых аллелей, то все гаметы (100%) несут один и тот же аллель. Если гаметы представлены парой разных аллелей, то половина гамет несет один аллель (50%), а половина — другой (50%).

Р:	АА		Р:	Аа	
гаметы	(А)	(А)	гаметы	(А)	(а)
	100%			50%	50%

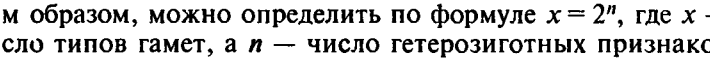
3. При скрещивании организмов с признаками, определяемыми несколькими (например, шестью) парами генов, каждая гамета несет несколько (шесть) аллелей, но строго по одному от каждой пары.



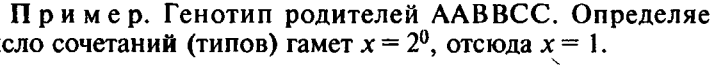
4. Если несколько пар генов представлены разными аллелями, то гаметы, имеющие все возможные комбинации аллелей, будут встречаться с равной частотой.

5. Своим успехом в анализе проблемы наследственности Мендель во многом обязан тому, что для вскрытия биологических законов он использовал теорию вероятности. Результат сочетаний разных классов гамет сам Мендель изображал математически. Число ожидаемых типов (классов гамет), таким образом, можно определить по формуле $x = 2^n$, где x — число типов гамет, а n — число гетерозиготных признаков организма, подвергаемых исследованию.

Пример. Генотип родителей AABBCC. Определяем число сочетаний (типов) гамет $x = 2^0$, отсюда $x = 1$.



Пример. Генотип родителей AaBbCC. Определяем число сочетаний (типов) гамет: $x = 2^2$, отсюда $x = 4$.



Заметьте, что аллели гетерозигот встречаются в гаметах с равной частотой.

Взаимодействие аллелей. 1. *Полное доминирование.* Аллель, который в гетерозиготе подавляет действие альтернативного аллеля, называется доминантным геном.

2. *Рецессивность.* Аллель, не проявляющий свое действие в гетерозиготе, называют рецессивным геном. Проявляется рецессивный ген только в гомозиготе.

3. *Неполное доминирование.* Взаимодействие двух аллелей, дающее в гетерозиготе промежуточный эффект, свидетельствует о неполном преобладании одного из аллелей в паре.

4. *Кодоминантность.* Независимое друг от друга взаимодействие аллелей в гетерозиготе. Аллели при этом в одина-

ковой мере функционально активны. Например, взаимодействие аллелей, определяющих IV группу крови (АВ).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ

Моногибридное скрещивание

Первый закон Менделя (закон единообразия гибридов первого поколения). Формулировка: «При скрещивании гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков, все потомство в первом поколении единообразно, как по фенотипу, так и по генотипу».

В одном из опытов Мендель изучал наследование формы семян, скрещивая растения с гладкими и морщинистыми горошинами. Результаты были однозначны: у всех гибридов первого поколения (F_1) семена оказались гладкими независимо от того, материнским или отцовским было растение с такими семенами.

Для записи скрещиваний применяют специальные решетки, которые были предложены английским генетиком Пеннетом. Принцип построения решетки таков: вверху по горизонтальной линии выписывают гаметы материнской особи, слева по вертикали — гаметы отцовской особи, в местах же пересечения — вероятные генотипы потомков, а именно:

P: AA × aa

гаметы (A), (A), (a), (a)

♂ \ ♀	A	A
a	Aa	Aa
a	Aa	Aa

Следствия. 1. Сформулирован важный генетический принцип — явление доминантности и рецессивности.

2. Если первое поколение единообразно по одному из альтернативных признаков родительских особей, то данный признак является доминантным, а родительские особи по альтернативным признакам *гомозиготны*.

Второй закон Менделя (закон расщепления). Формулировка: «При скрещивании двух гетерозиготных особей (т. е. гибридов), отличающихся друг от друга одной парой альтернативных признаков, в потомстве происходит расщепление в отношении 3 : 1 по фенотипу и 1 : 2 : 1 по генотипу».

Опыты, проводившиеся Менделем при самоопылении гибридов первого поколения, показали, что при скрещивании между растениями с гладкими семенами гороха встречались как гладкие, так и морщинистые горошины. Впоследствии было доказано, что результаты Менделя справедливы и для растений, и для животных, и для человека. Схематически скрещивание можно записать так:

P: Aa × A

гаметы Ⓐ, ⓐ, Ⓐ, ⓐ

♂ \ ♀	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Следствия. 1. В потомстве от самоопыленных гибридов Aa, т. е. во втором поколении после скрещивания чистых форм гороха, Мендель обнаружил картину закономерного расщепления по аллелям A и a.

2. Если потомство родительских особей давало расщепление по фенотипу, близкое к 3 : 1, то исходные родительские особи по данным аллелям являются гетерозиготами.

3. Если потомство родительских особей давало расщепление по фенотипу, близкое к 1 : 1, то одна из родительских особей была гетерозиготой, а другая гомозиготой и несла пару рецессивных аллелей (*анализирующее скрещивание*).

Полигибридное скрещивание

Третий закон Менделя (закон независимого комбинирования). Формулировка: «Гены различных аллельных пар и соответствующие им признаки передаются потомству независимо друг от друга, комбинируясь во всех возможных сочетаниях».

Этот закон справедлив для аллельных генов, расположенных в различных гомологичных хромосомах, и не объясняет

закономерности наследования для аллельных генов, находящихся совместно в одной и той же хромосоме. Мендель вывел этот закон из результатов скрещивания растений, отличавшихся по двум различным признакам (такое скрещивание называют *дигибридным*). В одном из опытов растения с гладкими желтыми (AABB) семенами он скрещивал с растениями, семена которых были морщинистыми и зелеными (aabb). Как и следовало ожидать, в первом поколении семена всех растений были гладкими и желтыми (AaBb). При анализе гибридов второго поколения Мендель обнаружил четыре типа семян, а именно: гладкие желтые, гладкие зеленые, морщинистые желтые и морщинистые зеленые в соотношении 9 : 3 : 3 : 1 (рис. 2.1).

Следствия. 1. Если анализ расщепления по двум признакам дает по фенотипу соотношение 9 : 3 : 3 : 1, то исходные родительские особи по этим признакам *дигетерозиготны*.

2. В общем случае каждый новый ген увеличивает число типов различных гамет вдвое, а число генетических классов (генотипов) втрое. Таким образом, особь, гетерозиготная по n парам генов, может произвести 2^n типов гамет и 3^n различных генотипов.

3. Число внешне различающихся классов фенотипов равно числу различных типов гамет при наличии доминирования и числу различных генотипов в отсутствие доминирования.

4. Частоту данного генотипа в потомстве родителей, отличающихся определенным числом независимо наследуемых генов, можно вычислить следующим образом: надо подсчитать вероятность соответствующего генотипа для каждой пары генов отдельно, а затем перемножить.

Пример. Рассчитать частоту генотипа AaввCc в потомстве от скрещивания AaBbcc × AaBbCc. Вероятность генотипа Aa в потомстве от скрещивания Aa × Aa равна $^1/_2$; вероятность генотипа bb в потомстве от скрещивания Bb × Bb равна $^1/_4$; наконец вероятность генотипа Cc равна также $^1/_2$. Следовательно, вероятность генотипа AaввCc составляет $(^1/_2) \times (^1/_4) \times (^1/_2) = {}^1/_{16}$.

Взаимодействие неаллельных генов

Известны три основные формы взаимодействия.

1. **Комплементарность.** Признак возникает при наличии двух доминантных неаллельных генов, каждый из которых либо не имеет самостоятельного проявления, либо по-раз-

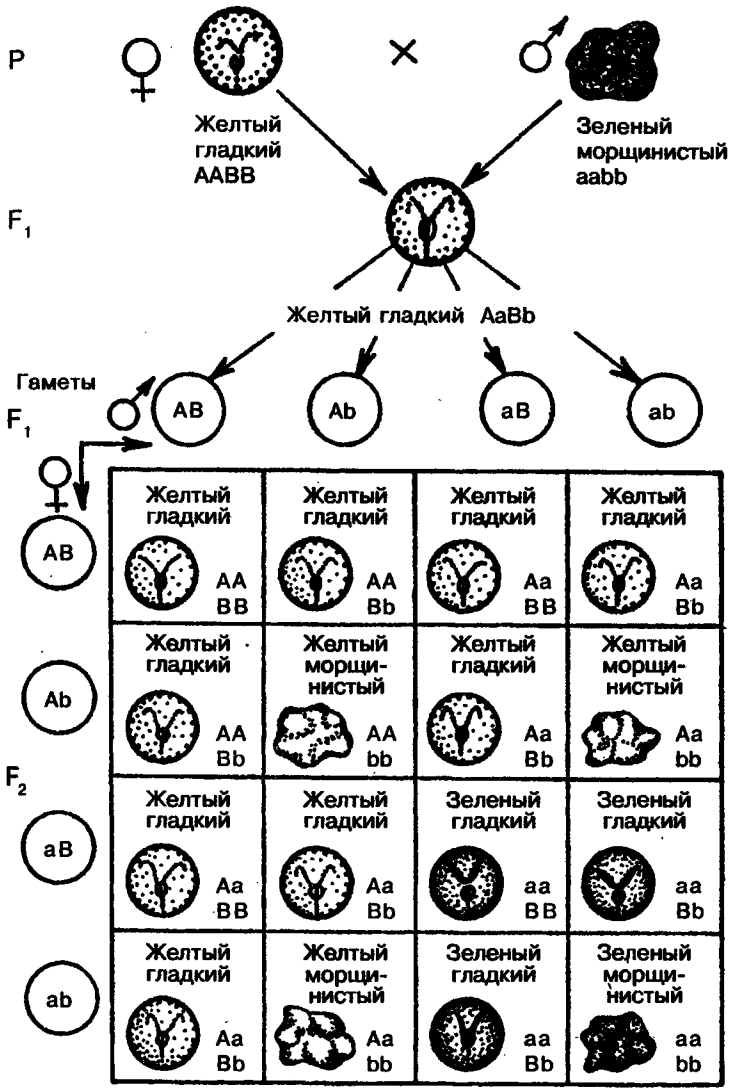


Рис. 2.1. Наследование окраски и формы семян у гороха:

А — желтая окраска семян; а — зеленая окраска семян; В — круглая форма семян; в — морщинистая форма семян

ному обусловливает развитие данного признака, находясь в несовместных генотипах (рис. 2.2).

2. **Эпистаз.** При взаимодействии двух независимых доминантных генов из разных пар аллелей, один из них — *супрессор* — полностью подавляет действие другого, который называют *гипостатическим* (отсутствующим) геном. Различают рецессивный и доминантный эпистаз (рис. 2.3).

3. **Полимерия.** Это такое взаимодействие неаллельных генов, при котором различные гены оказывают действие на один и тот же признак, усиливая его проявление (рис. 2.4).

Модифицирующее действие генов. Зависимость нескольких признаков от одного гена носит название *плейотропии.* Каждый ген оказывает какое-то основное действие, но, обладая плейотропностью, изменяет, модифицирует проявление других генов. Например, у человека известен доминантный ген, вызывающий характерную картину синдрома Марфана. Такие люди отличаются длительным ростом конечностей, особенно ног и пальцев рук (паучьи пальцы). Кроме того, этот же ген вызывает дефект в хрусталике глаза.

Таким образом, в явлениях взаимодействия генов заключена одна из важнейших идей современной генетики, указывающая на целостность в действии генотипа при индивидуальном развитии особи.

ХРОМОСОМНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Опыты Моргана. При анализе отклонений от ожидаемых результатов в опытах по скрещиванию плодовых мушек (дрозофил) Морган с сотрудниками получили следующие данные.

Ген серого цвета тела (B) доминирует над геном черного цвета (b), ген нормальной длины крыльев (V) — над геном коротких крыльев (v). Если муху, имеющую оба рецессивных гена (bbvv) скрестить с гомозиготной доминантной (BBVV), то в первом поколении все потомство окажется доминантным гетерозиготным (BbVv). Здесь еще нет никакого отличия от обычного дигибридного скрещивания. Чтобы узнать, какие гаметы образуют особь первого поколения, следует провести анализирующее скрещивание: скрестить гибридную самку с самцом, рецессивным по обоим генам (т. е. черным, короткокрылым). Если два гена, относящихся к раз-

личным аллельным парам, локализованы в разных хромосомах, то у дигетерозиготы следует ожидать образования четырех типов гамет: 25% гамет BV, 25% bV, 25% Bv, 25% bv.

В таком случае при анализирующем скрещивании должно получиться и четыре типа потомков: серые длиннокрылые,

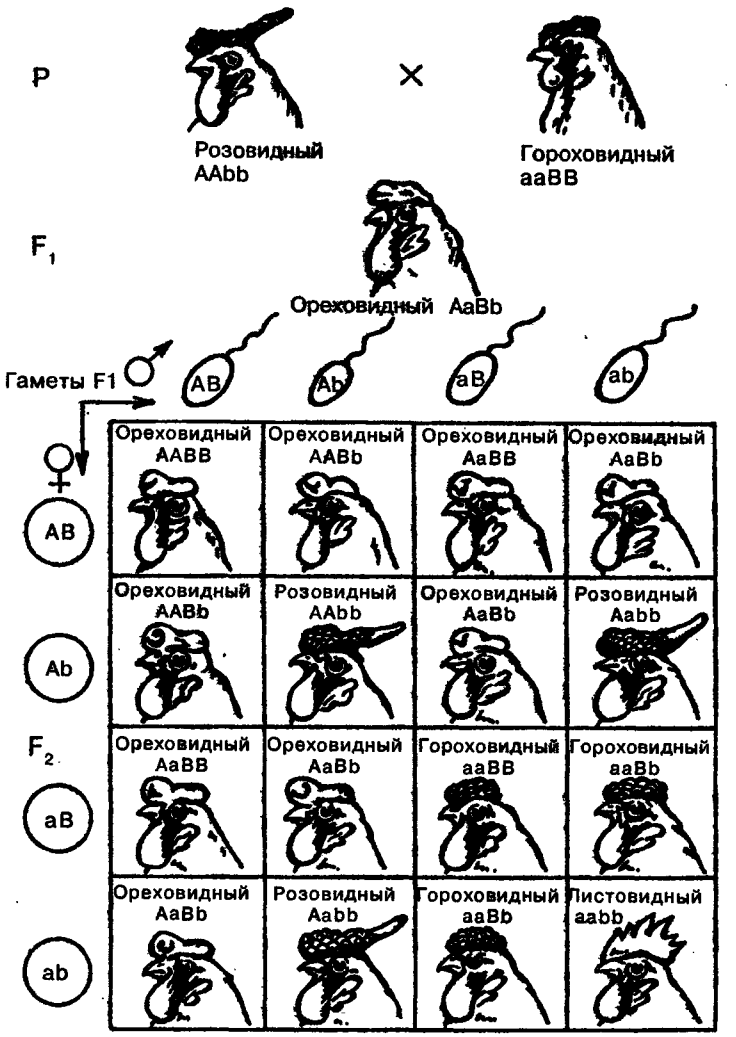


Рис. 2.2. Комплементарное действие генов. Наследование формы гребня у кур при взаимодействии двух пар генов

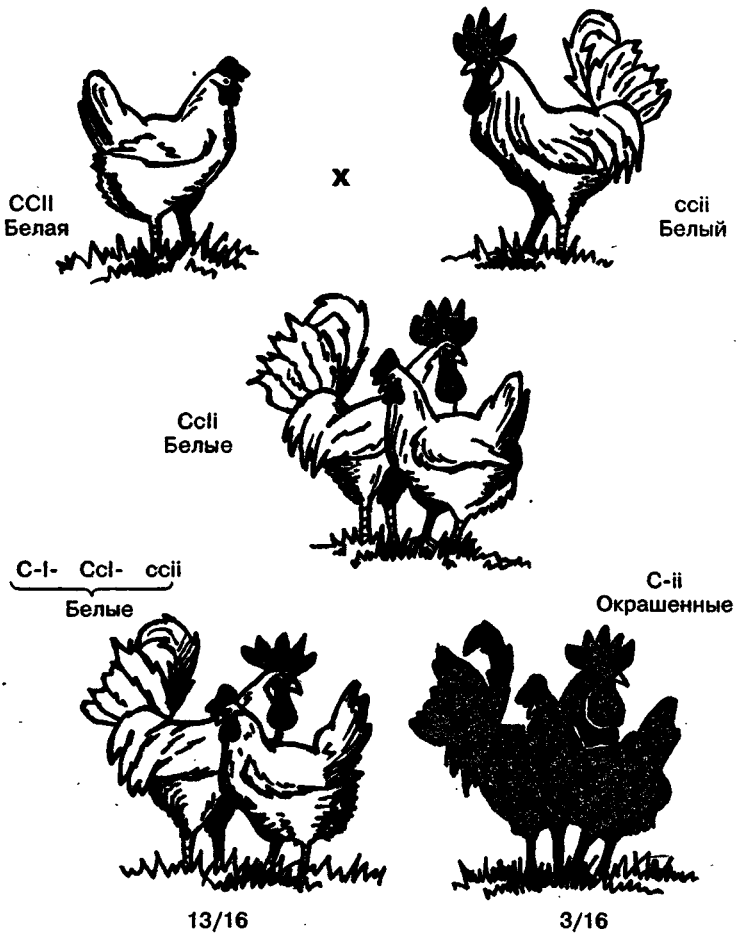


Рис. 2.3. Эпистаз. Наследование окраски у кур при взаимодействии двух пар генов. Ген *I* подавляет окраску; *i* — не подавляет ее; *C* — наличие пигмента; *c* — отсутствие пигмента

серые короткокрылые, черные длиннокрылые и черные короткокрылые, причем всех поровну. Однако такого расщепления в нашем примере не будет: гены B и V локализованы в одной и той же хромосоме и передаваться последующему поколению будут сцепленно. При абсолютном сцеплении обоих генов следует ожидать только два типа гамет: 50% BV и 50% bv. Это подтвердилось в опытах в тех случаях, если самка

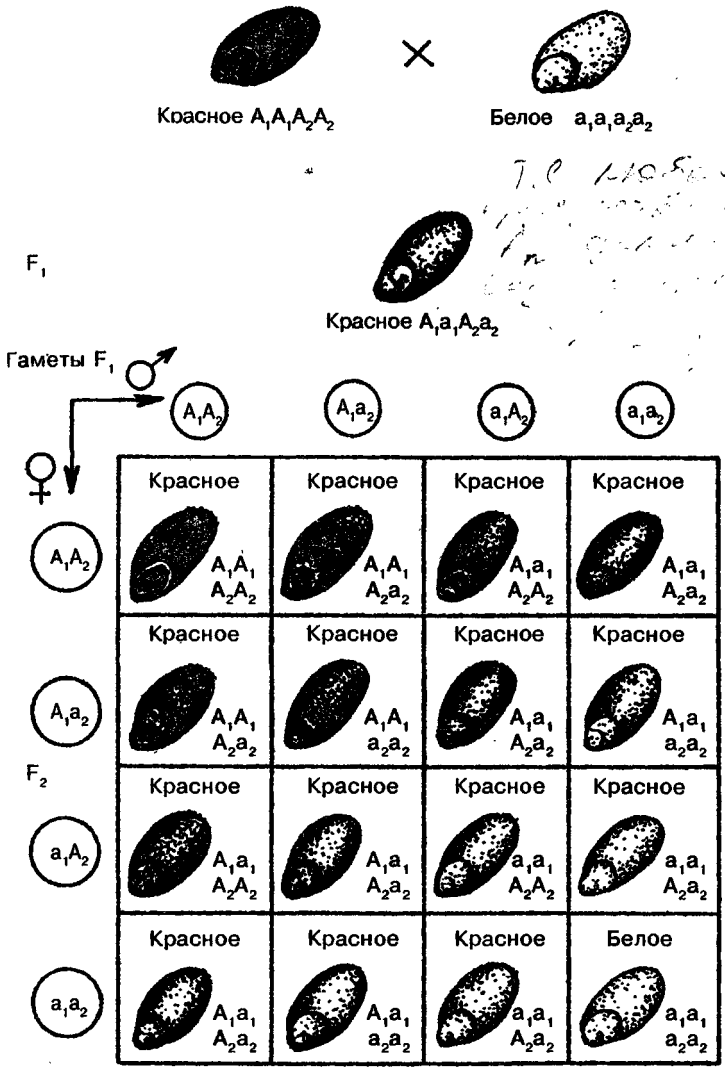


Рис. 2.4. Полимерия. Наследование окраски семян при взаимодействии двух пар однозначных генов

была гомозиготной по обоим рецессивам, а самец — дигетерозиготным. Однако, если в опытах самка будет дигетерозиготной, а самец гомозиготным по обоим рецессивам, то у самки образуются четыре типа гамет и, следовательно, четыре

типа потомков. Соотношение же потомков в поколении оказ-
жется не одинаковым, а именно: 41,5% серые длиннокрылые,
41,5% черные короткокрылые, 8,5% черные длиннокрылые,
8,5% серые короткокрылые (рис. 2.5).

Полученные данные объясняются следующими выводами.

1. Гены цвета тела и длины крыльев локализованы в одной хромосоме.

2. Дигетерозиготные самки способны образовывать два типа гамет в исходной группе сцепления и два типа гамет после обмена частей гомологичных хромосом в результате кроссинговера в мейозе. Первые два типа гамет получили название *некроссоверных* гамет, а остальные — *кроссоверных* гамет.

3. Отсутствие кроссоверных гамет у самца дрозофилы связано с невозможностью процесса конъюгации и последующего кроссинговера при мейозе. Это можно объяснить отсутствием у самцов мух белкового комплекса, необходимого

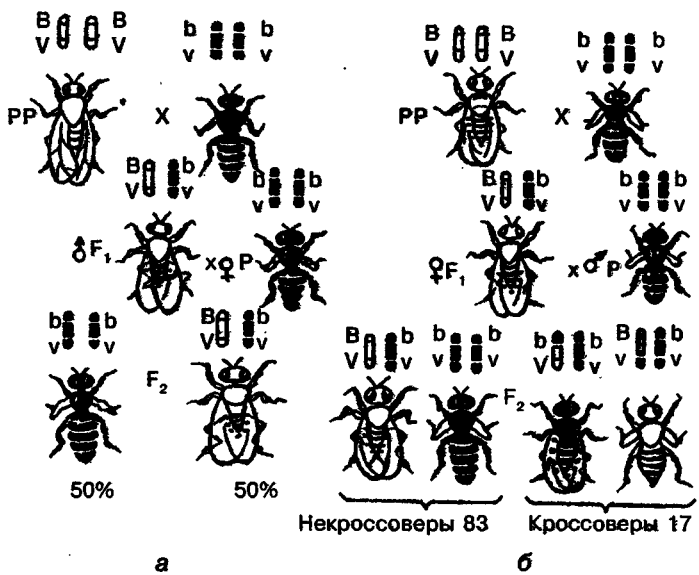


Рис. 2.5. Сцепленное наследование генов окраски тела и состояния крыльев у плодовой мухи:

а — дигетерозиготный самец и гомозиготная рецессивная самка; *б* — дигетерозиготная самка и гомозиготный рецессивный самец

для обеспечения конъюгации гомологичных хромосом, так называемого *синаптонемального комплекса.*

4. Число потомков с измененным соотношением признаков указывает на относительное число гамет, в процессе образования которых произошел кроссинговер. При определенных условиях для каждой пары генов одной хромосомы это значение постоянно. Постоянство процента кроссинговера между генами используется как показатель относительного расстояния между ними и порядка взаиморасположения при составлении генетических карт хромосом.

За единицу расстояния между генами принята *морганида.* Она соответствует дистанции, при которой кроссинговер происходит в 1% гамет, т. е. 1 морганида эквивалентна 1% кроссоверных гамет.

Таким образом, генетические закономерности наследственности соответствуют правилам сцепленного наследования признаков и вытекают из факта хромосомной локализации генов. Эти данные положены в основу хромосомной теории наследственности и отражены в сформулированном Морганом законе: «Гены, локализованные в одной хромосоме, занимают определенное место, называемое локусом, и наследуются сцепленно, причем сила сцепления обратно пропорциональна расстоянию между генами».

Хромосомное определение пола. Принадлежность к определенному полу — важная особенность фенотипа особи. Самцы и самки имеют закономерное различие, касающееся одной пары хромосом. Они называются *гетерохромосомами,* или *половыми хромосомами,* остальные пары — *хромосомами аутосомами.*

Пол, имеющий обе одинаковые хромосомы (ХХ), называется *гомогаметным,* так как он дает все гаметы одинаковые.

Пол с разными половыми хромосомами (ХУ), образующий два типа гамет, называется *гетерогаметным.*

Детерминация развития пола. 1. Гомогаметным является женский пол (ХХ), а гетерогаметным — мужской пол (ХУ). Такое различие между полами характерно для большинства позвоночных, в том числе и человека, дрозофилы, многих насекомых и двудомных растений.

2. Гомогаметным является мужской пол (ХХ), а гетерогаметным — женский пол (ХУ). Половые хромосомы у этих видов иногда обозначают буквами W и Z, выделяя, таким образом, данный способ определения пола, при этом самцы обозначаются символами ZZ, а самки WZ. Такое различие между полами встречается у птиц.

3. Гомогаметным является женский пол (XX), а моногаметным — мужской пол (XO). Встречается такое различие у прямокрылых (кузнечиков).

4. Совершенно другой механизм определения пола, называемый *гаплоидией*, широко распространен у пчел и муравьев. У этих организмов нет половых хромосом: самки — это диплоидные особи, а самцы — гаплоидные.

5. У некоторых животных определение пола зависит от внешних условий. Например, у морского червя бонелии, особи, которые в личиночной стадии остаются свободно плавающими, становятся самками, а личинки, прикрепившиеся к телу взрослой самки, превращаются в самцов в результате мускулинизирующего действия гормона, выделяемого самкой.

Наследование, сцепленное с полом. Признаки, наследуемые через половые клетки (хромосомы X и У), получили название сцепленных с полом.

Особенности сцепления.

1. С X-хромосомой сцеплено достаточно много (около 150) генов, отвечающих за развитие различных признаков. В женском организме (XX) каждый признак по генам будет являться либо гомо-, либо гетерозиготным.

2. С У-хромосомой связано, по крайней мере, три гена, один из которых необходим для дифференциации семенников, второй требуется для проявления антигена гистосовместимости, а третий оказывает влияние на размер зубов. В связи с этим самцы называются *гемизиготными* по генам, расположенным в X-хромосоме, так как в отношении этих генов они не являются ни гомо-, ни гетерозиготными. Поскольку у особей мужского пола только одна X-хромосома, то все локализованные в ней гены, даже рецессивные, сразу же проявляются в фенотипе.

У видов, самцы которых гетерогаметны, У-хромосома передается от отца всем его сыновьям, и только им. Следовательно, для генов, содержащихся только в У-хромосоме, характерно голандрическое наследование, т. е. они передаются только от отца к сыну и проявляются у самцов.

У человека некоторые патологические состояния наследуются сцепленно с полом. К ним относится, например, гемофилия (повышенная кровоточивость), дальтонизм (аномалия зрения, при которой человек недостаточно различает красный и зеленый цвета).

Наследование гемофилии можно изобразить в виде следующей схемы.

1. Мать имеет нормальную свертываемость крови и является гомозиготной по этому признаку (X^HX^H), отец страдает гемофилией ($X^hУ$).

P: X^HX^H $X^hУ$

гаметы (X^H); (X^H) (X^h); $(У)$

F_1: X^HX^h, $X^HУ$, X^HX^h, $X^HУ$

носитель здоров носитель здоров

Все дети фенотипически здоровы, но дочери гетерозиготны по гену гемофилии.

2. Мать — носитель гена гемофилии (X^HX^h), отец здоров ($X^HУ$).

P: X^HX^h $X^HУ$

гаметы (X^H); (X^h) (X^H); $(У)$

F_1 X^HX^H, X^HX^h, $X^HУ$, $X^hУ$

здорова носитель здоров болен

В этом случае все дочери фенотипически здоровы, хотя половина из них несет ген гемофилии, среди сыновей половина страдает гемофилией.

ТОНКАЯ СТРУКТУРА ГЕНА

Носителем генетической информации в клетке служит ДНК. Материальной основой для выполнения этой ее функции является нерегулярность расположения азотистых оснований вдоль полинуклеотидной цепи. Каждая тройка азотистых оснований в ДНК, как и в информационной РНК, кодирует определенную аминокислоту, включающуюся в дальнейшем в синтезируемую полипептидную цепочку. Эта тройка была названа *генетическим кодом*, или *кодоном*.

Генетический код характеризуется следующими основными свойствами.

1. Триплетный код *универсален* для всех живых систем от вируса до человека, кодируя в различных организмах, как правило, одну и ту же аминокислоту. Исключение составляют некоторые кодоны митохондриального генома.

2. Код характеризуется наличием *бессмысленных*, или *терминирующих*, кодонов. Их всего три и они выполняют

специальную функцию — служат стоп-сигналами, обозначая конец белковой цепи.

3. Код является *вырожденным*, т. е. каждая аминокислота, кроме метионина и одного терминирующего триплета, кодируется более чем одним кодоном (рис. 2.6).

4. Код является *неперекрывающимся*, т. е. соседние кодоны представлены отдельными самостоятельными триплетами.

5. Код *коллинеарен*, т. е. последовательность нуклеотидов в гене точно соответствует последовательности аминокислот в белке.

В настоящее время представление о гене как дискретной единице наследственности претерпело существенные изме-

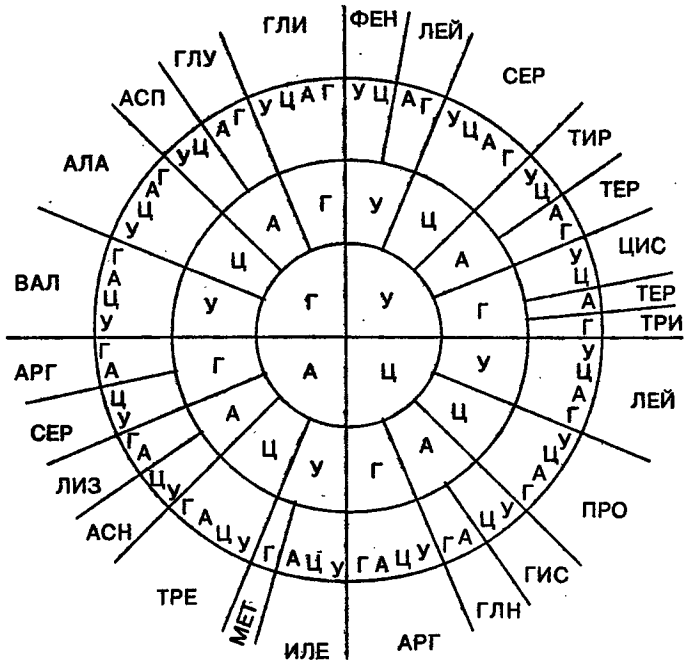


Рис. 2.6. Генетический код. Первая буква кодона расположена в центральном круге, вторая — в первом кольце и третья — во втором. В наружном кольце записаны сокращенные названия аминокислот. ТЕР — терминатор (бессмысленный кодон)

нения. Оказалось, что ген — это сложная система, состоящая из сотен пар нуклеотидов, и в нем выделяют:

а) **цистрон** — единица генетической функции, определяющая последовательность аминокислот в специфическом белке, синоним гена;

б) **мутон** — единица генетической изменчивости, минимальная единица цистрона, способная мутировать, и мутон строго тождествен одной паре нуклеотидов в ДНК;

в) **рекон** — единица генетической рекомбинации при кроссинговере, также представляющая собой пару нуклеотидов.

Кроме того, известно, что лишь небольшая часть последовательности в эукариотных ДНК действительно кодирует те или иные белки. Многие участки ДНК транскрибируют такую форму РНК, которая впоследствии не транспортируется в цитоплазму и не образует матричную РНК, подлежащую трансляции. Такая про-мРНК состоит из информативных участков — экзонов — и неинформативных участков — интронов, представляющих собой нетранслируемые вставки РНК. В процессе созревания РНК происходит удаление посредством ферментов из этой РНК интронов. Образуется мРНК, состоящая из экзонов, которая немедленно приступает к синтезу белка на рибосомах. Процесс удаления из РНК интронов называется *сплайсингом* РНК.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Способность изменяться, присущая всем живым организмам, приводит к разнообразию признаков и свойств у отдельных особей.

Формы изменчивости

Различают три формы изменчивости.

I. **Модификационная, или фенотипическая, изменчивость.** Охватывает изменения признаков, которые происходят под влиянием условий развития или факторов внешней среды. Любое изменение фенотипа под влиянием условий среды не приводит к изменению генотипа, поэтому данная изменчивость является ненаследственной.

Модификационная изменчивость характеризуется следующими особенностями.

1. Развитие в сходных условиях носит групповой характер проявления признака. Например, количество эритроцитов на кубический миллиметр крови у людей, живущих высоко в горах.

2. Изменчивость носит обратимый характер.

3. Влияние среды может изменить проявление признаков на основе наследственного проявления *нормы реакции*. Норма реакции — это свойство данного генотипа обеспечивать в определенных пределах развитие данного онтогенеза в зависимости от меняющихся условий внешней среды. Классическим примером является изменение окраски шерсти зайца: зимой заяц белый, а летом серый. Способность противостоять колеблющимся условиям среды имеет приспособительный, или адаптивный, характер, и это составляет важнейшую роль нормы реакции.

II. **Комбинационная изменчивость.** Эта изменчивость связана с процессами, происходящими при мейозе и объясняется комбинированием в генотипе детей генов их родителей. Различают следующие виды комбинативных перестроек.

1. *Геномные перестройки.* При мейозе полученный организмом отцовский и материнский геном сортируется так, что в различные гаметы попадают хромосомы, составляющие новые комбинации. В данном случае произошла рекомбинация не отдельных генов, а целых хромосом. Гены, находящиеся в одной хромосоме, остаются сцепленными вместе, тем не менее геном изменился.

2. *Хромосомные перестройки.* При мейозе между гомологичными хроматидами происходит обмен участков (кроссинговер) после этого хроматиды уже не являются «чисто мужскими» или «чисто женскими», а составлены из сегментов, один из которых происходит из женской половой клетки, а другой из мужской. Таким образом, как следствие кроссинговера возникает вызванная перестройкой хромосом новая комбинация генов.

III. **Мутационная изменчивость.** Гены, как и все в мире, изменяются. Эти изменения получили название мутаций. Мутации, будучи новыми молекулярными состояниями генов, столь же стойки, как и гены, из которых они возникают. Путем ауторепродукции мутации передаются потомкам в бесчисленном ряду клеточных поколений. Причины появления мутаций могут заключаться в естественных условиях среды, в особенностях обмена веществ. В наше время обнаружено много факторов, с помощью которых мутации могут быть вызваны — это радиация, различные химические вещества и др.

Классификация мутаций по фенотипу. Согласно этому принципу мутации подразделяются на: 1) гипоморфные; 2) аморфные; 3) антиморфные; 4) неоморфные.

К *гипоморфным* относят мутации, действующие в том же направлении, что и нормальный аллель, но дающие несколько ослабленный эффект. Например, у дрозофилы окраска глаза при такой мутации значительно бледнее.

К *аморфным* мутациям гена относятся такие, которые устраняют эффект нормального аллеля. Примером могут служить гены альбинизма, полностью тормозящие развитие пигмента у животных или хлорофилла у растений.

К *антиморфным* мутациям относят такие, действие которых является противоположным нормальной аллели. Например, аллель исходного признака дает пурпурный цвет семян кукурузы, а мутантный аллель вызывает образование бурого пигмента.

К *неоморфным* мутациям относят такие, действие которых совершенно отлично от действия исходной нормальной аллели.

Классификация мутаций по генотипу.

I. *Генные*, или *точковые*, *мутации* касаются нуклеотидов внутри гена (рис. 2.7):

а) генные вставки пары или нескольких нуклеотидов;

б) генные делеции — выпадение пары или нескольких нуклеотидов;

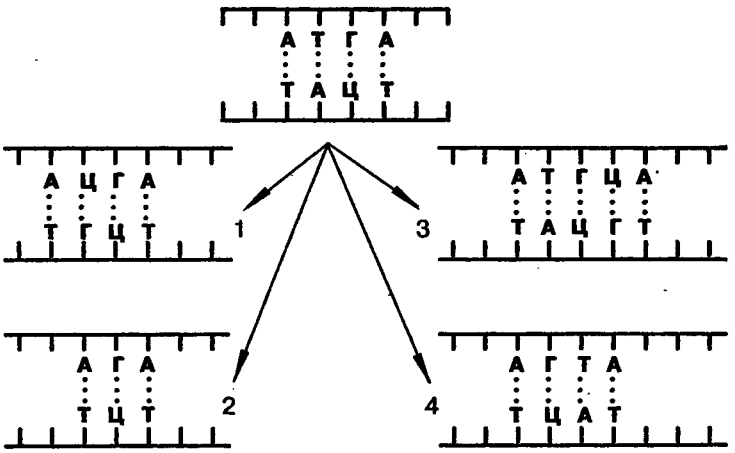


Рис. 2.7. Четыре типа локальных внутренних мутационных изменений:

1 — генные вставки; *2* — генные делеции; *3* — генные дупликации; *4* — генные инверсии

в) генные дупликации пары или нескольких нуклеотидов;

г) генные инверсии — перестановки положения нуклеотидов внутри гена.

II. *Хромосомные мутации*:

а) внутрихромосомные мутации возникают в результате перестройки в строении хромосом. К ним относятся:

хромосомные делеции, возникающие вследствие потери хромосомой того или иного участка;

хромосомные дупликации, связанные с включением лишнего, дублирующего участка хромосомы;

хромосомные инверсии, происходящие при разрыве хромосомы и переворачивании оторвавшегося участка на 180°;

б) межхромосомные мутации возникают в результате перераспределения генного материала между разными хромосомами. К ним относятся следующие варианты:

транслокации — возникают в случае обмена участками между негомологичными хромосомами в мейозе;

трансформация — состоит в переносе участка ДНК из одной клетки в другую одного и того же вида. При трансформации ДНК донора как бы заменяет гены реципиента генами донора путем рекомбинации. Обнаружение трансформации в 1944 г. О. Эвери и его сотрудниками среди бактерий явилось веским аргументом в пользу генетической роли ДНК как материального носителя наследственной информации;

трансдукция — является переносом и рекомбинацией генов у бактерий с помощью бактериофагов, а среди эукариотных клеток с помощью вирусов. Открытие, доказывающее передачу наследственной информации с помощью бактериофага от бактерий одного генотипа к бактериям другого генотипа, было сделано в 1952 г. Н. Циндером и Дж. Ледербергом.

III. *Геномные мутации*. Эти мутации связаны с изменением числа хромосом в клетке:

а) полиплоидия — увеличение диплоидного числа хромосом путем добавления целых хромосомных (геномных) наборов. У полиплоидных форм отмечается увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору: $3n$ — триплоид, $4n$ — тетраплоид, $5n$ — пентаплоид, $6n$ — гексаплоид и т. д.;

б) анеуплоидия (или гетероплоидия) — изменение числа хромосом, некратное гаплоидному набору. Так, в диплоидном наборе может быть всего на одну хромосому больше или меньше нормы, т. е. $2n \pm 1$ хромосом;

в) гаплоидия — такое уменьшение числа хромосом, когда в половинном наборе соматической или половой клеток

каждая пара гомологичных хромосом представлена лишь одной из них. Гаплоидом (или моноплоидом) называют организм, имеющий в соматических клетках гаплоидный набор негомологичных хромосом. Фенотип гаплоидов имеет характерные особенности. Во-первых, у гаплоидов проявляются рецессивные гены, так как их не прикрывают доминантные аллели. Во-вторых, гаплоиды по внешнему виду, как правило, сходны с соответствующими организмами, но легче их по массе.

Механизмы мутаций

Выделим некоторые важные механизмы, ведущие к изменению генетической информации.

1. **Изменение информации в ДНК.** Может появиться тогда, когда нуклеотидное основание в момент репликации вместо обычных соединений А—Т и Г—Ц возможны сочетания А—Ц, А—Г и Т—Г, Т—Ц, их называют редкими таутомерными формами, возникающими под действием энергии ионизирующего излучения, ультрафиолетового воздействия и других факторов. Отсюда следует, что если основание в момент репликации ДНК находится в таутомерной форме, то последовательность расположения оснований в новообразовавшейся цепи ДНК будет другой (рис. 2.8). Такое отклонение передается другим, новым цепям ДНК, образующимся при следующих репликациях. Все это вызывает прочные изменения в генетической информации, передаваемой ДНК.

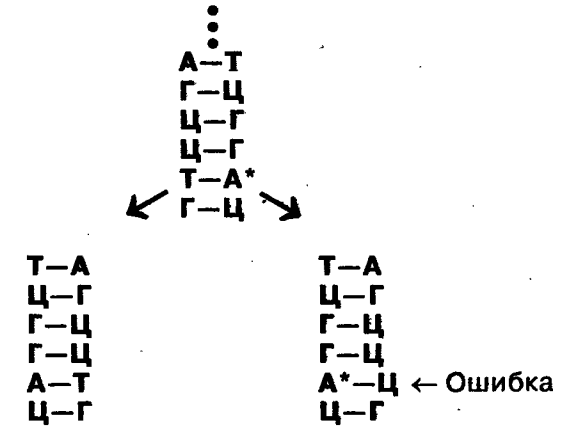


Рис. 2.8. Механизм возникновения генных мутаций по Уотсону—Крику

2. **Изменение информации на уровне хромосомы.** Может возникнуть *при неравном кроссинговере.* Обычно обмен участками между хроматидами гомологичных хромосом осуществляется при разрывах в строго идентичных, тождественных местах. Благодаря этому при перекрестке происходит обмен равными участками хромосом с равным количеством генов. Но в некоторых случаях возможны разрывы не в тождественных (несимметричных) точках, в силу чего хроматиды обмениваются неравными участками. Вследствие такого неравного обмена локус гена в одной из гомологичных хромосом может удвоиться или утроиться, а в противоположной хромосоме — образоваться его нехватка. Возникает хромосомная мутация.

3. **Изменение информации на геномном уровне.** Нарушение нормального течения митоза и неправильное распределение хромосом между дочерними клетками приводит к возникновению клеток с несбалансированными кариотипами. Патологический митоз — один из способов возникновения геномных мутаций (рис. 2.9).

Антимутационные механизмы. Наиболее изменчивыми являются механизмы репарации, или коррекции, молекулярных нарушений структуры ДНК. Выделяют три основных механизма репарации, хорошо изученных на микроорганизмах.

1. *Фотореактивация.* Сине-фиолетовый цвет увеличивает вероятность выживания бактерий, облученных до этого ультрафиолетовым светом. Летальный эффект ультрафиолетового облучения объясняется образованием тиминовых димеров (Т—Т) в цепочке ДНК, препятствующих ее репликации. Фотореактивирующий фермент эти димеры расщепляет и восстанавливает таким образом правильную структуру ДНК.

2. *Эксцизионная репарация.* На первом этапе эндонуклеаза опознает димер (Т—Т) и разрезает рядом с ним поврежденную цепь ДНК. Образуются свободные концы ДНК. Полимераза осуществляет ресинтез удаленного фрагмента цепи, используя в качестве матрицы неповрежденную сестринскую цепь. Затем вновь синтезируемый фрагмент «сшивается» со старой цепью.

3. *Пострепликативная репарация.* Функционирует в синтетический период митотического цикла. В процессе удвоения ДНК тимидиновые димеры (Т—Т) не редуплицируются и на их месте образуется брешь. Недостающие фрагменты достраиваются с использованием в качестве матрицы нормальной молекулы ДНК. Это позволяет «обойти» поврежденный участок и избежать наследования первичного мутационного изменения дочерними клетками.

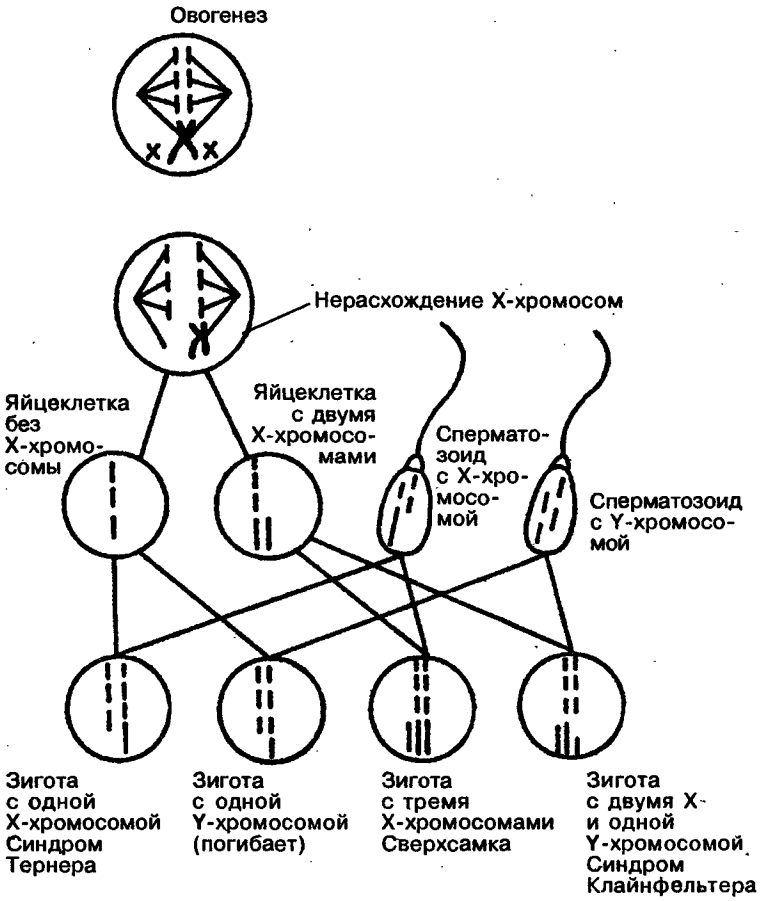


Рис. 2.9. Нарушение полового развития у человека, возникающее в результате нерасхождения Х-хромосом в процессе овогенеза

НАСЛЕДСТВЕННЫЕ БОЛЕЗНИ

Наиболее частыми наследственными заболеваниями являются следующие.

1. **Болезнь Дауна.** В основе болезни лежит нерасхождение по 21-й паре хромосом. Кариотип больного при трисомном

варианте содержит 47 хромосом, при этом лишней оказывается хромосома 21. При транслокационном варианте в кариотипе содержится 46 хромосом, причем в наборе имеются две нормальные хромосомы 21, одна нормальная хромосома 15 и крупная аномальная непарная хромосома, представляющая собой соединение третьей 21-й и второй 15-й хромосом.

2. **Синдром Патау.** В основе синдрома лежит нерасхождение по 13-й паре хромосом. В кариотипе больного наблюдается 47 хромосом с лишней хромосомой 13.

3. **Синдром «кошачьего крика».** Цитологически у всех больных обнаруживается укорочение (делеция) приблизительно на треть короткого плеча одного из гомологов хромосомы 5.

4. **Синдром Шерешевского—Тернера.** В клетках организма больного отсутствует половой хроматин (тельце Барра) и имеется лишь одна половая хромосома Х.

5. **Синдром Клайнфельтера.** Больные имеют хромосомную конституцию ХХУ синдрома. У мужчин в клеточных ядрах слизистой оболочки полости рта обнаружено тельце полового хроматина.

ОНТОГЕНЕЗ

Во времени жизнь организована как смена поколений организмов. Организмы каждого поколения осуществляют закономерный процесс развития, или **жизненный цикл.** Таким образом, продолжительность жизни организмов ограничена, а непрерывность существования видов обеспечивается процессом размножения.

Совокупность взаимосвязанных событий, закономерно совершающихся в процессе осуществления жизненного цикла, обозначают термином **«онтогенез»**, или индивидуальное развитие. Ход развития многоклеточных организмов можно подразделить на следующие периоды.

1. *Предэмбриональный период развития* (гаметогенез).

2. *Период эмбрионального развития* (эмбриогенез). Этот период продолжается от момента оплодотворения яйцеклетки до начала свободной самостоятельной жизни с соответственным передвижением и питанием. У плацентарных животных и человека период эмбрионального развития подразделяют на первичное эмбриональное развитие и развитие плода (дородовой период).

3. *Период ювенильных стадий развития* охватывает отрезок времени от рождения до полностью сформированного состояния. Ювенильные стадии организм проходит путем прямого или непрямого (с метаморфозом) развития.

4. *Период взрослого состояния* характеризуется половой зрелостью и воспроизводством новых особей путем размножения.

5. *Период старости.* Этот период индивидуального развития завершается естественной смертью.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ УЧЕНИЯ ОБ ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

Ранние представления об индивидуальном развитии отражены в двух взаимоисключающих концепциях — преформизме и эпигенезе.

Сторонники концепции **преформизма** считали, что структура будущего организма во всех деталях представлена (преформирована) в половых клетках родителей. Это учение возникло вследствие необоснованной экстраполяции некоторых микроскопических данных.

Концепция **эпигенеза** исходит из принципа постепенности развития, в ходе которого происходит усложнение структуры организма, начиная от бесструктурной массы до высокоорганизованной формы.

Как преформизм, так и эпигенез, даже с учетом фактов, установленных генетикой и молекулярной биологией, не отражают действительной сути процесса развития. Несомненно, в эмбриогенезе осуществляется эволюционно обусловленная программа развития, характерная для организмов определенного биологического вида. Эта программа отражена в структурах оплодотворенной яйцеклетки.

Существенный вклад в эмбриологию внесли следующие ученые.

Антони ван Левенгук (1632—1723) обнаружил в 1677 г. сперматозоиды, им впервые был изучен партеногенез у тлей.

Ян Сваммердам (1637—1680) впервые провел изучение метаморфоза насекомых.

Марчелло Мальпиги (1628—1694) принадлежат первые исследования по микроскопической анатомии развития органов зародыша курицы.

Каспар Вольф (1734—1794) считается основателем современной эмбриологии; точнее и подробнее всех своих предшественников исследовал развитие цыпленка в яйце.

Подлинным создателем эмбриологии как науки является русский ученый **Карл Бэр** (1792—1876), уроженец Эстляндской губернии. Он первым доказал, что при развитии всех позвоночных животных зародыш закладывается сначала из двух первичных клеточных слоев, или пластов. Бэр увидел, описал, а затем и продемонстрировал на съезде естествоиспытателей яйцевую клетку млекопитающих у вскрытой им собаки. Он открыл способ развития осевого скелета у позвоночных (из так называемой спинной струны-хорды). Бэр первым установил, что развитие всякого животного представляет собой процесс развертывания чего-нибудь предшествующего, или, как теперь бы сказали, постепенной дифференцировки все более сложных образований из более простых зачатков (закон дифференцировки). Наконец, Бэр первым оценил важность значения эмбриологии как науки и положил ее в основу классификации животного царства.

А. О. Ковалевский (1840—1901) известен своей знаменитой работой «История развития ланцетника». Особый интерес представляют его работы по развитию асцидий, гребневиков и голотурий, по постэмбриональному развитию насекомых и др. Изучая развитие ланцетника и распространяя полученные данные на позвоночных, Ковалевский еще раз подтвердил правильность идеи о единстве развития во всем животном царстве.

И. И. Мечников (1845—1916) особую известность приобрел исследованиями губок и медуз, т. е. низших многоклеточных. Видной идеей Мечникова явилась его теория происхождения многоклеточных организмов.

А. Н. Северцов (1866—1936) является крупнейшим из современных эмбриологов и сравнительных анатомов, создателем теории филэмбриогенеза.

ПРЕДЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ

Происхождение первичных половых клеток. Клетки, из которых образуются яйца и сперматозоиды, называют первичными половыми клетками, или **первичными гоноцитами**. У большинства видов предшественники половых клеток образуются на ранних стадиях развития зародыша из энтодер-

мального слоя, находящегося вне половой железы и затем мигрируют в них. Пол зародыша определяется хромосомным набором, полученным им в момент оплодотворения. Но на стадии первичных гоноцитов мужские и женские половые клетки, как правило, неотличимы. Различия появляются лишь после их проникновения в половые железы. Процессы развития половых клеток принято называть **гаметогенезом**. Развитие женских половых клеток называется **овогенезом**, развитие мужских — **сперматогенезом**.

Овогенез

Попав в зачатки половых желез, гоноциты усиленно размножаются путем митотического деления. В течение этого **периода размножения** женские половые клетки называются *овогониями*.

Женская половая клетка, прекратившая размножение, получила название овоцита I порядка. Наступает своеобразный **период роста**. Он связан с поступлением в клетку питательных веществ. Рост такой клетки у млекопитающих может длиться десятки лет, например, у человека около 30 лет. Увеличение в размерах половых клеток обусловлено, главным образом, отложением желтка, который содержит большое количество жиров, углеводов и белков и поэтому является важным источником энергии и исходным материалом для синтеза цитоплазмы.

Перед овуляцией овоцит I порядка проделывает первое деление мейоза, образуя гаплоидный овоцит II порядка и первое полярное тельце. Второе деление мейоза доходит до стадии метафазы, но не продолжается дальше до тех пор пока овоцит не сольется со сперматозоидом. При оплодотворении овоцит II порядка совершает второе деление мейоза, образуя крупную клетку-яйцо, а также второе полярное (редукционное) тельце. Все полярные тельца представляют собой мелкие клетки. Они не играют никакой роли в овогенезе и в конечном счете разрушаются (рис. 2.10).

Резкая неравномерность делений при созревании яйцеклетки имеет очевидный биологический смысл: невыгодно дробить накопленный в ходе роста яйцеклетки запас питательных веществ.

Количество желтка, отлагающегося в яйцеклетке, сильно варьирует в различных группах животных. Различают следующие группы яиц (рис. 2.11).

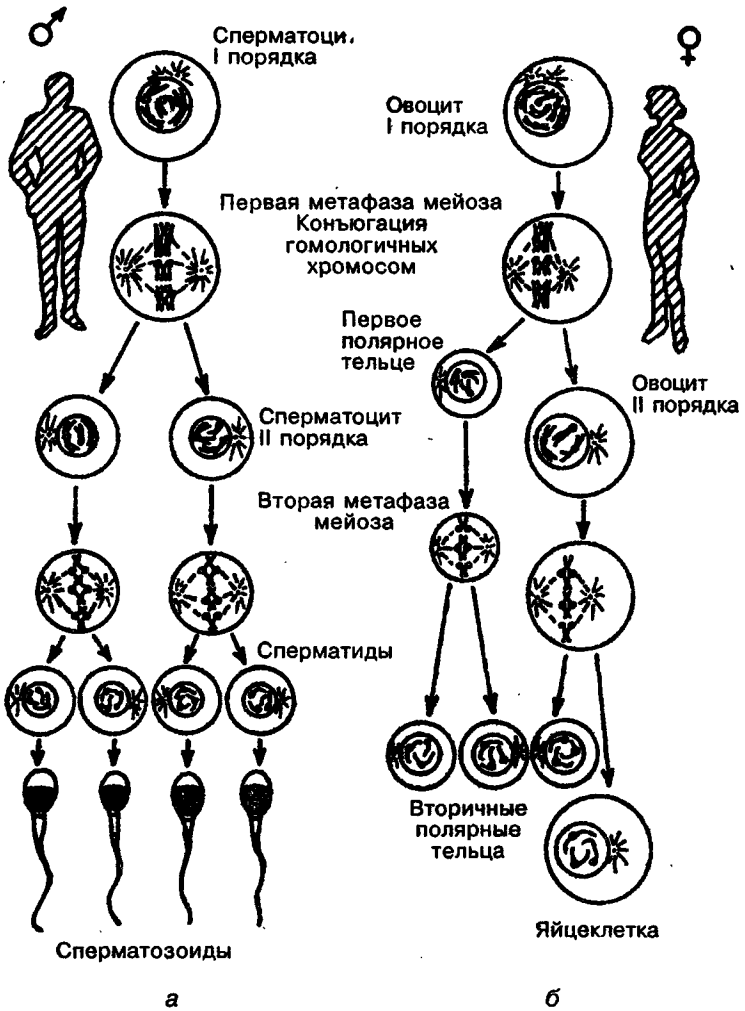


Рис. 2.10. Образование сперматозоидов (*а*) и яйцеклетки (*б*) у человека

1. *Алецитальные яйца*, т. е. практически безжелтковые. Такие яйца питаются преимущественно за счет фолликулярных клеток, окружающих их у млекопитающих.

2. *Изолецитальные яйца* со средним количеством желтка, равномерно распределенного по цитоплазме (амфибии, осетровые рыбы).

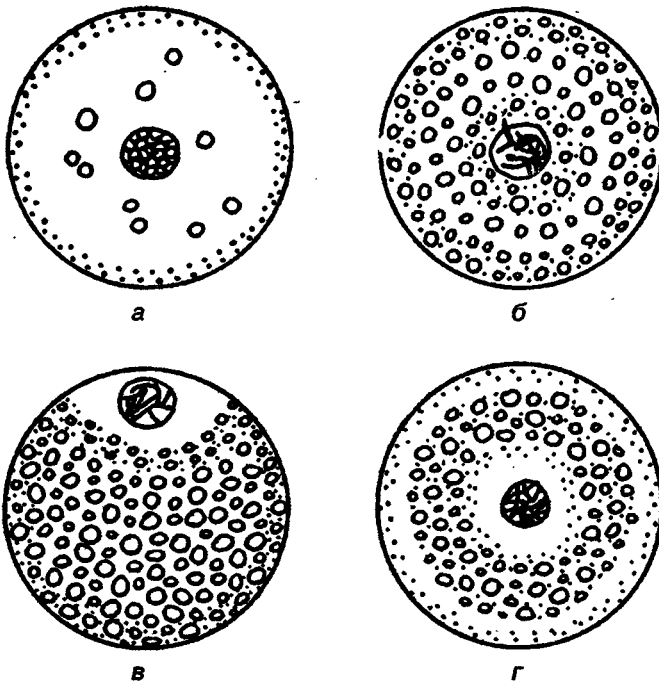


Рис. 2.11. Типы яйцевых клеток по количеству и расположению желтка:

а — алецитальное яйцо; *б* — гомолецитальное яйцо (изолецитальное); *в* — телолецитальное яйцо; *г* — центролецитальное яйцо

3. *Телолецитальные яйца*, содержащие большое количество желтка, неравномерно распределенного по цитоплазме (птицы).

4. *Центролецитальные яйца*, желток у которых сосредоточен в середине клетки, а цитоплазма образует тонкий поверхностный слой. Кроме того, в центре яйца имеется островок цитоплазмы, содержащий ядро (клещи и другие членистоногие).

Оболочки яйца. Поверхность плазматической мембраны яйца может быть одета еще несколькими оболочками. Различают первичные (желточные), вторичные и третичные оболочки.

Первичные оболочки присущи яйцеклеткам всех животных, но особенно хорошо развиты у большинства позвоночных, у которых они пронизаны выростами яйцеклетки и фолликулярных клеток. У млекопитающих эта оболочка похожа на блестящий ободок.

Вторичные оболочки (хорион) образуются в яичниках и представляют собой исключительно продукт выделения фолликулярных клеток (млекопитающие). Они есть далеко не у всех яиц и лучше всего выражены, например, у насекомых. В хорионе имеется одно или несколько узких отверстий (микропиле), через которые сперматозоид проникает в яйцеклетку.

Третичные оболочки выделяются железами яйцевода. Они хорошо развиты у рептилий и птиц. У птиц третичные оболочки представлены белковым слоем, двумя слоями подскорлуповой пергаментной оболочки и скорлупой. Названные компоненты формируют слои последовательно по мере продвижения яйца по яйцеводу вниз.

Овуляция и перемещение яйца по половым путям. После того как яйцо прошло необходимые этапы созревания и в нем образовался весь запас желтка, оно готово к **овуляции** (выходу яйца из яичника). Время овуляции непосредственно связано с циклом размножения каждого животного. Достигнув максимальной величины, яйца освобождаются из фолликулов и попадают в полость тела, или *целом*. Прежде чем попасть в воронку яйцевода, яйца перемещаются на значительное расстояние в полости тела. Проходя через яйцевод (например у земноводных), яйцо покрывается несколькими слоями студенистой оболочки и в конечном счете попадает в расширенную часть яйцевода, называемую *маткой*. Далее вся масса яиц откладывается самкой в тот момент, когда самец выделяет сперму, и оплодотворение происходит в воде. После овуляции в яичнике начинается рост мелких овоцитов, которые созревают в следующем году.

У млекопитающих каждое яйцо созревает в фолликуле (рис. 2.12, 2.13), состоящем из клеток кубического эпителия. Поэтому в полость тела попадает яйцо, окруженное некоторым количеством фолликулярных клеток. И яйцо, и фолликулярные клетки обладают органеллами, общими для многих клеток.

Оплодотворение у млекопитающих внутреннее, оно обычно происходит в яйцеводе. После овуляции разрушенный овариальный фолликул сокращается и заполняется клетками, образующими плотное скопление, называемое *желтым телом*.

Если оплодотворения не происходит, то желтое тело некоторое время увеличивается в размерах, и в конце концов дегенерирует, а в каком-то другом участке яичника начинает расти новый фолликул. Этот цикл повторяется регуляр-

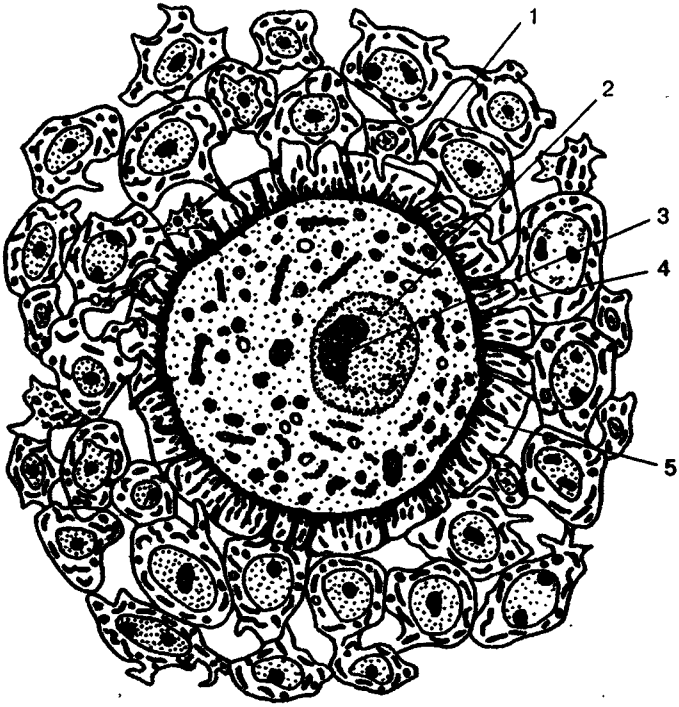


Рис. 2.12. Схематическое изображение тонкого строения овариального яйца морской свинки и связанных с ним фолликулярных клеток:

1 — фолликулярные клетки; *2* — ядро; *3* — ядрышко; *4* — отростки фолликулярных клеток; *5* — блестящая оболочка

но, но если наступила беременность, то желтое тело сохраняется, и новые фолликулы образуются лишь после родов.

Гормональная регуляция овуляции. Одним из наиболее важных факторов, регулирующих функции яичника и овуляцию, является гипофиз. Гонадотропные гормоны, выделяемые гипофизом, ответственны за функцию яичника и овуляцию у позвоночных, и регулируемая секреция этих гормонов имеет первостепенное значение для установления овариального цикла и овуляции (рис. 2.14).

Один из них, *фолликулостимулирующий гормон* (ФСГ), вызывает рост овариальных фолликулов. Второй гормон гипофи

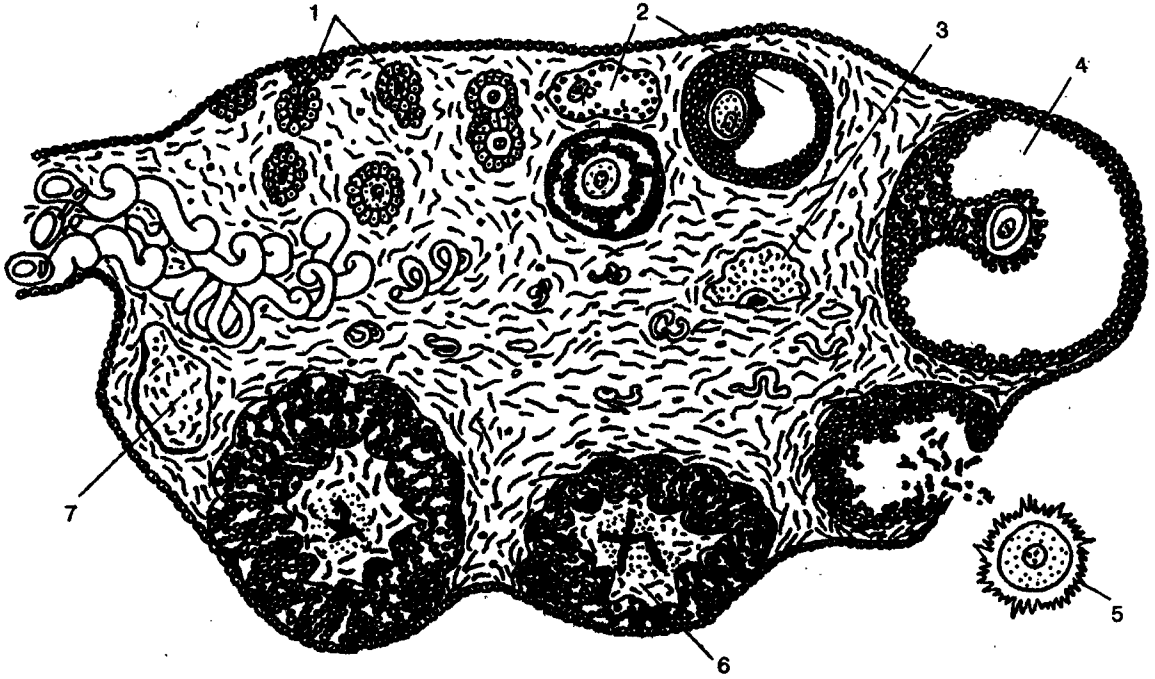


Рис. 2.13. Развитие яйцеклеток в яичнике женщины:

1 — первичные (примордиальные) фолликулы; *2* — растущие фолликулы; *3* — атретический фолликул; *4* — зрелый фолликул; *5* — овуляция; *6* — желтое тело; *7* — белое тело

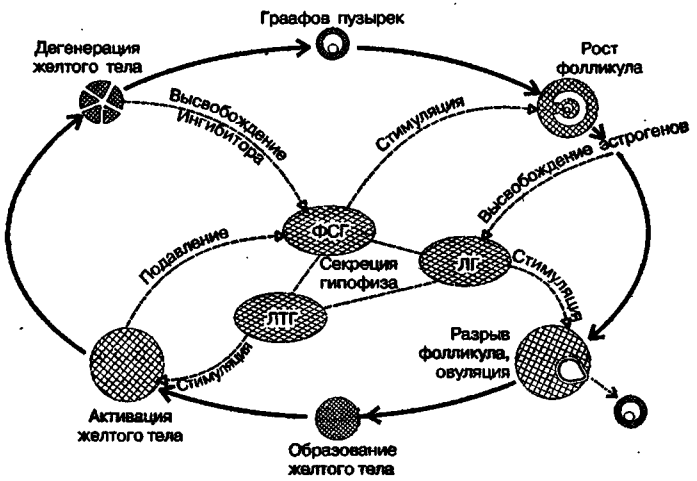


Рис. 2.14. Общая схема полового цикла и его регуляция

за, *лютеинизирующий* (ЛГ), вызывает совместно с первым созревание фолликула, овуляцию и образование желтого тела. Третий гормон, *лютеотропный* (ЛТГ), ответствен за секрецию молока и поддержание желтого тела в функциональном, секретирующем состоянии.

На гипофиз в свою очередь действуют гормоны яичника — *эстрогены* (эстрон и особенно эстрадиол) и *прогестерон*. Гормоны яичника и три гонадотропных гормона устанавливают периодичность цикла следующим образом Гормон гипофиза ФСГ, действуя вместе с небольшими дозами ЛГ, вызывает рост фолликула и образование эстрогенов в яичнике. Эстрогены действуют на гипофиз, стимулируя повышенную секрецию ЛГ и ЛТГ и понижая секрецию ФСГ При этом происходят овуляция и образование желтого тела. Деятельность желтых тел, продуцирующих прогестерон, активизируется и поддерживается ЛТГ. Когда желтые тела начинают дегенерировать, количество гормонов яичника уменьшается, в результате чего вновь усиливается образование ФСГ в гипофизе, приводящее к повторению овариального цикла. Во время беременности, когда сохраняется желтое тело, рост фолликула и овуляция не происходят, а регуляторные функции переходят от гормонов яичника к плацентарным гормонам.

Сперматогенез

У самцов первичные гоноциты дифференцируются в *сперматогонии*, которые размножаются путем обычного митоза.

Сперматогонии размножаются в течение всего периода половой зрелости самца. У млекопитающих сперматогонии расположены вдоль стенок семенных канальцев. По длине семенного канальца последовательно совершаются следующие превращения (рис. 2.15):

а) преобразование сперматогониев в сперматоциты I порядка;

б) преобразование сперматоцита I порядка в два сперматоцита II порядка (первое редукционное деление);

в) преобразование сперматоцита II порядка в две сперматиды (второе редукционное деление);

г) преобразование каждой сперматиды в сперматозоид.

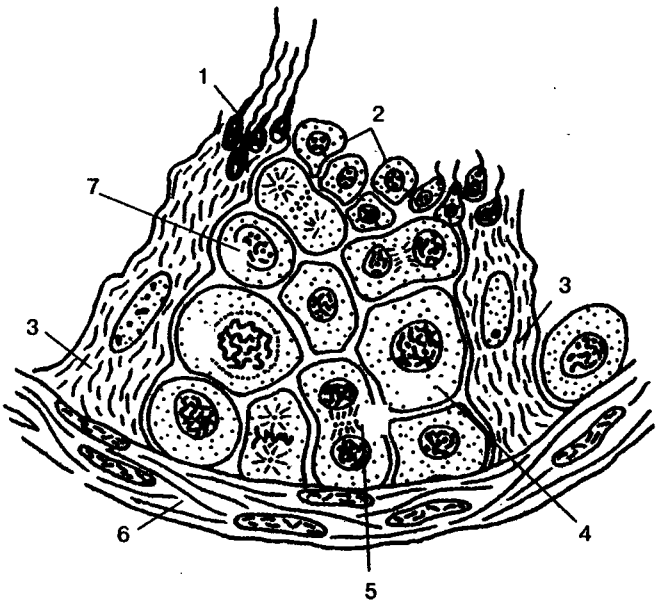


Рис. 2.15. Участок семенного канальца:

1 — сперматозоиды; *2* — сперматиды; *3* — поддерживающая клетка (Сертоли); *4* — сперматоциты I порядка; *5* — сперматогонии; *6* — соединительная ткань; *7* — сперматоциты II порядка

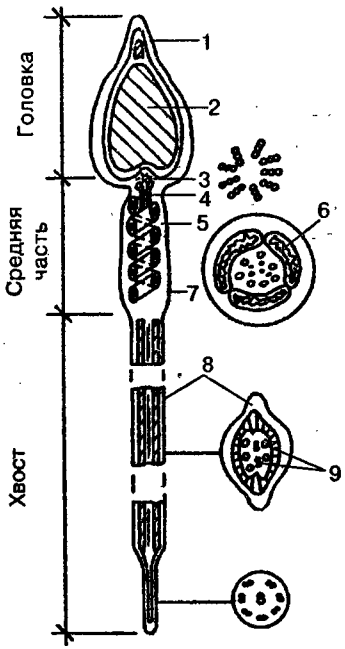


Рис. 2.16. Схема строения сперматозоида млекопитающих с головкой, средней частью и хвостом. Поперечные срезы (справа) относятся к соответствующим областям:

1 — акросома; *2* — ядро; *3* — проксимальная центриоль с девятью триплетами микротрубочек; *4* — так же устроенная, но располагающаяся перпендикулярно к проксимальной дистальная центриоль; *5* — спиральная митохондрия; *6* — митохондрия; *7* — наружные фибриллы; *8* — белковый чехол; *9* — внутренние микротрубочки со схемой строения 9 + 2 как в концевой части

Процесс превращения сперматид в сперматозоиды называется **спермиогенезом**. В нем участвуют все элементы ядра и цитоплазмы. Зрелый сперматозоид имеет головку, среднюю часть (шейку) и хвост (рис. 2.16). Ядро сперматиды преобразуется в головку сперматозоида. Цитоплазматические органоиды, структурно модифицируясь, превращаются в различные его органы, обеспечивающие движение сперматозоида и проникновение его в яйцеклетку. Центриоль входит в шейку и соединяет осевую ее часть с ядром головки. Различают проксимальную и дистальную центриоли. Митохондрии образуют комплекс, расположенный витками, в районе шейки, а элементы аппарата Гольджи — акросому. Цитоплазма в сперматозоиде представлена тонкой оболочкой.

Оплодотворение у животных

В процессе оплодотворения осуществляются следующие важные генетические явления, необходимые для существования вида:

1) восстановление диплоидного набора хромосом, а в пределах диплоидного набора — парности гомологичных (материнских и отцовских) хромосом, разошедшихся в мейозе при образовании половых клеток у родительских организмов;

2) обеспечение материальной непрерывности между следующими друг за другом поколениями;

3) объединение в одном индивидууме наследственных признаков материнского и отцовского организмов.

Процесс оплодотворения у животных (рис. 2.17) можно подразделить на несколько фаз.

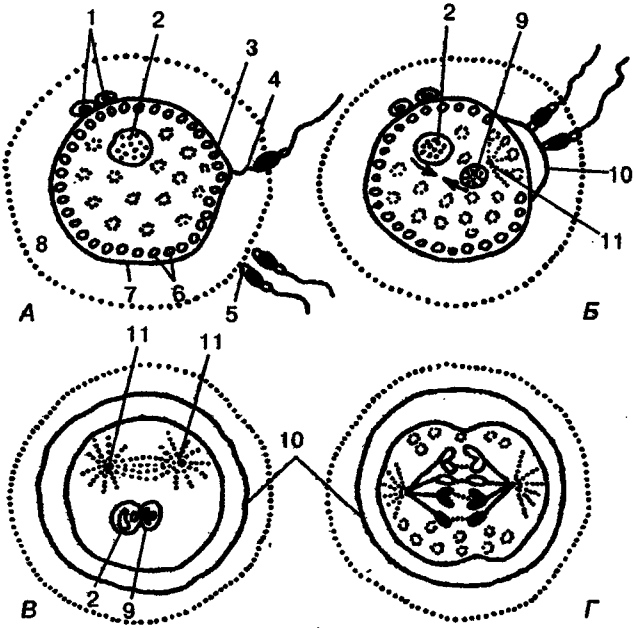


Рис. 2.17. Схема оплодотворения у иглокожих:

А — контакт сперматозоида со зрелой яйцеклеткой: *1* — полярные тельца; *2* — женский пронуклеус; *3* — воспринимающий бугорок; *4* — акросомная нить; *5* — акросома сперматозоида; *6* — кортикальные гранулы; *7* — желточная мембрана; *8* — студенистое вещество; *Б* — после вхождения сперматозоида. Головка сперматозоида превращается в мужской пронуклеус *9*; центросома *11* происходит из средней части сперматозоида; после растворения кортикальных гранул образуется мембрана оплодотворения *10*; стрелки показывают направление перемещения пронуклеусов; *В* — слияние ядер (кариогамия). Центросома *11* поделилась, образовалась звезда и веретено. Мембрана оплодотворения образована полностью; *Г* — анафаза первого деления дробления (изображены только две пары хромосом)

1. **Фаза сближения.** В основе этой фазы лежит выделение половыми клетками веществ, называемых *гамонами*. Сперматозоиды выделяют *андрогамоны*, а яйцеклетки *гиногамоны*. Считается, что эти вещества действуют, как система антиген — антитело. Одни из этих веществ активизируют движение сперматозоидов, другие — наоборот способствуют их склеиванию, а также растворению оболочки яйцеклетки, что в целом сказывается на регулировании проникновения сперматозоида в яйцеклетку.

2. **Фаза активации.** Эта фаза начинается с того, что сперматозоид либо прикрепляется к любой точке поверхности яйца, либо проникает в нее через микропиле.

3. **Фаза проникновения** в яйцо одного или нескольких сперматозоидов (полиспермия). Проникший сперматозоид «готовится» к слиянию с женским ядром и последующему митозу: ядро сперматозоида постепенно набухает и приобретает вид интерфазного ядра. Также ядро называют мужским пронуклеусом.

Эту фазу оплодотворения можно подразделить на две стадии:

а) стадия двух пронуклеусов — характеризуется морфологическим обособлением мужского и женского ядер;

б) стадия синкариона — характеризуется слиянием ядерного материала и образованием диплоидной зиготы.

Варианты полового размножения. Известны другие виды полового размножения.

1. *Партеногенез.* У ряда видов животных и растений имеет место девственное размножение без участия сперматозоидов. Развитие зародыша неоплодотворенной яйцеклетки называют партеногенезом. При естественном партеногенезе яйцо под влиянием внутренних или внешних причин начинает дробиться и развивается в нормальный эмбрион без какого-либо участия сперматозоида. Явление естественного партеногенеза свойственно низшим ракообразным, коловраткам, перепончатокрылым (пчелам, осам) и др. Известен он также у птиц (индейка).

Искусственный партеногенез можно вызвать действием высокой температуры, кислот, света и других агентов. Возможность искусственного партеногенеза доказана для многих водных и наземных беспозвоночных (морские ежи, звезды, насекомые и др.) и позвоночных животных (например, земноводные).

2. *Андрогенез.* При андрогенезе развитие яйца осуществляется только за счет мужских ядер, а женское ядро в этом

участия не принимает. Жизнеспособность андрогенных зигот возможна при полиспермии, когда в яйцеклетку проникает несколько сперматозоидов, а материнское ядро почему-либо погибает. В этом случае происходит слияние двух мужских пронуклеусов и образование диплоидной зиготы. Андрогенетическое размножение наблюдается у тутового шелкопряда, определенных видов паразитических ос и у некоторых растений (табак, кукуруза).

Активация яйца и начало развития. Проникновение сперматозоида в яйцо инициирует ряд процессов, в которых компоненты двух половых клеток взаимодействуют друг с другом, побуждая оплодотворенное яйцо к развитию. Цепь реакций, проходящих в яйце в результате проникновения сперматозоида или под действием какого-либо другого стимула, называют активацией яйца.

1. *Кортикальная реакция и образование оболочек оплодотворения.* После проникновения сперматозоида в яйцо происходит изменение его поверхности, распространяющееся от места проникновения сперматозоида в стороны. Изменяется вязкость кортикального слоя и его проницаемость.

2. *Усиление метаболической активности яйца.* Происходит увеличение потребления кислорода, использование гликогена и возрастает синтез белка.

3. *Расслоение* (сегрегация) *составных частей цитоплазмы* (ооплазмы) яйца. В ходе этого процесса намечаются основные элементы пространственной организации зародыша.

Вегетативное полушарие заполняется ооплазмой, богатой желтком и митохондриями, а анимальный полюс — прозрачной безжелтковой цитоплазмой. Цитоплазма вегетативного полушария в последующем соответствует энтодерме, анимального — эктодерме. Происходят энергичные изменения в физиологическом состоянии всего яйца. На стороне, противоположной месту вхождения сперматозоида, в области экватора происходит видимое изменение в пигментации — так называемый серый серп. Это место возникновения центра зародыша в процессе гаструляции и его осевых органов.

Таким образом, процесс оплодотворения можно рассматривать как выведение яйца из состояния «анабиоза». В ходе последующих первых 5—6 дроблений происходит восстановление нормального соотношения между ядром и цитоплазмой и вместе с тем обмена веществ, свойственного нормальным соматическим клеткам, не потерявшим способность к делению.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ

Оплодотворенное яйцо является клеткой, и в то же время это уже организм на самой ранней стадии его развития. В результате клеточных делений и других процессов одноклеточный организм превращается в многоклеточный. Возникшее при оплодотворении путем соединения пронуклеусов ядро начинает делиться, вместе с этим происходит деление протоплазмы. Образовавшиеся клетки, еще весьма отличные от клеток тканей взрослого организма, называют *бластомерами*, а процесс деления носит название дробления.

Период дробления и образования бластулы

Период дробления завершается стадией развития организма, называемой **бластулой**. Одной из особенностей периода дробления является отсутствие роста развивающегося организма, несмотря на совершающиеся деления, т. е. бластомеры перед дроблением не увеличиваются в размерах. У большинства из них еще на ранних стадиях дробления внутренние стенки начинают расходиться и между ними возникает сначала небольшая, а затем все увеличивающаяся *полость дробления* (*бластоцель*). В результате периферийная часть яйца превращается в сплошной слой клеток — *бластодерму*. Бластодерма морфологически целиком обособляется от желтка и приобретает истинно клеточную структуру. Различают дробление полное и частичное.

При полном дроблении почти вся яйцевая клетка дробится на меньшие клетки. Проникая до самых глубоких частей яйца, борозды дробления распространяются в то же время по всей его поверхности. Образующиеся в результате дробления бластомеры могут казаться почти одинаковыми по своим размерам. Такое дробление носит название полного равномерного дробления (у морских ежей, у млекопитающих). Гораздо более распространено полное неравномерное дробление (у амфибий).

При неполном (частичном) дроблении в яйцах желтка настолько много, что борозды дробления не могут разделить его целиком. Дробление яйца, у которого дробит-

ся только сконцентрированная на анимальном полюсе «шапочка» цитоплазмы, где находится ядро зиготы, называется неполным дискоидальным (например, у пресмыкающихся, у птиц). При неполном поверхностном дроблении в глубине желтка происходят первые синхронные ядерные деления, не сопровождающиеся образованием межклеточных границ. Ядра, окруженные небольшим количеством цитоплазмы, равномерно распределяются в желтке.

Когда их становится достаточно много, они мигрируют в кортикальную цитоплазму, где затем после образования межклеточных границ возникает *бластодерма* (например, у насекомых, у клещей) (рис. 2.18).

Зависимость характера дробления от того или иного типа яиц показана на рис. 2.19.

Особенности дробления. 1. Отсутствие в клеточных циклах дробящихся бластомеров S-периода интерфазы. Это связано с тем, что у дробящихся бластомеров удвоение ДНК (т. е. процесс, соответствующий S-периоду) для каждого последующего деления начинается уже в телофазе предыдущего деления.

2. Первые деления дробления у большинства яиц проходят строго синхронно, а затем длительность клеточных циклов бластомеров изменяется и дробление идет асинхронно.

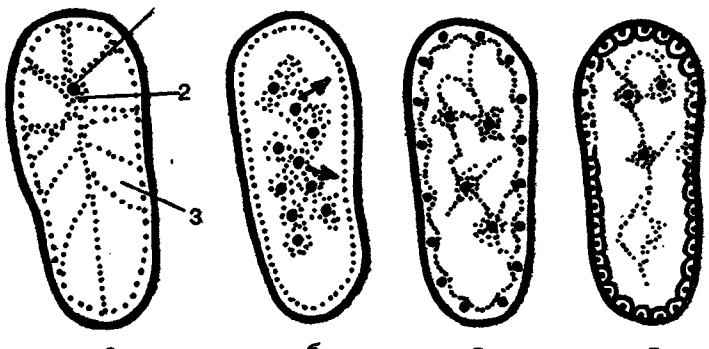


Рис. 2.18. Поверхностное дробление:
***а—г* — последовательные стадии дробления:**
***1* — ядро; *2* — цитоплазма; *3* — желток**

В зависимости от взаимного пространственного расположения бластомеров различают:

а) *радиальное дробление*, когда плоскости последовательных дроблений проходят через яйцо перпендикулярно друг к другу, и бластомеры располагаются симметрично относительно любой плоскости (иглокожие, губки, медузы);

б) *спиральное дробление*, характеризующееся утерей элементов симметрии уже на стадии четырех (а иногда и двух) бластомеров; в результате наклонного положения митотического веретена все верхние бластомеры сдвигаются в одном направлении по отношению к нижним (кольчатые черви, моллюски);

в) *билатеральное дробление*, при котором на ранних этапах дробления проявляется билатеральная симметрия. При таком дроблении каждый бластомер правой половины эмбриона соответствует подобному бластомеру левой половины (нематоды, коловратки, асцидии).

3. На стадии дробления начинается **дифференцировка клеточных систем**. При дроблении, начавшемся с яйцеклетки, клеточные ядра попадают в количественно и качественно различные области цитоплазмы. Это приводит к тому, что в различных клетках, имеющих общий для всех геном, «включаются» различные, только определенные наборы генов.

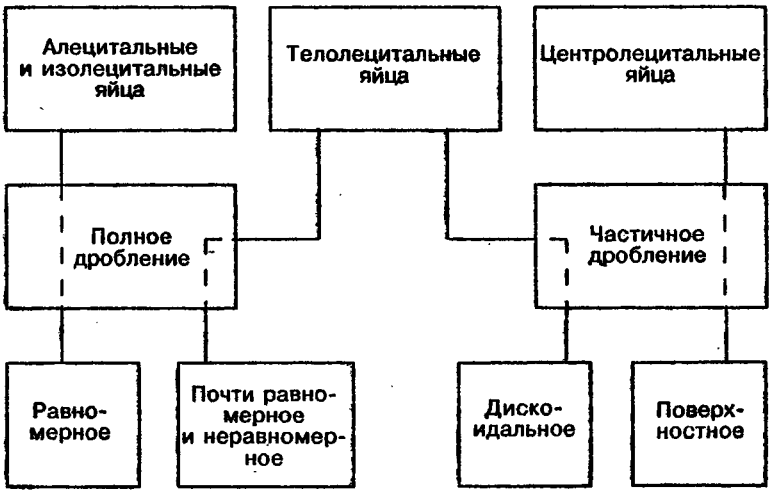


Рис. 2.19. Схема зависимости формы дробления от типа яиц

4. В процессе дробления **геном зародыша неактивен**, т. е. в ядрах бластомеров не происходит транскрипция. В этот период зародыш большинства видов — точная генетическая копия матери. Только начиная со стадии бластулы он приобретает черты индивидуума.

Типы бластул. 1. *Целлобластула* — бластула с однослойной стенкой и обширным бластоцелем (морской еж).

2. *Морула* — бластоцель вообще не возникает, дробление заканчивается на стадии плотного комка клеток (у некоторых кишечнополостных).

3. *Стерробластула* — бластула с однослойной стенкой и очень маленьким центрально расположенным бластоцелем (моллюски).

4. *Амфибластула* — дно бластулы занимает все вегетативное полушарие, а бластоцель смещена в анимальную половину (дождевой червь).

5. *Дискобластула* — в телолецитальных яйцах диск бластомеров выгибается над желтком, и между ними возникает полость, которую также называют бластоцелем (птицы).

6. *Перибластула* — заключительная стадия дробления в центролецитальных яйцах членистоногих. Бластоцель заполнена желтком.

Гаструляция

После того как зародыш достиг стадии бластулы, в нем начинаются интенсивные передвижения отдельных клеток и обширных участков стенки бластулы, приводящие в конце концов к тому, что более или менее однородный перед этим зародыш расчленяется на два или три слоя, которые называются *зародышевыми листками.*

Эктодерма — поверхностный листок.

Энтодерма — самый внутренний зародышевый листок.

Мезодерма — средний зародышевый листок.

Процесс расчленения зародыша на зародышевые листки называется гаструляцией, а сам зародыш на стадии расчленения — **гаструлой.**

Типы гаструляции. 1. *Инвагинация.* При данном типе гаструляции происходит впячивание внутрь бластоцеля целого участка клеточного пласта, не утратившего эпителиальной структуры (рис. 2.20, *а*). Образуется двухслойный мешок, наружной стенкой которого является первичная эктодерма, а внутренней — первичная энтодерма. Впячи-

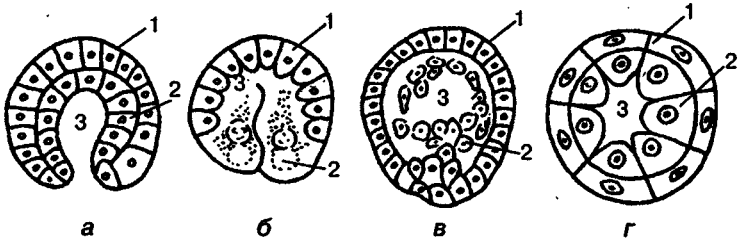


Рис. 2.20. Типы гаструл:
а — инвагинационная; *б* — эпиболическая; *в* — иммиграционная; *г* — деламинационная:
1 — эктодерма; *2* — энтодерма; *3* — бластоцель

вание образует гастроцель (первичный кишечник), а ведущее в нее отверстие — бластопор (первичный рот). Края бластопора называются его губами. Судьба бластопора у животных очень различна. У многих из них первичный рот, соответственно развиваясь и дифференцируясь, превращается в окончательный рот взрослого организма. Эти животные называются **первичноротыми** (черви, моллюски, членистоногие). Животные, у которых бластопор превращается в анальное отверстие, а окончательный рот возникает на брюшной стенке, называются **вторичноротыми** (иглокожие, кишечнодышащие и хордовые).

2. *Эпиболия* (обрастание). Возникает у некоторых животных с резко выраженным телолецитальным строением яиц. Делящиеся бластомеры с большим содержанием желтка не обнаруживают способности к каким-либо перемещениям, поэтому на них наползают быстро делящиеся мелкие клетки (рис. 2.20, *б*).

3. *Иммиграция*. В данном случае гаструляция сводится к выселению в полость бластоцеля отдельных клеток, высвободившихся из стенки бластулы (рис. 2.20, *в*). Выселившиеся клетки образуют поздний внутренний слой гаструлы (энтодерму). Так происходит, например, у гидроидного полипа.

4. *Деламинация* (расслоение). При деламинации клеточные перемещения отсутствуют. Такой тип гаструляции, при котором дробление заканчивается морулой без полости, как правило, присутствует у кишечнополостных. Дробление бластомеров происходит параллельно поверхности зародыша синхронно и наблюдается как бы расщепление одного слоя клеток на два слоя. Пласт первых клеток образует эктодерму, а внутренний пласт — энтодерму (рис. 2.20, *г*).

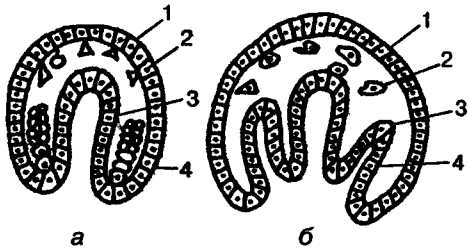


Рис. 2.21. Образование мезодермы:

а — у первичноротых: *1* — эктодерма; *2* — мезенхима; *3* — энтодерма; *4* — телобласт;

б — у вторичноротых: *1* — эктодерма; *2* — мезенхима; *3* — энтодерма; *4* — целомическая мезодерма

5. *Смешанный тип гаструляции.* В данном случае имеет место сочетание явления инвагинации с эпиболией и другими морфогенетическими процессами (некоторые амфибии).

Образование мезодермы. Различают два принципиально отличных типа закладки мезодермы.

1. *Телобластический*, характерный для первичноротых. На границе между эктодермой и энтодермой, по бокам бластопора, появляются к концу гаструляции особые клетки — т е л о б л а с т ы, которые путем последовательных делений образуют мезодермальный слой (рис. 2.21, *а*).

2. *Энтероцельный*, характерный для вторичноротых. Здесь материал будущей мезодермы вворачивается вместе с энтодермой (рис. 2.21, *б*). Клетки, формирующие мезодерму, появляются в виде карманоподобных выступов первичного кишечника.

Органогенез

Вскоре после завершения гаструляции устанавливается основной план строения тела животных в виде трех зародышевых листков, и можно говорить о новом этапе в развитии зародышей — об **органогенезе**. Зародышевые пласты предопределены в отношении развития того или иного органа животного. В животном мире определенные органы берут начало от одного и того же зародышевого пласта. Это свидетельствует об общности животного мира, а зародышевые пласты являются гомологичными образованиями.

1. **Производные эктодермы.** Клетки эктодермы принимают участие в формировании *наружного слоя эпидермиса, нервной системы, органа зрения, органа слуха, кожных желез, поверхностного слоя зубов* (эмаль), *задней доли гипофиза, эпифиза,* а у многих низших животных — *передней* и *задней кишки.*

2. **Производные энтодермы.** Внутренний зародышевый пласт развивается в *эпителий средней кишки, пищеварительные железы* (печень, поджелудочная железа). Кроме того, производными энтодермы являются *ротовая полость, передняя доля гипофиза, глоточная* или *жаберная область, язык, легкие, щитовидная железа, зачаток желчного пузыря.*

У зародышей человека и у всех высших позвоночных первая пара жаберных мешков участвует в возникновении *наружних слуховых отверстий, полости среднего уха* и *евстахиевой трубы.* Вторая пара глоточных щелей у зародыша человека принимает участие в образовании *небных миндалин.* За счет энтодермальных клеток, отделяющихся от стенок третьего, четвертого и пятого жаберных мешков, развиваются железы с внутренней секрецией: *тимус* (вилочковая железа), *околощитовидные железы.*

3. **Производные мезодермы.** Все остальные, не перечисленные до этого органы развиваются из мезодермы: *мышечные ткани,* все виды *соединительной ткани* (костная, хрящевая и собственносоединительная), *каналы выделительных органов* (почки), *кровеносная система* (сердце), часть тканей *яичников* и *семенников, конечности, целом* (вторичная полость тела).

Морфогенетические движения клеток при органогенезе. Зачатки различных органов возникают в результате морфогенетических движений слоев и рыхло расположенных клеток. Встречаются следующие типы морфогенетических движений клеток и клеточных масс.

1. *Утолщение эпителиальных пластов,* что приводит к увеличению числа клеточных слоев и изменению формы клеток (например, образование нервной пластинки, а затем нервной трубки).

2. *Обособление эпителиальных пластов,* приводящее к расщеплению его на несколько клеточных слоев, или, например, сомитов.

3. *Возникновение складок пластов эпителиальных клеток,* в результате чего формируются желобки, карманоподобные складки, образуются трубчатые структуры. Этим способом возникают самые различные зачатки: слуховые пузырьки, многие железы и т. д.

4. *Соединение обособленных клеточных масс.* Так, например, происходит «сплавление» краев нервной пластинки и превращение ее в трубку.

5. *Распад участков эпителиальных пластов.* В результате образуется рыхлая, мезенхимального типа ткань — материал для возникновения зачатков тех или иных органов. В некоторых случаях морфогенетическую роль играет специально «запрограммированная» гибель клеток. Локальное отмирание клеток в какой-либо области зачатка при том, что соседние клетки остаются здоровыми и продолжают делиться, может привести к изменению формы органа. Например, гибель клеток в определенных участках развивающейся кисти или стопы приводит к обособлению пальцев.

6. *Концентрация мезенхимы вокруг различных эпителиальных образований.* Таким образом могут формироваться соединительнотканные капсулы, окружающие почку, печень, селезенку и др.

7. *Возникновение сгущений мезенхимных клеток*, дифференцирующихся в хрящ, костную или мышечную ткань.

8. *Перестройка мезенхимы, возникшей из эпителиальных пластов, снова в эпителий.* Например, формирование эндотелия кровеносных сосудов.

Детерминация зачатков органов и дифференциация клеток и тканей. В онтогенезе непрерывно происходят дифференцировки, т. е. появляются новые и новые различия между бластомерами, между разными участками зародыша, между клетками и тканями, что ведет к возникновению различных органов.

Дифференцировка — это такое структурное биохимическое или иное изменение развивающегося организма, при котором относительно однородные клетки превращаются во все более различные типы клеток, ткани или органы и организм в целом.

Различия между дифференцированными клетками в значительной степени (если не целиком, то частично) определяются набором ферментов. Появление же определенного белка в клетке свидетельствует об активности соответствующего гена в этой клетке, следовательно, качественные различия в содержании белков между клетками почти всегда указывают на соответствующие различия в наборах действующих генов в этих клетках. Например, гены, ответственные за синтез гемоглобина, функционируют только у молодых форм эритроцитов, но не действуют в других клетках. Хотя клетки одного индивидуума различаются по своему фенотипу, они обладают одним и тем же генотипом, а дифференцировка каждой клетки является результатом активности лишь небольшой части ее генов.

Направление процесса дифференцировки, определяемого совокупностью различных факторов, называется детерминацией. Детерминация устанавливает в ходе онтогенеза организма такие взаимосвязи между клетками, при которых появляются различные клеточные линии, формирующие все вместе взрослый организм.

Потенциями какой-либо части зародыша называют ее способность дифференцироваться в структуры различных типов при разных внешних условиях.

Недифференцированное состояние клеток раннего зародыша характеризуется множественными потенциями. Если различные участки яйца или зародыша проявляли равные между собой потенции и были взаимозаменяемы, их называли эквипотенциальными; если зародышевые клетки обладали возможностью самостоятельно развиваться в целый зародыш — они назывались тотипотентными (такое свойство, например, у многоклеточных, сохраняют гоноциты).

На стадии бластулы можно, однако, с некоторой степенью точности указать детерминацию того или иного ее участка, т. е. в норме предопределено, в какой из зачатков зародыша превратится каждый участок бластулы . Методом окрашенных меток экспериментально прослежена судьба каждой точки при развитии бластулы или гаструлы. В результате для различных животных составлены так называемые карты презумптивных (будущих или, в более точном переводе с латинского, предполагаемых) зачатков, из которых разовьются те или иные органы (рис. 2.22, 2.23).

Презумтивные зачатки обладают различными свойствами, предопределяя дальнейшую судьбу развивающегося зародыша. Среди этих свойств выделяют следующие.

1. *Эмбриональная индукция.* Это процесс, посредством которого одна группа клеток побуждает другую группу дифференцироваться в определенном направлении. Первичным эмбриональным индуктором являются клетки хордомезодермы, которые детерминируют окружающие клетки к развитию хорды, мезодермы и нервной трубки. В свою очередь хордомезодерма индуцируется из серого серпа зиготы, возникшего после оплодотворения.

Таким образом, последовательные процессы индукции обеспечивают нормальное развитие (органогенез).

2. *Компетентность эмбрионального материала.* Здесь мы говорим о важном понятии — способности эмбрионального материала воспринять индукционный или вообще любой формообразовательный стимул. Чтобы воспринять действие

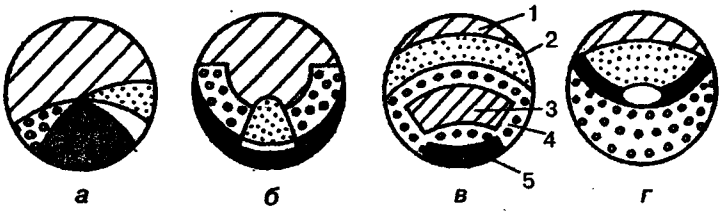


Рис. 2.22. Дифференцировка цитоплазмы яйца (карты презумптивных органов):
а — низшие хордовые (асцидия); *б* — рыбы; *в* — амфибия; *г* — рептилии и птицы:
1 — эктодерма; *2* — нервная пластинка; *3* — кишечная энтодерма; *4* — мезодерма; *5* — хорда

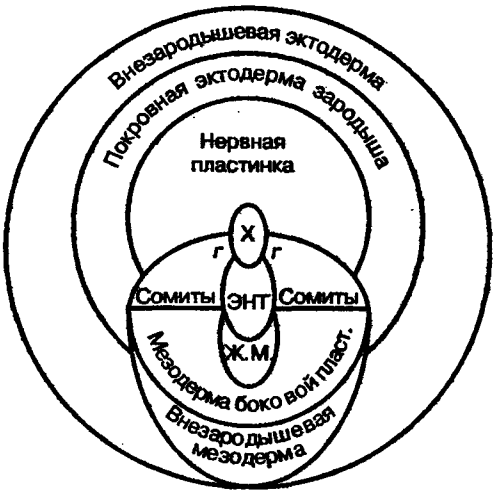


Рис. 2.23. Карта презумптивных зачатков зародыша курицы перед началом гаструляции:
г — зачаток головной мезодермы; *ж. м.* — зачаток энтодермы желточного мешка; *х* — зачаток хорды; *энт* (энтобласт) — зачаток головной кишки; остальные зачатки полностью обозначены на рисунке

индуктора, компетентная ткань должна обладать хотя бы минимальной организацией. Установлено, что одиночные клетки не воспринимают действие индуктора, а чем больше клеток в реагирующей ткани, тем активнее ее реакция. С другой стороны, для оказания индуцирующего действия достаточно лишь одной клетки индуктора.

Раннее развитие млекопитающих

У высших (плацентарных) млекопитающих яйца алецитальные. Дробление полное, с самого начала асинхронное. Уже на стадии 2—4 бластомеров начинает функционировать геном зародыша, и со стадии 8 клеток трансляция белков идет полностью на зародышевых, а не на материнских матрицах. В результате дробления образуется плотная морула (стерробластула). В ней выделяют наружный слой — *трофобласт*, и внутреннюю массу — *зародышевый узелок*. Вскоре (32 бластомера) в зародыше возникает полость и на этой стадии она называется бластоцистой. В зародышевом узелке, обращенном в полость бластоцисты, формируется энтодерма, она выстилает внутреннюю поверхность трофобласта, образуя стенку полости, называемой желточным мешком. Желтка в нем, конечно, нет, но по способу образования он гомологичен желточному мешку птиц и рептилий, и его возникновение у млекопитающих следует считать ярким примером рекапитуляции — проявления черт развития эволюционных предков. Благодаря расхождению клеток зародышевого узелка возникает полость амниона. Дно полости амниона представляет собой зародышевый щиток, а крыша гомологична амниотической оболочке. Между трофобластом и стенкой желточного мешка закладывается *внезародышевая мезодерма*. В массе внезародышевой мезодермы возникают лакуны, которые затем сливаются между собой, образуя полость внезародышевого целома, а также образование, сходное с аллантоисом — аллантоидная ножка (рис. 2.24).

Сам зародыш развивается из зародышевого щитка, а остальные структуры образуют вспомогательные, или провизорные, органы.

Фазы развития зародыша. 1. *Фаза нейруляции* — образование осевых органов: нервной трубки, хорды. Зародыш на этой стадии называется нейрулой.

2. *Фаза построения отдельных органов.*

Основные провизорные органы. Провизорные органы функционируют у зародыша и отсутствуют во взрослом состоянии.

Желточный мешок выполняет функции питания, дыхания, выделения, кроветворения у рептилий и птиц (у млекопитающих редуцируется).

Зародышевые оболочки:

а) амнион — ближайшая к зародышу оболочка, заполняемая амниотической жидкостью, омывающей зародыш со

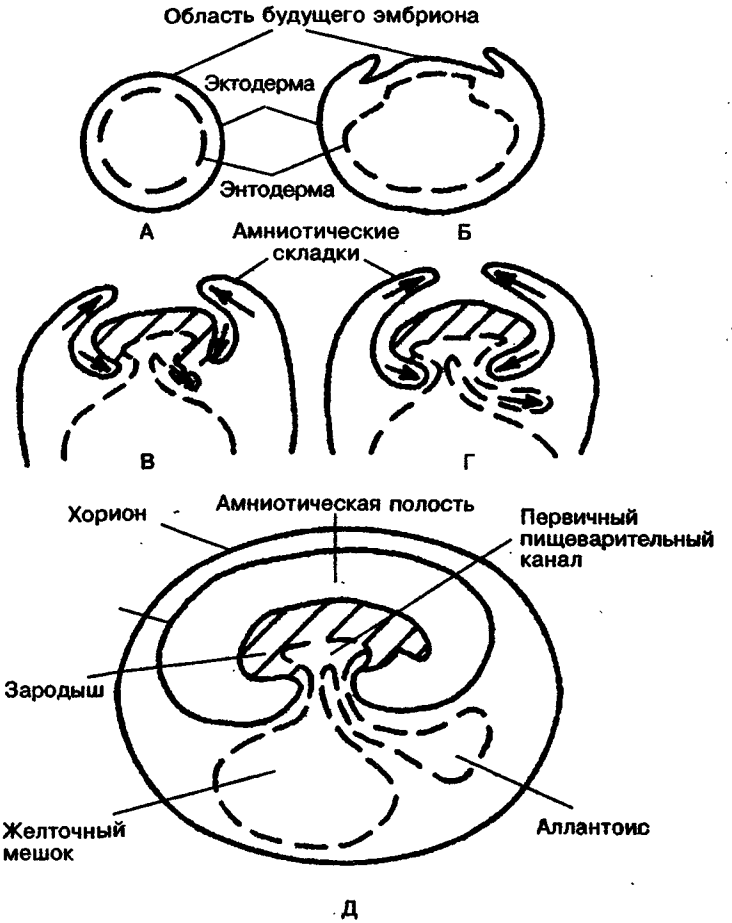


Рис. 2.24. Последовательные этапы (А—Д) образования зародышевых оболочек (амниона, хориона, желточного мешка и аллантоиса) у типичного млекопитающего — свиньи

всех сторон, благодаря которой зародыш развивается в водной среде. Это предохраняет его от механических травмирующих воздействий;

б) хорион — наружная стенка амниотических складок (имеется только у амниот); у пресмыкающихся и птиц эту зародышевую оболочку называют серозной. Хорион представляет собой выросты (ворсинки) трофобласта и кровеносных сосудов, образованных из внезародышевой мезодер-

мы. Посредством этой оболочки устанавливается связь между кровеносными системами плода и матери;

в) аллантоис (имеется только у амниот) построен исключительно из внезародышевой мезодермы и закладывается как вырост заднего отдела кишечной трубки зародыша. Аллантоис богат кровеносными сосудами, прорастающими изнутри к ворсинкам хориона. Из хориона и аллантоиса формируется плацента.

Все четыре внезародышевые оболочки составляют важную часть зародыша и выполняют в процессе развития жизненно важные функции, но почти не принимают участия в формировании структур самого зародыша.

Половое развитие зародыша. Генетический пол зародыша определяется половой хромосомой, содержащейся в отцовском сперматозоиде: если это Х-хромосома, то родится девочка, если У — мальчик. В эмбриогенезе у зародыша развивается пара недифференцированных зачатков гонад и образуются зачатки элементов как женской, так и мужской репродуктивной системы. В результате все эмбрионы вплоть до шестой недели развития являются потенциально обоеполыми. Активация развития соответствующей половой системы у данного индивидуума зависит от генов, расположенных в Х- и У-хромосомах. В Х-хромосомах находится аллель тестикулярной феминизации, который определяет синтез в клетках развивающейся репродуктивной системы белкового рецептора для андрогенов. Поскольку зародыш как мужского, так и женского пола несет по крайней мере по одной Х-хромосоме, это вещество имеется у обоих полов. В У-хромосоме находится ген, который стимулирует дифференцировку клеток зачатков гонад в семенные канальцы и интерстициальные клетки, где начинает синтезироваться гормон — *тестостерон*. Попав в кровь, гормон достигает клетки — мишени потенциальной репродуктивной системы и взаимодействует там с рецептором. Образовавшийся комплекс (тестостерон-рецептор) проникает в клеточное ядро и активирует гены, влияющие на развитие тех тканей, которые дают начало мужской репродуктивной системе, и потому из зародыша ХУ развивается плод мужского пола. У зародыша ХХ отсутствие тестостерона позволяет репродуктивной системе развиваться в направлении образования плода женского пола.

Предродовой период и роды. С начала третьего месяца беременности человеческий зародыш называют плодом. Беременность обычно продолжается 40 недель (266 ± 7 дней).

Плодный период характеризуется ростом структур, их дальнейшей дифференцировкой и началом функционирования.

На всем протяжении беременности секретируются эстрогены и прогестерон. Сначала их источником служит желтое тело, а затем главным образом плацента. К концу беременности количество прогестерона снижается, а количество эстрогенов возрастает. Функция этих гормонов заключается в подготовке матки к родам, а также стимуляции роста млечных желез. Срок наступления беременности зависит от состояния развивающегося плода. Сигналом для начала родов служит «фетальный стресс», который создается в результате иммунологического отторжения зрелого плода материнским организмом. Выделяющийся при этом АКТГ (адренокортикотропный гормон) гипофиза побуждает надпочечники плода секретировать кортикостероиды в значительном количестве. Кортикостероиды, проникая через плацентарный барьер, попадают в кровоток матери и вызывают подавление синтеза прогестерона и повышение секреции простагландинов. Снижение образования прогестерона снимает ингибирующее влияние его на секрецию окситоцина — гормона задней доли гипофиза. Окситоцин начинает периодически выделяться в кровь матери и вызывать сокращение гладкой мускулатуры матки. Простагландины увеличивают силу этих сокращений. Волнообразное выделение окситоцина во время родов облегчает изгнание плода из матки. Сокращение мускулатуры матки сопровождается расширением шейки матки, разрывом амниона и хориона, вытеканием амниотической жидкости через шейку матки и стимуляцией рецепторов, расположенных в матке и ее шейке. Каскад импульсов, поступающих через головной мозг в гипоталамус, а затем в гипофиз, побуждают еще большее выделение окситоцина в кровь и более сильное сокращение мускулатуры матки, обеспечивающее рождение плода.

Роды подразделяются на несколько стадий.

Первая стадия родов — характеризуется постепенным (при сокращении матки) расширением ее шейки до тех пор, пока она не достигает того же диаметра, что и головка плода.

Вторая стадия родов — прохождение головки и тельца через влагалище и рождение младенца на свет. Пуповину перевязывают в двух местах и перерезают, полностью выводя ребенка из-под прямой физиологической опеки со стороны матери.

Третья стадия родов — характеризуется рождением плаценты в течение 10—45 мин после рождения ребенка. Кровотечение при этом ограничивается благодаря сокращению

гладких мышечных волокон, которые окружают все кровеносные сосуды, снабжающие плаценту.

Критические периоды развития — периоды, когда зародыш наиболее чувствителен к повреждающему воздействию разнообразных факторов внешней среды, могущих нарушить нормальное развитие:

период имплантации — 6—7-е сутки после зачатия;

период плацентации — конец 2-й недели беременности;

период родов. С этим критическим периодом в организме зародыша, а затем и новорожденного связаны резкие изменения условий существования и перестройка в деятельности всех систем организма.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Периоды постэмбрионального развития

После выхода организма из яйцевых оболочек начинается постэмбриональное развитие, в котором можно выделить следующие периоды.

I. **Ювенильный период** (до полового созревания). Он протекает в зависимости от типа онтогенеза. В этом периоде различают прямое и непрямое развитие. Прямое развитие характерно для организмов с неличиночным и внутриутробным типом развития, непрямое — для организмов с личиночным типом развития.

При прямом развитии новорожденные существа отличаются от взрослой формы преимущественно размерами, а также недоразвитием ряда органов и пропорциями тела.

При непрямом развитии личинки претерпевают превращения, иначе называемое метаморфозом. Личинка может резко отличаться от взрослой формы. В ней не только могут отсутствовать или быть недоразвитыми органы, необходимые в половозрелом состоянии, но и иметься многие провизорные органы.

Переход функциональных систем на режим взрослого организма характеризуется интенсивным ростом органов и частей организма, установлением соответствующих пропорций тела. Выделяют **два типа роста организма** в процессе индивидуального развития.

1. *Ограниченный*, или *определенный*. Рост приурочен к определенным стадиям онтогенеза. Например, насекомые растут только в короткий период линек. У человека рост уже прекращается

в возрасте 13—15 лет. В период полового созревания может быть пубертатный скачок роста.

2. *Неограниченный*, или *неопределенный*. Такой тип роста наблюдается, например, у рыб, которые растут на протяжении всей жизни.

Рост, с одной стороны, контролируется генетически, а с другой, — зависит от условий, в которых протекает развитие. Пути генетического контроля роста разнообразны. Важное значение в опосредовании влияния генотипа принадлежит гормонам, особенно вырабатываемым гипофизом, щитовидной и половыми железами.

II. **Зрелый, или пубертатный, период.** Характеризуется наибольшей самостоятельной активностью организма в окружающей среде.

III. **Период старости.** Старение — общебиологическая закономерность, свойственная всем живым организмам. Состояние старости в биологическом понимании достигается благодаря изменениям, составляющим содержание процесса старения. Эти изменения распространяются на все функциональные системы и обнаруживаются на любом структурно-функциональном уровне организации — будь то молекулярный, субклеточный, клеточный, тканевый и органный. Таким образом, биологический смысл старения заключается в том, что он делает неизбежной смерть. Последняя же представляет собой универсальный механизм ограничения определенным пределом участия многоклеточных организмов в репродукции себе подобных. Без смерти не было бы смены поколений — одной из главных предпосылок эволюционного процесса.

Процесс старения находится под генетическим контролем и максимальная продолжительность жизни является видовым признаком. Среднюю продолжительность жизни определяют многие факторы: инфекционные болезни, аномалии развития, нарушение экологического равновесия и т. д. Естественная продолжительность человеческой жизни может достигать 120—150 лет. Документально засвидетельствована продолжительность жизни в 207 лет англичанина Томаса Корке, родившегося в 1588 г. и умершего в 1795 г.

Регенерация

В отличие от первоначального эмбрионального образования структур под регенерацией подразумевается замена утраченных участков тела особи. Различают физиологическую и репаративную регенерацию.

Физиологическая регенерация — это процессы обновления функционирующих тканей и органов, как-то: замена слущивающихся поверхностных слоев кожи новыми, регенерация эпителия матки в связи с менструациями, смена перьев или шерстяного покрова и т. д.

Репаративная регенерация — процессы восстановления частей тела, происходящие после различного рода повреждений. Выделяют несколько видов репаративной регенерации.

1. *Гомоморфоз* — восстановление того же органа, который был удален или разрушен.

2. *Гетероморфоз* — атипичная регенерация, встречающаяся в основном у беспозвоночных, при которой на месте удаленного органа развивается другой. Так, у ракообразных вместо глаза возможна регенерация усика.

3. *Гиперморфоз* — формирование сразу нескольких органов на месте одного удаленного (например, при некоторых условиях удаления конечности аксолотля).

4. *Регенерационная гипертрофия* — восстановление массы органа без восстановления его первоначальной формы (например, так регенерирует печень млекопитающих).

5. *Компенсаторная гипертрофия* — увеличение органа или ткани, возникающее в результате повышенной физиологической нагрузки. Так, при удалении одной из почек вторая увеличивается в размерах и испытывает повышенную нагрузку.

Бесполое размножение

Размножение без участия яйцевых клеток и сперматозоидов называется бесполым. Новый организм развивается из соматических клеток. Такое размножение иногда называют **бластогенезом.**

Бесполое размножение одноклеточных. 1. *Размножение путем деления пополам.* У инфузорий этот процесс происходит поперечно, а у жгутиковых — продольно.

2. *Политомия*, или *множественное деление* (шизогония). В этом процессе материнская клетка распадается на множество неподвижных спор или подвижных зооспор.

Множественное деление можно подразделить на фазу ядерного деления, когда делится ядерный аппарат клетки, и фазу цитоплазматического деления, когда материнское многоядерное тело распадается на множество одноядерных отдельностей.

3. *Простое почкование.* Характерно для одноклеточных грибов (дрожжи).

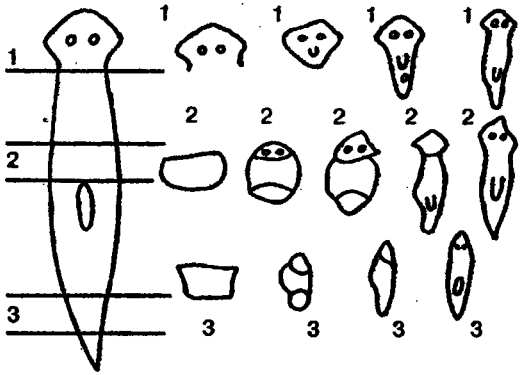


Рис. 2.25. Регенерация у планария. Вырезанные участки *1, 2, 3* превращаются в маленький планарий

Бесполое размножение многоклеточных. 1. *Паратомия.* Дочерние фрагменты оказываются информированными еще до своего отделения. В результате возникает несколько особей. Наблюдается у некоторых тубеллярий (рис. 2.25), кольчецов.

2. *Стробиляция.* Наблюдается у таких животных, как асцидия, ленточные черви. Происходят повторные неполные поперечные деления, дающие возрастающее число дочерних особей, и возникает стробила.

3. *Полиэмбриония.* Это бесполое размножение на стадии эмбрионального развития, т. е. так же, как и при других видах бесполого размножения, развитие новых организмов происходит из соматических клеток.

ЗАДАЧИ ПО ГЕНЕТИКЕ

1. Вычислите типы гамет, которые образуются у следующих особей:
а) у особи с генотипом ААВВ;
б) у особи с генотипом АаВВДд;
в) у особи с генотипом АаВвДдРрКК.

2. Мендель установил, что пазушное положение цветов — признак доминантный по отношению к их верхушечному положению. Обозначим аллель пазушного положения А, а верхушечного — а. Каковы типы и соотношение гамет и потомства в каждом из следующих скрещиваний: АА × аа, АА × Аа, Аа × аа, Аа × Аа?

3. Генетик, работающий с морскими свинками, поставил два скрещивания между черной особью и альбиносом, используя в этих

скрещиваниях различных животных. В потомстве первого скрещивания оказалось 12 черных морских свинок, а второго — 6 черных и 5 альбиносов. Каковы возможные генотипы родителей в каждом скрещивании?

4. У мухи дрозофилы отсутствие глаз (е) наследуется как рецессивный признак, а нормальное строение крыльев доминирует над зачаточными крыльями (в). При скрещивании мухи получено потомство: $^3/_8$ с нормальными глазами и крыльями; $^3/_8$ безглазые с нормальными крыльями; $^1/_8$ с нормальными глазами и зачаточными крыльями и $^1/_8$ — безглазые с зачаточными крыльями. Определить генотип родителей.

5. У человека близорукость (М) доминирует над нормальным зрением, а карие глаза (В) над голубыми.

У голубоглазой близорукой женщины от брака с кареглазым мужчиной с нормальным зрением родился кареглазый близорукий ребенок. Можно ли установить генотип родителей?

6. У человека четыре группы крови в системе АВО обусловлены взаимодействием трех аллельных генов: I^A, I^B, и I^O.

а) Мать с II группой крови имеет ребенка с I группой крови. Установите возможные группы крови отца.

б) В родильном доме перепутали двух мальчиков. Родители одного из них имеют I и II группы крови, родители другого — II и IV. Исследование показало, что дети имеют I и IV группы крови. Определите, кто чей сын.

в) В одной семье у кареглазых родителей имеется четверо детей. Двое голубоглазых имеют I и IV группы крови, двое кареглазых — II и III. Какова вероятность рождения следующего ребенка кареглазым с I группой крови?

7. Белое оперение кур определяется двумя парами несцепленных, неаллельных генов. В одной паре доминантный ген определяет окрашенное оперение (А), рецессивный — белое (а). В другой паре доминантный ген подавляет окраску, рецессивный — не подавляет окраску.

а) При скрещивании белых кур получено потомство из 1680 цыплят. 315 цыплят были окрашенные, остальные белые. Определите генотипы родителей и окрашенных цыплят.

б) На птицефабрике скрещивают белых кур с пестрыми и получают белых цыплят 5055, окрашенных — 3033. Определите генотипы родителей и потомства.

в) От скрещивания кур белой и пестрой окраски получено 915 пестрых и 916 белых цыплят. Определите генотипы родителей и потомства.

8. При скрещивании гороха желтого цвета с коричневым в первом поколении все потомство было единообразным по фенотипу — весь горох был красного цвета. При скрещивании во втором поколении получено расщепление: 183 гороха было красным, 59 — желтым, 61 — коричневым, и 20 — зеленым. Установите генотип родительских особей.

9. Окраска мышей определяется двумя парами неаллельных генов, несцепленных между собой. Доминантный ген одной пары обусловливает серый цвет, его рецессивный аллель — черный. Доминантный ген другой пары способствует проявлению цветности, его рецессивный аллель подавляет цветность.

а) При скрещивании серых мышей между собой получено потомство из 82 серых, 35 белых и 27 черных мышей. Определите генотипы родителей и потомства.

б) При скрещивании серых мышей между собой получили потомство из 58 серых и 19 черных мышей. Определите генотипы родителей и потомства.

10. Рост человека контролируется несколькими парами несцепленных генов, которые взаимодействуют по типу полимерии. Если пренебречь факторами среды и условно ограничиться лишь тремя парами генов, то можно допустить, что в какой-то популяции самые низкорослые люди имеют все рецессивные гены и рост 150 см, самые высокие — все доминантные гены и рост 180 см.

Низкорослая женщина вышла замуж за мужчину среднего роста. У них было четверо детей, которые имели рост 165 см, 160 см, 155 см и 150 см. Определите генотипы родителей и их рост.

11. Если женщина, отец которой страдал гемофилией, вышла замуж за здорового мужчину, то какова вероятность того, что у нее будет ребенок, больной гемофилией? Предположим теперь, что отец мужа также был болен гемофилией. Какова вероятность в этом случае?

12. Гены А и В локализованы в одной и той же аутосоме. Сколько и какие типы некроссоверных и кроссоверных гамет производит дигетерозиготная женщина, у которой доминантные гены А и В находятся в одной и той же хромосоме, а их рецессивные аллели в другой?

13. Гены М и К локализованы в Х-хромосоме. Сколько и какие типы гамет производит дигетерозиготная женщина, у которой доминантные гены М и К находятся в Х-хромосоме, а их рецессивные аллели в другой? Сколько и какие типы гамет производит мужчина, у которого гены М и К находятся в Х-хромосоме?

14. У человека рецессивный ген гемофилии (h) и рецессивный ген цветовой слепоты (с) локализован в Х-хромосоме по данным некоторых родословных на расстоянии приблизительно 9,8 морганид.

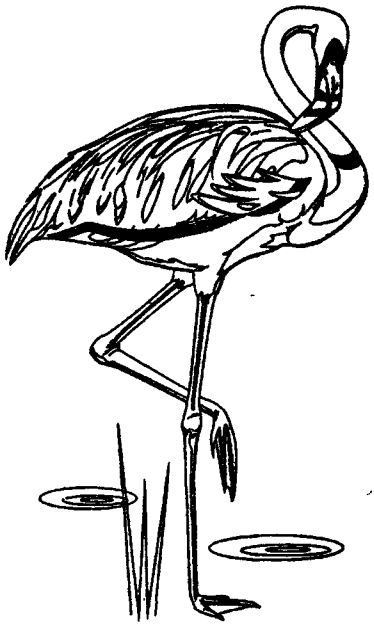
а) Определите, какие типы гамет образует дигетерозиготная женщина?

б) Определите, какие типы гамет образует мужчина рецессивный по обоим генам?

в) Голубоглазая женщина, имеющая II группу крови, вышла замуж за здорового гетерозиготного кареглазого мужчину с III группой крови. Известно, что у голубоглазой женщины отец страдал цветовой слепотой, а мать была носительницей гена гемофилии. Определите вероятность рождения от их брака голубоглазого ребенка с IV группой крови с обеими патологиями.

раздел 3

Зоология



ЗООЛОГИЯ КАК СИСТЕМА НАУК

Зоология — система наук, изучающая животных, их строение, закономерности индивидуального (в течение жизни одной особи) и эволюционного (за все время существования животных на Земле) развития, а также многообразие и географическое распространение. Дисциплины, входящие в зоологию, теснейшим образом связаны друг с другом и в то же время до известной степени самостоятельны.

Систематика изучает многообразие животных, устанавливает, в зависимости от степени сходства, порядок подчинения и строит их классификацию.

Морфология занимается изучением строения животных — как внешнего, так и внутреннего. В нее входят *гистология*, *сравнительная анатомия* и *эмбриология*.

Физиология изучает функцию животного и его органов (дыхания, выделения, питания, размножения и т. п.).

Экология занимается изучением соотношений животного с окружающей средой как неживой, так и живой, и, в частности, исследует многочисленные приспособления животного к определенному образу жизни.

Зоогеография изучает распределение животных в пространстве и в географических масштабах.

Палеонтология — научная дисциплина о вымерших организмах, ископаемые остатки которых находят в древних слоях земной коры.

Филогенетика — особая зоологическая дисциплина, исследующая историю происхождения животных, восстанавливающая пути эволюции и выясняющая родственные отношения между группами животных.

Приступая к изучению зоологии, следует прежде всего ознакомиться с основными понятиями систематики. Задача систематики заключается в построении естественной системы, отражающей процесс эволюции живых существ. При этом животные объединяются в группы (систематические категории) на основании общности их происхождения.

Основной систематической категорией (реально существующей) является *вид*. При классификации применяются и другие искусственно созданные систематические категории. Согласно бинарной номенклатуре Линнея каждое животное обозначается двумя латинскими словами. Первое слово — название рода — пишется впереди с большой буквы, за ним следует собственно видовое название, которое пи-

шется с маленькой буквы. Близкие *роды* объединяются в *семейство*, близкие семейства — в *отряд*, последние — в *класс*, а классы — в *тип*.

Типы — наиболее обширные группы животного мира. Каждый тип включает в себя разнообразных животных, объединенных сходным общим планом строения.

Изучая основы зоологии, мы рассмотрим 10 важнейших типов животного мира. В происхождении типов животных большое значение имеет эмбриологический метод; животные в своем развитии повторяют в краткой форме исторический путь развития вида. Все животные, развиваясь, проходят стадии з и г о т ы, однослойного зародыша, или б л а с т у л ы, и двухслойного зародыша, или г а с т р у л ы. Последняя представляет собой мешок, состоящий из двух слоев клеток (экто- и энтодермы). Внутренняя полость гаструлы — ее первичный кишечник — имеет отверстие, называемое бластопором, или первичным ртом зародыша. Судьба первичного рта во время дальнейшего развития неодинакова. У одних он становится ртом взрослого животного, у других зарастает или превращается в анальное отверстие, а рот возникает на противоположном конце тела.

По способу развития рта всех многоклеточных животных делят на **два ствола древа жизни**. Животные, у которых первичный рот зародыша становится ртом взрослой формы, относят к стволу *первичноротых* (рис. 3.1). Животные, рот которых воз-

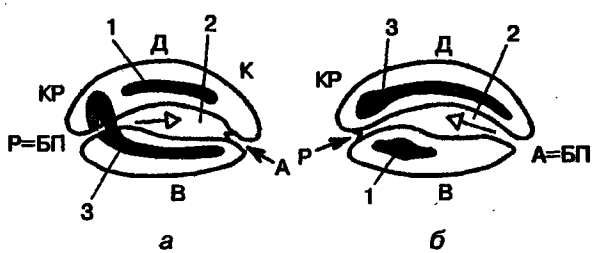


Рис. 3.1. Схема плана строения эмбрионов первичноротых (*а*) и вторичноротых (*б*):
А — анальное отверстие; БП — первичный рот; Р — рот;
К — каудальный конец; КР — краниальный конец;
В — вентральная сторона; Д — дорзальная сторона;
1 — сердце; *2* — кишка; *3* — центральная нервная система. Светлые стрелки указывают направление инвагинации первичной кишки; черные стрелки — направление вторичной инвагинации эктодермы

никает не из первичного рта, а развивается на противоположном конце тела, называются *вторичноротыми* (см. рис. 3.1).

Родословное древо животных происходит из типа простейших, от которых берут свое начало двухслойные — кишечнополостные и губки. В процессе прогрессивной эволюции родословное древо развивается и образует трехслойных животных, а из них — два самостоятельных ствола — первичноротые и вторичноротые (рис. 3.2).

ТИП ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

Основные признаки простейших

1. **Простейшие — одноклеточные животные.** Каждой особи присущи все основные жизненные функции: раздражимость, движение, размножение, обмен веществ с окружающей средой, приспособление к среде и т. д.

2. В клеточном теле простейших имеются **высокоспециализированные органоиды, выполняющие различные жизненные функции:**

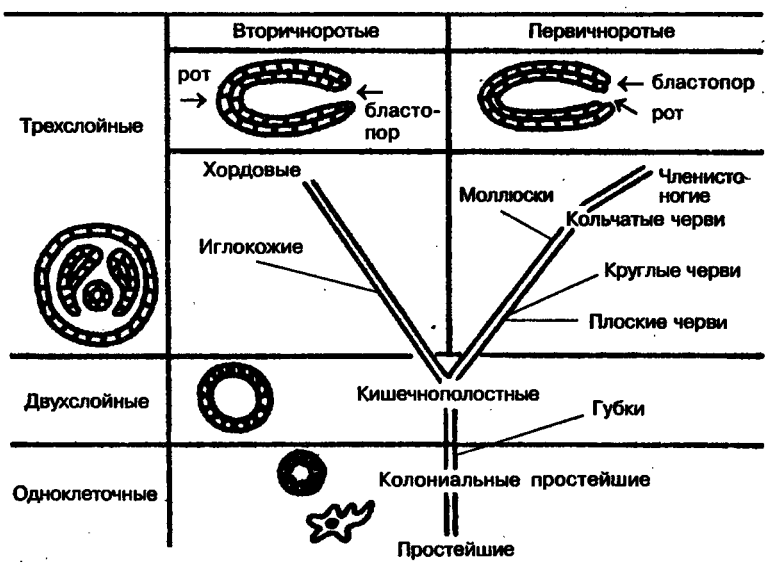


Рис. 3.2. Два ствола родословного древа животного мира

а) *органы движения* — ложноножки (псевдоподии), жгутики, многочисленные реснички:

б) *органы питания* — клеточный рот (цитостом), клеточная глотка (цитофаринкс), пищеварительные вакуоли и анальная пора (порошица);

в) *сократительные*, или пульсирующие, вакуоли, служащие для экскреции и регуляции осмотического давления внутри клетки простейшего;

г) сложно устроенная *система скелетных образований* — осевой скелет (аксостиль), радиальный скелет и раковина (имеется у некоторых одноклеточных).

д) *трихоцисты* — особые стрекательные образования, находящиеся в периферической зоне цитоплазмы одноклеточного животного и выполняющие функцию защиты.

3. **По способу питания** простейшие разделяются на две большие группы:

1) *миксотрофы*, имеющие в цитоплазме органоиды, содержащие хлорофилл, — хроматофоры. Обладают двумя видами питания, характерными как для животных, так и для растения;

2) *гетеротрофы*, к которым относятся паразитические формы, хищники и сапрофиты (питающиеся мертвыми органическими веществами).

4. **Форма тела** простейших постоянная (за счет полужесткой клеточной надмембранной оболочки *пелликулы*). Исключение составляют некоторые представители класса саркодовых (амебы), у которых нет специальных покровов.

5. **Бесполое размножение** одноклеточных происходит *делением* (при митозе), *шизогонией*, или множественным делением (при эндомитозе), *спорообразованием* (при мейозе).

6. **Половое размножение** одноклеточных сводится к слиянию двух генеративных ядер (при *конъюгации*), имеющих гаплоидный набор хромосом или двух гаплоидных клеток (при *гаметической копуляции*). При конъюгации между телами двух особей происходит обмен генетической информацией, а при гаметогонии все тело простейшего распадается на гаметы.

7. Простейшие при неполном разделении цитоплазмы формируют **колонии**, строение которых предвосхищает появление многоклеточных. Однако каждая клетка колонии сохраняет способность к размножению, и все клетки структурно и функционально одинаковы и не организованы в зародышевые листки.

8. Развитие простейших характеризуется особым для каждого представителя **циклом развития**, зависящего от способа их размножения и условий обитания.

Простейших, которых насчитывают более 70 тыс. видов, делят на четыре основных класса: **Жгутиковые, Саркодовые, Споровики** и **Инфузории**. Ниже описаны основные представители этих классов.

Класс 1. Жгутиковые (Flagellata)

Эвглена зеленая (Euglena viridis). Обычно встречается в загрязненной воде прудов и луж. Форма тела веретеновидная. Эвглена покрыта тонкой эластичной пелликулой. На переднем конце находится глотка, ведущая в округлый резервуар (рис. 3.3). Один направленный вперед жгутик отходит от стенки резервуара двумя сливающимися ветвями. При движении он как бы ввинчивается в воду и тащит за собой все тело эвглены.

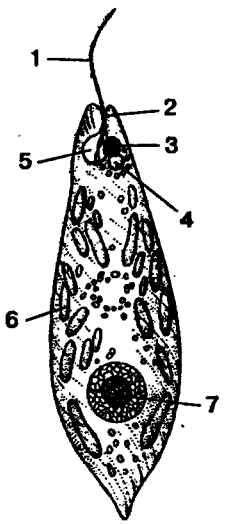


Рис. 3.3. Эвглена зеленая:

1, 2 — жгутик; *3* — стигма (светочувствительное пятнышко); *4* — выделительная (сократительная) вакуоль; *5* — резервуар сократительной вакуоли; *6* — хлоропласты; *7* — ядро

Около глотки расположено красное светочувствительное пятнышко — *стигма*. Обычно эвглена обладает положительным фототаксисом.

Около резервуара помещается пульсирующая вакуоль, несущая выделительную функцию. Она состоит из маленьких приводящих вакуолей, которые время от времени изливаются в центральную вакуоль, а та в свою очередь в сообщающийся с глоткой резервуар.

В задней части тела эвглены расположено пузырьковидное ядро. В цитоплазме находится большое количество зеленых хроматофоров. Эвглена зеленая принадлежит к миксотрофным организмам. Кроме того, в цитоплазме находятся зерна *парамила* — углевод, близкий к крахмалу, но не дающий под действием йода фиолетового окрашивания.

Размножение происходит с помощью продольного деления. Ядро делится митотически. Вслед за де-

лением ядра происходит деление цитоплазмы. Все органоиды, расположенные на переднем конце тела эвглены, и хроматофоры также начинают делиться. Полового размножения у эвглены не обнаружено.

В неблагоприятных условиях (например, высыхание лужи) эвглена может *инцистироваться*. Процесс инцистирования заключается в том, что она округляется и выделяет вокруг себя плотную оболочку, предохраняющую эвглену от высыхания и других неблагоприятных внешних условий. При смачивании оболочка разрушается, и эвглена вновь переходит к деятельному образу жизни.

Трипаносома африканская (Trypanosoma gambiense). Паразитическая форма (рис. 3.4). Вызывает сонную болезнь, серьезное и часто смертельное заболевание человека. Паразитирует в крови и иногда в лимфе. Трипаносома имеет жгутик, начинающийся от базального тельца, рядом с которым помещается ядроподобное образование — *блефаропласт*, или *кинетопласт*. Блефаропластом называется круглое или овальное тельце, содержащее ядерное вещество (хроматин) и расположенное около базального тельца жгутика. Жгутик проходит вдоль тела, соединяясь с ним тонким выростом цитоплазмы, получившей название *ундулирующей мембраны*, или перепонки. Этот вырост совершает волнообразные движения и служит дополнительным органоидом движения.

При трипаносомных заболеваниях развивается малокровие, исхудание и поражение нервной системы; часто появляется лихорадка и опухает селезенка. Резервуаром этих трипаносом служат антилопы, не страдающие от них, а переносчиком паразита — муха це-це, питающаяся кровью млекопитающих. В конечной стадии заболевания у больного нарастает сонливость за счет прогрессивного поражения нервной системы (отсюда название — сонная болезнь).

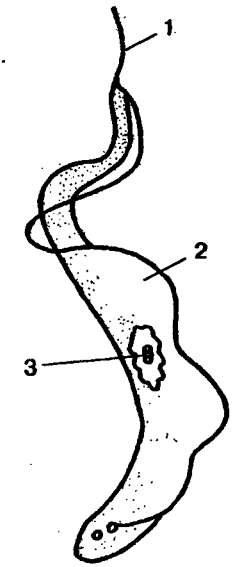


Рис. 3.4. Трипаносома:
1 — жгутик; *2* — ундулирующая мембрана; *3* — ядро

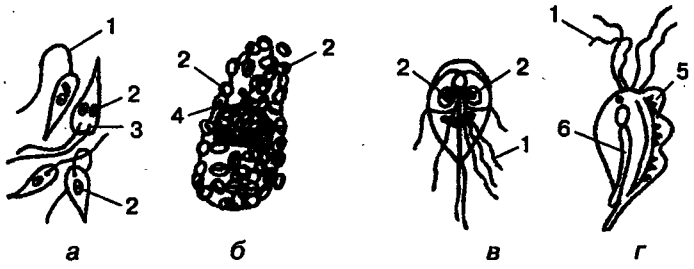


Рис. 3.5. Жгутиковые:
а — лейшмания; *б* — лейшмания внутри клеток; *в* — лямблия; *г* — трихомонада;
1 — жгутик; *2* — ядро; *3* — кинетопласт (базальное тельце); *4* — ядро пораженной клетки; *5* — ундулирующая мембрана; *6* — аксостиль

Лейшмания кожная (Leishmania tropica). Паразитическая форма (рис. 3.5). Вызывает кожное заболевание человека, образуя язвы (пендинская язва), которые медленно заживают, оставляя рубец.

Лейшмании имеют овальную заостренную с одного конца форму. Сбоку или в центре лежит крупное ядро. Перед ядром расположен палочковидный *блефаропласт*. От него отходит к периферии тонкая нить в отличие от трипаносом, у которых блефаропласт лежит позади ядра. Свободного жгутика у внутриклеточных лейшманий нет. Резервуаром служит человек и различные млекопитающие (собаки, шакалы). Переносчики лейшмании — москиты.

Лейшмания висцеральная (Leishmania donovani). Паразитическая форма, обитающая главным образом в эндотелии сосудов. В остальном (морфологически, резервуаром, переносчиками) возбудители кожного и висцерального лейшманиоза между собой не различаются.

Лямблия кишечная (Lamblia intestinalis). Паразитическая форма (см. рис. 3.5). Характерная особенность лямблии — наличие двусторонней симметрии. Тело грушевидной формы: передний конец расширен и закруглен, задний сужен и заострен. Имеет четыре пары жгутиков. По средней линии тела проходят начальные нити (аконемы) жгутиков. В цитоплазме лежат два крупных ядра. На вентральной поверхности тела находится углубление — *присасывательные диски*, с помощью которых паразит прикрепляется к клеткам. Вдоль всего тела проходит *аксостиль*, выдающийся свободным задним концом наружу.

Питаются лямблии растворенными веществами, накапливающимися в зоне пристеночного пищеварения, тем самым вызывая механическую блокаду процессам всасывания. Попадая в нижние отделы кишечника, образуют четырехъядерные цисты, которые являются инвазионной стадией.

Трихомонада уротенитальная (Trichomonas vaginalis). Паразитическая форма (см. рис. 3.5). Живет в мочеполовых путях взрослого человека. Грушевидное тело снабжено на переднем конце четырьмя жгутиками, из которых три свободных направлены вперед, четвертый — назад и связан с ундулирующей мембраной. Посредине вдоль всего тела проходит аксостиль, выдающийся свободным задним концом наружу. Вблизи ядра расположен цитостом; в цитоплазме находятся пищеварительные вакуоли. Размножение бесполое.

Вызывают воспалительные процессы затяжного характера.

Класс 2. Саркодовые (Sarcodina)

Амеба простая (Amoeba proteus) (рис. 3.6). Наиболее просто устроенное одноклеточное животное. Представляет собой неправильной формы голый протоплазматический комочек, который все время меняет свои очертания, так как псевдоподии постоянно вытягиваются и втягиваются на разных местах ее тела.

В протоплазме различают два слоя: *эктоплазму* — наружный, более светлый, и *эндоплазму* — внутренний зернистый. Благодаря движению протоплазмы все органоиды (ядро, пульсирующая вакуоль, пищеварительная вакуоль) передвигаются в цитоплазме животного. Размножение происходит только бесполым путем с помощью деления надвое (митоз). При наступлении неблагоприятных условий амеба может инцистироваться. В природе встречается на дне стоячих во-

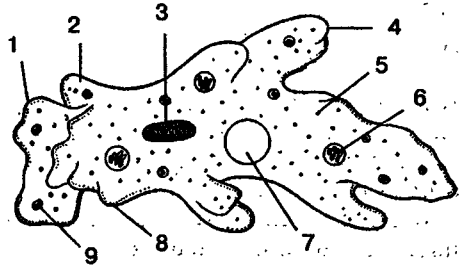


Рис. 3.6. Амеба:

1 — эктоплазма (плазмагель); *2* — эндоплазма (плазмазоль); *3* — ядро; *4* — псевдоподия; *5* — капля жира; *6* — пищеварительная вакуоль; *7* — сократительная вакуоль; *8* — плазмалемма; *9* — экскреторная гранула

доемов, в особенности в гниющих прудах и болотах, в которых есть много бактерий.

Амеба дизентерийная (Entamoeba histolytica). Патогенная форма — возбудитель амебиаза человека. Характерной для нее является резкая дифференцировка экто- и эндоплазмы.

У человека дизентерийная амеба паразитирует в четырех формах: *вегетативная малая*; *вегетативная крупная*; *тканевая форма*; *циста*.

В организм человека дизентерийная амеба попадает на стадии цисты. Заражение происходит через немытые овощи, фрукты, некипяченую воду. В кишечнике под воздействием ферментов оболочка цисты растворяется, и в просвет кишечника выходят малые вегетативные формы, которые живут в просвете толстой кишки. Для человека они непатогенны, т. е. питаются здесь бактериями и содержимым кишечника. После размножения вегетативные малые формы инцистируются и выводятся во внешнюю среду. Такой цикл развития у человека обозначается как цистоносительство.

Возникновение амебиаза (поражение толстой кишки) требует двух основных условий:

а) ослабление иммунной системы организма;

б) нарушение кишечной микрофлоры.

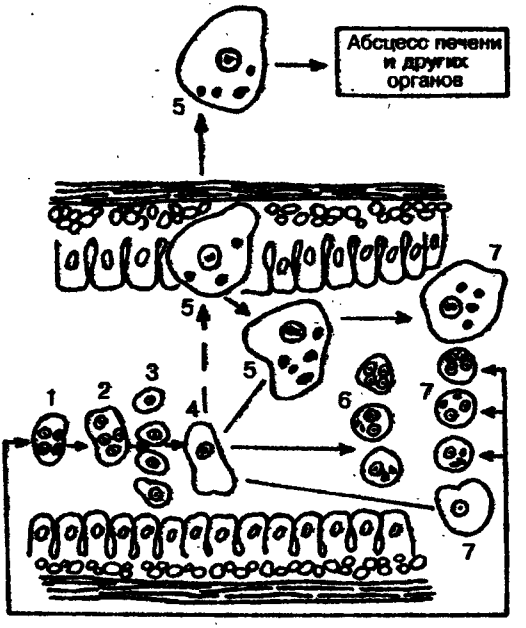
В этих условиях малая вегетативная форма превращается в крупную, т. е. дизентерийная амеба увеличивается в размерах и приобретает способность выделять *протеолитические ферменты*. С помощью этих ферментов крупная вегетативная форма разрушает кишечный эпителий, проникает в толщу стенки кишечника, вызывая образование язв. При изъязвлении кишечника разрушаются кровеносные сосуды, у таких больных наблюдается кровавый понос. Более того, амебы могут заноситься в ток крови и попадать в печень, головной мозг, селезенку и вызывать гнойные очаги.

При затихании патологического процесса в кишечнике больного большая вегетативная форма попадает вновь в просвет кишечника и превращается в малую форму, способную образовывать цисты (рис. 3.7). Диагностика амебиаза основывается не только на клинических данных, но и на лабораторно-копрологических. В мазке фекалий при болезни обнаруживаются крупные вегетативные формы с заглоченными эритроцитами или четырехъядерные цисты.

Раковинные амебы: арцелла (Arcella) и диффлюгия (Difflugia) (рис. 3.8). Как и амеба простая, передвигаются и принимают пищу с помощью псевдоподий. Но их протоплазматическое тело заключено в прозрачную роговую рако-

Рис. 3.7. Схема жизненного цикла дизентерийной амебы:

1 — четырехъядерная циста; *2* — выход амебы из цисты; *3, 4* — малая вегетативная форма; *5* — тканевая форма (эритрофаг); *6* — цисты в кишечнике; *7* — формы, встречающиеся в кровянисто-слизистых выделениях кишечника



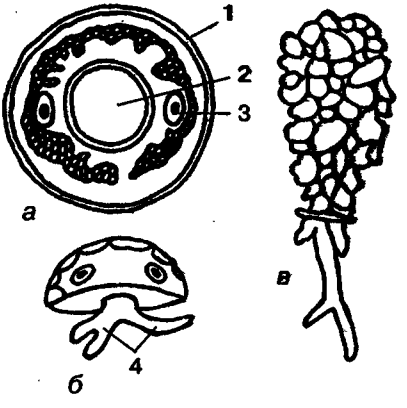


Рис. 3.8. Арцелла:
а — вид сверху;
б — вид сбоку;
в — диффлюгия:
1 — раковина; *2* — устье; *3* — ядро; *4* — псевдоподии

вину, которая имеет блюдцеобразную форму, как у арцеллы, или форму округлого мешочка, как у диффлюгии. На вогнутой стороне находится округлое отверстие — устье, с помощью которого полость раковины сообщается с наружной средой. В силу малой прозрачности раковины пищеварительные, сократительные вакуоли и ядро лучше можно рассмотреть на специально окрашенных препаратах. Тело рако-

винных амеб прикреплено к внутренней стенке раковины посредством небольших плазматических выростов.

Фораминиферы — придонные, реже плавающие морские животные, обладающие известковой раковиной различного строения (рис. 3.9). В отличие от раковинных амеб имеют раковину, состоящую не из одной, а целого ряда соединенных друг с другом камер, возникающих по мере роста животного. Устье расположено на последней камере.

Радиолярии — морские планктонные организмы, обладающие скелетом из кремнезема или сернокислого стронция, чрезвычайно разнообразного и сложного строения (см. рис. 3.9). Скелеты отмерших радиолярий образуют илы, из которых, в свою очередь, образуются осадочные породы, называемые *горной мукой*, или *трепелом*.

В теле радиолярий можно различить два слоя — внутренний (внутрикапсулярную плазму) и наружный (внекапсулярную плазму). Они разграничены внутренним скелетом — центральной капсулой, отделяющей эндоплазму от периферической внекапсулярной эктоплазмы. В эндоплазме лежит

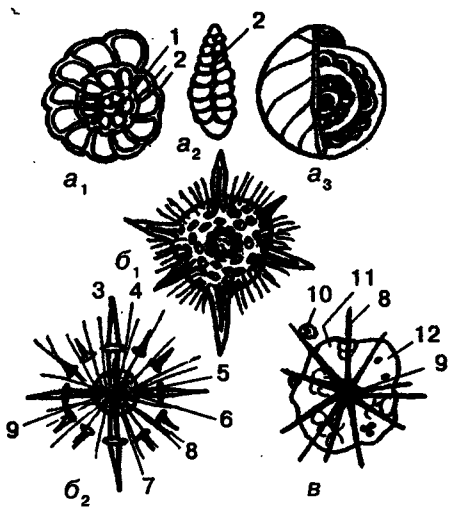


Рис. 3.9. Корненожки:
$а_1$, $а_2$, $а_3$ — фораминиферы; $б_1$, $б_2$ — радиолярии; *в* — солнечник:
1 — зародышевая камера; *2* — поры; *3* — радиальные иглы скелета; *4—6* — решетчатые скелетные шары; *7* — центральная капсула; *8* — аксоподии; *9* — ядро; *10* — пищеварительная частица; *11* — сократительная вакуоль; *12* — пищеварительная вакуоль

одно или несколько ядер. Псевдоподии имеют вид тонких нитей, отходящих от тела по радиусам.

Солнечники — шаровидные амебы с отходящими во все стороны, подобно лучам, псевдоподиями (см. рис. 3.9). Псевдоподии имеют постоянную игольчатую форму благодаря присутствию в них плотной скелетной нити; такие псевдоподии называются *аксоподиями*. У некоторых солнечников имеется скелет, составленный из радиально расположенных кремнеземных палочек.

Цитоплазма разделена на более плотную мелкозернистую эндоплазму, в которой находится ядро, и вакуолизированную эктоплазму с пульсирующими вакуолями.

Довольно часто солнечники образуют колонии из 10—20 индивидуумов.

Класс 3. Споровики (Sporozoa)

Класс споровиков охватывает паразитических простейших, которые во время своего цикла развития образуют *особые стадии размножения*, состоящие из зародыша (зиготы), делящегося мейозом с образованием споры. У споровиков нет ни рта, ни глотки, и они питаются осмотически.

Плазмодиум малярии (Plasmodium vivax). Паразит вызывает трехдневную малярию, т. е. приступ малярии у человека (резкое повышение температуры до 40—41°С) повторяется один раз в три дня. Это связано с тем, что на определенных стадиях развития плазмодий размножается в эритроцитах и повышение температуры совпадает с разрушением эритроцитов и выходом в кровяное русло самих паразитов и их токсинов.

Цикл развития малярийного плазмодия можно разделить на три стадии (рис. 3.10).

1. *Шизогония* (множественное деление). Эта часть цикла проходит в организме человека и связана с бесполым размножением. Человек в этом случае является промежуточным хозяином.

Малярия переносится от человека к человеку только комарами различных видов анофелес. Во время укуса комара, зараженного плазмодием, серповидные спорозоиты попадают в кровяное русло человека и активно внедряются сначала в клетки печени (гепатоциты) или в клетки стенок кровеносных сосудов. Здесь они живут и размножаются множественным делением некоторое время (предэритроцитарная, или тканевая, шизогония), и только потом вне-

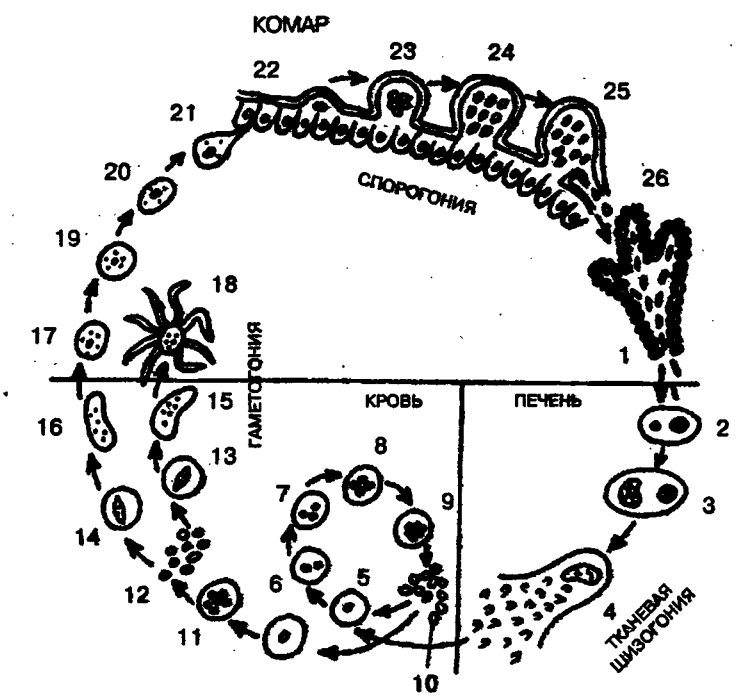


Рис. 3.10. Жизненный цикл малярийного плазмодия:

1 **— выход спорозоитов;** ***2—4*** **— шизогония в клетках печени;** ***5—10*** **— шизогония в эритроцитах;** ***11*** **— образование гаметоцитов;** ***12—18*** **— гаметогония;** ***17*** **— женская гамета;** ***18*** **— образование микрогамет;** ***19*** **— оплодотворение;** ***20*** **— зигота;** ***21*** **— ооокинета;** ***22—24*** **— развитие ооцисты;** ***25*** **— разрыв зрелой цисты и выход спорозоитов;** ***26*** **— спорозоиты в слюнной железе**

дряются в эритроциты, где проходят эритроцитарный цикл шизогонии.

Тканевая шизогония: спорозоит → тканевый трофозоит (растущая клетка) → тканевый шизонт (шизогония на стадии ядерного деления эндомитозом) → тканевые мерозоиты (стадия цитоплазматического расщепления шизонта на отдельные клетки). В результате тканевой шизогонии до 50 тыс. тканевых мерозоитов выходят в плазму крови и внедряются в эритроциты.

Эритроцитарная шизогония: тканевый мерозоит → трофозоит → шизонт → мерозоиты. Этот процесс множественного деления проходит в эритроците, где плаз-

модий питается за счет пигмента и части цитоплазмы кровяной клетки. Одновременно с образованием мерозоитов эритроцит разрывается, мерозоиты выходят в кровь, проникают в новые эритроциты, и эритроцитарный цикл шизогонии начинается сначала.

2. *Гаметогония*. После целого ряда следующих друг за другом шизогоний часть мерозоитов могут развиваться в новую стадию паразита — гаметоциты. Эта часть цикла начинается в организме промежуточного хозяина (человека) и заканчивается в организме (желудке) окончательного хозяина — комара (анофелеса), куда гаметоциты попадают вместе с насосанной кровью.

Зрелые гаметоциты в желудке комара покидают эритроциты в виде макро- и микрогамет (женских и мужских). Причем из одного макрогаметоцита образуется одна макрогамета, а из одного микрогаметоцита — несколько (4—8) микрогамет со жгутиками в результате митотического деления материнской клетки. Заканчивается гаметогония оплодотворением и образованием диплоидной клетки — зиготы.

3. *Спорогония*. Эта часть цикла малярийного плазмодия проходит в организме окончательного хозяина. Оплодотворенная макрогамета через несколько часов, находясь в кишечнике комара, принимает веретеновидную форму.

Эта стадия называется оокинетой. Активно двигаясь, оокинеты проталкиваются между эпителиальными клетками, и дальнейшее ее развитие происходит в эластично-мышечной оболочке кишечника комара. Здесь оокинета делится мейозом с образованием четырех спор. Споры округляются и «одеваются» эластичной капсулой. Эта стадия развития носит название ооцисты. Ооциста растет и делится митозом на несколько тысяч спорозоитов. После образования спорозоитов спороциста лопается, серповидные подвижные спорозоиты выходят в полость тела комара и собираются в слюнных железах. Когда комар кусает человека, вместе с его слюной в кровь попадают спорозоиты. Цикл повторяется.

Грегарина (Coryceila armata). Паразит беспозвоночных животных. Самые крупные из споровиков могут достигать нескольких миллиметров в длину. Удлиненное тело с одним ядром расчленяется на три участка: *дейтомерит* — задний, заключающий ядро, средний — *протомерит* и передний — *эпимерит*; последний часто снабжен зубчиками или крючочками, служащими для прикрепления грегарин к клеткам кишечника (рис. 3.11).

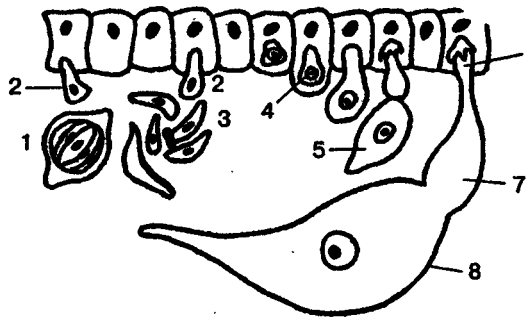


Рис. 3.11. Схема развития грегарин:

1 — споры; *2* — внедрение спорозоита в эпителиальную клетку; *3* — спорозоиты, выпавшие из раскрывшейся споры; *4—5* — развитие спорозоита в грегарину; *7* — протомерит; *8* — дейтомерит

Эймерия (Eimeria stiedae). Паразит относится к отряду кокцидии преимущественно позвоночных животных, в частности кролика. Паразитирует в эпителиальных клетках кишечника.

Токсоплазма (Toxoplasma gondii) — возбудитель токсоплазмоза человека, грызунов и других видов млекопитающих, а также птиц. Способен поражать самые разнообразные ткани и клетки своих хозяев.

Жизненный цикл паразита состоит из двух фаз: кишечной и тканевой.

Если в цикле развития принимают участие промежуточные хозяева, хотя их участие и необязательно, то у них наблюдается только тканевая фаза.

Кишечная фаза цикла развития токсоплазмы наблюдается у представителей семейства кошачьих — окончательных хозяев паразита. Эту фазу можно подразделить также на три части: шизогония, гаметогония и спорогония (рис. 3.12).

Шизогония. Эта часть цикла начинается заражением кошачьих. Заражение происходит перорально (через рот) либо спороцистами, попадающими в кишечник из внешней среды с пылью или загрязненной пищей, либо тканевыми цистами, образовавшимися в клетках промежуточного хозяина и попадающими в кишечник окончательного, при поедании инцистированных животных (чаще всего грызунов). Попав в кишечник кошки, из спороцисты выходят спорозоиты, а из цисты — цистозоиты, строение которых идентично спорозоитам, но цистозоиты являются медленно размножающимися формами.

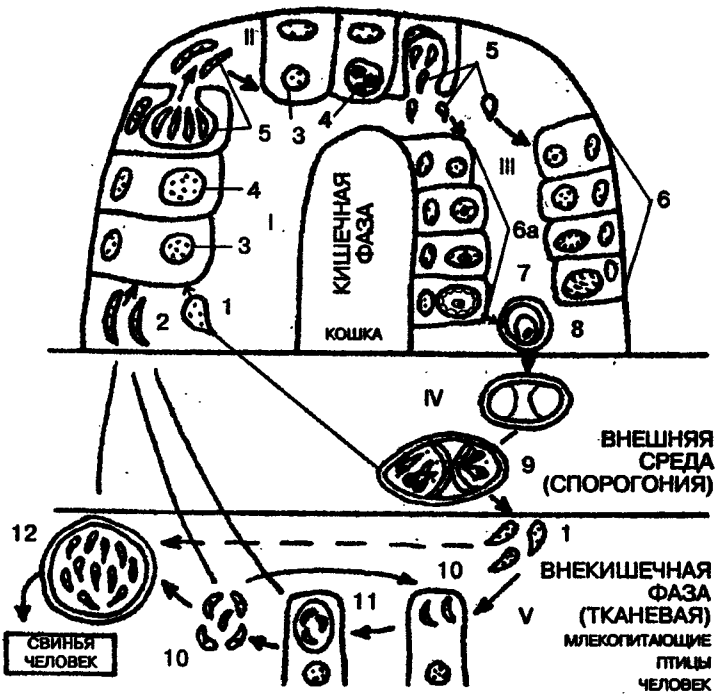


Рис. 3.12. Жизненный цикл токсоплазмы:

I — первое поколение шизогонии в клетках кишечника основного хозяина; II — второе поколение шизогонии; III — гаметогония; IV — спорогония; V — внекишечная фаза в организме промежуточных хозяев:

1 — спорозоиты; *2* — хидозонты и цитозонты; *3* — молодой шизонт; *4* — растущий шизонт; *5* — шизонт, распавшийся на мерозонты; *6* — развитие микрогамет; *6а* — развитие макрогаметы; *7* — микрогаметы; *8* — незрелая ооциста; *9* — зрелая ооциста; *10* — эндозонты; *11* — псевдоциста; *12* — тканевая циста с тысячами цистозонтов

Проникнув в клетки эпителия кишечника, спорозоиты (или цистозоиты) начинают размножаться путем шизогонии. В результате бесполого размножения из одного шизонта образуется от 4 до 30 мерозоитов. В кишечнике кошачьих токсоплазмы проходят несколько последовательных шизогоний, после чего мерозоиты дают начало половой стадии развития паразита.

Гаметогония. Начинается гаметогония образованием микро- и макрогаметоцитов. Макрогаметоциты созревают до макрогамет, находясь в эпителиальной клетке, а мик-

рогаметоциты делятся митозом с образованием микрогамет в виде полумесяца с острыми концами, у одного из которых имеется пара жгутиков. Разрушив эпителиальную клетку, микрогаметы попадают в просвет кишечника и перемещаются к макрогамете. Слияние макро- и микрогамет происходит в клетке эпителия, в результате чего образуется зигота, которая формирует плотную оболочку и превращается в ооцисту. Некоторое время ооцисты остаются в клетках эпителия, но затем выпадают в просвет кишечника, и токсоплазма вступает в следующий этап развития — спорогонию.

Спорогония. Оказавшись во внешней среде через несколько дней внутри ооцисты, митозом образуются две спорогональные клетки, которые вступают в мейотическое деление. В результате формируются две спороцисты с четырьмя бананообразными спорозоитами в каждой. Ооцисты со спорозоитами являются инвазионными стадиями паразита как для окончательного хозяина (кошачьих), так и для промежуточных хозяев, в том числе и для человека. В условиях влажной среды в ооцистах спорозоиты сохраняются инвазионными до двух лет.

Тканевая фаза цикла токсоплазмы начинается при попадании в кишечник промежуточного хозяина (человека или других млекопитающих, а также птиц) либо ооцисты со спорозоитами, либо цисты (с цистозоитами) с тканями инвазированных животных при поедании их. В тонком отделе кишечника под влиянием ферментов из ооцист высвобождаются спорозоиты либо из цист цистозоиты, которые проникают в эпителиальные клетки слизистой кишечника.

Здесь происходит бесполое размножение путем эндодиогении (образование из одной материнской двух дочерних клеток). Дочерние клетки получили название эндозоитов. Размножаясь, они разрушают эпителиальную клетку и, рассеиваясь, активно внедряются в соседние клетки. Так в тонкой кишке хозяина образуются изъязвления слизистой оболочки. Здесь эндозоиты могут попасть в кровеносные и лимфатические сосуды и далее в различные ткани, в том числе в лимфатические узлы, спинномозговую жидкость и клетки мозга, ткани плаценты и т. д.

Попав в клетки различных органов животного или человека, эндозоиты начинают размножаться, и их скопление локализуется непосредственно в цитоплазме или в цитоплазматических вакуолях. Клетки хозяина вокруг таких скоплений начинают образовывать нежную оболочку, получившую название псевдоциста. Если токсоплазмоз

приобретает затяжной характер, эндозоиты в псевдоцисте переходят в новую стадию — из них формируются цистозоиты, которые принимают участие в формировании внутренней оболочки, непроницаемой для антител, — образуется истинная тканевая циста.

Таким образом, из описанного жизненного цикла токсоплазмы следует, что промежуточные хозяева являются носителями вегетативных (тканевых) стадий паразита, какими являются эндозоиты и цистозоиты.

Класс 4. Ресничные инфузории (Ciliata)

Инфузории покрыты ресничками в течение всей своей жизни. Питаются они через цитостом или осмотически. Размножение происходит с помощью поперечного деления. Время от времени бесполое размножение чередуется с процессом конъюгации.

Большинство видов инфузорий обитает в пресной воде. Особенно многочисленны они в мелких водоемах. Имеются и паразитические формы.

Инфузория туфелька (Paramaecium caudatum). Свободноподвижущаяся инфузория. Ее цитоплазма богата сложными органоидами, выполняющими специфические функции (рис. 3.13). Инфузории характеризуются высоким уровнем протоплазматической дифференцировки. Вся клетка покрыта тонкой и гибкой *пелликулой*. Под пелликулой располагается прозрачный слой плотной *эктоплазмы*. В ней находятся *кинетосомы* — базальные тельца ресничек, связанные с комплексом *фибрилл*, которые регулируют работу ресничек.

На границе эктоплазмы и зернистой эндоплазмы расположены продольные тяжи *микрофибрилл* (мионем). При их сокращении меняется форма тела туфельки, и это позволяет ей проникать в узкие щели.

По краю тела в эктоплазме видны мелкие колбообразные структуры — *трихоцисты*. При действии раздражителя через отверстия в пелликуле они выбрасывают тонкие остроконечные нити, поражающие добычу (бактерии и другие мелкие организмы).

На поверхности тела туфельки, ближе к ее переднему концу, находится постоянное углубление — околоротовая воронка (*перистом*). Сужаясь, она переходит в глотку (*цитофаринкс*), а та заканчивается обнаженным участком эндоплазмы (т. е. без пелликулы) — клеточным ртом (*цитосто-*

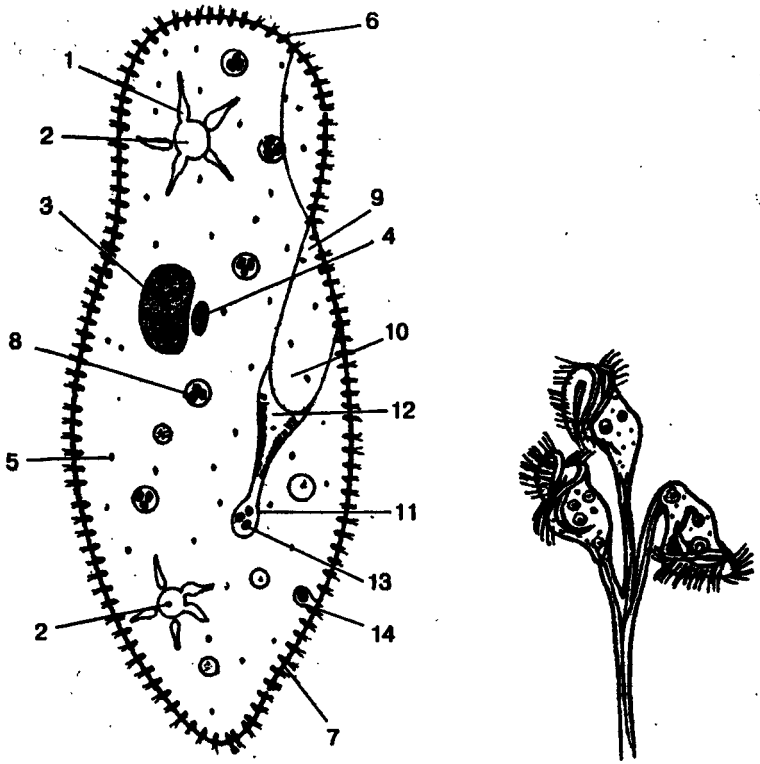


Рис. 3.13. Инфузории:
а — инфузория туфелька; *б* — инфузория трубач:

1 — радиальные канальцы; *2* — сократительная вакуоль; *3* — макронуклеус; *4* — микронуклеус; *5* — эндоплазма; *6* — реснички; *7* — трихоцисты; *8* — пищеварительная вакуоль; *9* — перистом (околоротовое поле); *10* — вестибулюм (ротовая воронка); *11* — цитостом (клеточный рот); *12* — цитофаринкс; *13* — образующаяся пищеварительная вакуоль; *14* — порошица (клеточный анус); *15* — околоротовая зона мембранелл; *16* — ундулирующая мембрана; *17* — цирры; *18* — околоротовая ресничная спираль; *19* — губа перистома; *20* — выводной проток сократительной вакуоли; *21* — мионемы

мом). Реснички околоротовой воронки загоняют в глотку вместе с потоком воды бактерии и другие взвешенные частицы. Далее ресничный аппарат глотки направляет эти пищевые частицы в цитостом. В эндоплазме вокруг капелек воды, содержащих пищевые частицы, формируются пище-

варительные вакуоли, где пищевые частицы переваривают-ся. Непереваренные остатки выходят через *порошицу* (анальная пора) наружу благодаря активному процессу, на-зываемому экзоцитозом.

В передней и задней трети туфельки расположены две *со-кратительные вакуоли*. Вокруг каждой сократительной вакуоли располагается несколько *радиальных каналов*, в которые поступает вода из цитоплазмы. Периодически радиальные каналы опорожняются в *центральную вакуоль*, а та осуще-ствляет выведение воды в окружающую среду.

Несколько дорзальнее глотки в центре инфузории нахо-дятся два ядра: макро- и микронуклеус. *Микронуклеус* дип-лоиден и регулирует процесс размножения. *Макронуклеус* полиплоиден и контролирует обменные процессы и процес-сы дифференцировки.

Для большинства инфузорий характерно бесполое размно-жение путем поперечного деления тела надвое. При этом мак-ронуклеус делится амитотически, а микронуклеус — митозом. При недостатке пищи инфузории переходят к конъюгации.

Схематично процесс конъюгации изображен на рис. 3.14, *а*.

1. Две совместимые особи (*конъюганты*) прикрепляются друг к другу перистомиальными областями.

2. Пелликула разрушается, и между конъюгантами обра-зуется *цитоплазматический мостик*. В прикрепленном со-стоянии инфузории могут находиться несколько часов. Про-исходит дезинтеграция макронуклеусов. Микронуклеусы делятся митотически, образуя по четыре дочерних микро-нуклеуса.

3. Три микронуклеуса разрушаются и исчезают. Какие именно должны исчезнуть, а какой остаться, определяется его положением в цитоплазме.

4. Оставшееся ядро в каждом из конъюгантов делится митотически, давая начало двум одинаковым ядрам-про-нуклеусам. Одно из них остается на прежнем месте (женское ядро), тогда как другое (мужское ядро) по цитоплазматиче-скому мостику перемещается в клетку партнера.

5. Мужское и женское ядра сливаются, образуя одно ядро — *синкарион*. Так происходит обмен генетической информацией.

6. Конъюганты расходятся (теперь мы будем называть их экс-конъюгантами). Синкарион делится митотически, давая начало восьми ядрам.

7. Из этих ядер четыре становятся макронуклеусами, а че-тыре — микронуклеусами. Затем три микронуклеуса разруша-ются.

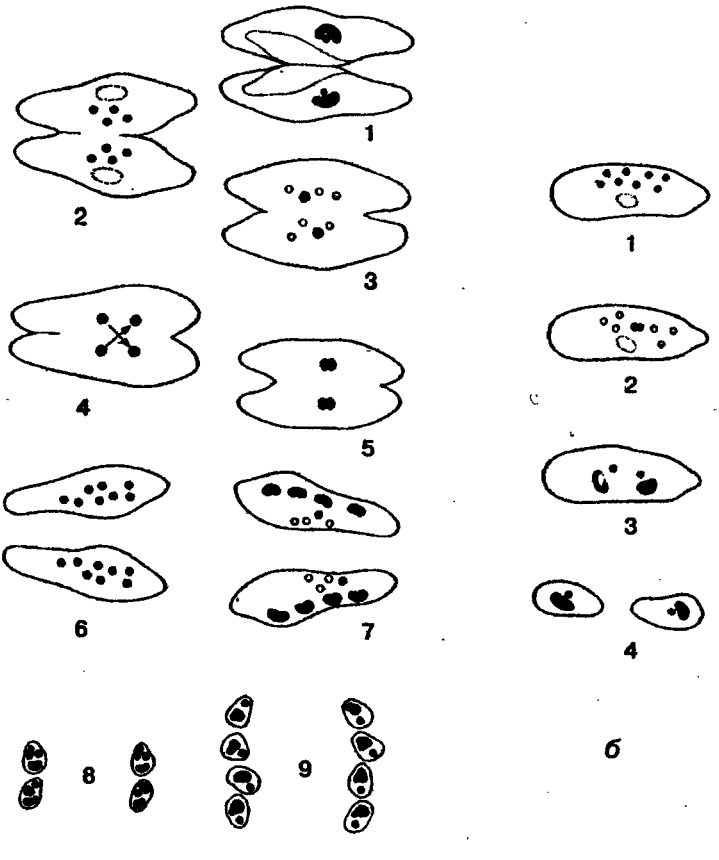


Рис. 3.14. Схема конъюгации инфузории:
а — конъюгация; б — аутогамия

8. Каждый из экс-конъюгантов делится надвое. При этом макронуклеусы расходятся попарно в каждую клетку, а микронуклеус делится митотически.

9. Затем следует второе деление клетки надвое, сопровождающееся расхождением макронуклеусов по одному и митотическим делением микронуклеуса. Таким образом, каждый экс-конъюгант дает начало четырем дочерним инфузориям. Но при длительном бесполом размножении, когда макронуклеус делится амитотически и хромосомы произвольно распределяют-

ся между дочерними особями, жизнедеятельность инфузорий может нарушаться, может наступать *«депрессия»*. Процесс, направленный на ликвидацию этих последствий и сходный с половым процессом, получил название *аутогамия* (рис. 3.14, *б*). Он приводит к образованию нового макронуклеуса, содержащего полный набор хромосом, и повторяется через 3—4 нед. Это своего рода процесс самооплодотворения, происходящий в одной клетке, и его можно проследить на рис. 3.14, *б*.

1. Микронуклеус делится, образуя восемь гаплоидных ядер; шесть из них разрушаются. Макронуклеус также разрушается.

2. Два оставшихся ядра, сливаясь, образуют синкарион.

3. Синкарион дважды делится, и из четырех образовавшихся ядер два становятся макронуклеусами, а два других — микронуклеусами.

4. Затем следует деление инфузории надвое. Теперь макронуклеусы у дочерних инфузорий имеют нормальный набор хромосом.

Инфузория трубач (Stentor polymorphus). Имеет своеобразную форму тела (см. рис. 3.13). Узким задним концом трубач прикрепляется к субстрату, выпуская короткие пальцеобразные выросты (*псевдоподии*). Передний конец, расширенный в виде раструба, занят слегка вогнутым *перистомальным полем*. Все тело трубача и перистомальное поле покрыты рядами мелких *ресничек*. Наружный край перистомального поля несет пластинки-мембранеллы, образованные за счет слияния ряда ресничек.

У переднего конца тела трубача расположена *сократительная вакуоль*, к которой подходят *два приводящих канала*. Длинный макронуклеус в виде четок тянется вдоль тела. Несколько микронуклеусов разбросаны вокруг макронуклеуса. Иногда в теле трубача можно отыскать зеленые включения — *симбиотические водоросли*.

Сувойка (Vorticella nebulifera). Сувойки живут в пресных водоемах, прикрепляясь к листьям водной растительности (ряске, элодее), к телу пресноводных рачков и раковинам моллюсков. Животные одиночные, но обычно держатся группами. К субстрату сувойки прикрепляются с помощью отводящего от заднего конца тела длинного тонкого стебелька, который время от времени резко сокращается, скручиваясь спирально (рис. 3.15).

Вокруг переднего расширенного конца тела, где расположен *перистом*, можно видеть два венчика крупных *ресничек*, из которых один несколько отгибается наружу, а другой направ-

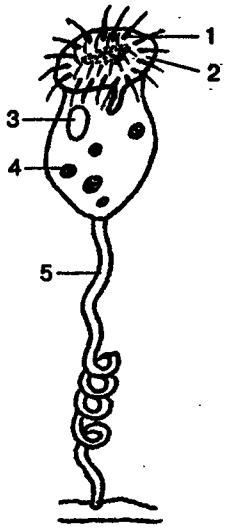


Рис. 3.15. Сувойка:
1 — венчик ресничек; *2* — край перистома; *3* — сократительная вакуоль; *4* — пищеварительная вакуоль; *5* — стебелек

лен вверх. Колебание ресничек создает ток воды, подгоняющий пищу к *глотке*. В теле сувойки можно рассмотреть *пищеварительные вакуоли* и довольно крупную *сократительную вакуоль*, а также *макронуклеус* подковообразной формы.

ТИП ГУБКИ (PORIFERA, или SPONGIA)

Основные признаки губок

1. Двухслойные животные. Общей характерной симметрии нет даже у видов, форма которых может зависеть от локальной экологии.

2. Многоклеточные, но с небольшим числом типов клеток. Наличие нервной системы под вопросом.

3. Характерны **хоаноциты** — жгутиковые воротничковые клетки. Губки — единственная группа многоклеточных организмов, у которых встречаются такие клетки, схожие только с одноклеточными воротничковыми жгутиковыми организмами. Хоаноциты обеспечивают циркуляцию воды и питание.

4. Губки, по строению схожие с бокалом, образуют наиболее примитивный тип — **аскон**; если они состоят как бы из концентрических рядов сросшихся асконов, то это — **сикон**; если тело губки пронизано многочисленными трубчатыми, местами ветвящимися каналами — это **лейкон** (рис. 3.16).

Между тремя описанными типами существуют переходы.

5. Мезоглея содержит клетки — **амебоциты** (археоциты), имеющие недифференцированный характер и способные превращаться в клетки-скелетообразователи, женские и мужские гаметы, сократительные и пигментные клетки. Скопление этих клеток образует почки, возникающие то на поверхности, то внутри тела. Из этих почек развиваются новые губки.

6. Имеют **сложный скелет** либо из известковых или кремнеземных спикул, либо из белковых (коллагеновых) волокон, либо из элементов обоих типов.

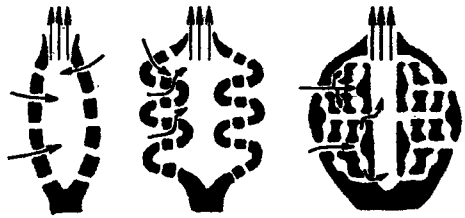


Рис. 3.16. Различные типы складчатости стенок тела у губок:
а — асконоидный; *б* — сиконоидный; *в* — лейконоидный

7. Настоящая полость тела или кишка отсутствует. Клетки располагаются вокруг водяных камер или каналов разной степени сложности и сообщающихся с внешней средой порами.

8. Питание фильтрационное. Пищеварение внутриклеточное. Газообмен происходит путем диффузии.

9. Размножение половое или бесполое. Известна раздельнополость, но обычен **гермафродитизм**. Вегетативно губки размножаются посредством **геммул** — скопления недифференцированных клеток, окруженных защитной оболочкой. Весной из геммул развивается новая губка.

При половом размножении после оплодотворения из зиготы развивается личинка — **паренхимула**, которая выходит из материнского организма, оседает на дно и дает начало новой особи.

К наиболее распространенным представителям губок относятся:

Известковая губка Сикон (Sycon);
Кремневая губка Геодия (Geodia);
Озерная бодяга (Spongilla lacustris);
Роговая туалетная губка (Euspongia officinalis).

Все губки исключительно водные (в основном морские формы).

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (COELENTERATA)

Основные признаки кишечнополостных

1. Двухслойные животные. Имеют радиальную симметрию тела со щупальцами, окружающими рот, на одном из концов тела.

2. Есть **внутренняя пищеварительная** (гастроваскулярная) **полость**, сообщающаяся с внешней средой только ротовым отверстием.

3. Стенка тела образована двумя слоями: **эктодермой** и **энтодермой**, состоящими из разного числа типов клеток. Между этими слоями находится студенистая ткань, бедная клетками, — **мезоглея**.

4. Нервная система **диффузного характера**.

5. **Пищеварение двойное**: полостное и клеточное.

6. Газообмен происходит за счет диффузии.

7. Имеют клетки со **стрекательными органеллами**, не встречающимися больше ни в одной из групп многоклеточных.

8. Размножение бесполое и половое; последнее часто включает формирование почти билатерально симметричной, покрытой ресничками личинки — **планулы**.

9. Только водные формы, большинство — морские.

К кишечнополостным относятся два подтипа: стрекающие и гребневики.

Подтип 1. Стрекающие (Cnidaria)

Делятся на три класса: гидроидные, сцифоидные и коралловые полипы.

Класс 1. Гидроидные (Hydrozoa). Это кишечнополостные с наиболее выраженным двухслойным строением. Скелет, если имеется, выделяется эктодермой наружу в виде кутикулы, иногда пропитывающейся известью.

Отряд 1. Гидроиды (Hydroida). Являются почти всегда колониальными животными. Колонии возникают вследствие размножения почкованием, и отдельные составляющие колонию члены телесно сращены друг с другом. Например, **гидроид Корине** (рис. 3.17).

На колониях возникают медузы путем почкования. Они отделяются от колонии, и свободно плавают. В теле медузы развиваются половые продукты — яйца или спермии. Оплодотворение происходит в воде, а из оплодотворенного яйца развивается полип, дающий начало новой колонии. Такой тип чередования поколений называется метагенезом (полип — медузы — зигота — личинка планула — полип). Свободноживущие медузы у гидроидов развиваются не всегда. У некоторых медузы остаются на всю свою жизнь прикрепленными к колонии и не могут вести свободного образа жизни. Такие сидячие медузы называются *медузоидами*.

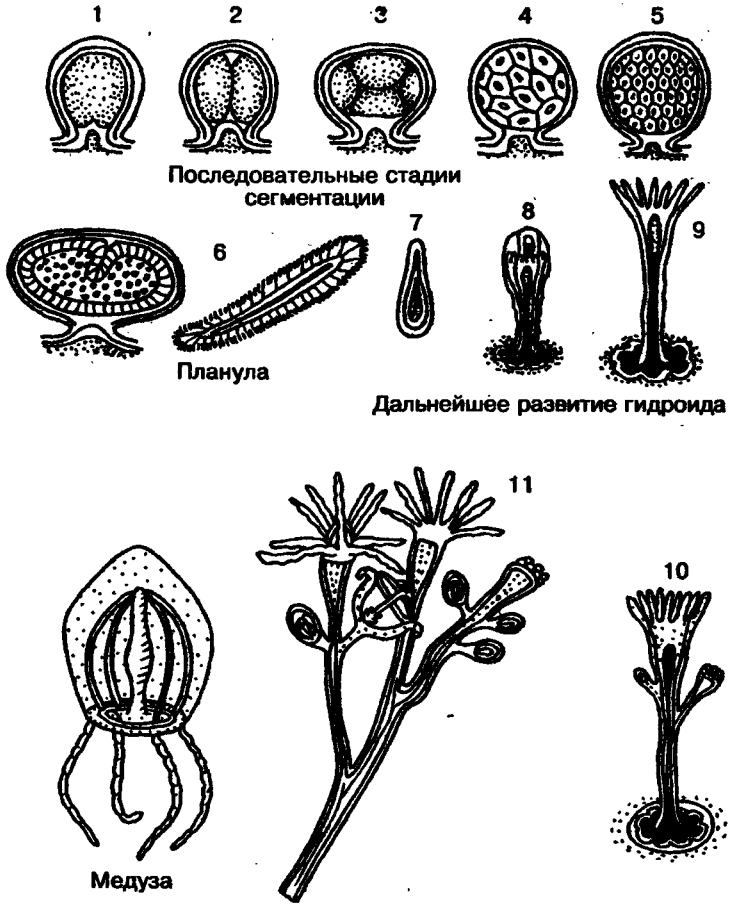


Рис. 3.17. Схема развития гидроидного полипа:

1 — яйцо; *2—4* — стадии дробления; *5* — стадия бластулы; *6* — стадия гаструлы; *7—9* — превращение личинки (планулы) в полип; *10* — почкование полипа; *11* — часть взрослой колонии и образование гидромедузы

Отряд 2. Гидры (Hydrida). Это одиночные полипы, в стенке тела которых образуются половые продукты. Медузы в чередовании поколений отсутствуют. Пресноводны. Представитель — **стебельчатая гидра (Hydra oligactis).**

Отряд 3. Трахилины (Trachylina). Это медузы, не имеющие полипного поколения, а следовательно и чередования поколений. Представитель — **медуза крестовка (Goniomenus sp.),** на-

званная так из-за крестообразного расположения гонад (рис. 3.18).

Отряд 4. Сифонофоры (Siphonophora). Весьма своеобразные свободноплавающие гидроидные (рис. 3.19). Их считают высокоспециализированными колониальными организмами. Представители: **португальский кораблик (Siphonophora physalia); парусник (Siphonophora velella).**

Класс 2. Сцифоидные (Scyphozoa). Данные кишечнополостные являются свободноживущими медузами, но отличаются от медуз предыдущего класса более значительной величиной тела и разделением пищеварительной системы на два отдела — глотку и желудок, имеющий четыре раздельные камеры. Наиболее известный представитель — **Аурелия (Aurelia aurita).**

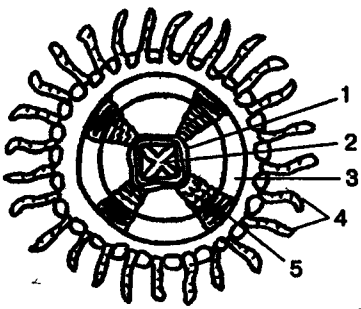


Рис. 3.18. Гидроидная медуза крестовка (схема):
1 — ротовой стебелек; *2* — рот; *3* — парус; *4* — щупальца; *5* — половая железа

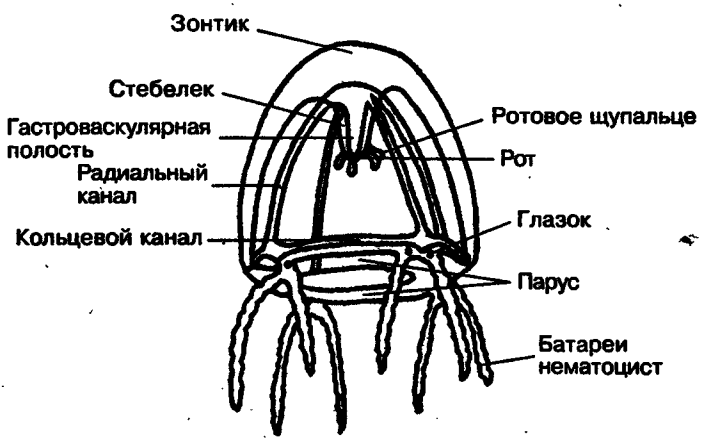


Рис. 3.19. Гидромедуза (схема)

Такое название она получила из-за формы ее красноватых гонад, просвечивающих через стекловидный, слегка фиолетовый колокол, по форме приближающийся к диску, усаженному по краю многочисленными красноватыми щупальцами. В выемках края купола располагаются *ропалии* (восемь краевых телец) с глазками и статоцистами (рис. 3.20).

Цикл развития аурелии происходит в воде. После оплодотворения из зиготы развивается личинка — планула. Она оседает на дно и, прикрепившись к субстрату, превращается в маленький полип, имеющий вид бокала — *сцифистому*.

Поперечным почкованием (кольцевые перетяжки) сцифистома образует ряд дисков с вырезанными краями, которые отрываются и преобразуются в медузоподобные *эфиры*; эти последние развиваются в медуз (рис. 3.21). У медуз можно различить пол. Гонады самцов молочно-белые, а самок — розовые и красные.

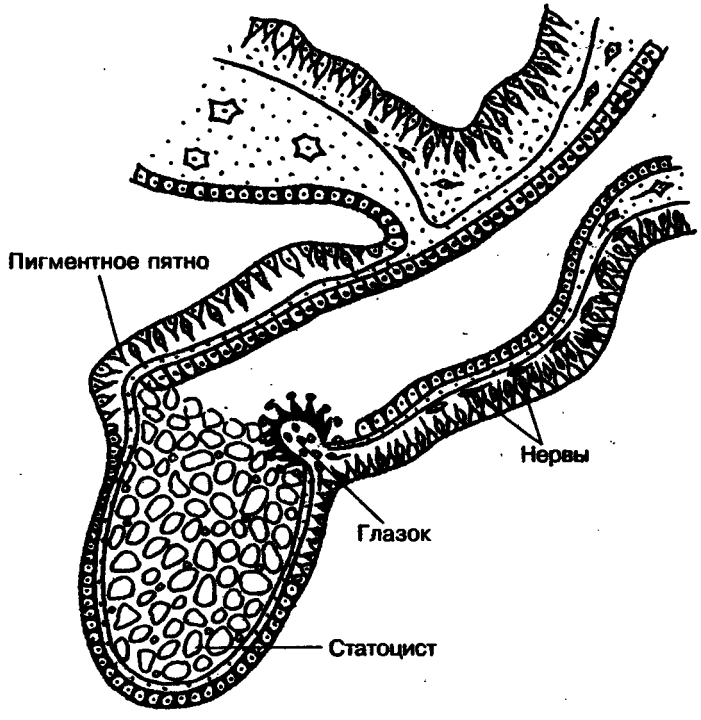


Рис. 3.20. Ропалий аурелии

Класс 3. Коралловые полипы (Anthozoa). Морские животные, большей частью ведущие сидячий образ жизни и живущие колониями. Они разделяются на два подкласса.

Подкласс 1. Восьмилучевые (Octocorallia). Такие полипы связаны друг с другом трубчатыми отростками тела. Животные колониальные. В гастральной полости восемь перегородок. В мезоглее развивается известковый или роговой скелет. Щупальца перистые в числе восьми. Представители: **красный коралл (Corallium rubrum), альционium (Alcyonium palmatum)** (рис. 3.22).

Подкласс 2. Шестилучевые (Hexacorallia). У коралловых полипов этого подкласса перегородки от стенки тела отходят в гастральную полость в числе, кратном шести (6, 12, 18 и т. д.). Щупальца неразветвленные. Скелет наружный известковый или отсутствует. Представитель — **Актиния конская (Actinia equina).**

Подтип 2. Гребневики (Ctenophora)

Гребневики — это морские, большей частью пелагические кишечнополостные, тело которых у наиболее простых и типичных представителей имеет овальную или грушевидную форму или вид пояса или ленты до 1,5 м длиной, например **Венерин пояс (Cestum Veneris).** Стрекательные клетки отсутствуют. Имеют своеобразные органы движения и двулучевую симметрию (рис. 3.23).

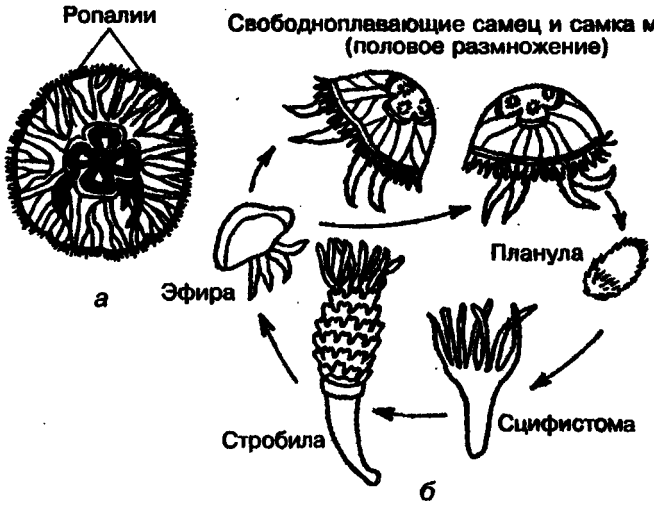


Рис. 3.21. Медуза (*а*) и жизненный цикл аурелии (*б*)

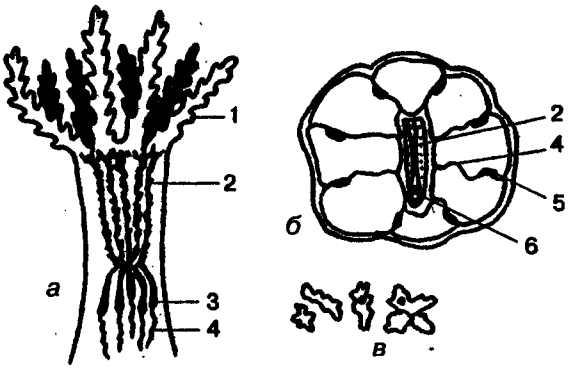


Рис. 3.22. Коралловый полип альционium:
а — вид сбоку; *б* — поперечный срез на уровне глотки; *в* — склерит:
1 — щупальца; *2* — глотка; *3* — мезентеральные утолщения; *4* — перегородки; *5* — мускульные валики; *б* — сифоноглиф

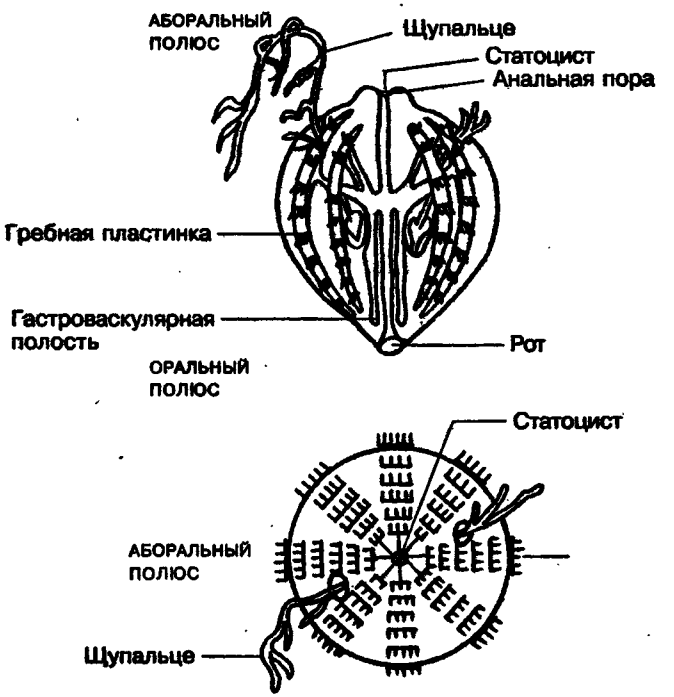


Рис. 3.23. Схематическое строение гребневика

Гидра. Мелкий одиночный полип, живущий в стоячих или слабопроточных водоемах. Питается мелкими рачками.

Летом гидры быстро размножаются почкованием, под осень — половым путем. На переднем конце тела на бугорке между основанием щупалец расположено ротовое отверстие. Число щупалец варьирует от 6 до 12. Они имеют бугорчатую поверхность. Бугорки — это скопление или батареи стрекательных клеток.

На конце, противоположном ротовому, находится подошва, которой гидра прикрепляется к субстрату. В теле гидры просвечивает гастральная полость, которая заходит в щупальца. У стебельчатой гидры гастральная полость в заднем отделе тела сильно суживается, этот участок тела образует стебелек (рис. 3.24). На границе гастрального отдела и стебелька могут быть видны почки на разных стадиях развития.

Гидра ведет в основном сидячеприкрепленный образ жизни, но может передвигаться с места на место. Наклоняясь в сторону и цепляясь щупальцами за субстрат, гидра отрывает подошву от прежнего места и прикрепляется к новому. Ее движения напоминают кувырканье. Тело и щупальца гидры легко изменяют свои размеры. Способность сокращаться позволяет гидре удаляться от опасности, а иногда вытягиваться и широко раздвигать щупальца — улавливать добычу на большом пространстве. Наличие стрекательных клеток, выбрасывающих ядовитые нити, дает возможность парализовать добычу и отпугивать врагов.

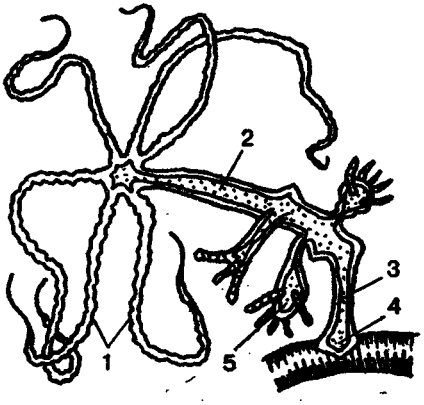


Рис. 3.24. Гидра:
1 — щупальца; *2* — желудочный отдел; *3* — стебелек; *4* — подошва; *5* — почка

Покров. Стенка тела или щупальца состоит из двух клеточных слоев: наружного — эктодермы и внутреннего — энтодермы, с неклеточной опорной пластинкой между ними. Опорная пластинка образуется за счет выделений секрета клетками как эктодермы, так и энтодермы.

Эктодерма состоит из пяти основных типов клеток (рис. 3.25).

1. Эпителиально-мышечные. Это покровные клетки с базальным расширением, содержат сократительные миофибриллы, ориентированные продольно телу кишечнополостного.

2. Интерстициальные клетки. Содержат крупные ядра и мало цитоплазмы, являются недифференцированными или эмбриональными. Из них способны образовываться другие типы клеток.

3. Стрекательные клетки. Содержат способные выворачиваться структуры — книдоцисты, или нематоцисты (рис. 3.26). Книдоциста представляет собой свернутую в

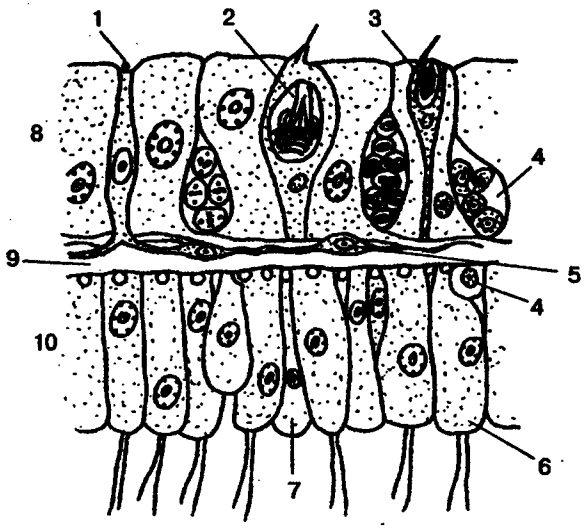


Рис. 3.25. Фрагмент стенки тела гидры:

1 — сенсорная клетка; *2, 3* — стрекательные клетки; *4* — интерстициальные клетки; *5* — нервная клетка; *6* — фагоцитарная клетка; *7* — железистая клетка; *8* — эктодерма; *9* — опорная пластинка (мезоглия); *10* — энтодерма

спираль гофрированную зазубренную изнутри трубку. Выстреливание обусловлено быстрым поступлением в книдоцисты воды и связано с изменением их мембранной проницаемости, которая в свою очередь вызывается изменением мембранного потенциала стрекательных клеток. Нить выворачивается наизнанку, складки ее расправляются, а сама «отстреленная» книдоциста растягивается. Книдоцисты, выбросившие нить, уже не годятся для употребления второй раз и удаляются из клеток. Книдоцисты могут регенерировать из интерстициальных клеток.

4. Слизисто-железистые клетки. Вырабатывают слизь для защиты, ловли добычи и приклеивания.

5. Чувствительные и нервные клетки. Удлиненные клетки, расположенные под прямым углом к поверхности эктодермы, — чувствительные клетки. Клетки с ветвящимися отростками (мультиполярные), образующие неправильную сеть (или плексус), являются нервными клетками.

Энтодерма состоит из пяти основных типов клеток.

1. Фагоцитарные (пищеварительные) клетки. Напоминают эпителиально-мышечные клетки, несущие жгутик. Они выполняют несколько функций:

а) поглощают пищевые частицы для последующего внутриклеточного пищеварения;

б) с помощью жгутиков создают ток воды в гастральной полости и тем самым перемешивают пищу;

в) способны к сокращению, так как имеют микрофибриллы, образующие кольцевидные мышечные слои.

2. Железистые клетки. Вырабатывают пищеварительные ферменты, которые необходимы для пищеварения в гастральной полости.

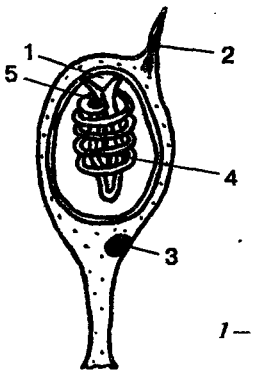


Рис. 3.26. Стрекательная клетка:
1 — крышечка стрекательной капсулы; *2* — книдоциль; *3* — ядро; *4* — стрекательная нить; *5* — стилет

3. Слизистые клетки. Вырабатывают слизь и защищают внутренний слой кишечнополостных от действия пищеварительных ферментов.

4. Чувствительные и нервные клетки. В эндодерме они составляют либо самостоятельную нервную сеть, либо совместную с нервной сетью эктодермы.

5. Стрекательные клетки. Встречаются крайне редко, например, у актинии.

Нервная система. Состоит из отдельных клеток, отростки которых соединяются с отростками соседних клеток, образуя диффузную сеть.

Пищеварение. Двойное — как полостное, так и внутриклеточное.

Размножение. Встречаются и гермафродиты и раздельнополые. Гидры в течение всего года размножаются почкованием, которое осуществляется при участии интерстициальных клеток. При половом размножении в эктодерме из интерстициальных клеток образуются половые бугорки, в которых развиваются или многочисленные спермии, или одна яйцеклетка. Оплодотворение происходит в воде, и зигота покрывается оболочкой. В благоприятных условиях из оболочки выходит молодая гидра. Личиночной стадии не имеется.

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATYHELMINTHES)

Основные признаки плоских червей

1. Многоклеточные животные. Впервые появляется **настоящая билатеральная симметрия**.

2. Сплющены дорзовентрально.

3. Полость тела отсутствует. Пространство между экто- и эндодермой заполнено массой мезодермальной соединительной ткани (мезенхимой или паренхимой), в которой находятся все внутренние органы.

4. Тело одето кожно-мускульным мешком, состоящим из однослойного эпителия и трех слоев мышц: кольцевидные, продольные и дорзовентральные. У сосальщиков и ленточных червей имеется поверхностный активно поглощающий кутикулярный слой — **тугумент**.

5. Кровеносная система, целом, задняя кишка, анус, а также настоящие нефридии отсутствуют. У ленточных полностью отсутствует пищеварительная система.

6. Газообмен идет через поверхность тела, а у кишечных паразитов преобладает анаэробное дыхание.

7. Выделительные органы — **протонефридии.**

8. По уровню организации нервной системы плоские черви несколько превосходят кишечнополостных. Их образ жизни привел к определенной **цефализации**, т. е. обособлению головного отдела.

9. Плоские черви **гермафродиты.** Органы размножения в противоположность простому общему плану строения относятся к наиболее сложно устроенным во всем животном царстве. Плоские черви обладают внутренним оплодотворением и копулятивными аппаратами.

10. Приспособляясь к паразитическому образу жизни, сосальщики и ленточные черви выработали в жизненном цикле **смену хозяев**, причем у сосальщиков появилось к тому же сложное чередование поколений. Развитие у свободноживущих форм обычно прямое.

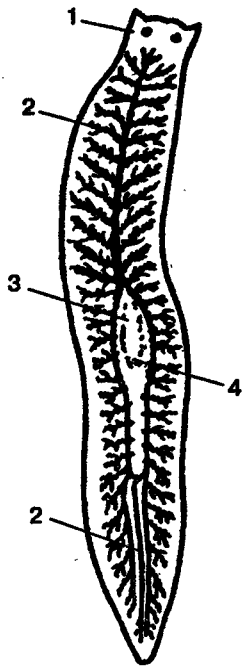


Рис. 3.27. Внешний вид планарии:

1 — глаза; *2* — ветви кишки; *3* — глотка; *4* — место ротового отверстия

11. Обитают повсеместно, включая ткани и органы других животных. Около 25 тыс. ныне живущих видов распределены по четырем классам.

Класс 1. Ресничные черви (Turbellaria). Среди представителей ресничных червей известно около 1500 видов. В основном это свободноживущие формы, но известны комменсалы и эктопаразиты ракообразных, моллюсков и черепах.

В зависимости от строения кишечника турбеллярии делятся на отряды: *бескишечные, прямокишечные, многоветвистокишечные* и *трехветвистокишечные.* Из последних наиболее известны **молочная планария** (рис. 3.27) и **черная многоглазчатая планария.**

Класс 2. Моногенетические сосальщики (Monogenea). Составляют группу, как правило, паразитических форм рыб и земно-

водных. Одна из особенностей их строения — сложный прикрепительный аппарат с многочисленными крючьями или присосками (рис. 3.28).

Класс 3. Дигенетические сосальщики, или трематоды (Trematoda). Представители этого класса — эндопаразиты, многие из которых вызывают заболевания человека и домашних животных. Основная особенность их строения — наличие двух присосок: одна расположена вокруг рта (ротовая присоска), другая — посередине брюшной поверхности (брюшная присоска) (рис. 3.29).

Наиболее распространенными паразитами человека являются **кошачий, или сибирский, сосальщик, печеночный сосальщик, легочный сосальщик.**

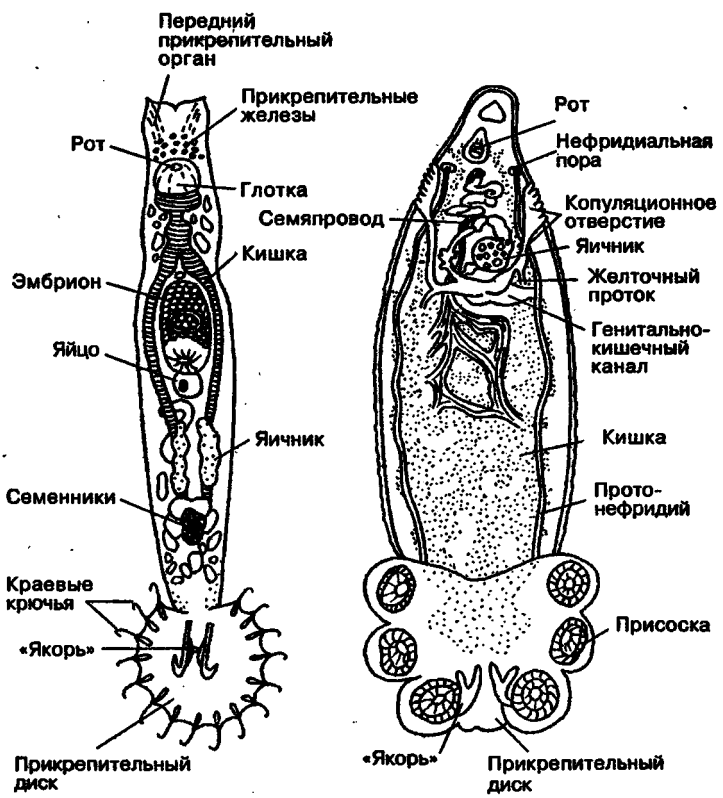


Рис. 3.28. Строение различных видов трематод



Рис. 3.29. Схема строения трематоды

Класс 4. Ленточные черви, или цестоды (Cestoda). Эти черви приспособились к паразитированию в кишечнике и ушли дальше, чем сосальщики в приспособлении к паразитизму, потеряв окончательно следы кишечника, так что питание их происходит путем осмоса. Жизнь в кишечной трубке с движущейся пищей благоприятствовала эволюции особой формы тела — *стробилы*, состоящей из одинаковых члеников (*проглоттид*), отпочковывающихся вблизи *сколекса* (стробилизация), созревающих и постепенно отделяющихся на противоположном конце тела в виде мешочков, набитых яйцами (рис. 3.30).

Наибольшее медицинское значение имеют два основных отряда этого класса: *цепни* и *лентецы*. Паразитическими формами являются: **свиной цепень, бычий цепень, эхинококк, карликовый цепень и широкий лентец.**

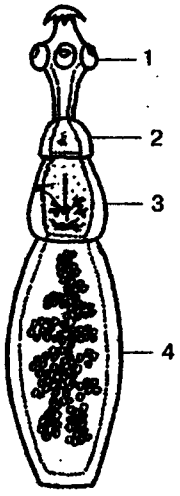


Рис. 3.30. Эхинококк (взрослый ленточный червь):
1 — сколекс; *2* — незрелый членик; *3* — гермафродитный членик; *4* — зрелый членик

Детали строения турбеллярий

Молочная планария. Небольшое животное — 25 мм в длину и 6 мм в ширину. Головной конец тела снабжен двумя боковыми лопастями. В основании лопастей имеется присасывательная ямка — орган фиксации.

На переднем конце тела расположены два пигментированных глаза. Ротовое и половое отверстия находятся на брюшной стороне. Цвет планарии молочно-белый. На этом фоне у наевшихся особей хорошо заметен просвечивающий сквозь стенку кожно-мускульного мешка ветвистый кишечник.

Удлиненное тело молочных планарий отличается гибкостью и эластичностью. Они способны удлиняться или сжиматься в комочек, животное легко ползает по дну, листьям подводных растений, нижней поверхности пленки поверхностного натяжения воды. Движение животного обусловлено, с одной стороны, работой ресничек (медленное плавное скольжение по субстрату), с другой стороны, сокращением мускулатуры кожно-мускульного мешка (движение с изменением формы тела). Планарии — хищники, питающиеся мелкими животными.

Покров. Представлен кожно-мускульным мешком, который состоит из кожи и подлежащей мускулатуры. Кожа состоит из однослойного эпителия. Клетки эпителия цилиндрической формы и несут реснички. В цитоплазме залегают

палочковидные структуры — р а б д о и д ы. Если животное потревожить, они выбрасываются из клетки и, разрушаясь, образуют поверхностный защитный толстый слой слизи.

Кроме того, среди эпителиальных клеток кожи встречаются одноклеточные кожные железы или их протоки, если тело железистой клетки погружено в паренхиму. Эти железы обычно располагаются по краям тела, образуя как бы железистое краевое кольцо.

Паренхима. Пространство между внутренними органами заполняет паренхима — скопление клеток неправильной формы. Здесь встречаются: и н т е р с т и ц и а л ь н ы е к л е т к и, отвечающие за регенерацию, бесполое размножение, замену износившихся тканей; п и г м е н т н ы е к л е т к и, отвечающие за окраску тела; я д о в и т ы е к л е т к и и п у ч к и д о р з о - в е н т р а л ь н о й м у с к у л а т у р ы.

Нервная система. Слагается из головного парного нервного узла («мозг») и нервных стволов. От мозга к головным лопастям отходят короткие головные нервы, а к заднему концу тела — два крупных нервных ствола: брюшной и спинной.

Нервные стволы состоят из нервных волокон и нервных клеток, рассеянных вдоль стволов, от которых отходят боковые нервы к различным органам и к коже.

Органы чувств. К ним принадлежат глаза, головные щупальца или лопасти и осязательные клетки кожи. Молочные планарии имеют два глаза. Их организация свойственна и многим другим турбеллариям.

Г л а з состоит из бокала, имеющего пигментную выстилку (рис. 3.31). В бокал погружены так называемые зрительные колбы, чувствительные к свету, которые являются продолжением рецепторных клеток, лежащих вне бокала и составляющих сетчатку глаза. От рецепторных клеток идут нервные волокна, связанные с головным мозгом.

Щ у п а л ь ц а, по-видимому, несут хеморецепторы, помогающие находить пищу.

Между глаз перед мозгом расположен орган равновесия в виде с т а т о ц и с т ы.

Кровеносная система отсутствует.

Дыхательная система. Дыхание планарии происходит посредством поверхности тела. Специальных органов дыхания нет.

Пищеварительная система. Начинается с расположенного на брюшной стороне тела ротового отверстия, снабженного запирательными мышцами. Рот открывается на брюшной стороне ближе к середине тела. Далее идет мешковидная глотка, от

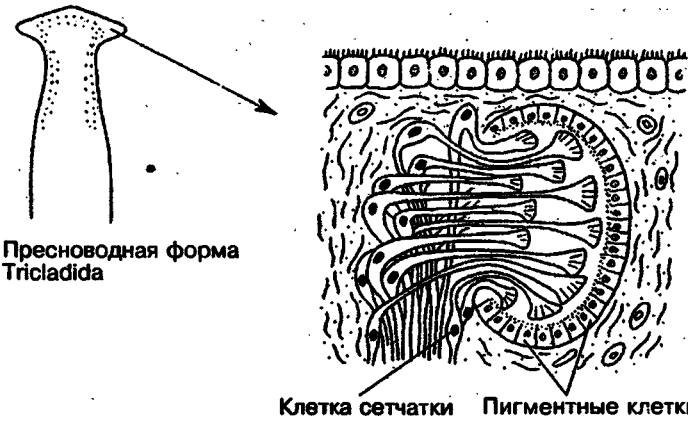


Рис. 3.31. Строение глаза у турбеллярий

которой отходят три ветви кишки — передняя и две задних. Все они дают большое число боковых веточек. Заканчиваются ветви кишки слепо.

Полость кишки выстлана однослойным эпителием, клетки которого обладают фагоцитарными свойствами. Следовательно, молочной планарии свойственно внутриклеточное пищеварение.

Однако в просвет кишки могут выделяться ферменты экскреторных клеток эпителия, и таким образом осуществляется внеклеточное пищеварение.

Непереваренные остатки пищи скапливаются в кишечнике и затем выбрасываются наружу через ротовое отверстие сильными сократительными движениями всего тела.

Выделительная система. Представлена протонефридиями. Они состоят из разветвленных правого и левого каналов, наполненных жидкими продуктами выделения. Жидкость выделяется наружу через выделительные поры, тогда как противоположные концы разветвленного протонефридиального канала никогда не имеют отверстий, так как слепо заканчиваются терминальными клетками (рис. 3.32). Каждая терминальная клетка захватывает из паренхимы жидкие продукты распада, которые затем поступают в просвет канала. В полость канала от клетки отходит плотный пучок колеблющихся ресничек (мерцательное пламя), обеспечивающий ток жидкости по направлению к выделительным порам.

Половая система: Турбеллярии — гермафродиты. Мужской половой аппарат состоит из многочисленных пу-

зырьковидных семенников, расположенных по бокам тела. В них созревают двухжгутиковые сперматозоиды, которые по выводным канальцам попадают в семяпровод, далее в семенной пузырь и семяизвергательный канал, в свою очередь впадающий в половую клоаку.

Женский половой аппарат состоит из двух яичников, выводящих протоков (яйцеводов) и придаточных желез (желточников) (рис. 3.33).

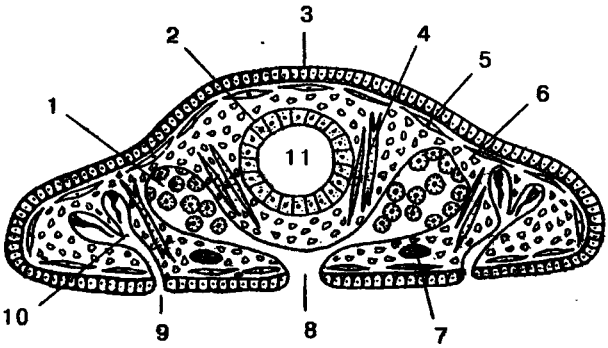


Рис. 3.32. Схематический поперечный разрез плоского червя:

1 — половые клетки; *2* — энтодерма; *3* — эктодерма; *4* — дорзо-вентральные мышцы; *5* — кольцевые мышцы; *6* — мезенхима; *7* — поперечный тяж; *8* — половое отверстие; *9* — выделительная пора; *10* — протонефридий; *11* — полость кишки

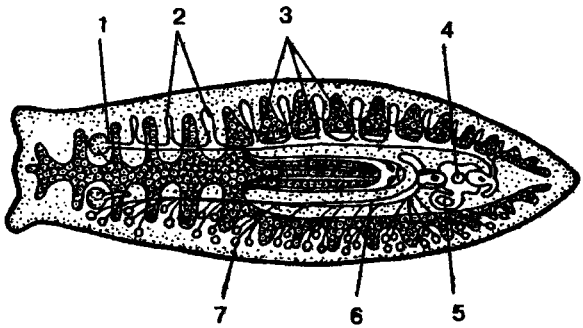


Рис. 3.33. Трехветвистая турбеллярия:

1 — яичник; *2* — желточники; *3* — яйцевод; *4* — отверстие клоаки; *5* — матка; *6* — семяпровод; *7* — семенник

Оплодотворение у планарии перекрестное. Яйца оплодотворяются в половой клоаке, после чего образуется кокон, содержащий до нескольких десятков эмбрионов, который откладывается червем на подводные предметы.

Развитие у планарии прямое.

Детали строения трематод

Печеночный сосальщик (Fasciola hepatica). Живой паразит, имеет желтовато-зеленоватый цвет с красно-коричневыми боковыми краями. Длина тела 3—5 см, ширина 0,8—1,3 см. Головной конец сужен в конус. Здесь расположена ротовая присоска. Позади конусовидного конца, по средней линии тела, на брюшной стороне лежит дополнительная брюшная присоска, которая является органом прикрепления и не имеет связи с пищеварительной системой. Поэтому неправильно называть печеночного сосальщика печеночным двуротом, или двуустом.

Присоски представляют собой углубления в покровах червя, окруженные кольцом мускулатуры. Между присосками расположено ротовое отверстие, а рядом имеется пора выделительного аппарата.

Печеночный сосальщик, как и другие сосальщики, обладает нерасчлененным листовидным телом.

Покров. Кожно-мускульный мешок состоит из трех слоев: кутикулярного тугумента, гиподермы и мышечного слоя.

Тугумент играет важную роль. Он обеспечивает защиту от ферментов пищеварительного канала и от антител хозяина. Кроме того, через него непосредственно от хозяина могут быть получены некоторые питательные вещества, в частности аминокислоты.

Гиподерма представлена слоем эпителиальных клеток, тела которых погружены в паренхиму.

В состав мышечного слоя входят диагональные, поперечные и продольные волокна.

Полость тела отсутствует. Кожно-мускульный мешок охватывает внутреннюю массу паренхимы, в которую погружены внутренние органы.

Нервная система. Состоит из двух окологлоточных ганглиев, соединенных толстой надглоточной и более тонкой длинной подглоточной комиссурами, образующими окологлоточное нервное кольцо. От ганглиев отходят три пары нервных стволов. Из них наиболее

мощно развита одна пара, тянущаяся по бокам тела вдоль брюшной стороны. Эти стволы соединяются местами поперечными нервными тяжами.

Органы чувств представлены осязательными нервными окончаниями, расположенными в гиподермальном слое. Имеются также органы химических чувств.

Пищеварительная система. Начинается ротовым отверстием, вооруженным присоской. Присоска имеет воронкообразное углубление, которое переходит в короткую мускулистую глотку. Глотка отделена от присоски предглоткой, за которой следует короткий пищевод. Перечисленные части представляют собой переднюю кишку и выстланы кутикулой (плотной пленкой, являющейся продуктом эпителиальных клеток (рис. 3.34). Упомянутые части являются мощным сосущим аппаратом.

За пищеводом расположена раздвоенная средняя кишка; два боковых канала идут параллельно друг другу. Каналы, в свою очередь, многократно ветвятся; концевые разветвления доходят до краев тела, где слепо заканчиваются.

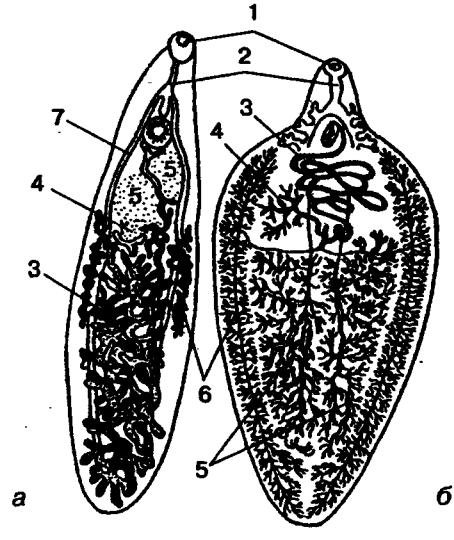


Рис. 3.34. Ланцетовидный (*а*) и печеночный (*б*) сосальщики:

1 — ротовая присоска с ротовым отверстием; *2* — глотка; *3* — матка; *4* — яичник; *5* — семенник; *6* — желточники; *7* — кишечник

Таким образом, пищеварительная система печеночного сосальщика (фасциола), как и всех сосальщиков, характеризуется наличием только одного ротового отверстия, служащего одновременно и для приема пищи, и для удаления ее непереваренных остатков.

Кровеносная система отсутствует.

Дыхательная система отсутствует. Процессы дыхания связаны с анаэробным окислением в тканях паразита. Ткани последнего очень богаты гликогеном.

Выделительная система. Состоит из среднего собирательного канала, который открывается наружу задней выделительной порой. В этот канал впадают боковые канальцы, распадающиеся на более мелкие, образующие густую сеть ветвей.

Самые тонкие канальцы слепо замыкаются одной терминальной клеткой в виде подковы, от которой в клеточную полость отходит пучок ресничек. Движение ресничек напоминает мерцание пламени свечи, поэтому эти клетки получили название мерцательных, или пламенных.

Жидкие продукты распада из окружающих тканей поступают в клетки, собираются в виде вакуолей в их цитоплазме, затем переходят в полость клетки и оттуда движением ресничек изгоняются в выделительный каналец. Продвигаясь по канальцам, жидкость уносит экскреторные продукты, поступающие также через стенки канальцев.

Выделительная система в виде ветвистых каналов, началом которых служат мерцательные клетки, называется пронефридиальной.

Половая система. Хорошо развита и гермафродитна. Мужская половая система состоит из переднего и заднего семенников, от которых идут два семяпротока, впадающие в общий семяпровод. Последний переходит в семенной пузырь и далее в семяизвергательный канал. Дистальный отдел этого канала проходит внутри совокупительного органа — цирруса. Мужские половые клетки образуются в семенниках, затем поступают по семяпроводам в циррус.

Женская половая система устроена сложно. Она состоит из яичника, желточников, тельца Мелиса, матки и влагалища (рис. 3.35).

Функции этих органов таковы: в яичнике образуются яйца. Отсюда зрелые яйца попадают в яйцевод, а из яйцевода в оотип. Из желточников по желточным протокам в оотип также попадают желточные клетки. Тельце Мелиса выделяет

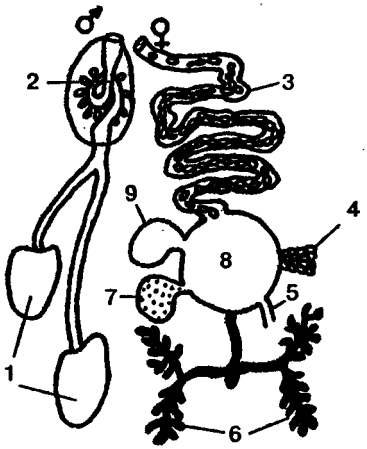


Рис. 3.35. Схема строения полового аппарата трематод:
1 — семенник; *2* — циррус; *3* — матка; *4* — тельце Мелиса; *5* — лауреров канал; *6* — желточники; *7* — яичник; *8* — оотип; *9* — семяприемник

жидкий секрет, который также изливается в оотип. Оотип — это центр, где концентрируются продукты яичника, желточников и тельца Мелиса.

Кроме того, в оотип по длинному извитому каналу матки (влагалищу) проникают сперматозоиды, после чего происходят оплодотворение и формирование яиц. Формирование яиц — это организация вокруг зиготы (оплодотворенного яйца) наружных защитных оболочек за счет вещества желточных клеток и секрета тельца Мелиса. Готовые яйца из оотипа поступают в матку, а отсюда — наружу. Выводной проток матки проходит рядом с циррусной сумкой и открывается наружу.

Стадии развития трематод. Трематоды имеют сложное развитие, сопровождающееся сменой хозяев и чередованием поколений. У некоторых видов в жизненном цикле только два хозяина — промежуточный и окончательный; у многих других видов три хозяина — промежуточный, дополнительный и окончательный.

Промежуточными хозяевами являются разные виды моллюсков, в которых протекает размножение паразита по типу полиэмбрионии — размножения на стадии эмбрионального развития.

В дополнительных хозяевах происходит инцистирование личинок трематод. К ним относятся членистоногие, моллюски и другие животные.

Окончательные хозяева — различные позвоночные.

Цикл развития печеночного сосальщика (рис. 3.36) отличается значительной сложностью. Дробление яиц протекает в матке, и в конце концов в яйце образуется личинка, обычно снабженная многочисленными ресничками. Для своего дальнейшего развития личинка должна попасть в воду. Здесь она освобождается от защитной оболочки и некоторое время свободно плавает. Эта личинка называется мирацидием. Мирацидий имеет крестообразный глазок, типичные прото-

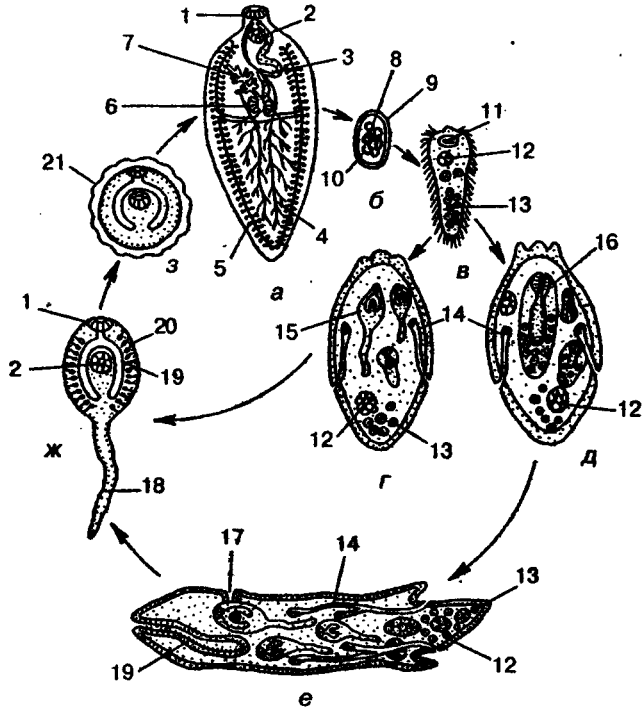


Рис. 3.36. Жизненный цикл печеночного сосальщика:
а — половозрелое животное в желчных протоках печени окончательного хозяина; *б* — яйцо; *в* — мирацидий; *г* — спороциста с церкариями в легочной полости моллюска; *д* — спороциста с редиями в легочной полости моллюска; *е* — взрослая редия; *ж* — церкария; *з* — адолескария:

1 — ротовая присоска; *2* — брюшная присоска; *3* — матка; *4* — семенник; *5* — желточник; *6* — скорлуповая железа; *7* — яичник; *8* — яйцеклетка; *9* — скорлупа (защитная оболочка); *10* — питающие клетки; *11* — мозг с глазным пятном; *12* — эмбрионы; *13* — зародышевые клетки; *14* — протонефридий; *15* — церкария; *16* — редия; *17* — радиальное отверстие; *18* — хвост; *19* — кишка; *20* — железки, выделяющие вещество капсулы; *21* — капсула адолескарии

нефридии, кишечник и зародышевые клетки. Он внедряется в моллюска (Большого прудовика). Процесс внедрения происходит активно: мирацидий вбуравливается в легочную ткань моллюска с помощью конусообразного хоботка, а затем оседает в печени. В печени мирацидий теряет ресничный покров, глазок, кишечник и превращается в личиночную стадию — спороцисту. Зародышевые клетки спороцисты начинают дробиться, и из них образуется множество новых личинок — редий. Каждая редия имеет ротовые отверстия, глотку и кишку. Кроме того, у них формируются свои зародышевые клетки, из которых в благоприятных условиях (теплое время года) развивается еще одна личиночная стадия — церкария.

Церкарии имеют овальное тело, хвост, играющий роль органа плавания, две присоски (ротовую и брюшную), вильчатый кишечник и нервную систему, тогда как половой аппарат у них отсутствует.

Церкарии некоторое время свободно плавают, а затем прикрепляются к стеблям и листьям растительности, причем хвост разрушается, а тело церкария облекается оболочкой. Инцистированная и утерявшая хвост церкария называется адолескарией.

По спаде воды адолескария вместе с травой (на заливных лугах) может попасть в желудок травоядных (рогатый скот, козы, овцы); здесь она освобождается от цисты, проникает в кровеносные сосуды и попадает в печень, где и вырастает в половозрелую форму, так называемую мариту.

Болезнь, вызываемая печеночными сосальщиками, известна под названием **фасциолеза**. Болезни, вызываемые разными сосальщиками, имеют общее название **трематодозы**.

Детали строения цестод

Среди ленточных червей лентецы и цепни различаются по строению органов фиксации. У лентецов имеются щелевидные углубления, напоминающие губы, которые называются ботриями. У цепней есть типичные полушаровидные присоски, а также венчик крючьев.

Кроме того, у многих видов цестод матка закрытая, т. е. не имеет наружного отверстия. У лентецов матка имеет выводное отверстие на брюшной стороне. Поэтому у цестод яйца попадают наружу путем отрыва члеников, а у лентецов — через отверстие матки и затем выводятся наружу с экскрементами хозяина.

Бычий цепень имеет белый цвет. Тело сплющено в дорзовентральном направлении и имеет форму ленты. Длина ленты достигает 10—12 м. Ее разделяют на три отдела: небольшую вздутую головку, или *сколекс*, с органами прикрепления — присосками, зону роста — очень тонкую, постепенно расширяющуюся *шейку* и соединенную с последней незаметными переходами *стробилу*, состоящую из большого количества образующих ленту члеников — *проглоттид* (рис. 3.37).

Самые молодые членики находятся около шейки, где они постепенно возникают, а самые старые — на заднем конце, где они отрываются один за другим или по нескольку вместе. Форма проглоттид меняется в связи с их ростом и развитием в них полового аппарата. Ближе к шейке в члениках отсутствуют половые органы. По мере удаления сначала появляется мужская половая система, затем женская, и членики становятся гермафродитными. К концу стробилы проглоттиды становятся «зрелыми» — в них преимущественно развита матка, набитая яйцами.

Бычий цепень отличается от свиного цепня по следующим признакам:

1. Свиной цепень кроме четырех полушаровидных присосок имеет венчик крючьев. Поэтому свиной цепень называют вооруженным цепнем, а бычий — невооруженным цепнем.

2. Яичник гермафродитного членика свиного цепня имеет три доли, а бычьего — две.

3. Матка «зрелого» членика свиного цепня образует 7—12 ответвлений с каждой стороны, а у бычьего — от 17 до 35 ответвлений, что служит диагностическим признаком.

Покров. Кожно-мускульный мешок, состоящий из трех слоев: кутикулы, или тегумента; гиподермы, основой которой является плазматический пласт, связанный с эпителиальными клетками, расположенными в паренхиме (рис. 3.38), и мышечного слоя, состоящего из кольцевых и продольных волокон. Мышцы у бычьего цепня очень сильны, и этим объясняется значительная подвижность этого паразита в кишечнике человека.

Нервная система состоит из двух главных боковых нервных стволов. В сколексе они соединены поперечными комиссурами, которые связаны с передним головным ганглием. Продольные боковые стволы проходят от заднего конца из членика в членик. В каждом членике можно наблюдать также поперечные комиссуры.

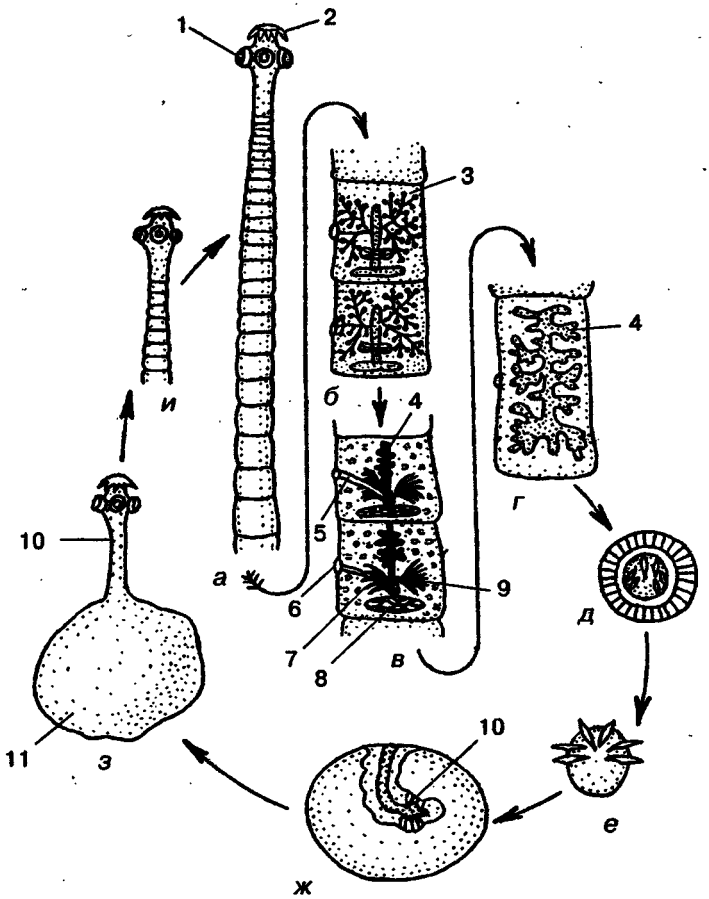


Рис. 3.37. Жизненный цикл свиного цепня:
а—г **— сегменты ленточного червя;**
д **— зародыш в защитной оболочке;**
е **— онкосфера (шестикрючный зародыш) в кишке промежуточного хозяина;**
ж **— финка (цистицерк) в мускулатуре промежуточного хозяина;**
з **— финка с вывернутым сколексом в кишке окончательного хозяина;**
и **— червь после отпадения пузыря финки:**

1 — присоска; *2* — венчик крючьев; *3* — семенной пузырек; *4* — матка; *5* — влагалище; *6* — половая пора; *7* — яичник; *8* — белковая железа; *9* — скорлуповая железа; *10* — сколекс; *11* — пузырь финки

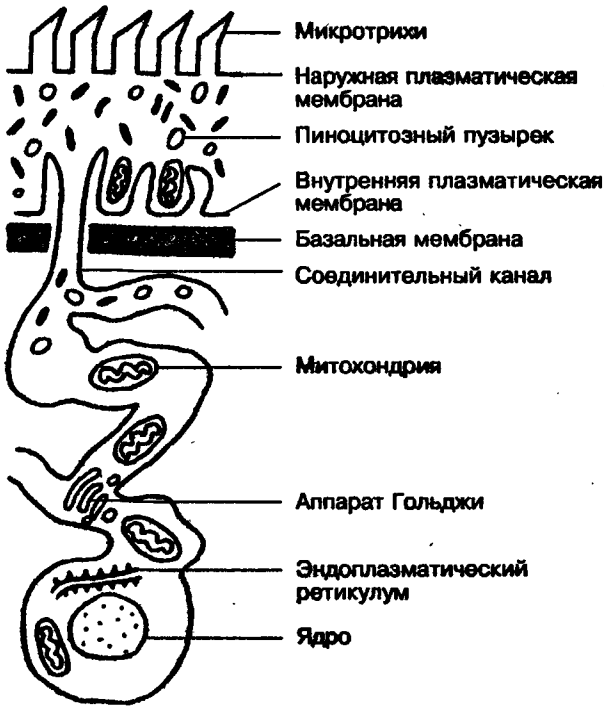


Рис. 3.38. Схематизированный разрез через покровы цестоды

Органы чувств не развиты.

Пищеварительная система отсутствует. Ленточные черви, окруженные массой полупереваренной пищи хозяина, утратили и рот, и кишечник. Вместо этого они приобрели способность к непосредственной адсорбции пищи через тегумент. У цестод он покрыт микроскопическими выростами — микротрихиями, увеличивающими его поверхность. На поверхности тегумента также может происходить переваривание пищи с помощью ферментов хозяина — так называемое мембранное пищеварение. Транспорт питательных веществ через покров сопряжен с затратой энергии, поэтому в гиподерме обнаруживается большое количество митохондрий.

Кровеносная и *дыхательная системы* отсутствуют. Дыхание анаэробного типа.

Выделительная система, как и у других плоских червей, протонефридиального типа. Терминальные клет-

ки с ресничным пламенем рассеяны в паренхиме. Их выводные протоки открываются в главные каналы, проходящие по краям всех члеников от головки к концу стробилы. Таких каналов бывает по два с каждой стороны. В сколексе они соединяются друг с другом, а в концевых члениках, объединяясь в общий канал, открываются наружу.

По ходу каналов имеются клапаны, а в задней части каждого членика — перемычка, соединяющая пару наиболее крупных боковых выделительных протоков.

В паренхиме цестод встречаются известковые клетки — это паренхиматозные клетки с накопившимися в них продуктами жизнедеятельности.

Половая система гермафродитна. Мужской половой аппарат состоит из различного числа семенников в виде отдельных пузырьковидных фолликул. От семенников идут небольшие семявыносящие протоки, сливающиеся группами друг с другом и впадающие в общий семяпровод, который в своей концевой части переходит в семяизвергательный канал. Его мускулистые стенки образуют копулятивный орган — циррус, способный выпячиваться из своей сумки в общую половую клоаку и оттуда наружу.

Женский половой аппарат состоит из двойного яичника (у свиного цепня — тройной), расположенного в задней части каждой половозрелой проглоттиды. Готовые к оплодотворению яйца попадают в оотип, куда открываются яичники, протоки желточников и тельца Мелиса.

Сперматозоиды выделяются в полость влагалища, куда вводится циррус, а оттуда попадают в особое расширение — семяприемник, откуда они постепенно проникают в оотип (рис. 3.39).

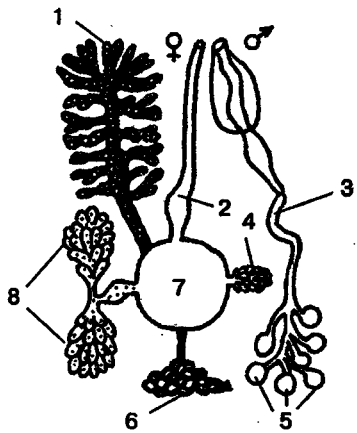


Рис. 3.39. Схема строения полового аппарата цепней:

1 — матка; *2* — влагалище; *3* — семяпровод; *4* — тельце Мелиса; *5* — семенники; *6* — желточник; *7* — оотип; *8* — яичник

Оплодотворенные яйца покрываются защитной оболочкой и поступают из оотипа в матку. Последняя у многих видов цепней не имеет выхода наружу. В таком случае по мере накопления в матке яиц она разрастается и дает у различных видов разное число боковых ответвлений.

У цепней половая система более совершенная, чем у сосальщиков. Если у сосальщиков сперматозоиды, попадая в оотип, двигаются по трубке матки от ее наружного отверстия, и затем тем же путем, но в обратном направлении перемещаются оплодотворенные яйца, то у цепней сперматозоиды проходят в оотип по самостоятельному протоку (влагалищу), и оплодотворенные яйца поступают из оотипа в матку — отдельную от влагалища систему.

Строение гермафродитного членика (рис. 3.40). Из органов, общих для всей стробилы, в членике имеются каналы выделительной системы, проходящие по краям членика и соединенные поперечным анастомозом у заднего края. Сбо-

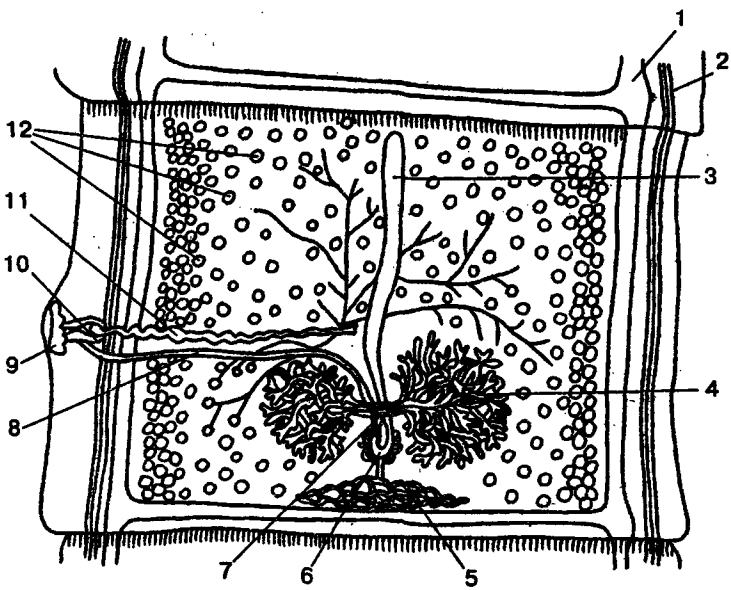


Рис. 3.40. Гермафродитный членик бычьего цепня:

1 — каналы выделительной системы; *2* — нервный ствол; *3* — матка; *4* — яичник; *5* — желточник; *6* — тельце Мелиса; *7* — семяприемник; *8* — влагалище; *9* — половая клоака; *10* — циррус; *11* — семявыносящий канал; *12* — семенники

ку от каналов видны нервные стволы по одному с каждой стороны. Все остальные органы — это части гермафродитного полового аппарата, повторяющегося в каждом членике.

По всему членику разбросаны многочисленные мелкие округлые семенники. Отходящие от них семенные канальца плохо видны на тотальном препарате, зато хорошо просматривается извитой семявыносящий канал. Он идет к боковому краю членика по одной из его половин, где переходит в семяизвергательный канал, окруженный мускулистым мешком — циррусом. Мужское половое отверстие открывается в половую клоаку, расположенную на половом сосочке.

У заднего края членика лежит сетчатый желточник, имеющий вид тупоугольного треугольника. Впереди желточника, справа и слева от средней линии тела, расположен яичник, поделенный на две половины. Под семявыносящим каналом проходит тонкий прямой канал — влагалище, открывающееся в половую клоаку рядом с мужским половым отверстием. На противоположном конце влагалище образует небольшое вздутие — семяприемник.

Посередине членика у переднего края расположена матка. Она слепо замкнута. По мере заполнения матки яйцами в ней возникают боковые ветви, поэтому на разных препаратах матка может иметь разную конфигурацию, т. е. или вид простого неразветвленного канала, или канала с боковыми ответвлениями (рис. 3.41).

Между яичником и желточником на препарате видно темное округлое пятнышко — это комплекс, состоящий из оотипа и желез тельца Мелиса.

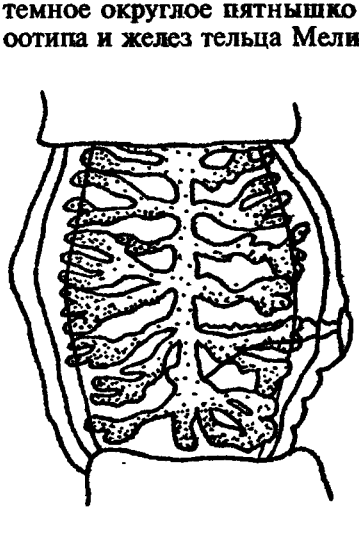


Рис. 3.41. Зрелый членик свиного цепня

Стадии развития цестод. Оплодотворение у цестод протекает различно. В ряде случаев циррус проникает в вагину своего же членика; иногда циррус одного членика проникает в вагину другого членика того же червя и, наконец, в вагину какого-либо членика соседнего червя. Оплодотворение яиц происходит в оотипе. Оплодотворенные яйца формируют защитные оболочки, затем проходят в матку.

В матке оплодотворенные яйца подвергаются полному дроблению и развиваются в зародыш. Сам зародыш имеет крючья (чаще шесть) и называется онкосферой. Если матка закрытая (как у цепней), то яйца с онкосферой выводятся наружу из члеников. После этого они выделяются во внешнюю среду вместе с фекалиями окончательного хозяина.

Членики в наружной среде распадаются, а онкосфера высвобождается из защитной оболочки яйца.

Если матка открытая, как у лентецов, то яйца выделяются наружу не посредством отрыва члеников из стробилы, а через выводное отверстие матки в полость кишки хозяина, а оттуда вместе с фекалиями наружу.

Таким образом, на первой стадии развития зародыш (онкосфера), оказавшись во внешней среде, освобождается от защитной оболочки или, находясь в ней, может быть проглочен промежуточным хозяином. Если онкосфера попадет в своего промежуточного хозяина, то зародыш превращается в личинку (финку). Различают несколько личиночных форм (рис. 3.42).

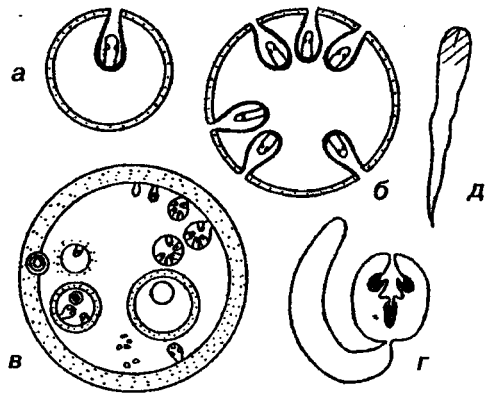


Рис. 3.42. Строение ленточной стадии цестод (финки):
а — цистицерк; *б* — ценур; *в* — эхинококк; *г* — цистицеркоид; *д* — плероцеркоид

1. Цистицерк. Имеет головку, ввернутую внутрь пузыря (стадия свиного или бычьего цепней).

2. Ценур. Пузырь, внутри которого имеется несколько головок (стадия цепня овечьего мозговика).

3. Цистицеркоид. Кроме пузыря имеет хвостовидный придаток (стадия карликового цепня).

4. Плероцеркоид. Имеет головку и плотное тело без пузырчатой задней части (стадия широкого лентеца).

5. Эхинококк. Личиночная форма, которая состоит из материнского пузыря, внутри которого располагаются дочерние, а в дочерних — внучатые пузыри, причем в каждом пузыре образуется сколекс (стадия цепня эхинококка).

Таким образом, чтобы развилась неполовозрелая стадия цестод, т. е. финка, промежуточным хозяином должна быть проглочена онкосфера. Для развития же половозрелой формы цестод окончательным хозяином должна быть проглочена финка цепней или лентеца (например, цистицерк, плероцеркоид и т. д.).

Цикл развития бычьего или свиного цепня (см. рис. 3.37). Окончательный хозяин только человек, промежуточный — крупный рогатый скот. Больной человек выделяет с фекалиями членики, которые во внешней среде разрушаются, и яйца тогда выпадают из матки и рассеиваются. Из яйца, проглоченного промежуточным хозяином, выходит онкосфера, которая проникает сквозь стенку кишечника и попадает в ток крови. С током крови онкосфера заносится в мышцы, где из нее развивается пузырь с ввернутой головкой (цистицерк). Образовавшись в мышцах, финка попадает вновь к человеку с зараженным мясом, которое плохо проварено или прожарено.

Цикл развития свиного цепня имеет сходный характер. Он отличается лишь своим промежуточным хозяином (свинья, кабан) и способностью онкосферы, попадая в кишечник человека, развиваться в финку. Человек в этом случае становится промежуточным хозяином, и у него развивается заболевание, получившее название **цистицеркоз**.

Цикл развития широкого лентеца (Diphyllobotrium latum) (рис. 3.43). Развитие сопровождается сложной сменой хозяев. Яйца, выделенные из кишечника человека, для дальнейшего развития должны попасть в воду. Здесь из оболочки освобождается онкосфера, так называемый корацидий. Корацидий покрыт ресничками и свободно плавает. Чтобы развиться дальше, корацидий должен быть проглочен рачком (циклопом). Попав в кишечник рачка, корацидий теряет реснички и затем проникает в полость тела своего первого промежуточного хозяина, где достигает первой фазы

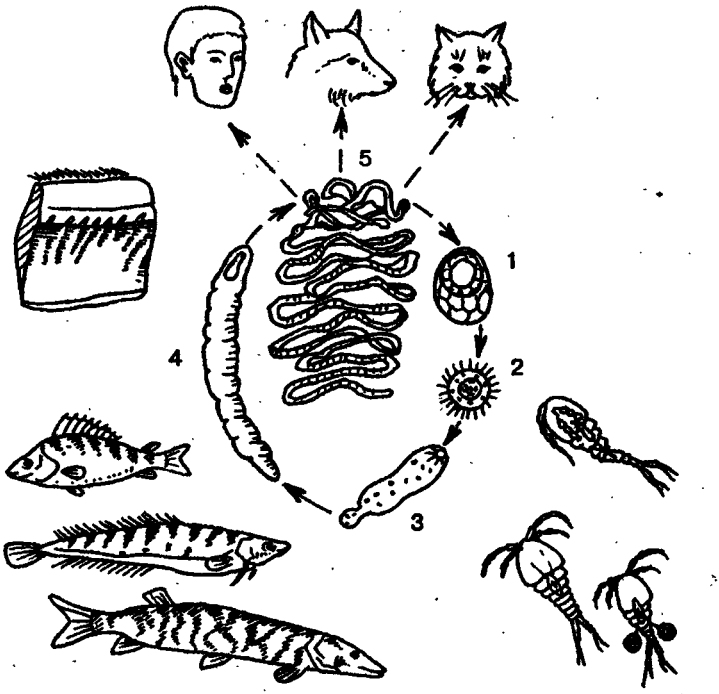


Рис. 3.43. Цикл развития широкого лентеца:

1 — яйцо попадает в водоем; *2* — корацидий; *3* — процеркоид в полости тела циклопа; *4* — плероцеркоид из мускулатуры рыбы; *5* — стробила взрослого ленточного червя в кишечнике окончательного хозяина

личиночного развития. В этой фазе личинка лентеца называется процеркоидом. Процеркоид имеет удлиненное тело, причем на заднем конце у него располагается придаток с шестью крючьями.

Вторая личиночная фаза достигается в том случае, если рачок с процеркоидом будет проглочен мальком рыбы. Попав в кишечник рыбы, процеркоид проникает оттуда во внутренние органы и мускулатуру рыбы и развивается здесь в плероцеркоид. Последний имеет уже две ботрии и короткую стробилу.

Эта личиночная стадия разовьется дальше, если зараженная рыба будет съедена человеком. В кишечнике последнего плероцеркоид развивается в половозрелого лентеца.

ТИП КРУГЛЫЕ, ИЛИ ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ, ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)

Основные признаки круглых червей

1. Животные с билатеральной симметрией, червеобразной формы, с тенденцией к радиальной симметрии вокруг продольной оси.

2. Эпителиальный слой (гиподерма) кожно-мускульного мешка имеет **синцитиальное строение**, т. е. клеточных границ в гиподерме нет и она состоит из плазматической массы с включенными в нее ядрами.

3. Полость тела — первичная (**псевдоцель**), т. е. окружена продольной мускулатурой без эпителиальной выстилки. Полостная жидкость оказывает сильное давление на стенки кожно-мускульного мешка и выполняет функцию **гидроскелета**.

4. Метамерии внутренних органов нет.

5. Все органы тела обладают **постоянством клеточного состава** (эвтелия). Признаки регенерации отсутствуют.

6. Содержащий только продольные мышцы кожно-мускульный мешок делает единственно возможным змеевидное движение, в котором из-за нерасчлененности внутреннего объема животного всегда участвует все его тело. Кольцевые мышцы в стенке тела отсутствуют.

7. Продольная мускулатура разделена на четыре зоны вентральным, двумя латеральными и дорзальными гиподермальными валиками.

8. Пищеварительная система представлена прямой трубкой и заканчивается анусом. Передняя кишка имеет мускулатурную глотку, а средняя кишка состоит только из энтодермальных клеток, и мышечной обкладки здесь не бывает.

9. Нервная система состоит из продольных тяжей, расположенных в вентральном и дорзальном гиподермальных валиках и непосредственно контактирует с мышечными клетками. Для круглых червей типична слабая степень цефализации.

10. Кровеносная система отсутствует.

11. Дыхание либо через кожу, либо анаэробное.

12. Выделительная система в виде протонефридиев, но без клеток с ресничным пламенем, либо состоит из каналов, идущих в боковых гиподермальных валиках, не сообщающихся с полостью тела.

13. Раздельнополые. Развитие прямое, но у паразитических форм может быть стадия инвазионной личинки.

14. Свободноживущие формы, встречающиеся во влажной почве, а также в бентосе морей и пресных водоемов, представлены мелкими экземплярами. Паразитические виды могут быть как микроскопическими, так и отличаться значительными размерами (самка, живущая в плаценте кашалота, имеет более 8 м длины).

Состав типа первичнополостных не вполне точно определен, так как и происхождение и родственные отношения их не вполне ясны. Наиболее типичных представителей объединяют в четыре основных класса.

Класс 1. Гастротрихи (Gastrotricha). Мелкие животные (0,05—1,5 мм), имеющие удлиненное, иногда бутылкообразное, круглое в поперечном сечении тело. Живут в пресных водах и морях. Донные организмы. Они ловко и быстро, часто скачками, снуют в покрывающем дно бассейна иле в постоянных поисках добычи, которую они вовлекают в рот с помощью энергичной работы сильных ресничек.

Класс 2. Нематоды, или собственно круглые (Nematodes). Количество видов, относящихся к этому классу, очень велико. Насчитывают не менее 3 тыс. паразитов и столько же свободноживущих нематод. Основными паразитическими представителями являются следующие.

1. *Аскарида человеческая* — паразит кишечника человека.

2. *Острица человеческая* — живет в кишечнике человека, чаще всего детей. Распространена на всем земном шаре.

3. *Власоглав человеческий* — обитает в слепой кишке человека, заходит в червеобразный отросток. Кроме человека паразитирует у обезьян и полуобезьян.

4. *Трихина.* Паразитирует в кишечнике свиней, домашних и диких грызунов, различных плотоядных животных и человека. «Юные» формы обитают в крови, а мышечные — в поперечнополосатых мышцах. Здесь вокруг них возникает соединительнотканная капсула, а мышечное волокно в этом месте разрушается. Заражение происходит при поедании человеком зараженного личинками трихины мяса свиньи (рис. 3.44).

5. *Кривоголовка двенадцатиперстной кишки (анкилостома).* Паразитирует в тонкой кишке человека. С помощью крючковидных кутикулярных зубов во рту срывает ворсинки кишечного эпителия и сосет кровь. Личинки живут в воде или во влажной почве и активно внедряются в тело человека через кожу.

6. *Кровяная филярия.* Живет в лимфатических сосудах и железах человека, вызывая «слоновость» (опухолевидное увеличение пораженного органа вследствие закупорки лим-

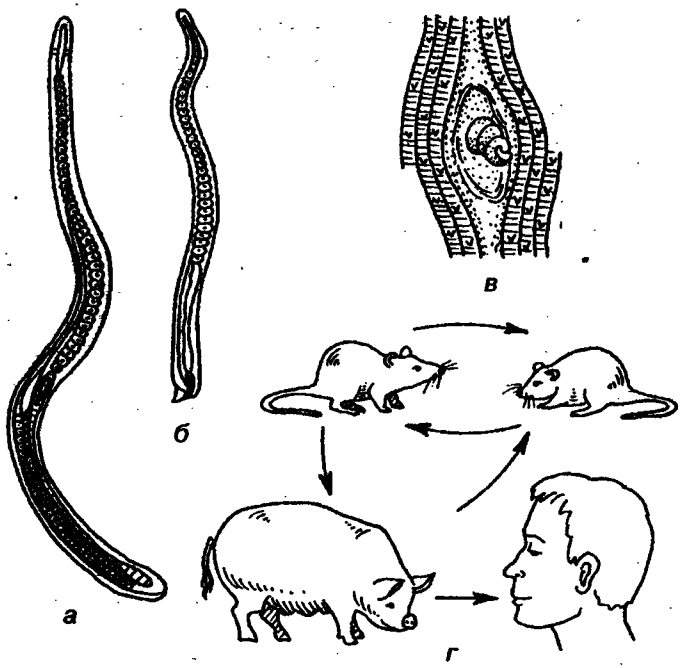


Рис. 3.44. Трихинелла:

а — самка; *б* — самец; *в* — личинка, инкапсулированная в мышечном волокне; *г* — основной путь циркуляции в природе

фатических сосудов). Личинки в большом количестве появляются в крови, всасываются вместе с ней комарами, вырастают в них, а затем мигрируют в хоботок и при очередном укусе снова попадают в кровь другого человека.

Класс 3. Волосатиковые, или Нематоподобные (Nematomorpha). Совершенно безвредные для людей существа, лишенные нормально функционирующего кишечника и неспособные пробуравливать кожу человека. При развитии яиц у волосатиков формируется своеобразная личинка, которая через рот или кожные покровы проникает в полость тела насекомых или их личинок. Достигнув половозрелого возраста, волосатики выходят из тела хозяина и размножаются (рис. 3.45).

Класс 4. Коловратки (Rotatoria). Одна из самых маленьких форм многоклеточных животных — микроскопические

существа. Свое название они получили от двойного венчика ресничек (коловращательный аппарат), находящихся у них на переднем конце и напоминающих при мерцании быстрое движение колеса со спицами. Они ведут активную жизнь в водоемах или после дождя. В пересохших лужах коловратки впадают в анабиоз и могут сохраняться до 21 мес сухими, а затем при наступлении благоприятных условий (вода) снова оживают (рис. 3.46).

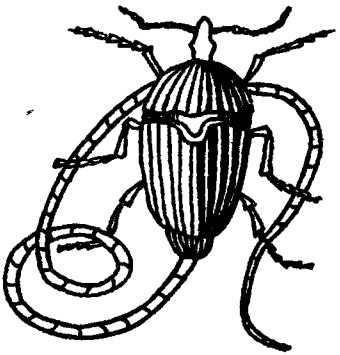


Рис. 3.45. Волосатик, выходящий из анального отверстия жука

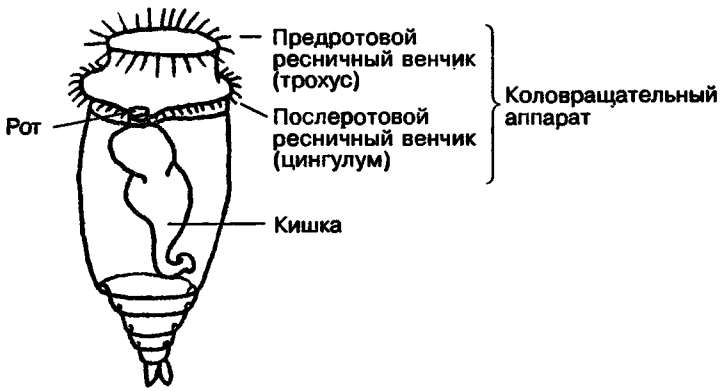


Рис. 3.46. Схема строения коловраток

Аскарида человеческая (Ascaris lumbricoides). Тело аскариды несегментированное, цилиндрической формы, заостряющееся с обоих концов.

Живая аскарида имеет красновато-желтый цвет, фиксированная — беловатый. Аскариды — раздельнополые, причем самки значительно больше самцов: длина самок 20—30 см, длина самцов 15—20 см. Самки и самцы отличаются друг от друга не только по размерам; задний конец самцов изогнут или даже закручен на брюшную сторону. Передний конец тела у обоих полов одинаков: он несколько тоньше заднего и несет на себе ротовое отверстие, окруженное тремя небольшими вздутиями — губами.

У самцов брюшной стороной считается та, на которую загнут задний конец тела, у самки на брюшной стороне ближе к переднему концу тела лежит половое отверстие, а ближе к заднему концу — анальное отверстие (рис. 3.47).

Все тело аскариды покрыто блестящей белой кутикулой и лишено ресничного покрова.

Покров. Кожно-мускульный мешок состоит из трех слоев: кутикулы, гиподермы и продольной мускулатуры.

Кутикула имеет многочисленное строение и выполняет функцию защиты и наружного скелета, к которому прикрепляются мышцы.

Гиподерма представлена симпластической тканью с беспорядочно расположенными ядрами. У большинства нематод всегда имеется четыре продольных валика, вдающихся в полость тела.

Мускулатура представлена одним слоем продольных мышц, разделенных валиком гиподермы на четыре продольные ленты. Каждая мышечная клетка состоит из сократимой части, представленной веретеном, и плазматического выроста (плазматическая часть). Движение ограничено. Тело изгибается только в дорзо-вентральной плоскости благодаря тому, что брюшные и спинные продольные мышечные ленты действуют как антагонисты.

Полость тела. Первичная или псевдоцель. Она охвачена мышечной тканью и не имеет эпителиальной выстилки. Псевдоцель содержит полостную жидкость и клеточные элементы. Полостная жидкость находится под большим давлением, что создает опору для мышечного слоя (гидроскелет). Она играет важную роль в обменных процессах. Обладает своеобразным запахом, который зависит от присутствия в этой жидкости валериановой и других кислот.

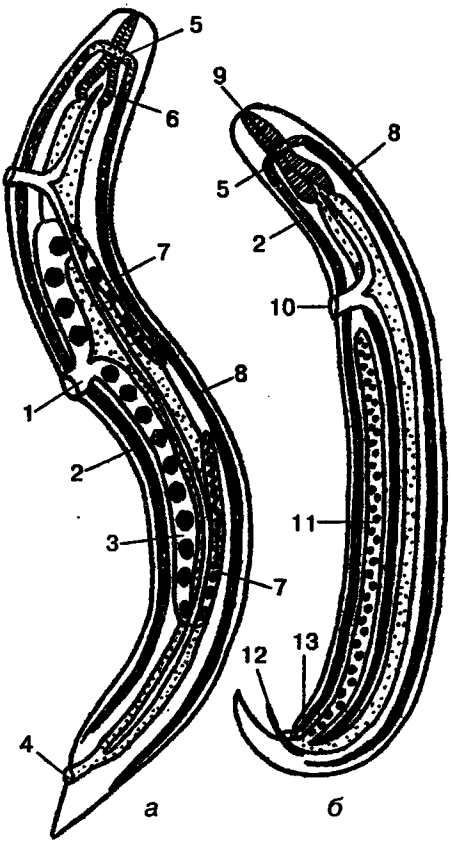


Рис. 3.47. Строение нематод:
а — самка;
б — самец:
1 — влагалище; *2* — вентральный нервный тяж; *3* — матка; *4* — анус; *5* — нервное кольцо; *6* — глотка; *7* — яичник; *8* — дорзальный нервный тяж; *9* — рот; *10* — выделительный канал; *11* — семенник; *12* — спикула; *13* — клоака

В псевдоцеле находятся внутренние органы (рис. 3.48).

Нервная система. Основной ее частью является окологлоточное нервное кольцо. Оно охватывает пищевод и отсылает в разные стороны целый ряд стволов. Крупнейшие из них — брюшной и спинной стволы — тянутся вдоль брюшного и спинного гиподермальных валиков. По бокам тела имеются два боковых (латеральных) нервных ствола. Наконец, у аскариды имеются еще две пары продольных стволов — два субдорзальных и два субвентральных.

От нервного кольца кпереди направляется ряд нервов, иннервирующих головной конец. Кроме того, от нервных стволов идут комиссуры, соединяющие нервные стволы между собой.

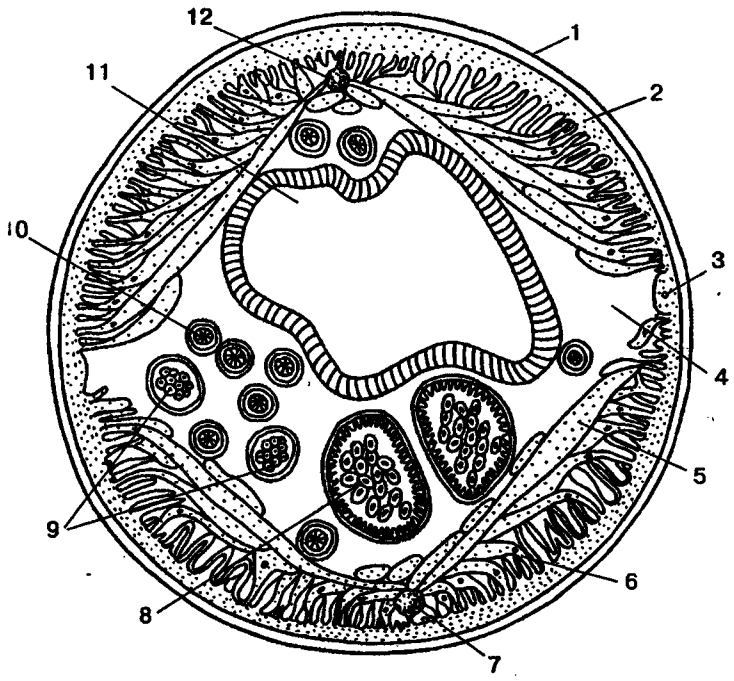


Рис. 3.48. Поперечный разрез аскариды:

1 — кутикула; *2* — гиподерма; *3* — боковой валик с каналом выделительной системы; *4* — первичная полость тела; *5* — плазматические отростки мышечных клеток; *6* — мускулатура; *7* — брюшной нервный ствол; *8* — матка; *9* — яйцеводы; *10* — яичник; *11* — кишечник; *12* — спинной нервный ствол

Нервная система полностью находится в кожно-мускульном мешке.

Органы чувств. Специальных органов чувств у нематод обычно нет. Кожа их отличается малой чувствительностью и слабовыраженной раздражимостью. В ней встречаются лишь отдельные нервные окончания, чувствительные щетинки и сосочки, особенно в головном и анальном концах тела, являющиеся рецепторами химических чувств и осязания.

Иногда у свободноживущих нематод имеются пигментированные глазки, даже с линзой.

Пищеварительная система представлена трубкой, которая состоит из передней (эктодермальной), средней (эндодермальной) и задней (экдодермальной) кишок.

Передняя кишка начинается ротовым отверстием, которое вооружено тремя губами. Эти губы играют роль присасывательного органа. Ротовое отверстие ведет в глотку и пищевод.

Пищевод имеет трехгранный просвет, выстланный кутикулой. Стенки пищевода обладают радиально расположенной мускулатурой, между глоткой и пищеводом имеется промежуточное вздутие — бульбус.

Средняя кишка — в виде прямой трубки, выстлана однорядным эпителием. Поверхность эпителия покрыта ворсинками. Пищеварение полостное и пристеночное.

Задняя кишка имеет форму короткой трубки. Ее просвет выстлан кутикулой. У самцов задняя кишка открывается в так называемую клоаку, так как туда же открывается и отверстие полового аппарата. Из клоаки самца большей частью торчат наружу кутикулярные иголочки — спикулы — добавочные образования полового аппарата.

Кровеносная система отсутствует.

Дыхательной системы нет. Процесс дыхания носит анаэробный характер. Живя в кишечнике, нематоды получают энергию путем брожения накопленного гликогена.

Выделительная система протонефридиального характера, представлена отдельными экскреторными клетками. В боковых гиподермальных валиках проходят выделительные каналы, соединяющиеся в передней части тела и открывающиеся здесь наружу выделительной порой. Эти каналы проходят внутри единственной (иногда пары) Н-образной клетки, чья функция заключается главным образом в ионной регуляции.

Помимо этой части выделительной системы у нематод имеется и другая — фагоцитарная. По ходу каналов выделительной системы встречаются фагоцитарные клетки («клетки накопления»), которые из полости тела захватывают бактерии, частицы отмерших клеток и т. п. Эти клетки крупные (две пары или более), располагаются чаще всего в передней трети тела нематод (их отростки сообщаются с выделительными каналами).

Половая система. Раздельнополые. Половые органы имеют трубчатое строение. У самки парные, у самца — непарные.

Женские половые органы состоят из парных трубчатых яичников, трубчатого яйцевода и трубчатых маток, переходящих в непарную вагину и яйцемет. В полость матки проникают сперматозоиды после копуляции самки с самцом. Вокруг оплодотворенного яйца после оплодотворения формируется защитная оболочка. Она имеет сложную систему внеклеточных

мембран, обладающих энергетическим потенциалом, что обеспечивает дыхательную и защитную функцию для зародыша.

Мужские половые органы представлены непарным семенником, семяпроводом и семяизвергательным каналом, открывающимся в заднюю кишку.

Цикл развития. Самки и самцы аскариды паразитируют в тонких кишках человека, где и совершается оплодотворение. Самка откладывает здесь яйца, которые вместе с фекалиями выводятся наружу. Во внешней среде начинается дробление яиц, поскольку для этого необходимо наличие кислорода. Находясь в аэробных условиях, яйца аскариды развиваются в течение 21 суток до личиночной стадии. Такие яйца, содержащие уже оформившуюся «личинку», становятся инвазионными, т. е. способными к дальнейшему развитию в теле хозяина (человека). Из этого видно, что яйца, только что выделившиеся наружу, не могут заразить хозяина. Их называют неинвазионными яйцами, т. е. неспособными вызвать паразитарное заболевание — **инвазию**.

При проглатывании инвазионных яиц личинки в кишечнике человека выходят из оболочек и активно проникают в кровеносные сосуды стенки кишки (рис. 3.49). С током кро-

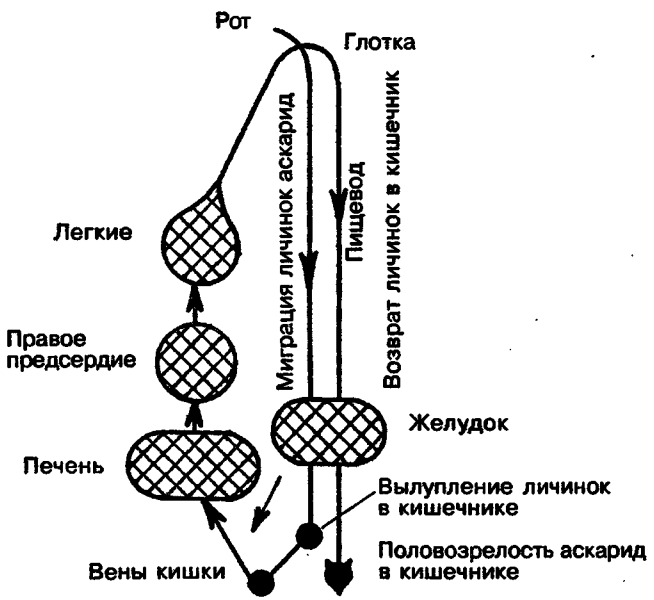


Рис. 3.49. Цикл развития человеческой аскариды

ви по воротной вене они заносятся в печень, затем попадают в большой круг кровообращения и через нижнюю полую вену достигают правого предсердия; из предсердия в желудочек; из правого желудочка по легочной артерии личинки заносятся в капилляры, оплетающие легочные альвеолы, откуда током крови могут быть занесены в любой орган.

Из капилляров легких личинки «пробуравливаются» в альвеолы и по бронхам и трахее вместе с отделяемой от стенок дыхательных путей слизью попадают в ротовую полость. Личинки проглатываются со слюной и вторично оказываются в кишечнике, где и достигают половой зрелости.

Продолжительность миграции личинки от выхода из яйца до половозрелости не менее 75 дней.

Аскариды, не имея сильных органов прикрепления, тем не менее хорошо противостоят движениям кишечника, опираясь о его стенки своим изогнутым, пружинистым, напряженным телом. Взрослые аскариды выделяют ядовитые вещества и тем действуют на организм хозяина, вызывая расстройства кишечника, а также вредно влияют на нервную систему. Временами они обусловливают закупорку кишечника (при массовых количествах), а в некоторых случаях прободение его стенки, результатом чего бывает перитонит (воспаление брюшины).

Личинки, если их много, могут быть причиной легочных заболеваний, так как они наносят многочисленные ранения стенкам альвеол.

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ, ИЛИ КОЛЬЧЕЦЫ (ANNELIDES)

Основные признаки кольчецов

1. Тело типичных форм характеризуется гомономной симметрией, так как состоит из приблизительно равноценных повторяющихся колец (сегментов, или метамеров). Каждый сегмент содержит по полному набору ганглиев, нефридиев, кольцевых сосудов и гонад (рис. 3.50).

2. Впервые появляется **целом** (вторичная полость тела), разгороженный мезедермальными перегородками на отдельные, повторяющиеся участки.

3. Впервые кожа представлена **слоем клеточного строения.**

4. Впервые появляется **замкнутая кровеносная система.**

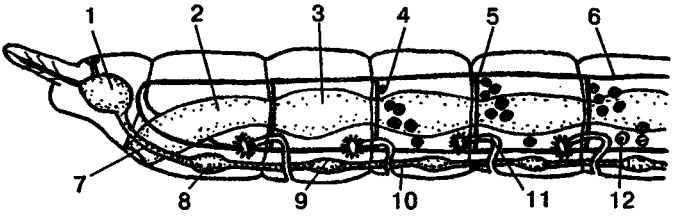


Рис. 3.50. Строение кольчецов (вид сбоку):

1 — надглоточный ганглий; *2* — глотка; *3* — кишка; *4* — яйцеклетки; *5* — кольцевой кровеносный сосуд; *6* — спинной кровеносный сосуд; *7* — окологлоточная коннектива; *8—9* — ганглии брюшной нервной цепочки; *10* — коннективы; *11* — метанефридий; *12* — брюшной кровеносный сосуд

5. Впервые в составе пищеварительного тракта появляются **мышечные клетки.**

6. Стенка тела мускулистая, часто со сплошными слоями кольцевых мышц и четырьмя полосами продольных мышц (рис. 3.51).

7. Нервная система с пресегментным надпищеводным ганглием, околопищеводным кольцом и брюшным нервным стволом с сегментарными ганглиями (рис. 3.52).

8. Впервые выделительная система представлена **метанефридиями.** Через нефридиальные каналы выводятся также половые продукты.

9. Эпителий покрыт кутикулой и несет эпидермальные щетинки (единичные или в пучках), за исключением форм с передней и задней присосками. Впервые появляются примитивные органы движения — **параподии** (рис. 3.53).

10. У морских форм развитие со свободноживущей трохофорной личинкой; у пресноводных и наземных форм прямое — внутри яйца.

Известно около 75 тыс. видов кольчецов, которых делят на три крупные группы: многощетинковые, малощетинковые и пиявки. Пиявки рано дивергировали от эволюционной линии малощетинковых, и эти две группы вместе образуют класс Поясковых кольчецов.

Класс 1. Многощетинковые, или Полихеты (Polychaeta). Представители — почти исключительно морские формы: **червь-нереида** (рис. 3.54), **пескожил.**

Класс 2. Поясковые черви (Ceitellata).

Подкласс 1. Малощетинковые (Oligochaeta). К ним принадлежат всем известные дождевые черви.

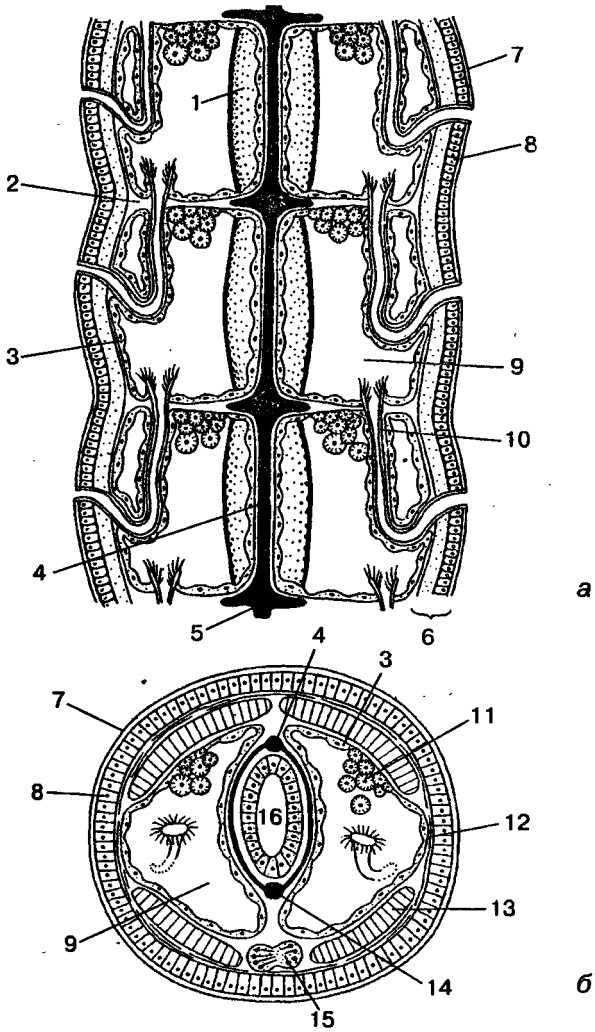


Рис. 3.51. Строение кольчецов:
а — продольный срез тела; *б* — поперечный разрез тела:

1 — кишка; *2* — диссепимент; *3* — мезодерма; *4* — спинной кровеносный сосуд; *5* — кольцевой кровеносный сосуд; *6* — кожно-мускульный мешок; *7* — кутикула; *8* — эктодерма; *9* — целом; *10* — протонефридий; *11* — яйцеклетки; *12* — кольцевая мускулатура; *13* — продольная мускулатура; *14* — брюшной кровеносный сосуд; *15* — брюшная нервная цепочка; *16* — кишка

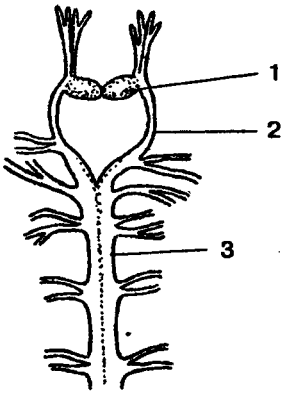


Рис. 3.52. Нервная система дождевого червя:

1 — надглоточные ганглии; *2* — окологлоточная коннектива; *3* — брюшная нервная цепочка

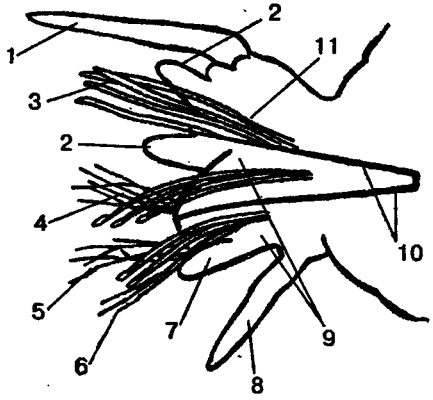


Рис. 3.53. Параподия нереиды:

1 — спинной усик; *2* — спинные лопасти; *3—6* — щетинки; *7* — брюшная лопасть; *8* — брюшной усик; *9* — брюшная ветвь; *10* — опорные щетинки; *11* — спинная ветвь

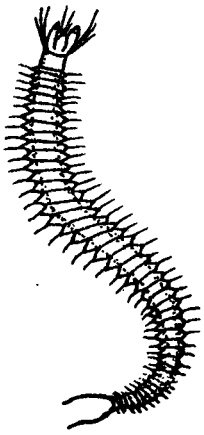


Рис. 3.54. Многощетинковый червь (нереида) с параподиями по бокам сегментов

Подкласс 2. Пиявки (Hirudinea).

Класс 3. Примитивные кольчецы (Archiannelida). Мелкие морские формы без параподий. Брюшная сторона у многих примитивных аннелид покрыта ресничками.

Общая характеристика полихет

Нереиды (Nereis pelagica). Нереида имеет в длину 8—10 см. Тело, сплющенное в дорзо-вентральном (спинно-брюшном) направлении, состоит из отдельных, сходных между собой сегментов.

В теле червя ясно различаются отделы: головной, туловищный и хвостовой. На головном отделе имеются придатки — щупальца, щупики и усики (рис. 3.55). На нем же — глаза и статоцисты. Каждый туловищный сегмент несет по бокам подвижные, покрытые щетинками параподии.

Покров. Представлен кожно-мускульным мешком, который состоит из: 1) кутикулы, похожей на хитин; 2) однослойного покровного эпителия; 3) кольцевой и продольной мускулатуры и 4) целомического эпителия, выстилающего полость тела. Покровный эпителий содержит большое количество одноклеточных желез. За счет выделений последних у многих сидячих полихет образуются домики, или чехлики. У форм, делающих трубки из песчинок, имеются особые цементные железы, склеивающие отдельные песчинки.

Параподия (см. рис. 3.53) слагается из двух частей: спинной ветви (нотоподиум) и брюшной ветви (нейроподиум). Спинная

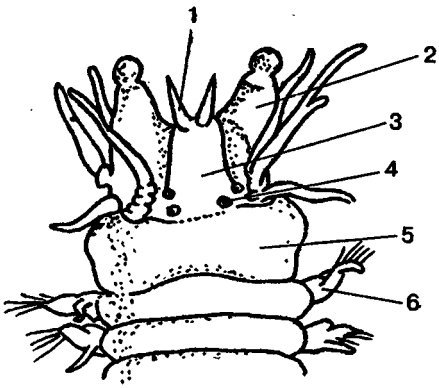


Рис. 3.55. Головной конец нереиды:

1 — щупальца; *2* — пальпы; *3* — протостом; *4* — глаза; *5* — перистом; *6* — параподия

ветвь несет тонкий спинной усик (рис. 3.56) и пучок крепких прозрачных игл, щетинок. Брюшная ветвь имеет брюшной усик, а также пучок брюшных щетинок. Кроме того, обе ветви имеют по одной внутренней опорной щетинке (ацикуля), значительно более крепкой, чем щетинки пучков.

Нервная система лежит в слое продольных мышц. Она состоит из окологлоточного кольца и метамерной брюшной нервной цепочки; комиссуры этой последней парные.

Окологлоточное кольцо достигает высокого развития, в особенности надглоточные ганглии, обычно называемые «мозгом». От этого «мозга» идут нервы к глазкам, щупальцам, пальпам, усикам. Брюшная нервная цепочка дает нервы к кишечнику и другим внутренним органам, а также к параподиям и в кожу.

Органы чувств. Полихеты обладают хорошо развитыми глазами, иногда достигающими значительной величины и сложности. У некоторых форм глаза по своей организации напоминают глаза позвоночных (рис. 3.57), у других же глаза устроены проще и представляют собой пигментные бокалы, дно которых содержит зрительные клетки. К органам осязания принадлежат различные чувствительные клетки, расположенные в коже или связанные с кожными щетинками (механорецепторами), а также находящиеся на пальпах, щупальцах и усиках головного отдела.

Органы химических чувств представлены специальными нюхальными органами (хеморецепторами), находящимися на пальпах. Органы равновесия расположены на переднем конце тела в виде статоцистов (пузырьки с отолитом). Роль отолита выполняют песчинки, раковины диатомовых водорослей и т. п., попадающие в пузырьки.

Полость тела. Кожно-мускульный мешок явственно охватывает выраженную вторичную полость тела (целом), выстланную полостным, или перитонеальным эпителием (целотелием). Полость тела наполнена полостной жидкостью, играющей роль гидроскелета.

В полостной жидкости плавают различные элементы, подлежащие удалению через выделительные ходы, а равно белые кровяные тельца (лейкоциты), яйца, сперматозоиды и т. п.

Пищеварительная система. Состоит из передней, средней и задней кишок. Ротовое отверстие, расположенное на брюшной стороне, ведет в эктодермальную, переднюю кишку, которая состоит из глотки и суженной ее части, пищевода. Глотка у нереиды может выдвигаться и вооружена челюстями. Средняя (эндодермальная) кишка имеет вид прямой трубки. Задняя

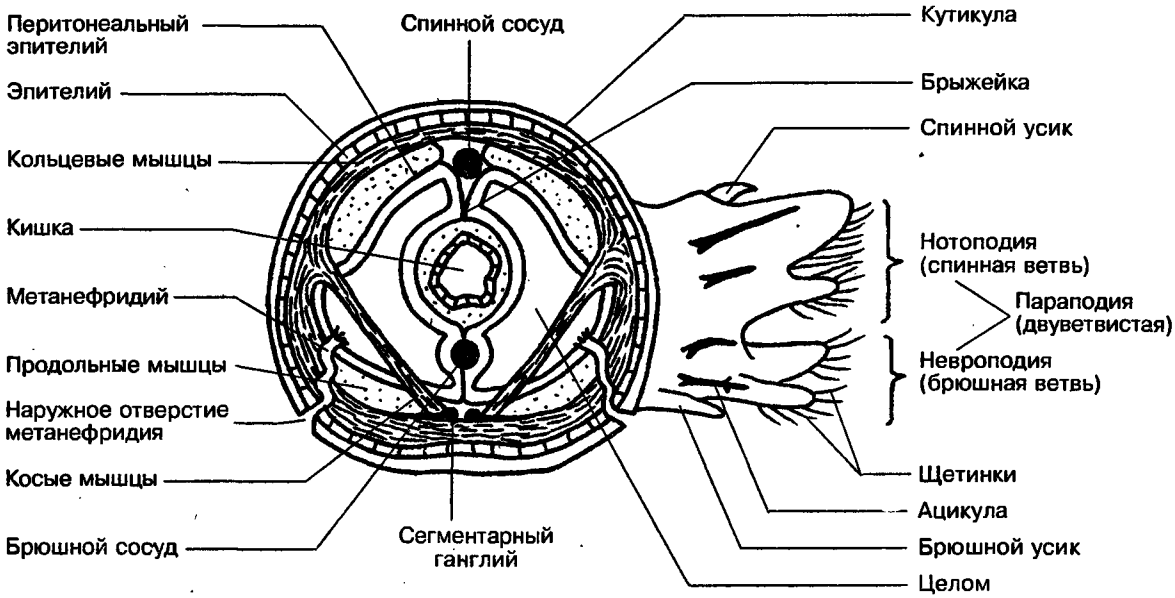


Рис. 3.56. Поперечный разрез через туловищный сегмент нереиды

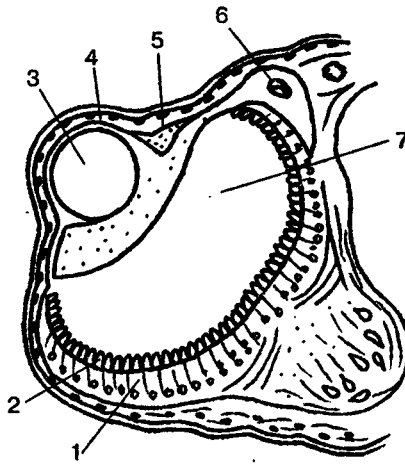


Рис. 3.57. Разрез через глаз кольчатого червя:

1 — сетчатка; *2* — рецепторы; *3* — хрусталик; *4* — роговица; *5* — сократительные волокна; *6* — железистая клетка; *7* — стекловидное тело

(эктодермальная) кишка открывается задним отверстием на анальном членике тела. Стенка средней кишки состоит из трех частей: наружной соединительнотканной (спланхноплевра); средней, состоящей из продольных и кольцевых мышц; и внутренней, представленной энтодермальным эпителием.

Кровеносная система. Замкнутая, состоит из спинного сосуда, расположенного над кишечной трубкой. Он связан поперечными кольцевыми сосудами с брюшным кровеносным сосудом. От кольцевых сосудов идут периферические сосуды, которые распадаются на хорошо развитую сеть капилляров во внутренних органах, жабрах и коже.

Движение крови обеспечивается пульсацией спинного кровеносного сосуда. Жаберные сосуды также пульсируют. Кровь течет в спинном сосуде от заднего конца тела к переднему концу, проходит через кольцевые сосуды в брюшной сосуд и здесь течет назад, к анальному концу тела. Стенки кровеносных сосудов содержат мышечную прослойку. В крови плавают амебоциты. У нереиды в плазме крови растворен гемоглобин, что обусловливает красный цвет крови.

Дыхательная система. Жабры играют роль дыхательного аппарата у многих многощетинковых и связаны с параподиями. У параподий спинной усик превращается в ветвящуюся жабру. Жаберные выросты богаты пронизывающими их кровеносными сосудами. Параподии свободно плавающих нереид постоянно омываются свежей водой, что обеспечивает им дыхание. Положение жаберных отростков на пара-

подиях разнообразно. Часто они занимают определенные участки тела и, как правило, ближе к головному отделу.

В коже хорошо развита сеть капилляров, обеспечивающая кожный газообмен.

Выделительная система. У полихет представлена особо модифицированными протонефридиями и метанефридиями. Терминальные органы протонефридиев взрослых полихет представлены комплексом соленоцитов (рис. 3.58). Это — клетки с округлым телом, переходящим в длинную полую трубку, внутри которого мерцает длинная нить.

В отличие от протонефридиев, метанефридий имеет сквозной выделительный канал, один конец которого открывается в полость тела, а другой — в окружающую среду. Выделительный канал начинается нефростомом, или воронкой. Воронка обычно лежит в соседней передней камере полости тела. Она быстро сужается в трубку, которая, делая ряд извивов, пронизывает тело метанефридия и заканчивается выделительной порой в области парапод (см. рис. 3.56).

Выделительная трубка выстлана ресничками. В полость канала метанефридия постоянно поступают мочевина и отмирающие клетки целотелия.

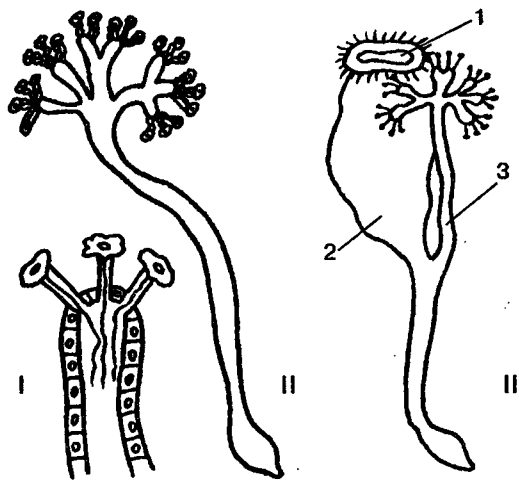


Рис. 3.58. Соленоциты полихет I—II и нефромиксий III:

1 — половая воронка, ведущая в половую трубку; *2* — половая трубка; *3* — метанефридий

Половая система. Полихеты раздельнополые. Гонады образуются в целотелии и по мере роста, обособляясь, погружаются в полостную жидкость. Выделение яиц и спермы наружу у различных видов полихет происходит по-разному. У одних форм либо через разрыв в стенке тела, либо при отрыве всей задней части тела, содержащей половые продукты, либо с помощью выводных протоков. Если выводные протоки совмещены с метанефридиями, то их называют нефромиксиями, если половой проток обособлен, то его называют гонодуктом. Оплодотворение яиц происходит в воде. После отложения гамет половые особи погибают.



Рис. 3.59. Трохофора и ее развитие (сверху вниз)

Развитие. Оплодотворенные яйца превращаются в личинку (трохофору). Трохофора некоторое время плавает в верхних слоях воды, а затем подвергается метаморфозу. В процессе метаморфоза нижний полюс личинки вытягивается в червеобразный сегментированный придаток, и личинка опускается на дно, превращаясь во взрослую особь (рис. 3.59).

Помимо полового размножения у полихет встречается почкование. Почкование может идти либо в продольном направлении, либо в форме бокового почкования, при котором развивается целая сеть особей.

Кроме того, полихеты обладают высокой степенью регенеративной способности.

Общая характеристика малощетинковых кольчецов (олигохет)

Дождевой червь (Lumbricus terrestris). Особи данного вида достигают в длину 15—30 см. Тело имеет типичную червеобразную форму и состоит из явственных

колец, число которых достигает 140—180. Спинная сторона тела округлая, брюшная несколько уплощена. Примерно на 31-м членике тела имеется особое образование, так называемый п о я с о к. Это — орган, выделяющий экскрет, из которого строится кокон, и обеспечивающий склеивание двух особей при спаривании. На каждом сегменте находятся щетинки, которые не видны невооруженным глазом, но легко ощущаются, если провести пальцем по поверхности червя. Это остатки параподий. В каждом сегменте имеется четыре пары щетинок: две пары дорзальные и две пары — субвентральные (рис. 3.60).

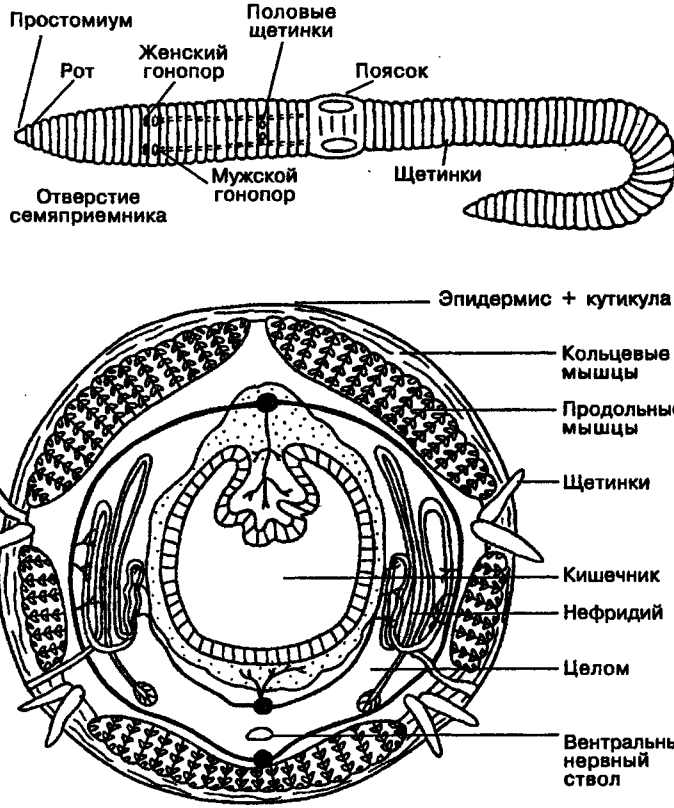


Рис. 3.60. Внешнее строение и поперечный срез дождевого червя

Щетинки сидят в особых карманах, и каждая представляет продукт жизнедеятельности специальной клетки, продуцирующей хитинообразное органическое вещество. С помощью щетинок червь упирается в почву и таким образом попеременными сокращениями и удлинениями отдельных участков тела, связанными с работой мускулатуры, передвигается.

Кожа дождевого червя покрыта слизью, выделяемой кожными железами. На переднем конце можно видеть ротовое отверстие, покрытое выступающей вперед головной лопастью (п р о с т о м и у м), на заднем конце тела — анальное отверстие. При надавливании из анального отверстия выступает земля, заполняющая полость кишки.

На брюшной стороне на 14-м сегменте имеется пара маленьких округлых женских половых отверстий, а на 15-м сегменте — пара мужских половых отверстий в виде поперечных щелей.

Отверстия метанефридиев находятся на спинной стороне и, незаметные невооруженным глазом, то раскрываются, то закрываются. Выделяемая через них экскреторная жидкость увлажняет наружную поверхность тела червя.

Покров. Представлен кожно-мускульным мешком, который состоит из четырех основных слоев: 1) слизистой кутикулярной выстилки; 2) клеток эпителия кожи; 3) мышечного слоя и 4) тонкой пленки с о м а т о п л е в р ы, состоящей из целомического эпителия.

Мускулатура имеет двойной слой мышечных волокон: под эпителием кожи идут кольцевые мышцы, глубже — продольные, разделяющиеся на пять отдельных лент.

Полость тела. Вторичная, выстлана целомическим эпителием. Целом наполнен полостной жидкостью, выполняющей роль гидроскелета. Как и все тело, целомическая полость разгорожена на перегородки (д и с с е п и м е н т ы).

Нервная система. Состоит из окологлоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки (см. рис. 3.52). Нервное кольцо слагается из парного надглоточного узла — кольцевых (глоточных) комиссур и парного подглоточного нервного узла, который является вместе с тем первым узлом брюшной нервной цепочки. Сквозь окологлоточное кольцо проходит глотка. От каждого ганглия отходят нервы (чувствительные и двигательные), дающие начало многочисленным волокнам.

Органы чувств. В коже имеются разного рода рецепторы в форме светочувствительных, осязательных, химических и других клеток. Светочувствительные клетки (глазки) расположены на головной лопасти.

Пищеварительная система. Ротовое отверстие ведет в толстостенную глотку, расположенную в первых шести сегментах тела. Глотка переходит в более узкий пищевод, продолжающийся до уровня 15-го сегмента. На уровне 10, 11, 12-го сегментов по бокам пищевода находятся открывающиеся в него три пары известковых, или морреновских железок. Выделяемая ими в пищевод углекислая известь нейтрализует введенные с землей гумусовые кислоты почвы. За пищеводом идет тонкостенное расширение красного цвета — зоб, переходящий в мускулистый, более бледно окрашенный желудок (рис. 3.61). Здесь пища измельчается, чему способствуют попадаемые с ней песчинки. На уровне желудка заканчивается передняя (эктодермальная) кишка, а желудок переходит в среднюю (энтодермаль-

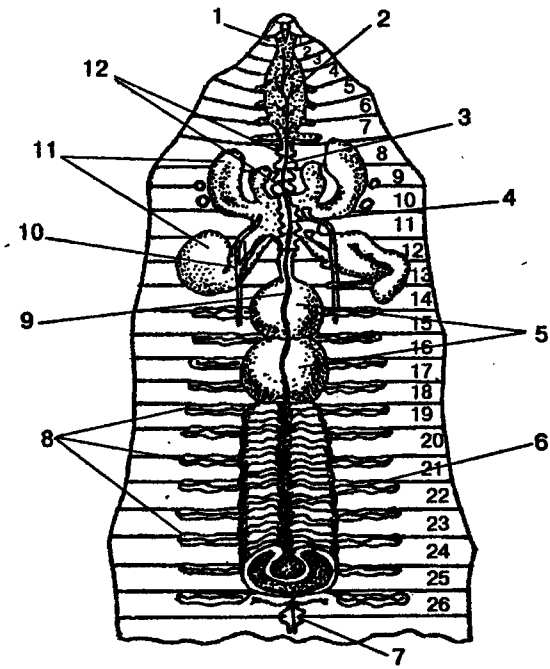


Рис. 3.61. Анатомия дождевого червя:

1 — надглоточный ганглий; *2* — глотка; *3* — пищевод; *4* — известковые мешки; *5* — зоб и мускульный желудок; *6* — кишечник; *7* — брюшная нервная цепочка; *8* — нефридии; *9* — спинной кровеносный сосуд; *10* — семяпроводы; *11* — семенные мешки; *12* — «сердце»

ную) кишку желтой окраски. Строение кишки своеобразное. Диссепименты образуют на ней явственные метамерные перетяжки. На спинной стороне кишка имеет складку — тифлозоль, впадающую в полость кишки. Эта складка увеличивает пищеварительную и всасывающую поверхность кишки.

Поверхность средней кишки покрыта желтым налетом, зависящим от хлорагогенных клеток. Они выполняют выделительную функцию. Вбирая в себя продукты экскреции и отрываясь от стенки кишки, клетки попадают в целомическую жидкость и выносятся наружу через нефропоры.

Эпителий средней кишки представлен двумя типами клеток. Один тип клеток выделяет в просвет кишки пищеварительные ферменты, тогда как другой выполняет всасывательную функцию.

Задний, эктодермальный, отдел кишки отличается от среднего отсутствием в нем тифлозолиса.

Дождевые черви питаются органическими веществами почвы, а также гниющими растительными остатками. В их кишечнике могут перевариваться за счет выделяемых ферментов как белки и некоторые углеводы, так, вероятно, и жиры.

Кровеносная система замкнутая. Кровь красная, что обусловлено наличием в плазме гемоглобина. Система состоит из спинного, брюшного и кольцевых сосудов. Под нервной системой лежит невральный сосуд, от него отходят боковые околонервные сосуды.

Шесть пар кольцевых сосудов, огибающих пищевод и соединяющих спинной и брюшной сосуды, называются «сердцами». Стенки их, так же как и стенки спинного сосуда, пульсируют (рис. 3.62). Кровь течет в спинном сосуде к головному концу, в брюшном — в обратном направлении.

Дыхательная система. Дождевой червь дышит через кожу. В последней разветвляется большое количество кровеносных капилляров.

Интересно отметить, что известковые железы участвуют в процессах, связанных с дыханием, они и предотвращают переполнение организма червя углекислотой, утилизируя подобные компоненты в углекислую известь секрета желез.

Выделительная система. Выделительные органы дождевого червя представляют собой метанефридии и типичны для кольчецов, имеющих вторичную полость тела. Они имеют окруженную ресничками воронку — нефростом. От нее начинается нефридиальный каналец, который продолжается в соседнем сегменте в виде извитой выделительной

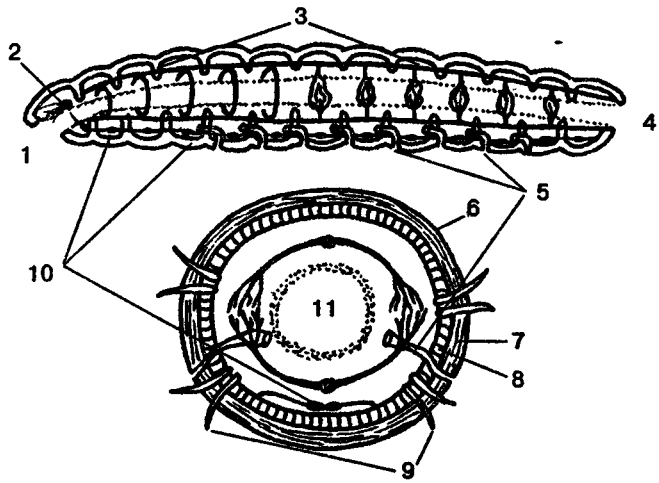


Рис. 3.62. Схема кровеносной системы дождевого червя:

1 — ротовое отверстие; *2* — надглоточный ганглий; *3* — диссепименты; *4* — анус; *5* — нефридии; *6* — кутикула; *7* — кольцевые мускулы; *8* — продольные мускулы; *9* — щетинки; *10* — брюшная нервная цепочка; *11* — пищеварительный канал

трубки, заканчивающейся выделительной порой — нефропорой. Таким образом, нефростом лежит в соседней камере вторичной полости тела, затем он суживается, прободает диссепимент, входит в состав тела метанефридия уже в другой камере и заканчивается порой.

Выделительные процессы таковы: продукты жизнедеятельности, циркулирующие по кровяному руслу в конце концов попадают в хлорагогенные клетки. Эти «собиратели» экскретов в последующем отмирают, отпадают от поверхности средней кишки и погружаются в полостную жидкость, откуда они и выводятся наружу через метанефридиальные каналы.

Половая система. Дождевые черви в отличие от большинства многощетинковых — гермафродиты. Гонады помещаются в переднем конце тела на уровне 9—15-го сегмента (рис. 3.63).

Мужской половой аппарат представлен тремя парами семенных мешков. Внутри последней пары находятся две пары семенников. Против каждого семенника открываются воронкообразными отверстиями четыре семяпровода, которые, объединяясь в общий проток, открываются на брюшной стороне 15-го сегмента. На этой же стороне име-

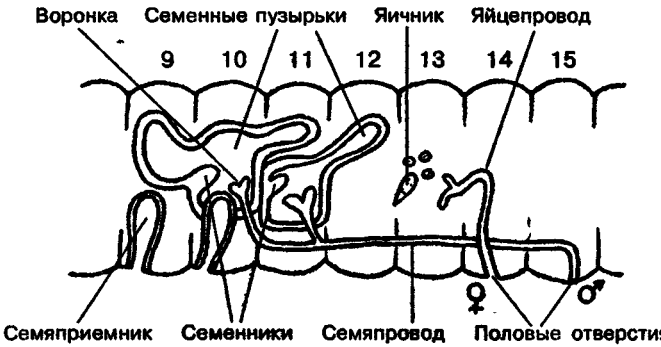


Рис. 3.63. Система органов размножения дождевого червя (вид сбоку)

ются мешковидные семяприемники, не сообщающиеся с другими половыми органами. В семяприемниках сохраняются сперматозоиды, попавшие сюда во время осеменения другим червем.

Женский половой аппарат состоит из яичников и яйцеводов. Яйцеводы начинаются воронкой и являются гомологами сегментарных нефридиальных органов.

При копуляции черви обмениваются семенем, которое хранится в семяприемниках. В дальнейшем происходит обильное выделение экскрета из эпителиальных желез пояска, с образованием муфты, куда из яйцеводов откладываются яйца. При движении червя муфта сдвигается к переднему концу тела и проходит мимо 10-го сегмента, т. е. мимо отверстий семяприемников. Из них вытекает жидкость, и происходит оплодотворение. После оплодотворения муфта превращается в кокон. Последний лежит в земле. В нем из яиц развиваются молодые особи. Личиночных стадий нет.

Бесполое размножение у малощетинковых встречается в различных формах. В более простых случаях происходит архитомия, при которой тело олигохеты распадается на несколько участков или даже отдельные сегменты, из которых каждый может развиться в нового червя. В случаях паратомии (разделение пополам) задняя часть особи достраивает передний дочерний участок, а передняя часть, наоборот, достраивает задний дочерний участок.

Роль дождевого червя в почвообразовании.

1. Способствуют разрыхлению почвы. Выделяя на поверхность свои экскременты, состоящие из земли, дождевые

черви тем самым перемешивают землю, вынося на поверхность глубже лежащие слои.

2. Обогащают почву органическими веществами, так как, затаскивая в норы и погребая в почве растительные остатки, дождевые черви способствуют накоплению в ней органических веществ, образующих гумус.

3. Дождевые черви, роясь в почве, аэрируют ее, а вместе с тем облегчают и доступ влаги в почву.

Характеристика пиявок

Медицинская пиявка (Hirudo medicinalis). Она более или менее сплющена в дорзо-вентральном направлении. Спинная сторона тела обычно выпуклая, брюшная — более плоская. Эктопаразитный образ жизни пиявок обусловил возникновение ряда особенностей: исчезла ясная сегментация, возникла передняя присоска и исчезли характерные для олигохет щетинки, исчезла вторичная полость тела и возникла редукция кровеносной системы. Образование задней присоски привело к ограничению количества метамеров и к смещению анального отверстия из конечного положения на спинную сторону. Передняя присоска имеет треугольную форму, на дне которой лежит ротовое отверстие, а задняя — округлую. У основания задней присоски на спинной стороне можно видеть анальное отверстие.

Покров. Кожно-мускульный мешок состоит из эпителия и мускулатуры. Эпителий очень богат железами, секрет которых образует слизистый поверхностный слой. Среди эпителиальных клеток расположены пигментные клетки, обусловливающие окраску тела пиявок. Мускулатура трехслойная: кольцевая, диагональная и продольная. Мускулатура отличается очень большой силой. Очевидно, что пиявки — вторичнополостные формы. Однако полость тела редуцировалась до степени лакун (синусов) и щелей между органами.

Нервная система. Состоит из окологлоточного кольца и брюшной нервной цепочки и сходна с нервной системой прочих аннелид.

Органы чувств. У всех пиявок имеются глаза. У медицинской пиявки глаза представлены пигментными бокалами. В коже пиявок расположены рецепторы органов осязания и химических чувств, а также статоцисты.

Пищеварительная система. У пиявок ротовое отверстие находится на дне передней присоски и ведет в ротовую полость. Последняя вооружена челюстями и переходит в глот-

ку. Челюсти имеют три полукруглых валика с системой косых взаимно противоположных мышечных волокон, покрытые прочной кутикулой с рядом твердых и острых зубчиков. Эти челюсти при переменном сокращении обеих систем мускульных волокон действуют подобно пилам, прорезая кожу животных, к которым пиявка прикрепляется передней присоской (характерны три радиально расположенные ранки). Глотку окружают губные железы, протоки от которых открываются в ротовой полости вблизи челюстей. Секрет, выделяемый губными железами, содержит г и р у д и н, препятствующий свертыванию крови, высосанной пиявкой. Кроме того, секрет слюны не только нарушает свертывающую систему крови хозяина, но и вызывает увеличение кровотока по всей его капиллярной сети и усиливает кровоснабжение участка тканей в месте прикрепления пиявки.

За глоткой следует объемистый зоб, снабженный боковыми карманами (рис. 3.64). Зоб не обладает пищеварительной фун-

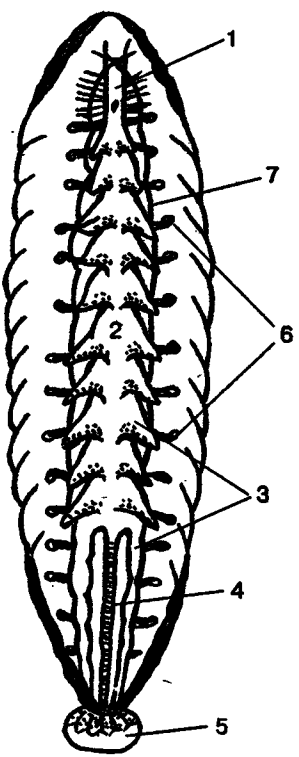


Рис. 3.64. Медицинская пиявка, вскрытая со спинной стороны:

1 — глотка; *2* — зоб; *3* — боковые мешки; *4* — задняя кишка; *5* — задняя присоска; *6* — нефридии; *7* — боковой сосуд

кцией и служит лишь резервуаром захваченной пищи (крови). Огромные размеры зоба (за счет боковых карманов) обеспечивают возможность захватывания больших запасов пищи.

Зоб переходит в короткий желудок, в котором происходит переваривание и всасывание пищи. Внутренняя стенка желудка покрыта спиральными складками, увеличивающими всасывательную поверхность. Пищеварение происходит в просвете желудка.

Желудок переходит в тонкую кишку, равным образом способную как к переваривающей, так и всасывающей функциям. Здесь также имеются внутренние складки. Тонкая кишка переходит в прямую (ректум), которая открывается наружу заднепроходным отверстием.

Кровеносная система. У медицинской пиявки кровеносная система подвержена редукции: кровеносные сосуды исчезают и их функции принимают на себя боковые кровеносные синусы, приобретающие здесь мышечные стенки и превращающиеся в боковые пульсирующие кровеносные сосуды. Над кишечником и под кишечником у пиявок имеются не сосуды, а синусы со значительно более тонкими стенками. Брюшной синус охватывает при этом нервную цепочку как чехол.

Кровь у пиявок либо бесцветная, либо окрашена гемоглобином в красный цвет.

Дыхательная система отсутствует. Газообмен происходит посредством кожи, богатой капиллярами.

Выделительная система представлена сегментарно расположенными метанефридиями. Их семнадцать пар. Воронка каждого нефридия открывается в соответствующее боковое отверстие брюшного синуса. Это лишь указывает, что синусы пиявок — остатки целома, т. е. нефростом всегда открывается в полость тела (целом). Противоположный конец нефридия открывается наружу посредством нефропоры, лежащей справа и слева на брюшной стороне.

Интересно, что у пиявок воронка не соединяется с каналом метанефридия. Жидкие продукты, захваченные воронкой, проникают из нее в канал метанефридия либо осмотическим путем, либо за счет миграции туда амебоцитов, в большом количестве окружающих нефростом, в состоянии активного фагоцитоза.

Половая система. Пиявки — гермафродиты. Половыми и в то же время клителлярными сомитами у пиявок являются 10, 11, 12-й сегменты.

Как и олигохеты, пиявки имеют образования, подобные пояску. Наружные половые отверстия — впереди мужское,

позади женское — расположены в определенных частях тела, соответствующих вполне определенным метамерам (мужское — 10-му или 11-му и женское — 11-му или 12-му). Строение половых органов у пиявок типичное для малощетинковых. У медицинской пиявки и близких к ней форм имеется уже настоящая копуляция, при которой копулятивный орган-циррус вводится в мускулистое влагалище другой особи. Оплодотворенные яйца откладываются в кокон. Свободноживущие личинки отсутствуют. Тем не менее зародыши, находящиеся в коконе, обладают личиночными органами, в частности ресничным аппаратом, протонефридиями и т. п.

Личинка плавает в жидкости кокона с помощью своего ресничного аппарата. Позднее происходит метаморфоз. Личиночные органы разрушаются, происходит процесс перестройки тканей личинки, и она превращается в молодую пиявку, освобождающуюся из кокона.

Способность к регенерации, по сравнению с остальными кольчатыми червями, у пиявок в значительной степени утеряна в связи с высокой специализацией. Утеряно и вегетативное размножение, так что пиявки размножаются исключительно половым путем.

ТИП МОЛЛЮСКИ, ИЛИ МЯГКОТЕЛЫЕ (MOLLUSCA)

Основные признаки моллюсков (мягкотелых)

1. Трехслойные первичноротые многоклеточные животные с билатеральной симметрией.

2. Тело не сегментировано. У моллюсков с активным образом жизни тело состоит из головы, туловища и ноги (брюхоногие), а у видов, ведущих пассивный образ жизни (двустворчатые), голова отсутствует. Головоногие моллюски, ведущие активный образ жизни, имеют очень сложное строение тела.

Мощное развитие у моллюсков получила нога, состоящая из вентральных мышц кожно-мускульного мешка. У головоногих она разделена на восемь или десять (у наутилуса — до 90) щупалец.

3. Защитная наружная дорзальная раковина состоит из двух известковых слоев — внутреннего перламутрового и наружного призматического, покрытых сверху копхиолино-

вым слоем («дубленный» хитином белок). Раковина образуется за счет секрета эпидермиса. Раковина двустворчатых образуется в ходе личиночного развития путем сгибания исходно одной пластины по средней линии. У брюхоногих моллюсков раковина чашевидно-коническая или слабозакрученная по средней линии.

Иногда раковина вторично редуцирована, покрыта мягкими тканями, утрачена вовсе или увеличена настолько, что скрывает все тело.

4. Целомическая полость сохраняется только в задней части тела, где окружает сердце (перикард), связана с нефридиями и гонадами. Внутреннее пространство в теле моллюсков соответствует первичной полости тела, которая сохраняется в виде просветов кровеносных сосудов.

5. Кожа образована однослойным эпидермисом. Она не только облегает тело, но, и разрастаясь на спинной стороне, образует особый чехол, называемый мантией. Между мантией и телом остается пространство — мантийная полость.

6. Кровеносная система незамкнутая. Сердце окружено перикардиальной полостью, сквозь которую проходит кишка.

7. Газообмен у большинства форм осуществляется одной или несколькими парами жабр (у брюхоногих 1—4 гребневидных ктенидия — ктенидиальные жабры; у двустворчатых чаще всего пластинчатые жабры). У наземных и пресноводных брюхоногих моллюсков органами дыхания служат легкие, развивающиеся за счет мантийной полости.

8. Утрата метамерии и связанное с этим изменение образа жизни и способа движения привели у моллюсков к выраженной концентрации ганглиев и (прежде всего у брюхоногих и головоногих) к уровню цефализации, намного превышающему аннелидный. Головоногие располагают наиболее высокоразвитым среди всех моллюсков мозгом.

9. Несущая зубы хитиновая языковидная терка (радула), способна выдвигаться из ротовой полости наружу. Соскобленные ею частицы попадают на слизистый тяж, который втягивается в желудок с помощью стебелька, помещающегося в специальном влагалище.

10. Метанефридии, в виде пары мешковидных «почек», открываются проксимально в перикардиальную полость и далее впадают в мантийную полость.

11. Характерна одна пара гонад с протоками, впадающими в мантийную полость. У примитивных форм поло-

вые продукты выводятся через перикардиальную полость и через почки.

12. Моллюски, как раздельнополые, так и гермафродиты. Развитие непрямое с личиночными стадиями. Наблюдаются случаи вторичного прямого развития.

В систематическом отношении мягкотелых можно разделить на два подтипа: боконервных и раковинных.

Подтип 1. Боконервные (Amphineura). К этому подтипу относятся примитивно устроенные мягкотелые — исключительно обитатели океанов и связанных с ними открытых морей. Примитивность их организации сказывается в особом строении раковины. Ее или нет совсем и тело моллюска покрыто только кутикулярной пленкой с большим количеством мелких известковых образований в форме чешуек, шипиков, иголочек, или же имеется настоящая известковая раковина, состоящая из восьми черепицеобразно налегающих друг на друга пластинок, что позволяет животному свертываться наподобие ежа, пряча ногу и выставляя наружу спинную сторону, покрытую частями раковины.

Подтип 2. Раковинные (Conchifera). К данному подтипу относятся животные, получившие вполне типичное для мягкотелых строение. Относящиеся к данному подтипу организмы образуют четыре весьма резко друг от друга ограниченных класса.

Класс 1. Брюхоногие (Gastropoda) делятся на три подкласса: *переднежаберные* — преимущественно морские формы, жабры располагаются впереди сердца, раздельнополые («блюдечко», «морское ухо», битиния); *заднежаберные* — также морские формы, жабры расположены назад от сердца, на голове пара чувствительных выростов, нога с боковыми крыловидными придатками (клион, акантодорис); *легочные* — большей частью наземные и пресноводные формы, жабры заменились своеобразным «легким», образованным из мантийной полости (обыкновенный прудовик, малый прудовик, виноградная улитка, слизень).

Класс 2. Двустворчатые, или Пластинчатожаберные (Bivalvia, или Lamellibranchiata). Название класса указывает на наиболее характерные его признаки: раковину из двух половин или створок, и жабры в форме пластинок. К представителям класса относятся перловицы, беззубки, «корабельный червь», жемчужницы, устрицы, гребешки и т. д.

Класс 3. Головоногие (Cephalopoda). Это наиболее высокоорганизованные в данном типе. К ним принадлежат исклю-

чительно обитатели океанов и открытых морей (рис. 3.65). Сюда относятся два подкласса.

Подкласс 1. Четырехжаберные (Tetrabranchia). Имеют четыре жабры и четыре предсердия. Спирально закрученная раковина со многими камерами. Вокруг рта многочисленные нитевидные щупальца, прячущиеся в особом влагалище. Чернильного мешка нет. Очень древняя, примитивная, почти вымершая группа животных. Из ныне живущих известен род «кораблик» (наутилус) (рис. 3.66), а из вымерших — аммониты.

Подкласс 2. Двужаберные (Dibranchia). Имеют две жабры и два предсердия. Раковина под кожей сильно редуцирована, а иногда и вовсе отсутствует. Рук или десять (десятиногие — кальмары, каракатицы), или восемь (восьминогие — осьминоги, спруты, аргонавты). Они или с присосками, или с хитинизированными крючками. Обычно имеется чернильный мешок. Глаза с линзой (рис. 3.67).

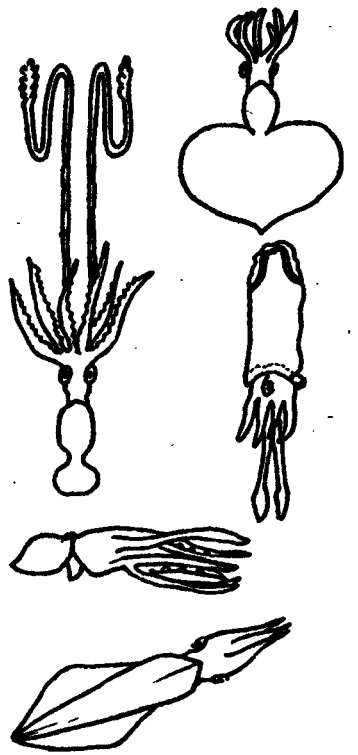


Рис. 3.65. Головоногие моллюски и форма их тела

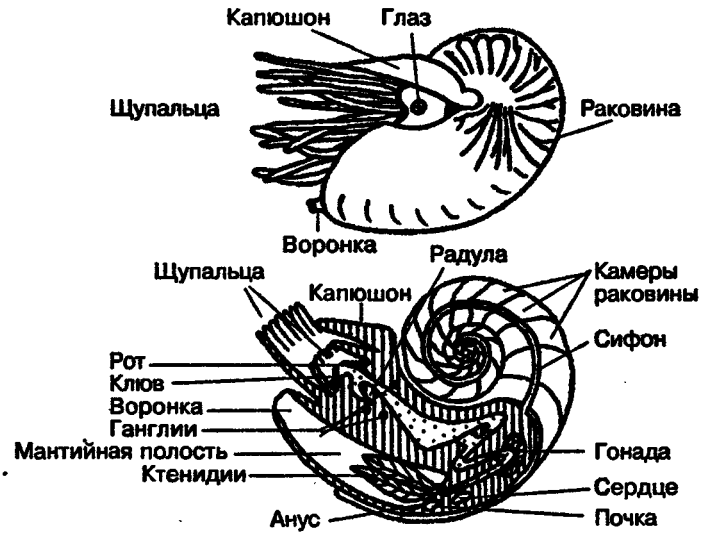


Рис. 3.66. Строение наутилуса

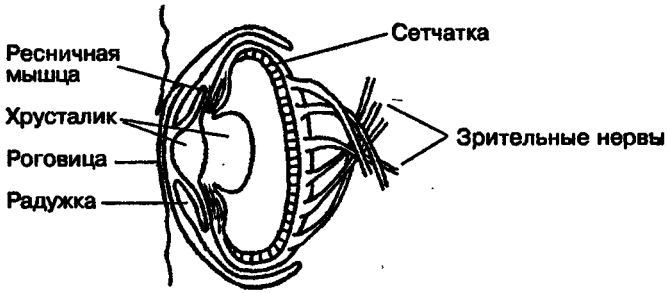


Рис. 3.67. Глаз осьминога

Класс 4. Лопатоногие (Scaphopoda). Удлиненные, цилиндрические моллюски (длина 2—150 мм), почти полностью окруженные мантией, секретирующей единую трубчатую известковую раковину, открытую с обеих сторон. Они закапываются в мягкие морские осадки, оставляя более узкий конец трубки раковины, несколько выступающий над поверхностью дна (рис. 3.68).

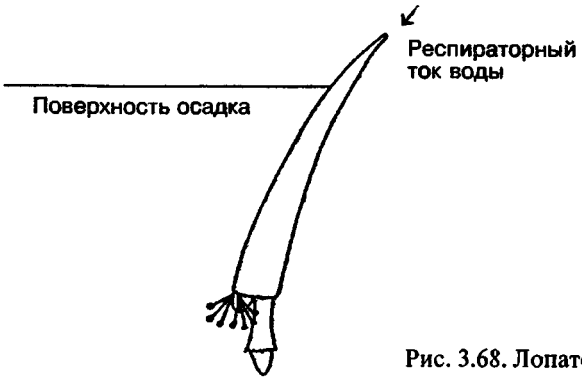


Рис. 3.68. Лопатоногий моллюск

Характеристика брюхоногих (рис. 3.69)

Виноградная улитка (Helix pomatia). Тело разделено на голову, туловище и ногу. На голове видны две пары щупалец: передние более короткие — губные, задние длинные — глазные, на вершине их расположены глаза. Между головой и ногой с брюшной стороны видна борозда, разграничивающая эти два отдела. На переднем крае головы впереди губных щупалец расположен рот. Иногда можно увидеть, как из ротового отверстия высовывается оранжевая челюсть. По краю отверстия, ведущего в раковину, видна мантия. Справа мантия ограничивает небольшое округлое отверстие, ведущее в мантийную полость, — легочное отверстие. Наблюдая некоторое время за животным, можно видеть, что легочное отверстие периодически открывается и закрывается, при этом происходит обновление воздуха в легочной полости. Справа под глазным щупальцем расположено половое отверстие, края которого несколько утолщены (рис. 3.70).

Раковина спирально закручена. Завиток начинается от вершины и у взрослого животного образован четырьмя полными оборотами. Линия на границе соприкосновения оборотов называется ш в о м, отверстие, ведущее в полость раковины, — у с т ь е м. Около внутреннего края устья на раковине имеется вдавление, называемое п у п к о м. Через отверстия в стенке раковины видно, что внутри раковины от пупка к вершине проходит столбик, образованный внутренними стенами оборотов раковины. В спирально закрученной раковине, как в домике, прячется туловище, тоже спирально закрученное. В связи с этим происходит нарушение билатеральной симметрии и переход к асимметрии туловища.

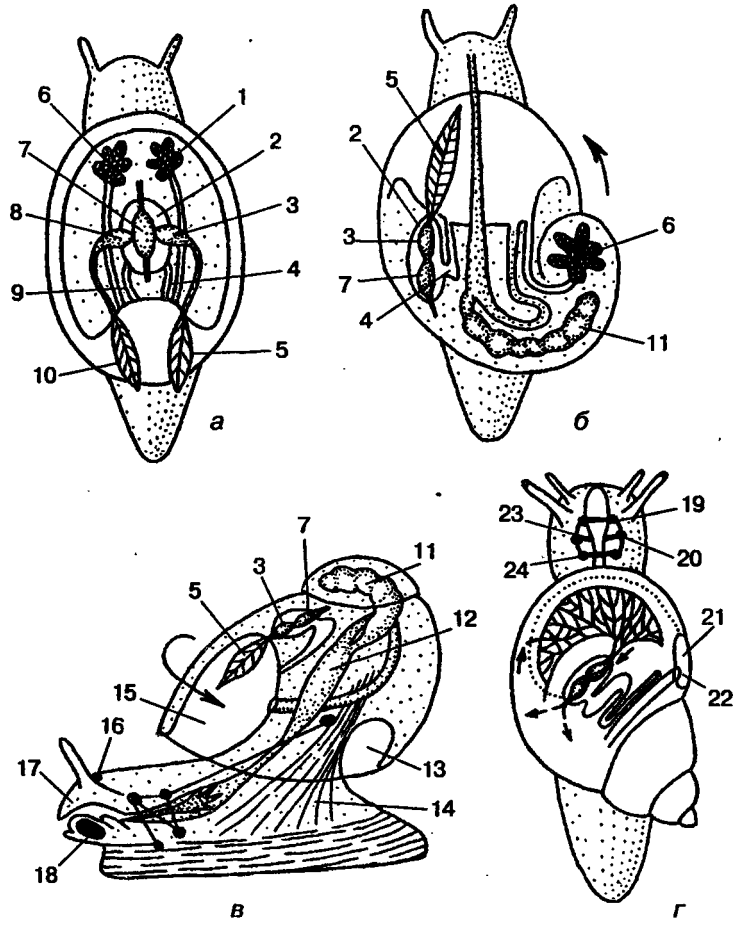


Рис. 3.69. Схема организации брюхоногих:
а — заднежаберный моллюск;
б, в — переднежаберные моллюски;
г — легочный моллюск:

1, 6 — правая и левая гонады; *2* — перикард; *3, 8* — правое и левое предсердия; *4, 9* — правый и левый нефридии; *5, 10* — правая и левая жабры; *7* — желудочек сердца; *11* — печень; *12* — желудок; *13* — мантийная полость; *14* — жаберные ретракторы; *15* — жаберная полость; *16* — глаз; *17* — верхняя губа; *18* — мышцы радулы и «языковая»; *19* — церебральный ганглий; *20* — плевральный ганглий; *21* — дыхательное отверстие; *22* — анус; *23* — педальный ганглий; *24* — висцеральный ганглий

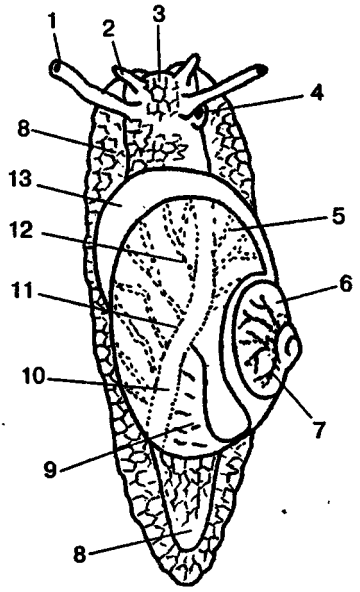


Рис. 3.70. Виноградная улитка, вынутая из раковины:

1 — глазное щупальце; *2* — губное щупальце; *3* — голова; *4* — половое отверстие; *5* — мантия; *6* — белковая железа; *7* — печень; *8* — нога; *9* — почка; *10* — перикардий с сердцем; *11* — легочные вены; *12* — легочные сосуды; *13* — край мантии

Раковина не только служит прикрытием для внутренностного мешка, одетого мантией, но в нее могут втягиваться и голова и нога благодаря присутствию сильного мускула-ретрактора, прикрепляющегося к столбику раковины. В некоторых случаях сверху, на задней части ноги, образуется пластинка, пропитанная известью, которая при втягивании прикрывает, как крышечкой, вход в устье раковины.

Покров. Кожа моллюсков образована однослойным эпидермисом, часто несущим реснички и имеющим слизистые железы. В соединительной ткани, расположенной под эпителием, встречаются пигментные клетки.

Нервная система. Состоит из пяти пар генглиозных узлов, причем каждая пара слагается из одного ганглия правой и одной левой стороны тела: два церебральных, два педальных, два плевральных, два париетальных и два висцеральных. Церебральные ганглии иннервируют голову с ее органами чувств и статоцистами, педальные — мускулатуру ноги, плевральные — мантию, висцеральные — внутренние органы, париетальные — жабры и осфразий (орган химических чувств).

Асимметрия нервной системы улиток выражается, главным образом, в положении париетальных узлов; в случаях

наиболее полного закручивания правый париетальный ганглий переходит на левую сторону тела над кишкой и получает название надкишечного, а левый париетальный ганглий переходит на правую сторону под кишкой и называется поэтому подкишечным. Волокнистые тяжи, связывающие каждый из этих ганглиев с лежащими впереди узлами соответствующей стороны и называемые висцеральными комиссурами, при этом перекрещиваются.

Органы чувств. В связи с хорошо выраженным головным отделом тела улиток глаза у них, как правило, головные, в виде ямки или, чаще, в виде пузыря. В полости глаза имеется стекловидное тело и хрусталик. Однослойная сетчатка состоит из пигментных и бесцветных клеток.

Орган равновесия в виде пары статоцистов помещается в ноге и иннервируется церебральными ганглиями. Статоцисты имеют форму пузырьков, наполненных жидкостью. Их стенки выстланы чувствительным эпителием, а в полости находится один или несколько известковых статолитов.

Органы осязания расположены на щупальцах. У основания жабры или в мантийной полости у большинства форм есть орган химического чувства — осфрадий, в виде маленького бугорка с чувствительными клетками, с помощью которого распознается качество воды, поступающей в мантийную полость.

Пищеварительная система. Передняя часть головы, несущая рот, вытягивается иногда в сосательный хоботок. За ротовой полостью следует мускульная глотка с языком и теркой, а также с роговыми челюстями, могущими содержать и известковые отложения. В глотку открывается пара слюнных желез. У хищных улиток секрет слюнных желез содержит серную кислоту; последняя служит для местного растворения раковины или панциря добычи. За глоткой идет пищевод, расширяющийся иногда в зоб, а затем следует эндодермальная часть кишечника, начинающаяся желудком.

В желудок открываются протоки печени, представляющей собой крупный асимметричный орган, служащий не только для переваривания углеводов, но и для отложения жира и гликогена. За желудком следует извитая тонкая кишка, а затем эктодермальная (задняя) кишка, открывающаяся анальным отверстием.

Кровеносная система. У мягкотелых кровеносная система на большом протяжении незамкнутая. Венозная кровь направляется в органы дыхания, частично пройдя предварительно через почки. У легочных моллюсков на стенке мантии

хорошо видна сеть выпуклых легочных кровеносных сосудов. Они собираются в центральный сосуд — легочную вену. Из органов дыхания артериальная кровь направляется в предсердие. Лежащее на спинной стороне тела сердце состоит из одного желудочка и двух предсердий. У некоторых улиток задняя кишка как бы проходит сквозь сердце; однако камеры сердца всегда отделены от стенки кишки мускульным слоем.

От желудочка сердца берет начало аорта, которая ветвится и распадается на капилляры. Кровь из капилляров переходит в систему мелких полостей (лакун), лишенных собственных стенок. Из лакун кровь собирается в главный венозный ствол, из которого попадает вновь в сосуды, опутывающие изнутри стенки мантийной полости (рис. 3.71).

Кровь имеет синее красящее вещество — гемоцианин, содержащее медь и связывающее кислород в небольшом количестве. У виноградной улитки связанного кислорода лишь немного больше, чем растворенного.

Дыхательная система. У легочных улиток мантийная полость превращена в орган воздушного дыхания; наружное отверстие ее сужено, а верхняя стенка снабжена изнутри частой сетью кровеносных сосудов. У жаберных улиток орган дыхания — ктенидиальные жабры (двоякоперистые).

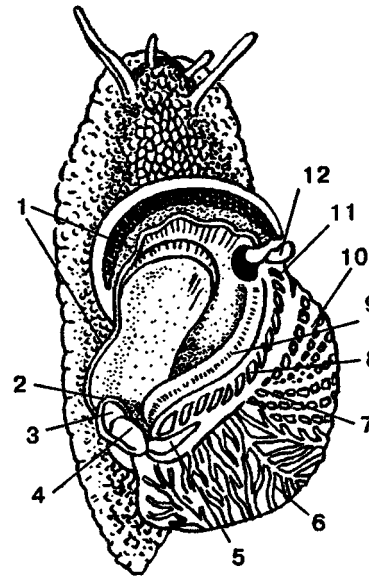


Рис. 3.71. Виноградная улитка с вскрытой мантийной полостью (стенка мантийной полости отвернута вправо):

1 — край разреза мантии; *2* — околосердечная полость; *3* — желудочек; *4* — предсердие; *5* — почка; *6* — мантия; *7* — легочная вена; *8* — проток почки; *9* — задняя кишка; *10* — легочные кровеносные сосуды; *11* — выводное отверстие; *12* — анальное отверстие

Выделительная система. Почки моллюсков первично парны. Каждая почка открывается с одной стороны в околосердечную полость, с другой — в мантийную полость. В околосердечной сумке, покрытой ресничками, воронкой начинается мешковидная почка, полость которой сильно сужена многочисленными складками. Почечный эпителий берет подлежащие удалению вещества из кровеносных сосудов, проходящих в этих складках. Выводной проток почки открывается около мантийного отверстия.

Половая система. Все легочные улитки гермафродиты. У них имеется гермафродитная железа, в которой образуются яйцеклетки и спермии; половые продукты выводятся через гермафродитный проток, но последний переходит в мужской и женский протоки, которые на значительном протяжении слиты, а около полового отверстия расходятся. В женский проток в начальной его части впадает белковая железа, одевающая яйцо слизистым веществом, а в конечной части — проток семяприемника и проток пальчатых желез, образующих скорлупу яйца.

Копулируют улитки попарно, причем каждая из участвующих в копуляции особей вводит сперматофор во влагалище другой особи.

Развитие. Моллюски в своем развитии проходят две личиночные стадии: стадию трохофоры и стадию велигера. У большинства брюхоногих стадия трохофоры проходит в яйце, и молодой моллюск переходит к свободному образу жизни в несколько развитом состоянии, в виде велигера. У некоторых высших улиток стадия велигера может проходить в яйце. В этом случае из яйца вылупляется вполне сформированное молодое животное.

Характеристика пластинчатожаберных (рис. 3.72)

Беззубка (Anodonta). Тело моллюска большей частью билатерально-симметрично и сжато с боков. Оно полностью помещается между парой створок раковины.

Раковина. С верхней стороны створки соединены эластическим тяжем — лигаментом, с нижней — края створок свободны, и между ними остается щель, через которую высовывается нога. На спинной стороне раковины имеется бугорок (пупок), от которого параллельно нижнему краю идут дугообразные линии — годичные слои прироста раковины. Передний конец раковины шире заднего, задний более удлинен и

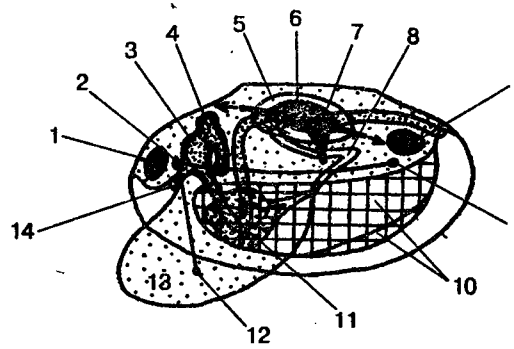


Рис. 3.72. Схема организации двустворчатых:

1 — мышца замыкатель; *2* — церебральный ганглий; *3* — желудок; *4* — печень; *5* — перикард; *6* — желудочек сердца; *7* — предсердие; *8* — нефридий; *9* — висцеральный ганглий; *10* — жабры; *11* — гонады; *12* — педальный ганглий; *13* — нога; *14* — рот

сужен. Раковина состоит из трех слоев: наружный — из органического вещества; средний — фарфоровый; внутренний — перламутровый. Из последнего слоя образуются жемчужины у некоторых морских и пресноводных двустворчатых.

Жемчужина представляет собой концентрическое наслоение перламутра вокруг посторонней частицы: паразита, песчинки и т. д. Эпителий мантии способен образовывать все три слоя раковины, и если у живой беззубки где-то в раковине сделать отверстие, оно зарастет со временем всеми тремя слоями. Открываются створки раковины пассивно за счет действия упругого дорзального лигамента. Сохранение их в закрытом состоянии требует сокращения двух мускулов-замыкателей (аддукторов).

Мантия. Тело беззубки покрыто желтоватой мантией. Это складки кожных покровов, клетки которого образуют на своей поверхности раковину. Между складками находится мантийная полость. Внешний край мантии ровный и несколько утолщенный: здесь проходит мантийный мускул. Края складок мантии плотно прилегают друг к другу, способны раздвигаться в области ноги, когда она высовывается. На заднем конце тела складки мантии не смыкаются, образуя два отверстия — с и ф о н ы (рис. 3.73).

Через нижний жаберный сифон входит вода, которая омывает жабры и обеспечивает дыхание моллюска. Стенки жаберного сифона покрыты бахромой щупалец, они являются органами осязания. Одновременно с током воды пас-

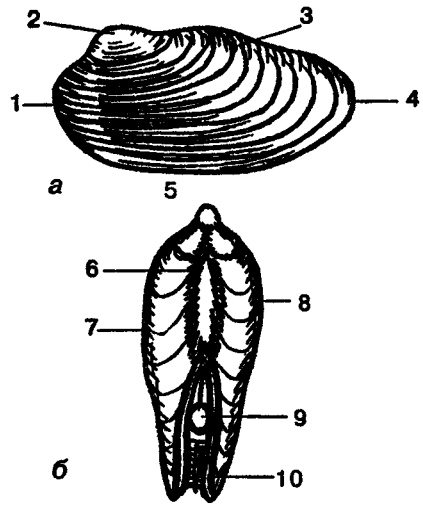


Рис. 3.73. Двустворчатый моллюск:
а — вид сбоку;
б — вид сзади;
1 — передний конец; *2* — вершина; *3* — спинная сторона; *4* — задний конец; *5* — брюшная сторона; *6* — лигамент; *7* — левая створка раковины; *8* — правая створка раковины; *9* — выводной сифон; *10* — вводной сифон

сивно втягиваются и планктонные организмы, служащие питанием для моллюска.

Через верхний клоачный сифон вода выходит, а вместе с ней удаляются продукты выделения почек и непереваренные остатки пищи.

Нога. По средней линии тела, в плоскости симметрии расположена мускулистая клиновидная нога, направленная заостренным концом вперед, выставляющаяся при ползании и закапывании в ил из раскрытых створок наружу. С каждой стороны тела между мантией и ногой помещаются жаберные пластинки (рис. 3.74). На подошве имеется б и с с у с о в а я ж е л е з а, выделяющая секрет в виде тонких длинных нитей, с помощью которых моллюск прикрепляется к подводным предметам и держится, как на якоре.

Нервная система состоит из трех пар ганглиев, далеко расставленных и соединенных длинными комиссурами. Передняя пара является продуктом слияния церебральных и плевральных узлов каждой стороны тела и лежит по бокам рта, вторая пара (педальные) лежит в основании ноги и третья соответствует слившимся висцеральным и париетальным ганглиям. Последняя пара ганглиев лежит под задней кишкой (см. рис. 3.72).

Органы чувств. Отсутствие головных органов чувств (глаза, сенсорные щупальца) эффективно восполнено щупальцами, располагающимися по краю мантии.

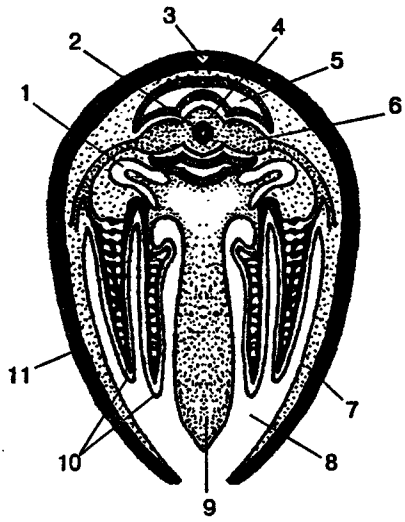


Рис. 3.74. Схематический поперечный разрез через двустворчатого моллюска:

1 — нефридий; *2* — кишка; *3* — лигамент; *4* — желудочек сердца; *5* — перикард; *6* — предсердие; *7* — мантия; *8* — мантийная полость; *9* — нога; *10* — жабры; *11* — раковина

В ноге по соседству с педальными нервными узлами помещаются статоцисты, а в разных местах тела (у основания жабр, на краях сифонов, по краю мантии, у ротового отверстия и т. д.) — осфрадии, т. е. органы химических чувств. В некоторых случаях у пластинчатожаберных, ведущих подвижный образ жизни, на складках края мантии формируются «вторичные» глазки.

Пищеварительная система. Частицы пищи, приносимые током воды к жабрам, направляются далее вперед к ротовому отверстию при содействии ротовых лопастей (рис. 3.75), покрытых мерцательным эпителием. В связи с недоразвитием головного отдела тела в передней кишке отсутствуют терка и челюсти. В средний отдел кишечника (желудок) открываются протоки парной печени. Анальное отверстие находится под задним замыкательным мускулом.

Кровеносная система. Кровеносная система незамкнутая, прерывается синусами и лакунами, расположенными в паренхиматозной ткани, которая заполняет полость тела. Сердце состоит из желудочка, охватывающего кишку (см. рис. 3.71), и двух тонкостенных предсердий, лежащих по бокам желудочка, справа и слева (рис. 3.76). Кровь собирается в жаберные артерии, проходящие через жабры, и, превращаясь в артериальную, с помощью жаберных вен проникает в тонкостенные предсердия и далее в желудочек. Из желудочка кровь по двум артериям изливается к органам и тканям. Через заднюю аорту

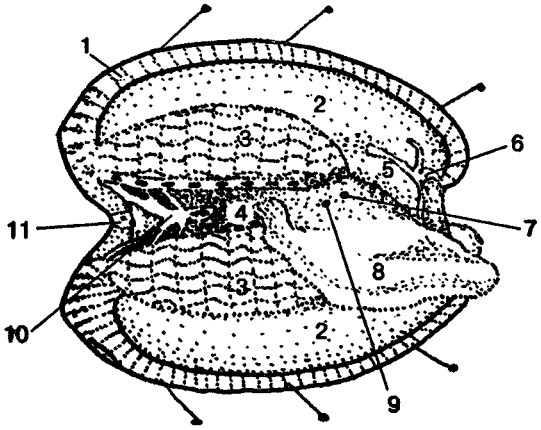


Рис. 3.75. Тело беззубки со вскрытым клоакальным сифоном:

1 — края мантии; *2* — мантия; *3* — жабры; *4* — почки; *5* — ротовые лопасти; *6* — головной нервный узел; *7* — отверстие выделительного органа; *8* — нога; *9* — половое отверстие; *10* — внутренностный нервный узел; *11* — анальное отверстие

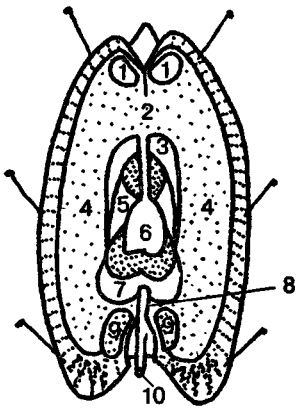


Рис. 3.76. Беззубка со спинной стороны со вскрытой околосердечной сумкой:

1 — передняя замыкательная мышца; *2* — печень; *3* — отверстие боянусова органа (налево от цифры); *4* — мантия; *5* — предсердие; *6* — желудочек; *7* — околосердечная сумка; *8* — задняя кишка; *9* — задняя замыкательная мышца; *10* — анус

сердце снабжает кровью заднюю область мантии и задний замыкательный мускул. Через переднюю аорту — переднюю часть мантии, передний замыкательный мускул, печень, половую железу, околоротовые лопасти, ногу. Из артерий кровь поступает в пространство между тканями и органами — синусы, а из синусов — вновь в жабры.

Кровь помимо своих прямых функций служит вспомогательным фактором при работе ноги. Крупный синус, помещающийся в ноге, имеет клапан из двух складок. Если он замыкается, кровь, притекающая от сердца, накапливается в венозном синусе ноги так, что последняя набухает и удлиняется. Укорочение ноги происходит при открывании указанного клапана благодаря действию мускулов — ретракторов ноги.

Жабры в виде двух пар решетчатых пластинок свисают с потолка мантии по бокам тела (см. рис. 3.74). Пластинки каждой пары связаны между собой многочисленными поперечными перемычками, образуя внутрижаберные полости. Вода через щели жаберных листков профильтровывается во внутрижаберную полость. Здесь кислород диффундирует в кровь. При этом пищевые частички, склеенные слизью, движениями мерцательных ресничек направляются вдоль нижнего края жабры вперед к губным щупальцам и к ротовому отверстию. Таким образом, жабры функционируют так же, как органы захвата пищи и обмена воды в мантийной полости.

Полость тела. Целом, низведен до полости околосердечной сумки.

Выделительная система. Между ногой и внутренним листком жабры с каждой стороны находятся нефридии — б о я н у с о в о р г а н. Они имеют форму изогнутых в два колена рукавов (см. рис. 3.75). Колено, начинающееся от околосердечной полости, выстлано мерцательным эпителием, а колено, открывающееся наружу, — выделительным эпителием.

Кроме нефридиев, в качестве органов выделения функционируют перикардиальные железы (к е б е р о в о р г а н — вырост стенки перикарда).

Половая система. Беззубки раздельнополы, и самки отличаются несколько более выпуклой раковиной. Парные и симметричные половые железы расположены в верхней части ноги между изгибами кишки.

Развитие беззубки своеобразно и не типично для двустворчатых моллюсков. Молодые формы ведут паразитический образ жизни на рыбах. Эти личиночные формы, так называемые глохидии, сначала пребывают некоторое время в полости жабер матери в виде густой коричневой зернистой

массы. Каждая личинка имеет раковину и два шипа на брюшной стороне. Из жабер матери глохидии выбрасываются наружу через выводной сифон и, плавая с помощью шипов, прикрепляются к жабрам или плавникам проплывающих рыб. После развития половых желез молодая беззубка покидает рыбу и падает на дно. Такой временный паразитизм содействует расселению моллюска.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

Основные признаки

1. Трехслойные первичноротые многоклеточные животные.

2. Тело сегментировано. Сегментация **гетерономная**, т. е. сегменты разных участков тела имеют неодинаковое строение. Сегменты группируются в отделы тела: голова, грудь, брюшко.

3. В процессе эволюции у членистоногих появляются **конечности**. Их строение (двуветвистый тип) и расположение (у низших посегментное) доказывают их связь с параподиями кольчецов. Конечности состоят из члеников и соединены с телом подвижно, что обеспечивает возможность сложных движений. Функции конечностей многообразны — они служат не только органами передвижения в разных средах, но и органами чувств, ротовым аппаратом, органами защиты и нападения.

4. Тело покрыто **хитинизированной кутикулой** — твердым наружным покровом, который образуется лежащим под ним эпителием. Кутикула состоит из воскообразного водонепроницаемого наружного слоя (эпикутикула), твердого среднего слоя (экзокутикула) и гибкого внутреннего слоя (эндокутикула). Такой покров образует наружный скелет и служит для защиты от высыхания и механических повреждений.

5. Просвет целома объединяется с первичной полостью тела в так называемый **миксоцель**. Остатки целома сохраняются только в терминальных пузырьках вокруг нефридиев и в гонадах.

6. Мускулатура разбивается на отдельные пучки-мышцы и представлена поперечнополосатой.

7. Пищеварительная система закладывается из трех отделов — переднего, среднего и заднего. В передней кишке за счет хитиновой выстилки образуется измельчающий аппарат. У ракообразных и паукообразных в средней кишке по-

являются парные выросты — **зачатки пищеварительных желез** (печень).

8. Кровеносная система незамкнутая. Впервые в процессе эволюции появляется **сердце** в виде мускульного мешка, расположенного на спинной стороне и имеющего парные отверстия, снабженные клапанами.

9. Органы дыхания разнообразны: у водных — **жабры**, у наземных — **листовидные легкие** или **трахеи**.

10. Нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Характерна концентрация нервных элементов путем слияния нервных узлов соседних сегментов между собой, особенно в переднем отделе тела, что приводит к резкому увеличению объема головного мозга (цефализация).

11. Выделительная система представлена усложненными метанефридиями (целомодуктами), гомологичными метанефридиям кольчецов или специфичными для членистоногих **мальпигиевыми сосудами**.

12. Большинство членистоногих раздельнополые. Развитие как с **полным**, так и с **неполным метаморфозом**.

Тип членистоногих (Arthropoda) включает подтипы и классы, имеющие медицинское значение: 1. Подтип Жабродышащие (Branchiata), класс Ракообразные (Crustacea), 2. Подтип Хелицеровые (Chelicerata), класс Паукообразные (Arachnida), 3. Подтип Трахейнодышащие (Tracheata), класс Насекомые (Insecta).

Подтип Жабродышащие (Branchiata). Класс Ракообразные (Crustacea)

Подкласс Низшие раки (Entomostraca). Небольшие, почти микроскопические животные, ведущие в основном планктонный образ жизни.

Отряд Жаброногие (Branchiopoda). *Жаброног* распространен в средней и южной полосе России и в Сибири. Живет в мелких пересыхающих водоемах, плавая в толще воды (рис. 3.77).

Артемия (рис. 3.78) — космополит. Встречается в Крыму, в районе Каспийского моря, в Западной Сибири. Живет в солоновато-водных водоемах, подобно жаброногу плавает в толще воды. Хорошо разводится в аквариумах. Обычно в природе встречаются только самки, размножающиеся партеногенетически.

Отряд Листоногие (Phyllopoda). *Щитень* (рис. 3.79) в России встречается преимущественно в средней и южной поло-

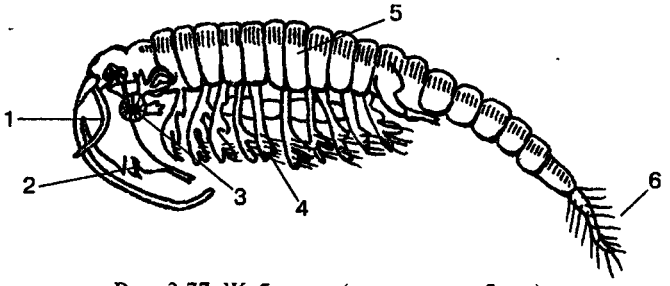


Рис. 3.77. Жаброног (самец, вид сбоку):

1 — антеннула; *2* — антенна; *3* — сложный глаз; *4* — грудные конечности с жабрами; *5* — кишечник; *6* — вилочка

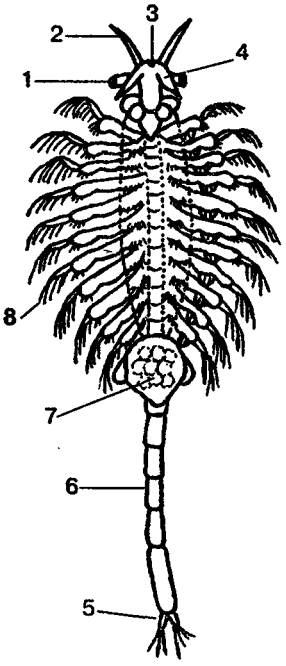


Рис. 3.78. Артемия (самка с брюшной стороны):

1 — сложный глаз; *2* — антеннула; *3* — науплиусов глазок; *4* — антенна; *5* — вилочка; *6* — кишечник; *7* — яйцевой мешок; *8* — грудные конечности

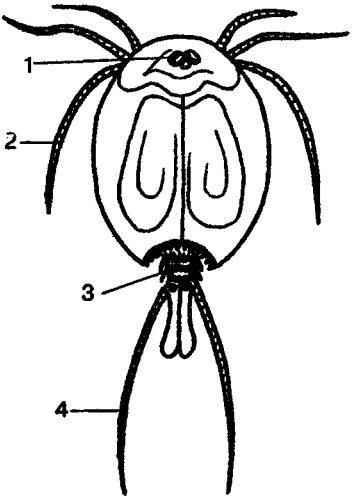


Рис. 3.79. Щитень со спинной стороны:

1 — глаза; *2* — нитевидные придатки первой пары грудных конечностей; *3* — брюшко; *4* — вилочка

се в мелких пересыхающих водоемах и просто в лужах, образующихся после дождя. Ведут плавающий образ жизни.

Отряд Ветвистоусые (Cladocera). *Водяная блоха* (*дафния*) (рис. 3.80) — массовый планктонный рачок небольших пресных водоемов. Имеют большое практическое значение — служат пищей для рыб (главным образом для молоди). Сушеные дафнии — корм для аквариумных рыб.

Отряд Веслоногие (Copepoda). *Циклоп* (рис. 3.81) — мелкий рачок, обитающий в морях и пресных водах. Некоторые веслоногие являются промежуточными хозяевами паразитических червей.

Отряд Усоногие раки (Cirripedia). Это исключительно морские формы столь оригинального строения, что долгое время не предполагали их принадлежности к классу ракообразных, и только знакомство с развитием позволило правильно определить их систематическое положение. Свободноживущие усоногие — *морская уточка* (рис. 3.82), *морской желудь* — сидячие животные. Они прикрепляются к плавающим в море предметам: к кускам дерева, коже китов, днищам судов и пр. Паразитические формы, например *Саккулина*, которая прикрепляется на личиночной стадии к телу краба (рис. 3.83) и проходит стадии регрессивного метаморфоза. У нее отбрасываются конечности и редуцируются раз-

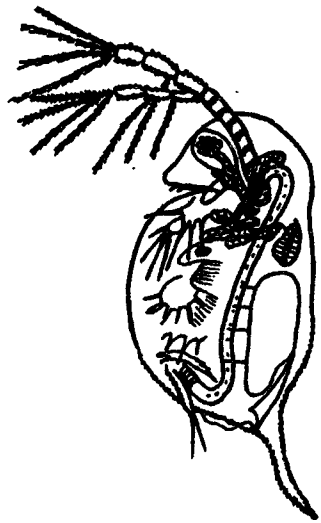


Рис. 3.80. Дафния

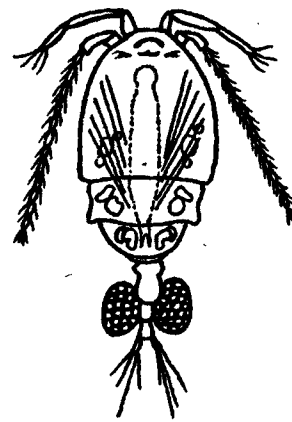


Рис. 3.81. Циклоп

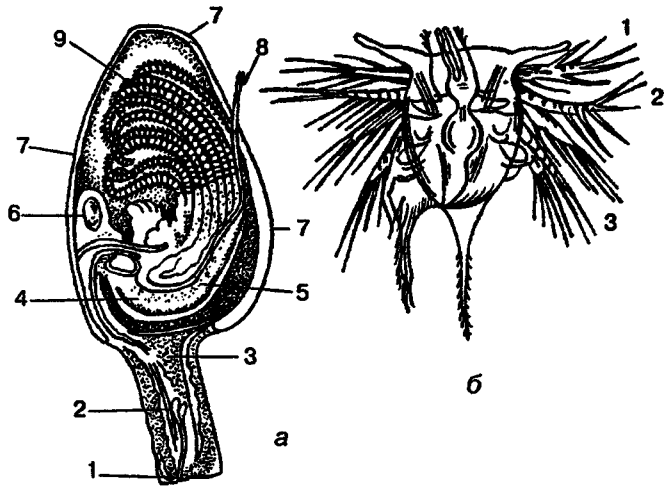


Рис. 3.82. Усоногие рачки:
а — морская уточка в продольном разрезе;
б — науплиус (личинка рачка);

1 — антеннула; *2* — цементная железа; *3* — яичник; *4* — семенник; *5* — кишечник; *6* — мускульный замыкатель; *7* — щитки раковины; *8* — циррус; *9* — грудные ножки

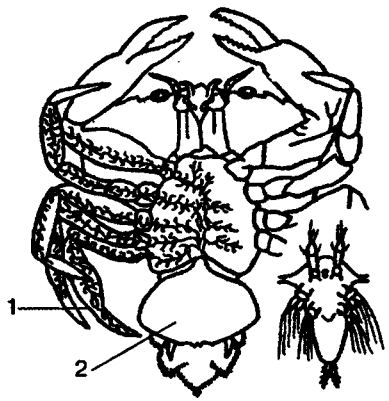


Рис. 3.83. Корнеголовый рак (эндопаразит) и свободноживущая личинка науплиус:

— сплетения ветвящихся тяжей рака в теле прибрежного краба; *2* — пузырьковидное тело паразита, содержащее личинки и семенники

личные органы. Остающаяся же часть проникает внутрь тела хозяина в виде клеточной массы, которая постепенно разрастается, оплетает внутренние органы краба, и только после этого, прорвав где-либо тонкий хитиновый покров, на поверхности появляется мешковидное образование с развивающимися внутри половыми клетками.

Подкласс Высшие раки (Malacostraca). В противоположность низшим высшие раки образуют более однородную, естественную группу, объединяющую несколько отрядов.

Отряд Мизиды (Mysidacea) (рис. 3.84). Живут в пресных водоемах, встречаются в некоторых реках, а также в Ладожском, Онежском озерах и в озерах Карелии и Смоленской области.

Отряд Равноногие раки (Isopoda). *Мокрица* (рис. 3.85) — относится к наземным формам. Живет в сырых постройках, в погребах, а также под корой пней, во мху и под камнями.

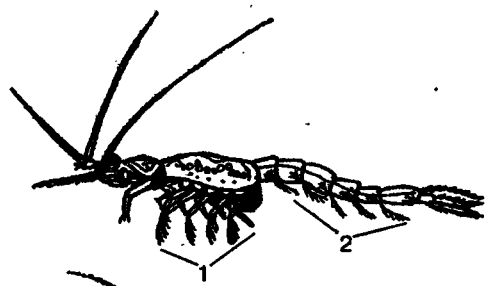


Рис. 3.84. Мизида:
1 — двуветвистые грудные ножки; *2* — брюшные ножки

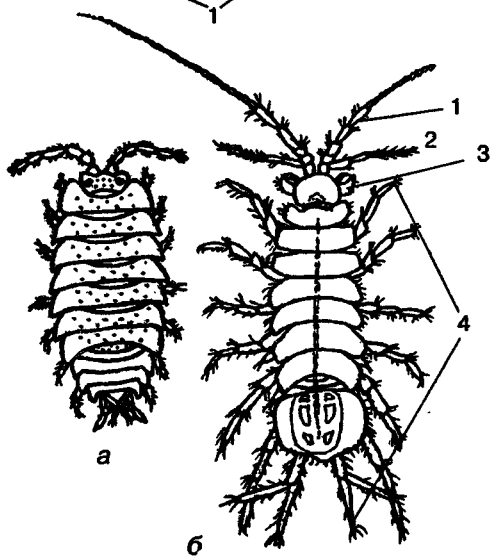


Рис. 3.85. Равноногие раки:
а — мокрица;
б — водяной ослик:
1 — антеннула; *2* — антенна; *3* — хватательные ножки первого грудного сегмента; *4* — ходильные грудные ножки

Водяной ослик (см. рис. 3.85) — живет как в небольших реках и озерах, так и в загрязненных стоячих водоемах с достаточным содержанием кислорода, среди зарослей.

Отряд Бокоплавы (Amphipoda) (рис. 3.86). Тело сильно сжато с боков, почему бокоплавы часто передвигаются как бы лежа на боку, откуда и произошло название отряда. Бокоплавы принадлежат к одним из самых распространенных в морях организмов, живущих на самых различных глубинах. Их движения разнообразны: плавание, ползание, резкие прыжки.

Отряд Десятиногие раки (Decapoda). *Креветка* (рис. 3.87) — обитатель больших глубин. Служит пищей для рыб, имеет промысловое значение в Баренцевом, Черном и Азовском морях.

Краб (рис. 3.88) — относится к группе короткохвостых раков. Ведет полуназемный образ жизни на побережье. Обитает в Черном, Балтийском, Средиземном и других морях и океанах. Промысловая форма.

Рак-отшельник (рис. 3.89) — относится к группе мягкохвостых раков. Его брюшко лишено сегментации, почему он и прячет его в пустые раковины брюхоногих моллюсков. Живет исключительно в морях.

Лангусты и омары (рис. 3.90) — одни из крупных ракообразных, имеющих промысловое значение, особенно на Тихоокеанском побережье России и Японии.

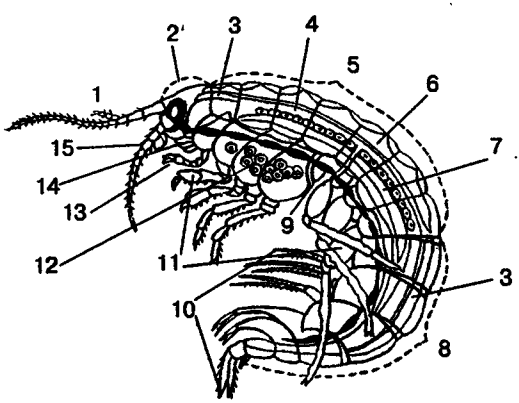


Рис. 3.86. Строение бокоплава:

1 — антеннула; *2* — голова; *3* — придаток задней кишки; *4* — кишечник; *5* — семь грудных сегментов; *6* — сердце; *7* — печеночные трубочки; *8* — шесть сегментов брюшка; *9* — брюшная нервная цепочка; *10* — конечности брюшка; *11* — грудные конечности; *12* — яйца в выводной камере; *13* — ногочелюсти; *14* — первые и вторые максиллы; *15* — антенна

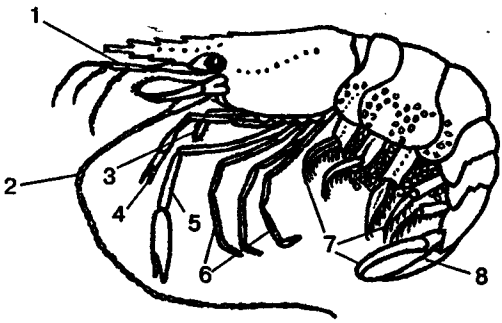


Рис. 3.87. Черноморская травяная креветка (самка с яйцами):

1 — антеннула; *2* — антенна; *3* — ногочелюсть; *4* — четвертая грудная конечность; *5* — клешни; *6* — ходильные конечности; *7* — брюшные конечности; *8* — тельсон

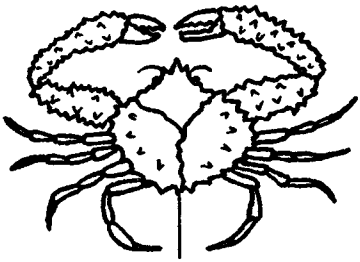
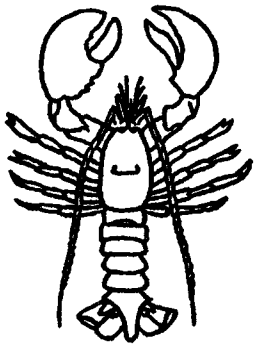


Рис. 3.88. Тихоокеанский краб



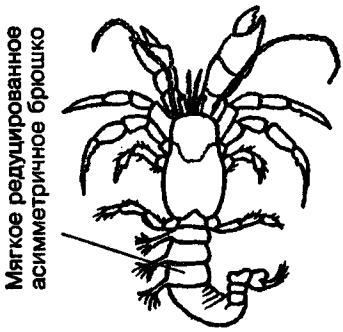


Рис. 3.89. Рак-отшельник

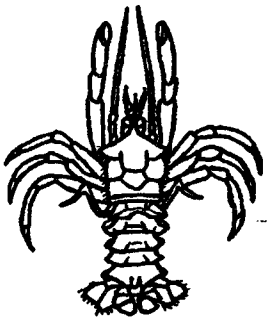


Рис. 3.90. Лангусты и омары

Краб «Пальмовый вор» — одна из крупных форм ракообразных, перешедшая к наземному образу жизни. Обитает в южных широтах.

Детали строения речного рака

Речной рак (Potamobius astacus) (рис. 3.91) — живет в реках и проточных озерах в береговых норах, среди камней и коряг. Распространен по всей территории России. Является промысловой формой. Питается червями, мягкотелыми, бокоплавами, водными личинками насекомых, головастиками и трупами разных животных. Требователен к чистоте воды и к большому содержанию кислорода.

Продолжительность жизни речного рака около 20 лет. В первый год он линяет 6 раз, во второй — 5, а далее — самцы 2 раза в год, а самки всего 1 раз, почему они и отстают в росте. Половозрелость наступает в трехлетнем возрасте.

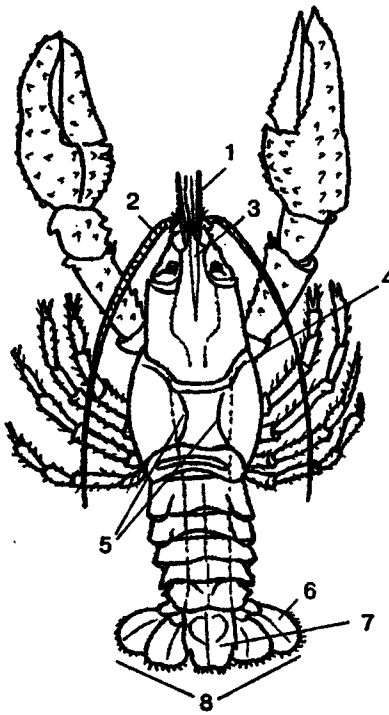


Рис. 3.91. Речной рак со спинной стороны:

1 — антеннула; *2* — антенна; *3* — рострум; *4* — затылочная борозда; *5* — жаберносердечные борозды; *6* — последняя пара брюшных ножек — плавательные пластинки; *7* — тельсон; *8* — плавник

Внешнее строение. Тело состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка (абдомена). Количество метамеров (сегментов) фиксировано. Голова состоит из пяти метамеров (первый из них называется а к р о н), в груди — восемь и в абдомене — шесть брюшных сегментов и седьмой — т е л ь с о н (анальный сегмент). Все сегменты имеют конечности, кроме тельсона.

Акрон, слившись с первым головным сегментом, образует первичную голову — п р о т о ц е ф а л о н. Оставшиеся три головных сегмента слились с сегментами груди и покрыты общим челюстегрудным щитом, называемым головогрудным. Щит дает вперед между глазами клинообразный отросток — р о с т р у м. По бокам рострума находятся стебельчатые фасеточные глаза. На челюстегрудном щите видны со спинной стороны борозды: одна поперечная, дугообразно изогнутая, намечающая границу между головными и грудными сегментами, — з а т ы л о ч н а я б о р о з д а и две, идущие назад от первой, — ж а б е р н о с е р д е ч н ы е б о р о з д ы, ограничивающие область сердца (см. рис. 3.91). Между жаберносердечными бороздами щит срастается со стенкой тела. Части же щита, лежащие в стороны от жаберносердечных борозд, свободно свисают вниз, прикрывая полости, в которых помещаются жабры.

Головной отдел имеет пять пар членистых продуктов: а н т е н н у л ы, а н т е н н ы и три пары своеобразно измененных ножек, из которых первая пара представляет верхние челюсти, или м а н д и б у л ы, и две пары нижние, или м а к с и л л ы.

В грудном отделе головогруди находится восемь пар конечностей: три пары двуветвистых ногочелюстей, служащих для удержания и продвижения ко рту пищи, и пять пар ходильных ног, откуда и название отряда (десятиногие). Из них первая пара развита значительно сильнее остальных и снабжена большими клешнями.

Абдомен несет конечности на всех метамерах, за исключением тельсона. По краям тельсона расположены плавательные пластинки. Вместе с тельсоном они образуют плавник.

Конечности рака. Конечности членистоногих, в частности ракообразных, — гомологи параподий и в исходном состоянии подобны двулопастным параподиям — двуветвисты.

Основание конечности, называемое п р о т о п о д и т, состоит из прилежащего к телу рака маленького членика — к о к с о п о д и т а и следующего за ним более крупного членика — б а з и п о д и т а.

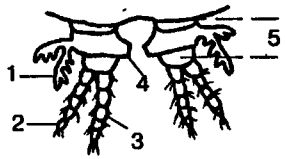


Рис. 3.92. Схема двуветвистой ноги ракообразных:

1 — жабра; *2* — экзоподит; *3* — эндоподит; *4* — жевательный отросток (эндит); *5* — протоподит, непарный базальный членик, состоящий из прекоксы, коксы и базиподита

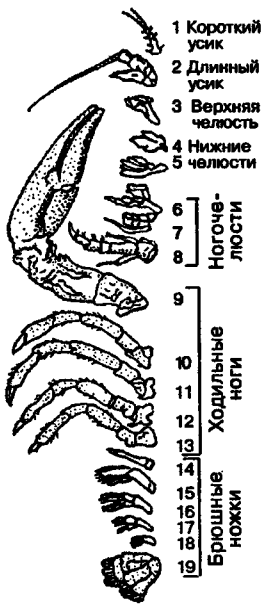


Рис. 3.93. Конечности самки речного рака

Базиподит несет на своем свободном конец две членистые ветви — эндоподит (внутренняя) и экзоподит (наружная) (рис. 3.92).

В конечностях разных частей тела эндоподит и экзоподит могут быть развиты в различной мере, иногда одна из ветвей (чаще экзоподит) вообще может быть редуцирована, и тогда конечность выглядит одноветвистой. Типичная двуветвистая ножка служит для плавания, хотя, изменяясь, она может функционировать иначе. Одноветвистые антеннулы и двуветвистые антенны бывают усажены волосками и выполняют роль органов чувств. Челюсти — верхняя и нижняя (мандибулы и максиллы) — принимают участие в переработке пищи и в направлении ее в ротовое отверстие. Остальные конечности то ходильные (на груди), то плавательные (на абдомене), но некоторые из них выполняют иные функции. Например, одни могут служить добавочными ротовыми конечностями, как три первые пары грудных ножек рака, или копулятивными органами, как первые две пары абдоминальных ножек самца речного рака. У самок первая пара брюшных ножек редуцирована и имеет вид маленьких придатков, а остальные брюшные ножки кроме плавательной функции обладают способностью удерживать развивающиеся яйца в период размножения, а потом — и вылупившихся рачков. Кроме того, вторая и третья пары ного-

челюстей и ходильные конечности несут жабры и участвуют в процессе дыхания.

При сравнении всех 19 пар конечностей рака может быть более или менее ясно установлено единство их строения (рис. 3.93). Наличие единства в строении всех членистых придатков рака (наряду с их развитием из однородных и сходственно расположенных зачатков) дает нам право говорить об их гомологии. Следует, впрочем, заметить, что гомологичные органы, находящиеся у одного и того же животного, правильнее именовать гомодинамичными (например, гомодинамичны наши руки и ноги). Таким образом, 19 пар членистых придатков рака — гомодинамичные органы.

Покров. Покровы представлены одним слоем клеток (гиподермы), выделяющих на своей поверхности особое органическое вещество — хитин, пропитанный слоями извести. Хорошо защищая организм, панцирь рака является также наружным скелетом, так как служит для прикрепления многочисленных мышц. У взрослого рака панцирь может быть окрашен в различные оттенки — от буро-коричневого до грязно-зеленого. Такая окраска обусловлена одновременным наличием разнообразных пигментов — синего, зеленого, бурого и красного. Три первых пигмента разрушаются от действия кипящей воды, тогда как красный пигмент чрезвычайно устойчив. Этим объясняется изменение окраски (покраснение) панциря у вареного рака.

Сегменты брюшка соединены друг с другом мягкой хитиновой оболочкой (кутикула), не пропитанной известью. Такое же соединение между первым брюшным сегментом и головогрудью. Благодаря этому брюшко рака может подгибаться под головогрудью. Сгибая брюшко и гребя им под себя, рак в состоянии плавать задним концом тела вперед.

Полость тела. Ракообразные имеют смешанную полость тела, или миксоцель. Она возникает путем слияния вторичной полости тела с первичной.

Нервная система. В полном виде центральная нервная система рака состоит из надглоточного узла, окологлоточного нервного кольца, подглоточного узла и брюшной нервной цепочки (рис. 3.94). В головном отделе изнутри, на передней стенке, при основании раструма, помещается головной надглоточный ганглий, состоящий как бы из двух половин; от него идут тонкие нити — окологлоточные коннективы, огибающие справа и слева пищевод и связывающие головной ганглий с подглоточным нервным ганглием — первым ганглием брюшной нервной цепочки. Брюшную нервную цепочку называют так по ее по-

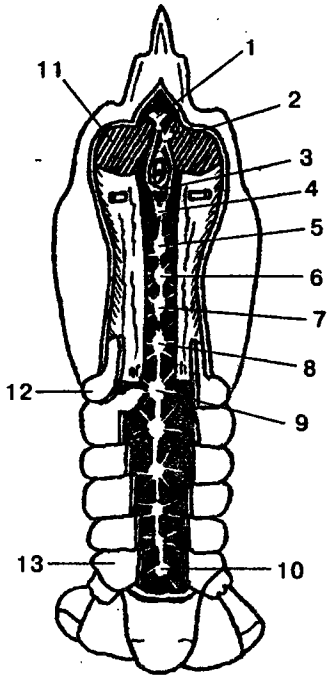


Рис. 3.94. Нервная система речного рака:

1 — головной ганглий; *2* — глоточный нерв; *3* — окологлоточная комиссура; *4* — подглоточный ганглий; *5—8* — грудные ганглии; *9—10* — брюшные ганглии; *11* — «зеленая» железа; *12—13* — сегменты брюшка

ложению на брюшной стороне животного. За подглоточным ганглием следует пять пар грудных и шесть пар брюшных ганглиев, соединенных также парными продольными волокнами — коннективами. Ганглии и коннективы настолько сближены, что нервная система рака имеет вид не двойной, а одинарной цепочки. Парность видна в третьем и четвертом грудных ганглиях, где коннективы расходятся, образуя щель, через которую проходит грудная артерия.

От надглоточного узла, расположенного впереди пищевода, отходят нервы к глазам, усикам и органам равновесия.

Подглоточный узел иннервирует ротовые части. Остальные ганглии брюшной нервной цепочки иннервируют мускулатуру и внутренние органы. В отличие от кольчецов, у которых в каждом сегменте тела имеется нервный ганглий, у речного рака количество их (13) не соответствует числу сегментов (20). Это уменьшение числа ганглиев является результатом «продольной концентрации», связанной с цефализацией и развитием органов чувств.

Органы чувств. Из органов чувств помимо тех, что были указаны выше, следует отметить орган равновесия. В основ-

ном членике коротких усиков (антеннулы) помещается орган равновесия. Он представляет собой ямку, изнутри выстланную хитиновой оболочкой, образующей множество волосков; внутри ямки находятся песчинки. В зависимости от положения тела рака песчинки давят на разные группы волосков. Полученное раздражение передается по нерву в надглоточный узел, который и «отвечает» за положение тела в пространстве. При линьке рака хитиновая выстилка органа равновесия выбрасывается вместе с песчинками. После линьки рак с помощью своих конечностей помещает в этот орган новые песчинки. Есть все основания полагать, что описанный орган равновесия одновременно функционирует и в качестве органа слуха.

Органы зрения рака морфологически, вероятно, представляют сильно видоизмененные конечности. При полном удалении глаза наступает регенерация, однако вместо глаза (если одновременно удален глазной ганглий) вырастает усик.

Глаза рака, сидящие на стебельках, могут поворачиваться в разные стороны. Наружная поверхность глаза покрыта тонкой хитиновой оболочкой (кутикулой), совершенно прозрачной и состоящей из большого числа многоугольных участков — фасеток (физиологически вся оболочка играет роль роговицы). Под оболочкой расположены сильно вытянутые вертикальные призматические столбики (рис. 3.95). Столбики отделены один от другого слоем черного пигмента. Наружные части столбиков прозрачны и играют роль

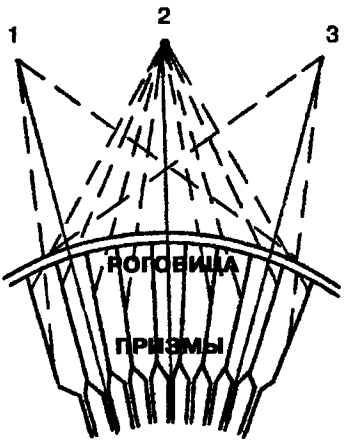


Рис. 3.95. Схема фасеточного глаза:

1, 2, 3 — точки предмета, от которых лучи попадают на роговицу. Пунктирные линии обозначают лучи, не воспринимаемые глазом; сплошные линии — воспринимаемые лучи

хрусталика, внутренние чувствительны к свету и потому аналогичны сетчатке. К внутреннему основанию каждого столбика подходит ответвление зрительного нерва. Глаза такого строения, характерные для членистоногих и называемые фасеточными, обусловливают «мозаичное зрение». Каждый зрительный столбик может воспринимать только такие лучи, которые падают на него отвесно, потому что все косые лучи не достигают его нижнего светочувствительного слоя.

Органы осязания — длинные усики (антенны).

Органы пищеварения. Делятся на три части: переднюю, среднюю и заднюю кишку. К передней кишке относится короткий пищевод и жевательный желудок (рис. 3.96). В жевательном желудке имеются хитиновые пластинки, называемые зубами и являющиеся жевательным аппаратом. Из желудка в среднюю, очень короткую кишку (пищеварительный желудок) попадает только измельченная пища. Стенки при входе в среднюю кишку покрыты мельчайшими хитиновыми волосками (так называемая «цедилка»), в промежутках между которыми, как через сито, и процеживается пищевая кашица. В среднюю кишку открывается справа и слева пара выводных протоков печени. Далее идет длинная задняя кишка, заканчивающаяся анальным отверстием.

Весной и летом в желудке рака можно найти жерновки — известковые зерна, используемые при линьке для пропитывания нового панциря.

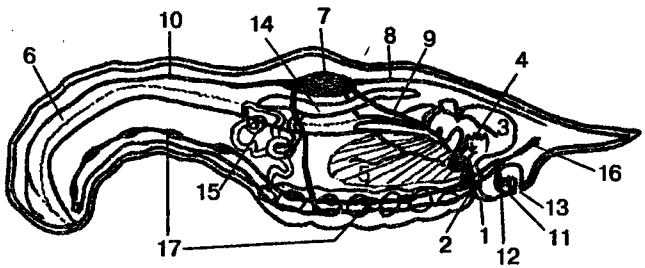


Рис. 3.96. Речной рак в сагинтальном разрезе:

1 — ротовое отверстие; *2* — пищевод; *3* — желудок; *4* — «желудочная мельница», книзу от нее — овальный «раковый камень»; *5* — печень; *6* — кишка; *7* — сердце; *8* — передняя аорта; *9* — сяжковая артерия; *10* — задняя аорта; *11* — «зеленая» железа; *12* — резервуар «зеленой» железы; *13* — выводной проток «зеленой» железы; *14* — семенник; *15* — семяпровод; *16* — надглоточный ганглий; *17* — ганглии брюшной нервной цепочки

Кровеносная система. Незамкнутая. Имеется один круг кровообращения. Сердце пятиугольное (рис. 3.97), одето околосердечной оболочкой — перикардом и пронизано несколькими парами отверстий (щелей, или остий), ведущих из полости перикарда в сердечную полость. От сердца отходит целый ряд сосудов (рис. 3.98): идущая прямо к голове передняя аорта (или непарная глазная артерия), две боковые сяжковые артерии (к антеннам); сзади от сердца отходит поверхностно расположенная задняя аорта; вниз от сердца, под углом в стороны брюшка, опускается нисходящая артерия, которая огибает кишечник с боков. Она делится на идущую вперед грудную артерию (питающую конечности) и заднюю брюшную артерию, направляющуюся в брюшко. Кроме того, к обеим долям печени идет парная печеночная артерия.

При расширении сердца (диастола) кровь из перикарда поступает через остии в сердце, при сокращении сердца (систола) остии закрываются и кровь поступает в артерии. В результате сокращений сердца кровь изливается по артериям в промежутки между внутренними органами, так называемые лакуны. Здесь кровь отдает свой кислород клеткам

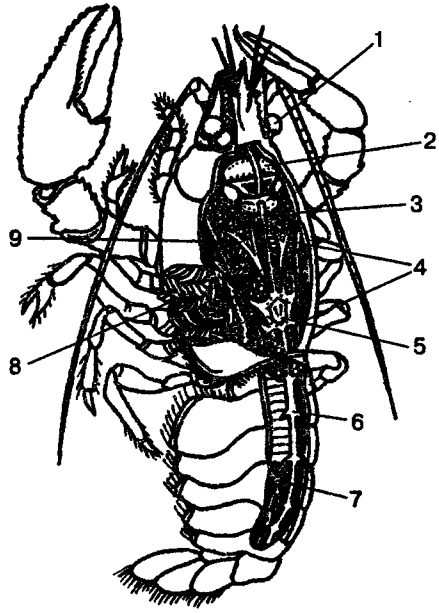


Рис. 3.97. Вскрытый панцирь самки речного рака:

1 — глаз; *2* — желудок; *3* — передняя аорта; *4* — яичник; *5* — сердце; *6* — задняя аорта, под ней кишка; *7* — брюшной ганглий; *8* — жабры; *9* — печень

тела, а взамен насыщается углекислым газом. После этого она собирается по венозным синусам в так называемый брюшной венозный синус, а из последнего поступает в органы дыхания — жабры. Обогатившись здесь кислородом, кровь по выносящим сосудам поступает в полость перикардия и затем в сердце, чтобы отсюда снова начать уже прослеженный нами круг кровообращения.

Кровь рака бесцветна. В ее жидкой части (плазма) содержится лишь один сорт «форменных элементов», а именно белые кровяные тельца, или лейкоциты.

Органы дыхания. Представлены жабрами, которые находятся под головогрудным щитом (рис. 3.99) в жаберной

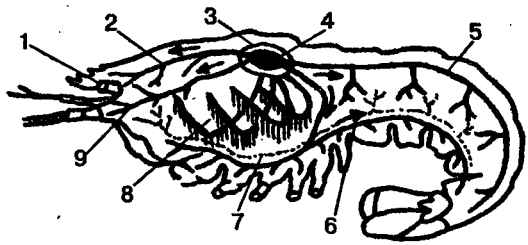


Рис. 3.98. Кровообращение рака:

1 — глаз; *2* — передняя аорта; *3* — перикард; *4* — сердце; *5* — задняя аорта; *6* — задняя брюшная артерия; *7* — брюшной венозный синус; *8* — жабры (из них кровь направляется по приносящим сосудам в сердце); *9* — сяжковая артерия



Рис. 3.99. Жабры речного рака

полости. Подобно жабрам кольчецов, они представляют собой тонкостенные выросты кожных покровов, но состоят в связи с тремя парами ногочелюстей и с пятью парами ходильных конечностей (первая и последняя пара жабер слабо развиты). В жаберной полости непрерывно проходит ток воды. Она входит через заднее отверстие, расположенное между задне-нижним краем головогрудного щита и основанием конечностей, а выходит через переднее отверстие, расположенное близ переднего конца поперечной бороздки головогруди. Непрерывный ток воды в жаберной полости обусловлен работой особого придатка («черпачка», или «лодочки») второй пары нижних челюстей.

С эволюционной точки зрения важно отметить, что жаберное дыхание рака, по существу, является кожным дыханием, однако по сравнению с дождевым червем значительно усложнено. В то время как червь дышит всей поверхностью кожи, у рака часть поверхности обособляется и дифференцируется в особую сложно устроенную систему органов. Известно, что рак может жить несколько дней без воды. Эта биологически важная для рака особенность обусловлена тем, что отверстия жаберных полостей могут наглухо замыкаться. За счет остатков воды, сохраняющихся в жаберных полостях, и поддерживается дыхание.

Органы выделения. Представлены у рака сяжковыми (антенниальными), или «зелеными» железами, находящимися в самом головном отделе в передней части челюстегрудной полости. Этот орган парный. Каждая из сяжковых желез состоит из тела железы, над которым расположен тонкостенный «мочевой пузырь», открывающийся тонким каналом в основном членике второй пары усиков (антенн) (рис. 3.100).

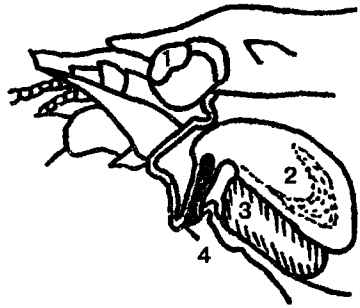


Рис. 3.100. Сяжковая, или «зеленая» железа речного рака:
1 — глаз; *2* — резервуар железы; *3* — тело железы; *4* — отверстие выводного протока

Органы размножения. Раки — раздельнополые. Половая железа как у самца, так и у самки состоит из трех долей.

Яичник (рис. 3.101), в зависимости от его степени развития, различается как по размерам, так и по окраске (от белой до коричневой в период икрометания). От места соединения двух передних долей с задней долей отходит с каждой стороны по короткому яйцеводу. Яйцеводы открываются у основания третьей пары ходильных конечностей.

Семенник (рис. 3.102) всегда белого цвета, мелкозернистой структуры. Его протоки — семяпроводы — также отходят от места соединения передней доли этого органа с двумя задними долями и открываются у основания пятой пары ходильных конечностей.

При копуляции семенная жидкость не вводится непосредственно в половые пути самки. Самец выпускает мешковидные сперматофоры — скопления сперматозоидов, «одетые» в особую оболочку. При копуляции сперматофоры прикрепляются к хитиновому покрову самки. При откладке яиц у желез брюшной поверхности самки выделяется слизь, покрывающая всю нижнюю поверхность брюшка и затем растворяющая оболочку сперматофоров. В эту слизь поступают яйца из половых отверстий самки и здесь встречаются со сперматозоидами. Сперматозоиды и яйца неподвижны, но они перемещаются благодаря токам слизи, обусловливаемым постоянными ритмическими движениями абдоминальных ножек. Откладка яиц происходит

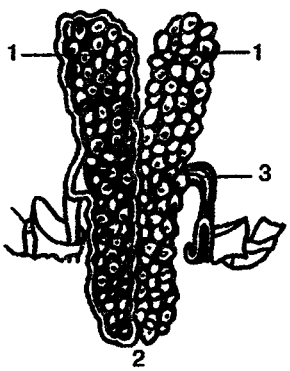


Рис. 3.101. Органы размножения самки рака:
1—2 — лопасти яичника; *3* — яйцевод



Рис. 3.102. Органы размножения самца рака:
1—2 — лопасти семенника; *3* — семяпровод; *4* — отверстие семяпровода

в течение одной ночи. В среднем самка речного рака откладывает 150—200 яиц. Развитие длится около полугода. У только что вышедшего из яйца рачка сильно вздут головогрудный панцирь и еще нет шестой пары абдоминальных (плавательных) ножек. В первое время рачки цепко держатся своими клешнями за те же ножки матери и, следовательно, находятся под ее защитой.

Подтип хелицеровые (Chelicerata)

Для представителей этого подтипа характерно полное отсутствие придатков, известных под названием антеннул и антенн. Впереди рта находится пара ротовых конечностей, обычно называемых хелицерами, а иногда щупальцежевалами. Сзади рта пять пар ножек, из которых первая пара часто получает наименование педипальп, или челюстных щупалец. Последние то оканчиваются большой клешней, то похожи на ходильные конечности, то служат (частично) для пережевывания пищи. Остальные четыре пары выполняют функции ходильных конечностей. Брюшко или ясно сегментировано, или состоит из слившихся метамеров. Абдоминальные конечности достигают различного развития и часто редуцированы, причем изменяется не только их строение, но и функция. В этом подтипе выделяют представителей двух классов: одни живут в море и дышат жабрами, напоминая в этом отношении ракообразных, а другие — наземные формы — дышат или своеобразно устроенными легкими, или же трахеями. Первые образуют класс **ракоскорпионов**, а вторые — **паукообразных**.

Класс Ракоскорпионы (Palacostraca). Отряд Мечехвостов (Xiphosura). Мечехвосты (рис. 3.103) встречаются в тропи-



Рис. 3.103. Мечехвост с брюшной стороны:
1 — хелицеры; *2* — плавательные ножки; *3* — анус; *4* — хвостовой шип

ческих частях Тихого океана, а в Атлантическом только у побережья Центральной Америки на мелководьях.

Отряд Трилобиты (Trilobitea). Очень древняя форма беспозвоночных, вымершая в палеозое. Трилобиты (рис. 3.104) можно рассматривать как родичей мечехвостов, связывающих их с кольчецами.

Класс Паукообразные (Arachnoidea). К классу паукообразных относятся несколько отрядов. Важнейшие из них: *скорпионы, сольпуги, пауки* и *клещи.*

Отряд Скорпионы (Scorpionoidea). Скорпион (рис. 3.105) встречается в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Имеет короткую головогрудь и длинное брюшко из 13 явственных сегментов, из которых последние шесть образуют узкий, способный сильно изгибаться вверх и вперед отдел. Последний, шестой, хвостовой, или концевой, сегмент (тельсон) оканчивается шипом — жалом с ядовитой железкой внутри. Скорпион жалит, поднимая вверх и загибая тельсон с жалом вперед, к голове. Большими клешнями педипальп он схватывает и поднимает над головой добычу, в которую быстрым движением вкалывает жало.

Отряд Сольпуги, или фаланги (Solpugidea). Их тело расчленено больше, чем скорпионов: не только брюшко, но и головогрудь частично сегментированы (рис. 3.106). Хелицеры приспособлены для схватывания и умерщвления добычи. Педипальпы имеют вид ходильных ног, вследствие чего сольпуги производят впечатление десятиногих животных. Ходильные конечности покрыты волосками, заканчиваются двумя коготками, ядовитых желез не имеют. Распространены в теплых странах. Хищники. При нападении на человека сольпуги прокусывают ему кожу и механически инфицируют ранку загрязненными хелицерами. При укусе ощущается острая боль, укусанное место воспаляется и опухает. Питаются как хищники.

Отряд Пауки (Araneina). Наиболее известны следующие представители этого отряда:

Тарантул — встречается в южных районах России. Ловит добычу в вырытых им отвесных шахтах, не прибегая к постройке тенет (ловчих сетей). Укусы его очень болезненны и вызывают у человека местное, довольно сильное раздражение.

Паук-каракурт (рис. 3.107) — встречается в южных степных районах, на Кавказе и к востоку от Волги. Обитает иногда в массовых количествах в углублениях почвы или между стеблями травы. Черного цвета. Ядовитый. Укусы его опасны и для человека. Овцы не страдают от укусов каракурта, поче-

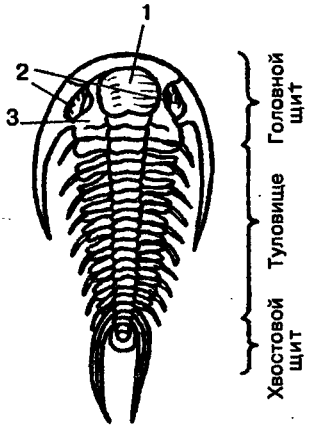


Рис. 3.104. Трилобиты:
1 — глабелла (головной конец); *2* — глаза; *3* — щеки

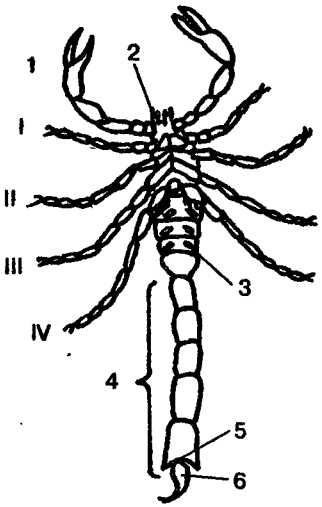


Рис. 3.105. Скорпион:
1 — педипальпы; *2* — хелицеры; *3* — дыхательные щели; *4* — брюшко (метасома); *5* — анус; *6* — ядовитый шип; I—IV — ходильные ноги



Рис. 3.106. Фаланга

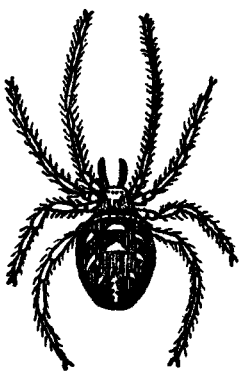


Рис. 3.107. Паук-каракурт

му иногда люди пытаются его уничтожить, вытаптывая наиболее заселенные каракуртом места стадами овец.

Паук-серебрянка (рис. 3.108) — водяной паук. Его весьма просто держать в аквариуме. Он строит гнездо из паутины в воде, постепенно наполняет его воздухом, приносимым с поверхности с помощью покрытого хитиновыми, не смачивающимися водой волосками абдомена. Когда паук погружается в воду, он кажется окруженным серебристым пузырьком.

Паук-крестовик (рис. 3.109) широко распространен в средней части нашей страны. На спинной стороне брюшка имеет рисунок в форме креста из отдельных белых пятнышек. Строит большие ловчие сети (тенета) в форме кругов с радиальными и концентрическими нитями. Пауки — хищники, и их следует считать полезными животными.

Детали строения паука-крестовика (Aranea diadema)

Внешнее строение (рис. 3.110). Тело паука состоит из нерасчлененных головогруди и брюшка, соединяющегося с головогрудью тонким стебельком. Головогрудь несет шесть пар конечностей: хелицеры, педипальпы и четыре пары ходильных ножек. На спинной стороне головогруди располагаются в два ряда восемь простых глазков. На нижней стороне брюшка по средней линии в переднем отделе находится прикрытое щитками половое отверстие. По сторонам от последнего располагается пара стигм, ведущих в кожу легких. На конце

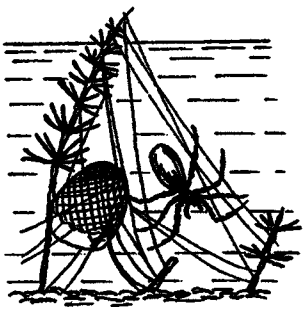


Рис. 3.108. Водяной паук и его гнездо

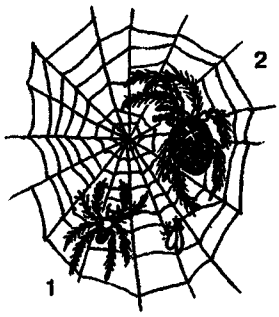


Рис. 3.109. Паук-крестовик: 1 — самец; 2 — самка

брюшка открывается анальное отверстие, впереди которого расположены три пары паутинных бородавок.

Хелицеры (рис. 3.111) состоят из двух члеников. Основной крупный членик подвижно соединен с когтеобразным вторым члеником. На конце коготка открывается проток ядоносной железы, располагающейся в головогруди. Коготок может прикладываться к основному членику, как лезвие перочинного ножа к рукоятке.

Педипальпы состоят из нескольких члеников: тазик, вертлуг, бедро, колено, голень и лапка, заканчивающаяся коготком. У самца лапка увеличена и превращена в копулятивный орган.

Ходильные ноги (четыре пары), как и у всех паукообразных, семичленные; все они имеют одинаковое строение, различаются только длиной. Семичлениковые ножки густо покрыты хитиновыми волосками, часть которых явля-

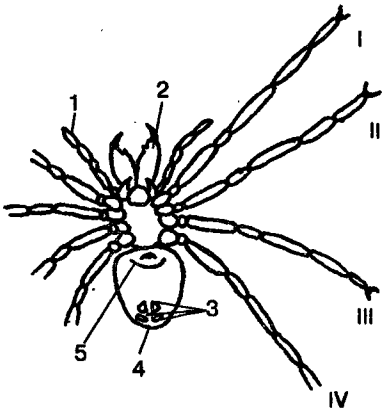


Рис. 3.110. Внешнее строение паука:

1— педипальпы; *2* — хелицеры; *3* — паутинные бородавки; *4* — анус; *5* — дыхательные щели; I—IV — ходильные ноги

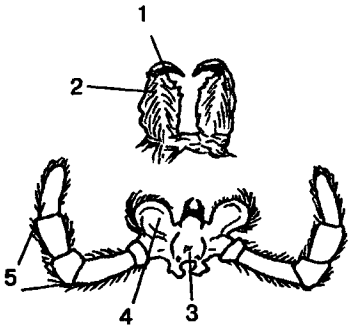


Рис. 3.111. Хелицеры и педипальпы паукообразных:

1 — когтевидный членик хелицеры; *2* — основной членик хелицеры; *3* — «нижняя губа»; *4* — челюстная лопасть педипальпы; *5* — педипальпа

ется слуховыми и осязательными. На концах ног паука расположены очень своеобразные коготки и шипы, участвующие в передвижении паука и прядении паутины.

Покров. Представлен одним слоем клеток гиподермы, выделяющих на своей поверхности особое органическое вещество — хитин. Хитин образует прочный, но необызвествленный экзоскелет и предохраняет тело паука от механических повреждений.

Полость тела — миксоцель.

Нервная система. Центральный нервный аппарат пауков состоит из мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Мозг представляет собой объединение нервных клеток (слившихся ганглиев головы, груди). Брюшная нервная цепочка не сохраняет типичного строения — все ганглии сливаются в единственный звездообразный брюшной ганглий. Таким образом, у пауков по сравнению с ракообразными идет дальнейшая концентрация нервного аппарата.

Органы чувств. Органы химических чувств (осязания, обоняния) представлены чувствительными клетками со свободными окончаниями — волосками.

Каждая чувствительная клетка лежит внутри тела, а периферические окончания сосредоточены преимущественно на локомоторных ножках паука.

Органы равновесия представлены статоцистами, а органы слуха — слуховыми пузырьками.

Пищеварительная система. Состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя кишка разделяется на отделы — глотку, зоб, сосательный желудок. Сосательный желудок функционирует словно всасывающая резиновая груша. Пищеварение происходит вне тела паука. Пищеварительные соки «вводятся» жертве, где их ферменты разрушают протоплазму клеток, и только после этого разжиженная пища всасывается. Емкость средней кишки (всасывающий желудок) увеличена за счет парных отростков. Попав в заднюю кишку, остатки пищи выводятся через анальное отверстие наружу (рис. 3.112).

Кровеносная система незамкнутая. Полностью утрачены капилляры и мелкие сосуды. У пауков кровь из тканей собирается в брюшной синус, омывающий легочные мешки. Здесь происходит насыщение крови кислородом, и отсюда кровь по легочным венам поступает в перикард и оттуда через остии в сердце. От сердца кпереди отходит аорта, снабжающая кровью членистые конечности. Метамерно расположенные артерии обеспечивают кровью органы и ткани

организма. Кровь представлена гемолимфой и растворенным в ней гемоцианином (пигментом голубого цвета).

Дыхательная система. Кроме пары легочных мешков у паука имеются трахеи — трубочки эктодермального происхождения. Легкие представляют видоизмененные выросты кожи в виде параллельных перегородок (рис. 3.113).

Выделительная система представлена коксальными железами, протоки от которых открываются в сегменте первых ходильных конечностей.

Размножение. Раздельнополые. Оплодотворение внутреннее (копуляция). Гонады расположены в полости, представляющей остатки целома. У самок — в брюшном отделе, у самцов — в области педипальп. Поэтому самцы используют педипальпы как копулятивный орган. Отложенные яйца самка окружает паутиной, образующей кокон, который она или носит с собой около паутинных бородавок, или где-нибудь прячет. Ювенильные особи внешне напоминают взрослых, обычно выходят из яйца с полным набором конечностей.

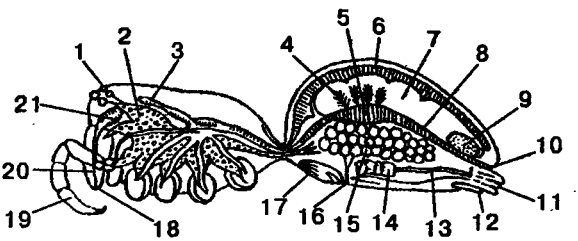


Рис. 3.112. Внутреннее строение паука:

1 — глазки; *2* — передний отдел нервной системы; *3* — один из отростков желудка; *4, 7* — печень; *5* — средняя кишка; *6* — спинной кровеносный сосуд; *8* — задняя кишка; *9* — клоака; *10* — анус; *11* — паутинная бородавка; *12* — трахея; *13* — проток паутинной железы; *14* — паутинная железа; *15* — яичник; *16* — отверстие яйцевода; *17* — легочный мешок; *18* — отверстие выводного протока ядовитой железы; *19* — нижняя челюсть; *20* — верхняя челюсть; *21* — ядовитая железа

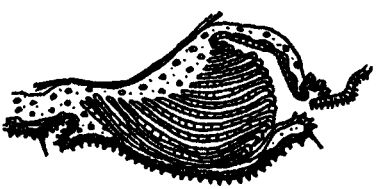


Рис. 3.113. Легочный мешок, или легкое, паука в разрезе

Отряд Клещи (Acarina). Эти представители относятся к карликовым паукообразным, обычно не превышающим в длину 1—4 мм. Ведут, главным образом, наземный образ жизни. В большинстве своем — паразиты животных и растений. Все сегменты тела у них слиты в одно общее целое, представляющее мешковидное образование. В этот отряд входят основные три семейства.

1. **Иксодовые клещи** — временные наружные паразиты (таежный, собачий клещи). Временный хозяин, на котором питаются клещи, получил название хозяина-прокормителя. Являются переносчиками *туляремии, таежного энцефалита, клещевого сыпного тифа.*

2. **Аргасовые клещи** — обитатели закрытых убежищ (естественных и искусственных). Являются переносчиками *клещевого возвратного тифа.*

3. **Гамазовые клещи** — являются временными и постоянными паразитами птиц и млекопитающих. Медицинское значение имеют клещи, паразитирующие на птицах (курах, голубях) и передающие вирусные заболевания (*орнитоз* — легочная патология), к которым восприимчив и человек, а также клещи — паразиты домовых грызунов, передающие человеку возбудителей особой формы *сыпного тифа.*

Собачий клещ (Ixodes ricinus). *Внешнее строение.* Тело клеща овальной или яйцевидной формы. Все сегменты слиты, разделение на голову, грудь и брюшко отсутствует (рис. 3.114). Спе-

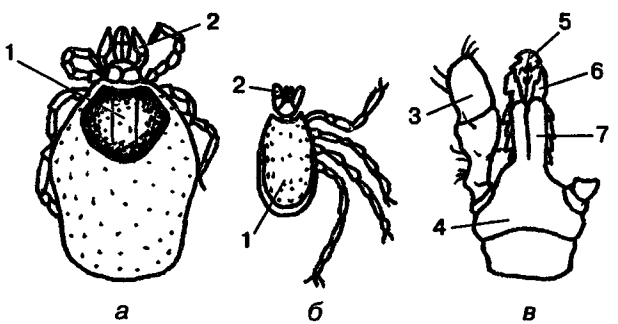


Рис. 3.114. Собачий клещ:
а — самка со спинной стороны; *б* — самец со спинной стороны; *в* — хоботок самки:
1 — щиток; *2* — хоботок; *3* — пальпа; *4* — воротничок; *5* — гипостом; *6* — конечный членик хелицеры; *7* — футляр хелицеры

реди к телу причленяется хоботок, представляющий собой хелицеры и педипальпы, превратившиеся в колюще-сосущий ротовой аппарат. Глаза у собачьего клеща отсутствуют. В передней части тела прикреплены четыре пары членистых ножек.

Основание хоботка представляет собой хитиновую пластинку в виде кольца («воротничок»). От нее отходит длинный вырост — гипостом, который усажен направленными назад шипами (см. рис. 3.114). По бокам гипостома находятся два щупика — пальпы, широкие членистые придатки. Воротничок, гипостом и пальпы гомологичны педипальпам других паукообразных. Хелицеры клеща узкие, заостренные и зубчатые. Они помещаются в особых футлярах, поэтому на препаратах хелицеры бывают видны не всегда.

Крючья гипостома и хелицеры позволяют клещу прочно держаться в коже хозяина. Кровь в ротовое отверстие клеща поступает через трубку, образованную гипостомом и футлярами хелицер.

Ходильные ножки клеща заканчиваются двумя коготками и присасывательной подушечкой, благодаря которым возможно передвижение клеща даже по гладким наклонным плоскостям. Между вторыми ножками находится половое отверстие как у самца, так и у самки.

Позади и несколько выше задних ножек находится пара стигм (дыхательные отверстия).

Когда паразит прикрепляется к хозяину, зубцы двух хелицер вгоняются в его тело, после чего сгибаются в сторону и гипостом углубляется в тело хозяина. Зубцы хелицер и гипостом своими обратными зубцами прикрепляют паразита к хозяину, так что при отрывании паразита головка остается в коже хозяина. Для предотвращения болевых ощущений при уколе и свертывания крови в ранке в теле клеща имеется пара желез, выделяющих соответствующий антикоагуляционный анестезирующий секрет и открывающихся при основании хелицер.

Покров. Хитинизированная кутикула клеща образует на спинной стороне щиток, размеры которого различны у самцов и самок. У самцов спинной щиток занимает большую часть спинной стороны тела. У самки (голодной) спинной щиток покрывает спереди $^1/_3$ длины тела, остальная часть тела одета тонким, мягким, растяжным хитином, собранным в сложную систему мелких складочек. Это позволяет клещу при сосании увеличивать массу своего тела более чем в 200 раз.

Полость тела — миксоцель.

Нервная система. Состоит из надглоточного нервного узла, окологлоточного кольца и брюшной нервной цепочки. Узлы этих отделов слиты друг с другом, образуя единый мозг. Органы чувств представлены рецепторными клетками, расположенными на ходильных ножках и педипальпах и связанными с поверхностными щетинками.

Пищеварительная система. Состоит из передней и средней кишки, оканчивающейся слепо. Задняя кишка подвергается редукции. Глотка функционирует как насос. Пища клещами высасывается. Питаются они не только кровью и соками жертвы, но и тканями, подвергшимися растворению пищеварительными соками и попавшими в ранку из слюнных желез паразита.

Средняя кишка имеет многочисленные выросты, куда попадает насосанная кровь и где она длительно сохраняется, как бы консервируясь. По мере «надобности» кровь из отростков поступает в средний отдел кишки и здесь переваривается.

Кровеносная система. Редуцирована. Ее остатки в виде спинного сосуда (сердечное тело) обнаруживаются на дорзальной стороне.

Дыхательная система. Представляет собой систему ветвящихся воздухоносных трубочек — трахей. Они начинаются дыхательными отверстиями, или дыхальцами, ведущими в главные трахейные стволы. Последние ветвятся и образуют все более мелкие трубочки, по которым воздух достигает тканей и клеток. Таким образом, при трахейном дыхании кислород доставляется к тканям, минуя кровеносную систему.

Выделительная система. Клещи имеют особый тип органов выделения — мальпигиевы сосуды. Они состоят из нескольких пар тонких трубочек, расположенных в полости тела и открывающихся в видоизмененную заднюю кишку. Продукты выделения поступают в них осмотическим путем и выводятся через отверстие, обычно называемое анальным.

Размножение. Клещи — раздельнополые. Самки крупнее самцов. Развитие происходит с метаморфозом. После обильной кладки, которая достигает нескольких тысяч яиц, тело самки сморщивается, и она умирает под покровом своих яиц. Из яиц развиваются личинки, характеризующиеся отсутствием задней пары ножек (шестиногие личинки), стигм, трахей и полового отверстия. После первой линьки личинка превращается в нимфу, отличающуюся от взрослой формы недоразвитием половых желез. Лишь через несколько нимфальных стадий нимфа превращается в имаго — половозрелую форму.

Подтип трахейнодышащие (Tracheata)

Класс 1. Первичнотрахейные (Protracheata). Животные суши, которые водятся в сырых местах под листьями, корой, камнями. Они более распространены в Южном полушарии. Первичнотрахейные (рис. 3.115) обладают ясными признаками сходства с кольчатыми червями и членистоногими; они являются промежуточной формой между той и другой группами.

Класс 2. Многоножки (Myrigpoda). Наиболее крупным представителем этого класса является *сколопендра*, встречающаяся на Кавказе и в Крыму (см. рис. 3.115). Она питается, главным образом, насекомыми; укусы сколопендры болезненны и для человека.

Класс 3. Насекомые (Insecta). Среди насекомых имеется огромное разнообразие форм. Современные представители класса образуют 27 отрядов. Насекомые представляют самую богатую видами группу животных. Число описанных видов оценивается в 900 тыс., тогда как общее число описанных видов всех животных составляет примерно 1,5 млн. Как ни одна другая группа животных, насекомые заселяют любые уголки земного шара и отсутствуют только в глубинах океана.

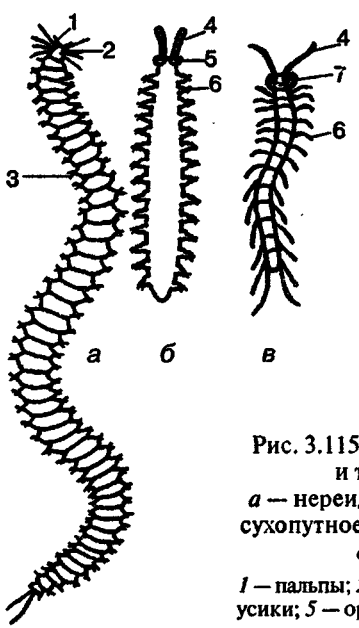


Рис. 3.115. Схема строения аннемид и трахейнодышащих:
а — нереида; *б* — первичнотрахейное сухопутное животное (перинатопсис); *в* — сколопендра:
1 — пальпы; *2* — антенны; *3* — параподии; *4* — усики; *5* — оральные папиллы; *6* — ноги; *7* — ногогемости

Все насекомые распадаются на два подкласса: первичнобескрылых и крылатых (рис. 3.116).

К первому подклассу относятся насекомые, у которых так же, как и у предков, никогда не было крыльев (чешуйница, ногохвосток). Ко второму классу относятся насекомые с двумя или (гораздо реже) с одной парой крыльев (другая в таком случае рудиментирована). У некоторых видов крыльев нет, но это — вторичное явление. Крылья несомненно были у их предков и исчезли в силу специфических условий существования, вызвавших упрощение строения (вошь, блоха, клоп).

Отряды крылатых насекомых обычно группируют в зависимости от формы метаморфоза — с полным или неполным превращением.

А. Насекомые с неполным превращением.

Отряд 1. *Прямокрылые (Orthoptera)*: кузнечики, сверчки, саранча, медведки.

Отряд 2. *Тараканновые (Blattodea)*: черный таракан, рыжий прусак, американский таракан.

Отряд 3. *Богомолы (Mantodea)*: богомолы.

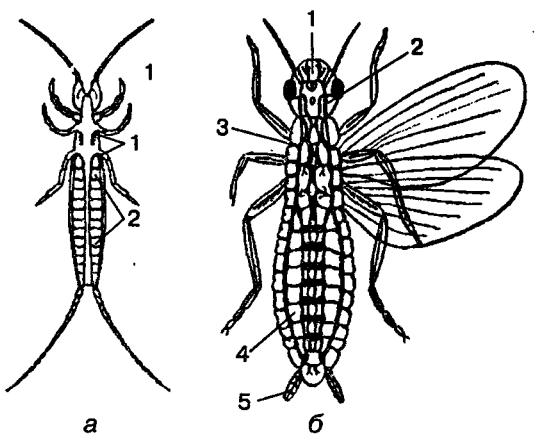


Рис. 3.116. Схема первичнобескрылого и крылатого насекомых:
а — первичнобескрылое:
1 — стигмы; *2* — рудименты конечностей;
б — крылатое насекомое:
1 — мозг; *2* — подглоточный ганглий; *3* — стигма; *4* — воздушный мешок; *5* — анальные щетинки

Отряд 4. *Привидениевые (Phasmodea)*: палочник, листотелы (рис. 3.117).

Отряд 5. *Термиты (Isoptera)*: «белые муравьи».

Отряд 6. *Сеноеды (Copeognata)*: «книжная вошь».

Отряд 7. *Стрекозы (Odonata)*: стрекоза-коромысло.

Отряд 8. *Поденки (Ephemeroptera)*.

Отряд 9. *Веснянки (Plecoptera)*: (7, 8 и 9-й отряды включают примитивнокрылых представителей).

Отряд 10. *Пухоеды (Mallophaga)*: собачья вошь (питается не кровью, а различными элементами эпидермиса).

Отряд 11. *Вши (Anoplura)*: головная вошь, платяная вошь.

Отряд 12. *Членистохоботные (Rhynchota)*: цикады, листоблошки, червецы, тли.

Отряд 13. *Полужесткокрылые, или клопы (Heteroptera)*: постельный клоп, клоп черепашка (рис. 3.118).

Б. Насекомые с полным превращением.

Отряд 1. *Сетчатокрылые (Neuroptera)*: муравьиный лев, златоглазка (феерница).

Отряд 2. *Жуки, или жесткокрылые (Coleoptera)*: жужелицы, жук-плавунец, жук-могильщик; жуки усачи, короеды, долгоносики; майский жук.

Отряд 3. *Ручейники (Trichoptera)*: фриганида, стенофил.

Отряд 4. *Чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera)*: капустная белянка, «мертвая голова», шелкопряд, комнатная моль, мучная моль.

Отряд 5. *Двукрылые (Diptera)*: мухи, комары, москиты, мошки.

Отряд 6. *Блохи (Aphaniptera)*: собачья блоха (см. рис. 3.118).

Отряд 7. *Перепончатокрылые (Hymenoptera)*: пчелы, осы, муравьи, наездники.

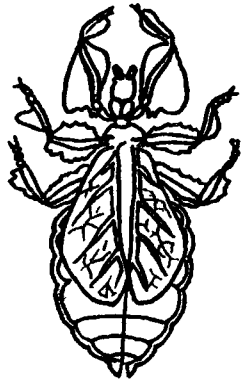


Рис. 3.117. Листотел

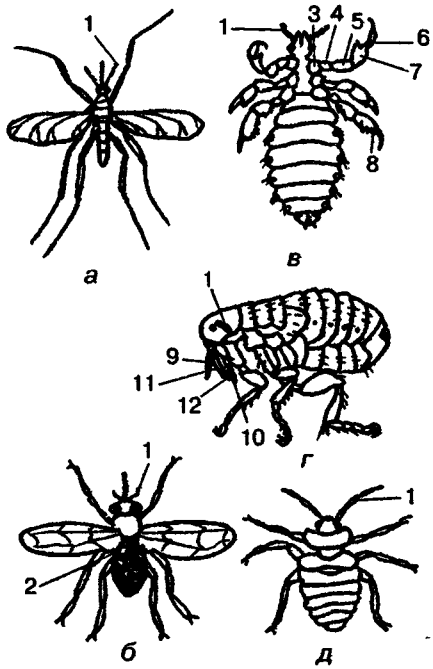


Рис. 3.118. Насекомые: *а* — малярийный комар; *б* — муха це-це; *в* — платяная вошь; *г* — человеческая блоха; *д* — постельный клоп:

1 — антенна; *2* — жужжальце; *3* — тазик; *4* — вертлуг; *5* — бедро; *6* — лапка; *7* — голень; *8* — отросток голени; *9—10* — щупики максилл и нижней губы; *11* — верхняя губа; *12* — колющая щетинка

Характеристика насекомых

Строение майского жука (Melolontha melolontha). Тело жука делится на голову, грудь и брюшко.

Голова (пять слившихся сегментов) несет антенны (усики, или сяжки) — органы осязания и обоняния, оканчивающиеся пластинчатой булавой, сложные фасеточные глаза и ротовые конечности.

Грудь состоит из трех сегментов: переднегрудь, среднегрудь и заднегрудь. Среднегрудь имеет небольшой участок треугольной формы — так называемый щиток. Каждый из сегментов груди несет по паре двигательных конечностей. Кроме того, среднегрудь и заднегрудь несут по паре крыльев.

Первая пара крыльев — плотные хитинизированные надкрылья, которые прикрывают средне-, заднегрудь и частично брюшко (рис. 3.119). Надкрылья не участвуют в полете и служат для защиты спинной стороны тела и сложных крыльев второй пары. Вторая пара крыльев — собственно крылья. Они более широкие, перепончатые.

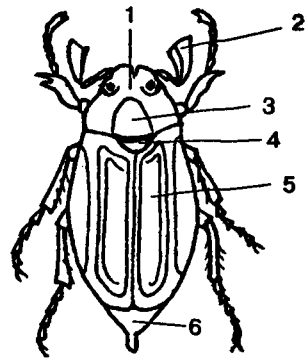


Рис. 3.119. Майский жук (самец):

1 — голова; *2* — антенна; *3* — переднегрудь; *4* — щиток среднегруди; *5* — надкрылья; *6* — брюшко

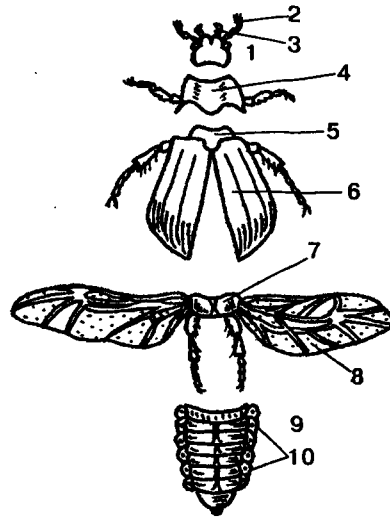


Рис. 3.120. Майский жук (препарированная самка):

1 — голова; *2* — антенна; *3* — щупик нижней челюсти; *4* — переднегрудь; *5* — среднегрудь; *6* — надкрылья; *7* — заднегрудь; *8* — собственно крылья; *9* — брюшко; *10* — стигмы

Брюшко состоит из восьми сегментов (рис. 3.120). На средне-, заднегруди и на шести первых сегментах брюшка находятся стигмы — дыхательные отверстия.

Каждый из сегментов груди покрыт четырьмя хитиновыми щитками, или склеритами: спинной щиток — т е р г и т, брюшной щиток — с т е р м и т и два боковых щитка — п л е в р ы. Щитки соединяются более мягким и тонким хитином, что обеспечивает их подвижность. Сегменты брюшка имеют только тергиты и стермиты, соединяющиеся друг с другом более тонкой хитиновой кожицей; плевры здесь отсутствуют.

Ходильные конечности состоят из нескольких члеников. Основным члеником — тазиком — конечность причленяется к брюшной стороне сегмента груди. За тазиком следует очень короткий вертлуг, затем длинное бедро, длинная и тонкая голень и пятичлениковая лапка. Лапка оканчивается двумя коготками (у других насекомых между коготками имеются присоски).

Покров. Два слоя. Внутренний, состоящий из клеток гиподермы, секретирует наружный хитиновый слой. Хитиновый слой образует экзоскелет, благодаря которому насекомые получили: 1) большую поверхность для прикрепления мускулатуры; 2) прекрасные возможности для регуляции испарения воды, что особенно важно для животных с малыми размерами, и 3) почти полную защиту жизненно важных внутренних органов от внешних повреждений.

Полость тела. Смешанная полость тела насекомых получила особое название — гемоцель. Она заключает в себе открытую кровеносную систему. Гемоцель позволяет животному значительно увеличивать объем тела при линьке.

Процесс линьки можно подразделить на несколько этапов.

1. Увеличение размера гиподермы либо за счет деления клеток, либо за счет увеличения их объема, после чего кутикула (хитиновый слой) отделяется от гиподермы.

2. На поверхности «оголенной» гиподермы образуется новая эпикутикула. Между новой и старой кутикулой выделяется линочная жидкость, находящаяся еще в неактивном состоянии.

3. Затем эпикутикула становится непроницаемой, линочная жидкость переходит в активное состояние, и содержащиеся в ней ферменты (хитиназа и протеназа) растворяют старую кутикулу. Продукты, образующиеся при растворении старой кутикулы, поглощаются эпителиальными клетками гиподермы и используются при построении новой кутикулы.

4. Организм с полностью сформированной новой кутикулой нуждается в освобождении от старой. Для этого насекомое сокращает брюшко, направляя кровь в грудь и заставляя последнюю раздуваться до тех пор, пока кутикула не лопнет по линии разрыва. После разрыва старой кутикулы насекомое высвобождается из нее.

5. Сразу после линьки новая кутикула растягивается в течение короткого времени за счет заглатывания насекомым воздуха или воды, в результате чего увеличивается объем

тела. Повышение давления крови в это время также способствует растягиванию покровов.

6. После растягивания кутикулы клетки гиподермы секретируют тонкий цементный слой, который сохраняет ее форму.

Нервная система. Центральная нервная система хорошо развита и состоит из следующих основных компонентов: головного мозга, расположенного в голове и парных нервных центров, образующих подглоточный нервный ганглий и брюшную нервную цепочку.

Головной мозг состоит из трех отделов: протоцеребрума (переднего), иннервирующего сложные глаза и простые глазки; дейтоцеребрума (среднего), иннервирующего антенны, и тритоцеребрума (заднего), осуществляющего контроль над симпатической нервной системой. Все три отдела имеют четкое парное строение. Кроме того, в переднем отделе есть особые грибовидные, или стебельчатые тела, служащие высшим отделом головного мозга и центром условно-рефлекторной деятельности.

Подглоточный ганглий расположен в голове под пищеводом и соединен с головным мозгом парой толстых коннектив. Он представляет собой слившиеся ганглии нижней и верхней челюсти. Нервные стволы от них иннервируют ротовые органы.

Брюшная нервная цепочка включает грудные и брюшные нервные ганглии. Первые из них, имеющие тенденцию к объединению в общий узел, осуществляют иннервацию крыльев и локомоторных ножек, а брюшные ганглии — мышцы и половые придатки.

Органы чувств. У насекомых, как и у всех многоклеточных организмов, имеется множество различных воспринимающих клеток, рецепторов, или сенсилл, чувствительных к определенным типам стимулов. Некоторые рецепторные клетки рассеяны в ткани, другие собраны в группы, обычно состоящие из большого числа клеток, и образуют органы чувств. С помощью рецепторов насекомые улавливают механические вибрации (большой диапазон звуков, энергию излучения в форме тепла и света), механическое давление (силу тяжести, количество воды и летучих веществ в воздухе), а также множество других факторов внешней среды. Кроме того, насекомые обладают хорошо развитым чувством обоняния и вкуса. Основные рецепторные клетки расположены следующим образом.

1. Механорецепторы — находятся преимущественно среди клеток гиподермы и в тесном контакте с кутикулярными щетинками.

2. Хеморецепторы — сосредоточены на антеннах, ротовых органах, лапках, яйцекладе и церках.

3. Терморецепторы — имеются на антеннах и в других частях тела насекомых.

4. Рецепторы звука — их скопление расположено под утонченными участками кутикулы. Звуковые волны вызывают вибрацию этих участков кутикулы, которая передается нервным окончаниям, и этот сигнал поступает в нервную систему.

5. Фоторецепторы — организованы в сложных и простых глазках. Сложные глаза (пара по бокам головы) состоят из тысяч фоторецепторных клеток. Каждый глаз — из множества длинных цилиндрических светочувствительных единиц — омматидиев.

Кроме сложных глаз у многих взрослых насекомых (в том числе и у жуков) на передней части головы имеются дорзальные глазки, состоящие из одного хрусталика и группы пигментных клеток.

Эндокринная система. Физиологические и поведенческие реакции насекомого контролируются нервной и эндокринной системами. Эндокринная система состоит из желез и специальных клеток, секретирующих гормоны. Гормоны очень устойчивы, а их транспорт от места образования к разным частям тела насекомого осуществляется или путем диффузии, или с циркулирующими жидкостями тела. Источниками основных гормонов насекомых являются нейросекреторные клетки головного мозга, подглоточного ганглия и брюшной нервной цепочки, а также специальные железистые образования, называемые кардиальными телами, вентральными телами, перикардиальными железами, проторакальными железами.

Ни одна другая группа животных не обладает столь большим числом и, возможно, столь же совершенной системой химических сигналов, как насекомые. Вещества, выделяемые насекомыми во внешнюю среду, образуются в специальных железах, называемых экзокринными, к которым, например, относятся мандибулярные железы. Выделяемые ими химические вещества, обусловливающие те или иные поведенческие реакции, называются сигнальными веществами.

Среди них различают две группы веществ: феромоны, передающие сигналы особям своего вида, и алломоны, служащие сигналами для особей других видов. Реакция на феромоны вызывает образование скопления особей в момент спаривания, поддержание кастовой структуры сообще-

ства (у муравьев, пчел, термитов), передачу сигнала об опасности и ответ на него, а также коллективный сбор пищи.

К алломонам относятся неприятно пахнущие вещества, а также выделения, содержащие органические кислоты, цианины, спирты, альдегиды и парахиноны.

Пищеварительная система. Тремя важнейшими частями ротового аппарата являются верхние челюсти (мандибулы), нижние челюсти (максиллы) и нижняя губа (лабиум). Все они представляют собой результат видоизменения типичных парных конечностей членистоногих.

В различных группах насекомых ротовой аппарат модифицировался, чтобы наилучшим образом и различными способами поглощать пищу разного рода. Различают следующие типы ротового аппарата насекомых (рис. 3.121):

1. Грызущий тип. Встречается у жуков, саранчи, личинок, гусениц. Здесь мандибулы отрезают и перемалывают твердую пищу, а максиллы и нижняя губа проталкивают ее в пищевод.

2. Режуще-сосущий тип. Например, у слепней и некоторых двукрылых мандибулы вытянуты в острые лезвия, а максиллы — в длинные колющие стилеты. Обе пары челюстей прорезают и прокалывают покровы тела млекопитающих, вызывая кровотечение из ранки. Эта кровь собирается с помощью напоминающего губу образования на нижней губе и доставляется к вершине глотки. Далее кровь всасывается в пищевод.

3. Лижущий тип имеют многие некровососущие мухи, в том числе комнатная муха. У этого типа мандибулы и максиллы редуцированы, а прочие части образуют хоботок, на конце которого расположен губкоподобный лабеллум. Он погружается в жидкую пищу, которая поступает в пищевой канал по тонким капиллярным трубочкам на поверхности лабиума.

4. Грызуще-лижущий тип приспособлен для питания жидкой пищей и характерен для пчел и ос. Мандибулы и верхняя губа устроены как в грызущем ротовом аппарате и используются для захватывания добычи. Максиллы и нижняя губа образуют ряд каналов, по которым вниз поступает слюна, а вверх — пища.

5. Колюще-сосущий тип. Приспособлен для прокалывания тканей и всасывания из них соков. У представителей насекомых с таким типом ротового аппарата (комары, вши, блохи, клопы) верхняя губа, мандибулы и максиллы, удлиняясь и складываясь вместе, образуют тонкую полую иглу.

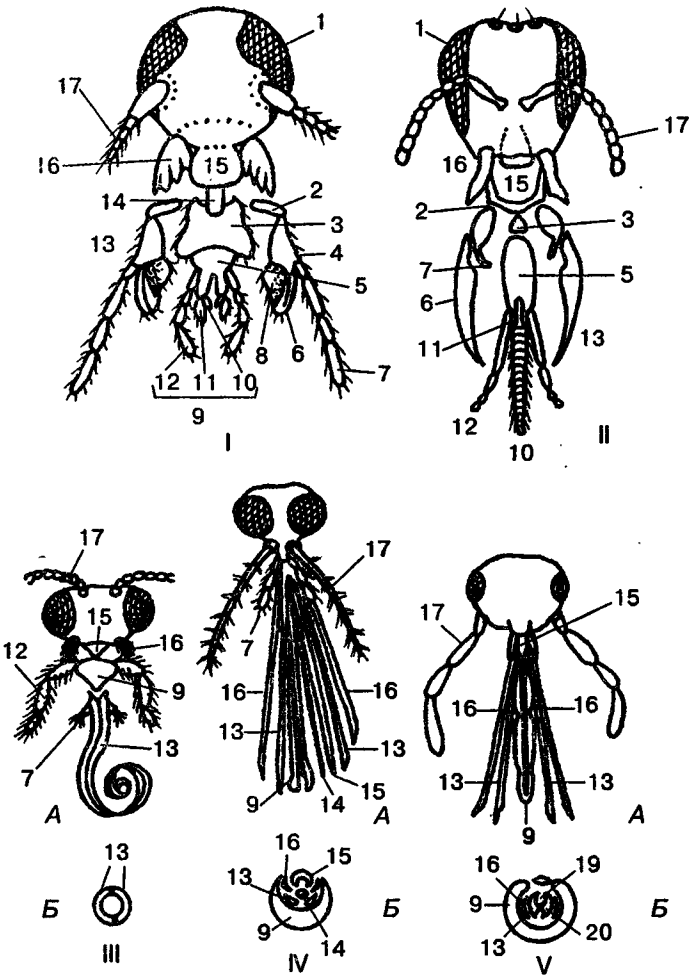


Рис. 3.121. Типы ротовых аппаратов насекомых:

А — внешний вид; Б — поперечный разрез;

I — грызущий тип (тараканы); II — лижуще-грызущий тип (пчела); III — сосущий тип (бабочка); IV — колюще-сосущий тип (комары); V — колюще-сосущий тип (клопы);

1 — глаза; *2* — основной членик максилл; *3* — подбородок; *4* — основание максилл; *5* — нижняя челюсть; *6* — наружная лопасть максилл; *7* — челюстной щупик; *8* — жевательная лопасть максилл; *9* — максиллы второй пары; *10—12* — жевательные лопасти; *13* — максиллы; *14* — языковидный отросток; *15* — верхняя губа; *16* — мандибулы; *17* — антенны; *18* — простые глазки; *19* — сосательная трубка; 20 — слюнной канал

Кишечный канал разделен на три хорошо выраженных отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишку. Между передней и средней кишкой расположен кардиальный клапан, а между средней и задней — пилорический клапан.

Передняя кишка разделена на четыре основные части: глотку, пищевод, зоб и мышечный желудок, имеющий вид плотной мускульной складки. Мышечный желудок заканчивается кардиальным клапаном. У насекомых, поедающих твердую пищу, он снабжен твердыми выростами для перемалывания пищи и называется желудочной мельницей.

В среднем отделе кишечного канала переваривается основная часть пищи. Его называют желудком, или вентрикулусом. Средняя кишка нередко имеет несколько слепых пальцевидных выростов.

Задний отдел кишечного канала в большинстве случаев подразделяется на трубчатую переднюю часть — тонкую кишку и расширенную заднюю часть — прямую кишку, или ректум, на конце которого находится анальное отверстие.

У большинства насекомых имеется пара слюнных желез, протоки от которых, объединяясь в непарный проток, открываются в преоральную полость. В ряде случаев выделяемые слюнными железами пищеварительные ферменты попадают непосредственно на поверхность пищи или внутрь ее, и, таким образом, пища подвергается хотя бы частичному перевариванию еще до своего поступления в пищеварительный тракт. Такой способ пищеварения называется внекишечным. В состав слюны и других секретов пищеварительного аппарата наиболее часто входят следующие ферменты: амилаза, мальтаза, трипта за, пептаза и липаза.

Кровеносная система. У насекомых кровь свободно течет в полости тела, омывая различные ткани и органы. Только часть своего пути она проходит через специальный орган — спинной сосуд (сердце), расположенный в дорзальной части тела. Он работает как насос, перекачивая кровь из задней части тела в полость головы. Отсюда кровь снова течет в полость тела, попадает в сердце, вновь перекачивается вперед и т. д. (рис. 3.122). Такая кровеносная система называется незамкнутой, а полость тела, через которую кровь свободно протекает, — гемоцелем. Гемолимфа или кровь осуществляет транспорт питательных веществ, прежде всего сахаров и белков, к тканям и забирает от них отработанные продукты.

К кровеносной системе относятся также мелкие дополнительные сократительные органы, расположенные вблизи или

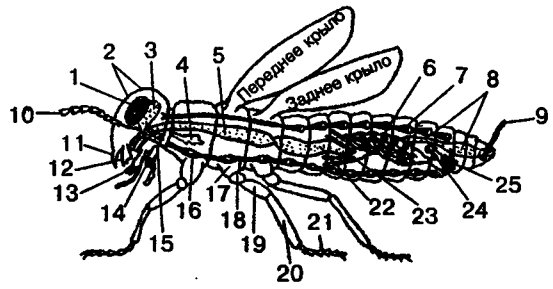


Рис. 3.122. Схема организации самки крылатого насекомого:

1 — сложный глаз; *2* — простой глазок; *3* — мозг; *4* — слюнная железа; *5* — передняя кишка; *6* — яичник; *7* — сердце; *8* — задняя кишка; *9* — церки; *10* — антенны; *11* — верхняя губа; *12* — мандибула; *13—14* — первая и вторая максиллы; *15* — подглоточный ганглий; *16* — брюшная нервная цепочка; *17* — тазик; *18* — вертлуг; *19* — бедро; *20* — голень; *21* — лапка; *22* — средняя кишка; *23* — мальпигиевы сосуды; *24* — семяприемник; *25* — придаточные железы выводного канала женской половой системы

внутри конечностей. Эти органы участвуют в движении насекомого. Поскольку у них имеются только мышцы-сгибатели и отсутствуют мышцы-разгибатели, то функцию разгибания ходильных ножек осуществляет кровь. Кровь под давлением нагнетается в полость членистой конечности после ее сгибания, что приводит к разгибанию конечности. У многих насекомых имеется специальный пульсирующий орган, который проталкивает кровь в крылья, откуда она собирается в сердце.

Гемолимфа состоит из жидкого ингредиента — плазмы и различных свободноплавающих клеток, называемых кровяными тельцами, или гемоцитами.

Жировое тело. На внутренней поверхности стенки брюшка и между внутренними органами (например, в петлях кишечника) можно наблюдать скопление белого вещества, состоящего из клеток. Это — жировое тело (в основном мезодермального происхождения). Жировое тело — ткань, содержащая запасные вещества, которые непрерывно используются организмом. Место запасных веществ могут занять продукты распада, накопляемые клетками.

Органы дыхания. Дыхание насекомых обеспечивается системой внутренних трубочек или трахей, проводящих воздух к клеткам тела. Эта система трубочек называется трахейной системой и выполняет функцию наружного дыхания. Трахейная система устроена весьма сложно, поскольку трахеи ветвятся на многочисленные тонкие трубочки, каждая

из которых подходит к небольшой группе клеток. Сложная сеть трахей у насекомых аналогична сети кровеносных сосудов и капилляров у позвоночных животных (рис. 3.123). В каждом сегменте трахеи собраны в пучки, и наружный воздух попадает в них через парные посегментно расположенные отверстия, называемые дыхальцами. Регуляция поступления воздуха дыхальцами обеспечивается специальными запирательными устройствами. В каждом сегменте обычно имеется по три симметричных больших ветви: 1) дорзальная ветвь, обслуживающая спинной сосуд и дорзальные мышцы; 2) висцеральная ветвь, обслуживающая пищеварительную и половую системы, и 3) вентральная ветвь, обслуживающая вентральные мышцы и нервную цепочку. Тонкие окончания трахей делятся на крошечные капиллярные трубочки, или трахеолы, диаметром не более 1 мкм. Трахеолы разветвляются между клетками и оплетают их, являясь функциональной частью системы, обеспечивающей диффузию кислорода в клетки тела.

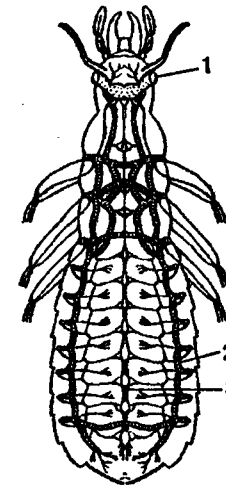


Рис. 3.123. Схема трахейных стволов насекомых:

1 — глаз; *2* — продольный трахейный ствол; *3* — брюшной ганглий

У многих быстролетающих насекомых (пчела, муха) по ходу трахейных стволов образуются раздутые участки — воздушные мешки. В результате сокращения мышц тела при полете мешки могут сжиматься и расправляться подобно воздуходувным мехам, увеличивая поступление и выход воздуха.

Органы выделения. У всех насекомых имеются пучки длинных тонких трубочек, отходящих от кишечного канала вблизи места соединения средней и задней кишок (см. рис. 3.122). Они замкнуты на дистальном конце и образованы одним слоем эпителиальных клеток. Эти трубочки, называемые мальпигиевыми сосудами, выполняют выделительную функцию. Число трубочек колеблется от 250 и более. В мальпигиевых сосудах в результате всасывания растворенных веществ из гемолимфы образуется моча. Это обычно прозрачное, а иногда вязкое вещество выводится в заднюю кишку, оттуда в рек-

тум, где происходит частичная реабсорбция или дополнение ее другими веществами перед выведением наружу. Поэтому у большинства насекомых фекалии относительно сухие. Состав мочи зависит от особенностей жизненного цикла и потребностей насекомого, а также от характера пищи. Однако основной компонент ее — мочевая кислота, которая образуется в тканях, накапливается в гемолимфе и затем поступает в мальпигиевые сосуды вместе с различными ионами и водой.

У некоторых насекомых экскрет в виде мочевой кислоты не выделяется организмом, а сохраняется в специальных мочевых клетках жирового тела (таракан, перепончатокрылые). Накопление мочевой кислоты имеет большое значение для насекомых, у которых мальпигиевые сосуды выполняют специальные функции, например, секрецию шелковой нити. Тогда запасы мочевой кислоты в жировом теле становятся доступными, в частности в процессе метаморфоза, и используются как источник азота. У таких насекомых экскреторную функцию частично выполняют лабиальные железы (головные трубчатые железы).

Половая система. Раздельнополые. Известны лишь несколько примеров гермафродитизма среди насекомых. Наиболее яркий — австралийский червец. Половая система насекомых расположена в брюшке, и большинство ее компонентов характеризуются билатеральной симметрией.

В состав женской половой системы входят: яичник, состоящий из группы овариол, в которых образуются яйца; семяприемник, где хранится сперма и система протоков, через которые проходят яйца перед выходом во внешнюю среду. Это парные яйцеводы, соединяющиеся в общий яйцевод и открывающиеся в яйцевую камеру, или вагину, которая имеет выход непосредственно в наружный яйцеклад — приспособление для откладки яиц. С дорзальной стороны яйцевода кроме семяприемника имеются придаточные парные железы, выделяющие липкий секрет для склеивания яиц, или для прикрепления яиц к субстрату, либо для изготовления оболочки кокона.

Исходными компонентами мужской половой системы являются: парные семенники, в которых образуется сперма; парные семяпротоки, объединяющиеся в общий семяпровод: два семенных пузырька, являющиеся резервуаром для гамет и семяизвергательный канал, к которому примыкают придаточные железы.

Развитие насекомых. После выхода из яйца освобожденный от эмбриональных оболочек зародыш становится

нимфой первой стадии, или личинкой, с которой начинается постэмбриональный период развития насекомого. Морфологические изменения, происходящие в процессе развития от личинки до взрослого насекомого, называются метаморфозом. В результате этих изменений облик насекомого на более поздних стадиях развития становится часто абсолютно непохожим на его ранние эмбриональные формы. Примером такого резкого изменения формы являются превращение личинки в непитающуюся стадию — куколку, предшествующую появлению взрослого насекомого. У многих насекомых процесс роста включает периодические линьки. Большинство насекомых линяют по меньшей мере 3—4 раза в год, бывает более 30 линек. В среднем число линек составляет 5—6.

Неполный метаморфоз характерен для примитивных крылатых насекомых. Впервые крылья у них появляются примерно после третьей линьки в виде небольших выростов. Эти зачатки крыльев с каждой следующей линькой увеличиваются в размерах, и в последнем, преимагиальном возрасте они уже могут покрывать несколько сегментов брюшка. У насекомого преимагиального возраста происходит полное развитие имагиальных структур, и взрослое насекомое появляется в результате последней линьки полностью сформированным. Такой метаморфоз можно называть постепенным, т. е. крылья развиваются постепенно как наружные выросты.

Полный метаморфоз характеризуется развитием зачатков крыльев внутри тела вплоть до преимагиального возраста, после чего крылья выворачиваются наружу в виде больших придатков. Это происходит во время непитающей стадии, когда из тканей, принадлежащих более ранним стадиям, формируются имагиальные структуры. Следовательно, у насекомых с таким типом развития выделяют три четко различимые постэмбриональные фазы: молодая форма или личинка, не имеющая крыловых зачатков; куколка, покоящаяся форма, имеющая крыловые зачатки, и взрослое насекомое (имаго).

Типы питания насекомых. В качестве пищи насекомые используют разнообразный органический материал, как живой, так и мертвый. В соответствии с характером используемой пищи насекомых можно разбить на несколько групп:

1. *Сапрофаги* — питающиеся мертвыми органическими веществами.

Питающиеся на любом разлагающемся субстрате (тараканы).

Питающиеся гумусом или перегноем (ногохвостки).

Питающиеся навозом (жуки-навозники).

Питающиеся только мертвыми тканями растений (термиты).

Питающиеся только мертвыми тканями животных (жуки-кожееды).

Питающиеся падалью (мясные мухи)

2. *Фитофаги* — питающиеся на живых растениях

Питающиеся листьями (саранча).

Минеры листьев (минирующие мухи).

Стволовые и корневые точильщики (жуки-точильщики).

Питающиеся корнями растений (жуки-хрущи).

Галлообразователи (галлообразующие осы).

Питающиеся соками растений (цикадки и тли).

Питающиеся фруктами (дрозофилы).

Мицетофаги, питающиеся грибами (грибные мухи).

3. *Зоофаги* — питающиеся и живущие на живых животных (паразиты). Живущие на теплокровных позвоночных (пухоеды и вши).

Периодические паразиты позвоночных (кровососущие комары).

Паразиты или хищники, питающиеся другими насекомыми (наездники).

Среди этих пищевых специализаций большой интерес представляют необычайные отношения между насекомыми и хозяином, существующие у галлообразователей и паразитов.

4. *Галлообразователи.* Многие насекомые вызывают аномальное разрастание тканей или уродства у растений, называемые галлами, и живут внутри этих образований. Галлы могут возникать на листьях, почках, стеблях или корнях. Механизм образования галлов связывают с вредным действием на растение различных веществ, в том числе и гормонов насекомого, которые попадают на растение с выделяемой слюной галлообразователя.

5. *Паразиты.* В зависимости от того, на каких животных-хозяевах паразитируют насекомые, различают две категории паразитов: паразиты теплокровных позвоночных и паразиты насекомых и других мелких беспозвоночных, например пауков и червей.

Насекомые, паразитирующие на теплокровных позвоночных, не убивают своих хозяев, и поэтому на одном и том же животном-хозяине могут жить многие особи и многие поколения паразита.

Насекомые, паразитирующие на других насекомых, отличаются по ряду признаков от паразитов позвоночных. Во-первых, паразит, как правило, убивает хозяина. Во-вторых, достаточно только одной особи, чтобы уничтожить насекомое. У некоторых внутренних паразитов позвоночных паразитирующей фазой являются только личинки. Как правило, взрослое насекомое отыскивает хозяина и откладывает яйца (или личинки) на поверхность или внутрь его тела. Таких паразитов иногда называют паразитоидами.

Паразиты бывают первичными. Если на первичных паразитируют другие паразиты, то их называют вторичными (гиперпаразитизм). Последние, в свою очередь, могут быть хозяевами третичных паразитов (суперпаразитизм). Обычно вторичные и третичные паразиты не столь специфичны в выборе хозяев, как первичные.

Среди паразитов встречаются переносчики инфекционных и инвазионных заболеваний, которые получили название **трансмиссивных болезней.**

Наиболее известны среди них заболевания, передаваемые следующими паразитами.

1. Головная вошь — является специфическим переносчиком **сыпного** и **возвратного тифа.** Там, где нет вшей, не может быть и этих болезней. Возбудитель сыпного тифа — риккетсия Провачека — находится в крови больных сыпным тифом и может попасть в тело здоровых людей только при укусе насекомым. Вошь становится переносчиком возбудителей сыпного тифа после того, как она напилась крови больного. Риккетсии Провачека развиваются в клетках стенки кишечника вшей, вместе с погибшими клетками попадают в полость кишки и выносятся с фекалиями. Заражение происходит при втирании фекалий насекомого в ранку от укуса или в расчесы и ссадины на теле.

Возбудитель возвратного тифа — спирохеты Обермейера — находится в гемолимфе насекомого. Заражение происходит при раздавливании вши и попадании гемолимфы в ранку от укуса или в расчесы.

2. Человеческая блоха — переносит особо опасное заболевание — **чуму.** Чумные бактерии активно размножаются в желудке блохи, образуя пробку, закрывающую его просвет. Когда блоха пытается пить кровь, «чумной блок» мешает прохождению крови из желудка в кишку, блоха отрыгивает его в ранку и благодаря этому вносит в организм хозяина огромное количество бактерий. Возможно заражение и через фекалии блох, содержа-

щие возбудителей чумы при попадании их в ранки при расчесах.

3. Малярийный комар — служит специфическим переносчиком возбудителей **малярии**. Однако если самцы и молодые самки питаются растительными соками, то после спаривания самки начинают пить кровь, без этого в их теле не развиваются яйца. Для удовлетворения «жажды крови» самки нападают на человека, домашних и диких животных. После созревания яиц самка мигрирует к водоему. В отличие от других комаров малярийный откладывает яйца вразброс, не приклеивая их друг к другу.

Яйца имеют воздушные камеры и плавают на поверхности воды. Через 2—14 дней из них выходят личинки, которые дышат атмосферным воздухом. При дыхании их тело располагается параллельно поверхности водоема; воздух поступает в трахеи через дыхальца. У личинок других комаров (Кулекс или Аедес) воздух поступает по особой дыхательной трубочке — сифону. На стадии куколки малярийный комар легко отличить от куколок Кулекса или Аедес по форме дыхательного сифона. У куколок малярийного комара он имеет форму конуса, у немалярийных — сифон цилиндрический. У взрослых окрыленных форм различия проявляются в строении придатков головы, окраске крыльев и посадке (рис. 3.124). У самок малярийного комара нижнечелюстные щупики равны по длине хоботку, у самок Кулекс — они короче хоботка и составляют примерно четверть его длины. На крыльях малярийного комара расположены темные пятна, которые не имеют комары рода Кулекс. При посадке брюшко малярийного комара приподнято и находится под углом к поверхности, у рода Кулекс — брюшко параллельно поверхности.

4. Комары рода Кулекс — временные эктопаразиты человека и переносчики различных болезней. В Японии, на Корейском полуострове, в Северном Китае и Дальнем Востоке комары Кулекс распространяют тяжелое вирусное заболевание — **японский энцефалит**. В США комары передают **энцефалит Сан-Луи**.

5. Комары рода Аедес — переносчики **туляремии, японского энцефалита**. В тропической Африке и Центральной Америке служат переносчиками возбудителей тяжелой тропической болезни — **желтой лихорадки**.

6. Москиты. Медицинское значение имеют только москиты рода Флеботомус. Ареал обитания — юг Европы, Средняя и Южная Азия, Северная Африка. При уколе человека москитом со слюной последнего может быть введен

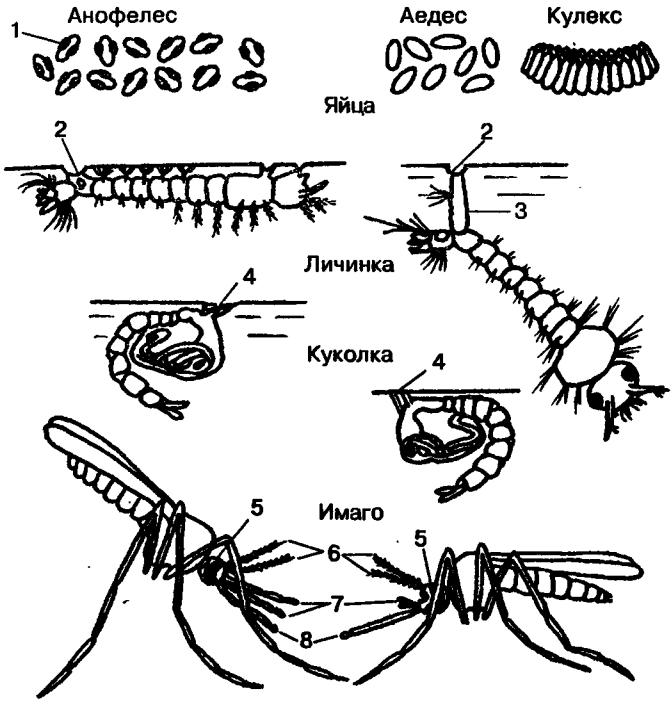


Рис. 3.124. Главные отличительные признаки малярийных и немалярийных комаров:

1 — поплавки яиц анофелес; *2* — стигма; *3* — дыхательный сифон куколок (воронковидный у анофелес; цилиндрический — у Кулекс и др.); *4* — дыхательные сифоны куколок; *5* — глаза; *6* — усики; *7* — нижнечелюстные щупики; *8* — хоботок

возбудитель вирусного заболевания — **лихорадка паппатачи.** В Средней Азии и Индии москиты являются переносчиками возбудителей **кожного и висцерального лейшманиоза.**

7. Гнус. Вся масса летающих кровососущих двукрылых насекомых называется гнусом. Преобладающую часть гнуса составляют мокрицы и мошки рода Симулиум. Обладают способностью передавать возбудителей **туляремии.**

8. Мухи це-це (см. рис. 3.119) — относятся к роду Глоссина, переносят **африканский трипаносомоз.** Распространены только в определенных районах Африканского континента.

9. Триатомовые (поцелуйные клопы) — служат основным переносчиком возбудителя **американского трипаносомоза** (болезни Шагаса). Питаются кровью на всех стадиях

развития. Нападая на человека, они кусают его в губы или около глаз на месте перехода кожи в слизистую оболочку (отсюда название). Напившись крови, клоп поворачивается на 180° и выпускает каплю фекалий, содержащую трипаносом, которая внедряется или в ранку от укуса, или в места расчесов.

10. Вольфартова муха — встречается в областях с теплым климатом. После спаривания мухи откладывают живых личинок, пристраивая их на коже животных или при случае в глаза, нос, уши спящих людей. Личинки углубляются в ткани, прокладывают в них ходы и выедают ткани вплоть до костей (особенно волосистую часть головы). Поражение глаз может привести к слепоте.

Сезонные циклы. Если жизненный цикл — это развитие особи от яйца до яйца, то сезонный цикл — это общая последовательность жизненных циклов или поколений у данного вида в нормальных для него условиях в течение года, от зимы до зимы. Так, например, жизнь медоносной пчелы в течение года разделяется на четыре периода, циклично повторяющихся.

1. *Интенсивное размножение.*

2. *«Роение»*, представляющее собой расселительный лет, когда матка покидает старое гнездо, чтобы основать новое. Матки утратили способность собирать себе пищу, следовательно, они не могут в одиночку основать новую семью, и для этого их обязательно должны сопровождать «рабочие» из родительской семьи.

3. *Брачный полет*, который характеризуется образованием семьи. Оплодотворенная самка подыскивает пригодное для жизни гнездо и начинает откладывать яйца в особые ячейки (соты). В качестве провизии пчелы снабжают ячейки медом и пыльцой, которые и составляют пищу личинок.

4. *Зимовка.*

Методы борьбы. Для борьбы с насекомыми-вредителями в настоящее время разработан целый ряд мероприятий, которые могут быть сведены к четырем категориям.

1. *Физико-механические методы*, ставящие преграду распространению вредителя.

2. *Агротехнические методы*, в основе которых — создание устойчивых к вредителям сельскохозяйственных культур. Это достигается не только обработкой почвы, внесением в нее удобрений, своевременной поливкой, но и соответствующим выбором места и времени посева.

3. *Биологический метод* борьбы стремится использовать хищников или паразитов в целях уничтожения вредных насекомых. Примером хищничества могут служить божьи ко-

ровки, уничтожающие щитовок, паразитизма — наездники. Размножаясь в личинках вредителя, они препятствуют его массовому распространению.

4. *Химичвские мвтоды* борьбы заключаются в использовании химических средств, которые в одних случаях действуют губительно на организм вредителей, попав на его покров (контактные яды), в других — отравляют его, попав вместе с пищей в кишечник (кишечные яды).

ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA)

Основные признаки иглокожих

1. Единственная группа трехслойных животных, у которых билатеральная личинка превращается в радиально симметричную взрослую особь.

2. Для иглокожих характерно присутствие кожного известкового скелета, расположенного в толстом соединительнотканном слое, иногда образующего придатки в виде игл.

3. Только у иглокожих имеется **амбулакральная, или водососудистая, система органов,** состоящая из одного кольцевого и пяти радиальных каналов, соответствующих пентамерному строению. Система выполняет многочисленные функции.

4. Сидячий образ жизни иглокожих привел к преобразованию целома (вторичной полости тела) у взрослых в три системы целомических полостей: **гидроцель** (амбулакральная система), **аксоцель** (аксиальные железы) и **соматоцель,** несущая в пяти мешковидных выпячиваниях гонады.

5. Кишечник, за небольшим исключением, сквозной, поэтому у иглокожих различают **оральную,** или ротовую, и **аборальную,** или противоротовую, стороны.

6. У разных групп иглокожих развиваются совершенно различные органы дыхания: **кожные жабры** (у морской звезды), **водные легкие** (у голотурии), **видоизмененные амбулакральные ножки** или **щупальца** (у морских лилий), **придатки ротовой стороны** (у морского ежа).

7. Кровеносная система незамкнутая. Сердца нет; циркулирующая жидкость содержит гемоглобин.

8. Нервная система без обособленных ганглиев занимает положение под эктодермальным эпителием и даже частично в нем.

9. Выделительная система не развита. Ее функцию на себя берет амбулакральная система.

10. Хорошо дифференцированных органов чувств у иглокожих нет.

11. Иглокожие раздельнополые. Пол устанавливается при микроскопическом исследовании гонад. Оплодотворение происходит в воде. Развитие с метаморфозом.

Современных иглокожих делят на пять классов: морские лилии, морские звезды, офиуры (или змеезвезды), морские ежи и голотурии.

Класс 1. Морские Лилии (Crinoidea). Большинство сидячих форм — обитатели океанских глубин. Широко распространенная в Баренцевом море бесстебельчатая *морская лилия* (Heliometra glacialis) имеет форму чашечки с пятью или десятью ветвящимися отростками — руками. На руках сидят измененные амбулакральные ножки. Питаются морские лилии пассивно падающими сверху мертвыми планктонными организмами, составляющими большую часть детрита. Эти частички, попадая на перышки и руки, склеиваются выделениями отдельных слизистых клеток и по желобкам направляются к ротовому отверстию благодаря работе мерцательных клеток.

Класс 2. Морские звезды (Asteroidea). *Красные звезды* (Asterias rubens) встречаются у нас в Кольском заливе, Белом море, на Мурманском побережье. Уплощенное их тело имеет форму звезды с пятью лучами (рис. 3.125).

Класс 3. Офиуры (Ophiuroidea). Тело Офиур (например Ophiopholis aculeata) плоское, дисковидное, округленно-пятиугольное. Тонкие длинные руки резко отделяются от центрального диска. Движение происходит с помощью змеевидно изгибающихся лучей — рук. Встречаются в Баренцевом, Черном морях, в морях Дальнего Востока.

Класс 4. Морские ежи (Echinoidea). По форме тела ежи более или менее приближаются к шару (рис. 3.126). Например, *правельный еж* (Strongylocentrotus droebachinsis) обитает в Баренцевом, Белом и Красном морях. Эти ежи зарываются на различную глубину в ил, которым питаются.

Класс 5. Голотурии (Holothurioidea). Иначе этих иглокожих называют морские кубышки (огурцы). Отличаются от других иглокожих тем, что их продольная ось направлена параллельно субстрату. Они лежат на дне и лежа передвигаются. При этом амбулакральные ножки спинной стороны утрачивают двигательную функцию и превращаются в щупальца. В Баренцевом море на различных глубинах, начиная с мелких прибрежных мест до глубин в 300 м, встречается *Голотурия Кукумария* (Cucumaria frondosa) темно-бурого или фиолетового цвета (до 50 см длиной).

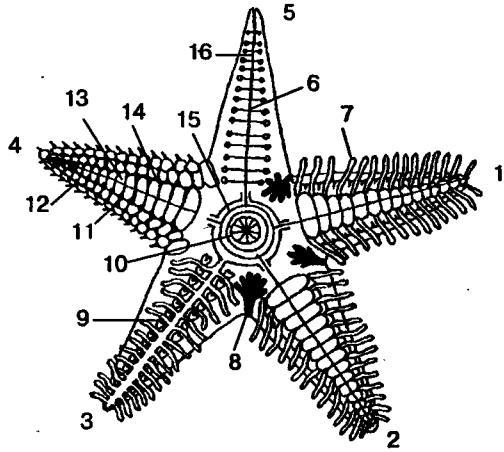


Рис. 3.125. Схема организации морской звезды:

1—5 — пять лучей; *6* — нерв амбулакральной ножки; *7* — амбулакральная ножка; *8* — гонада; *9* — ампула амбулакральной ножки; *10* — нервное кольцо; *11* — маргинальная пластинка; *12* — амбулакральные пластинки; *13* — амбулакральные пластинки; *14* — отверстие для выхода амбулакральных ножек; *15* — кольцевой амбулакральный сосуд; *16* — радиальный нерв

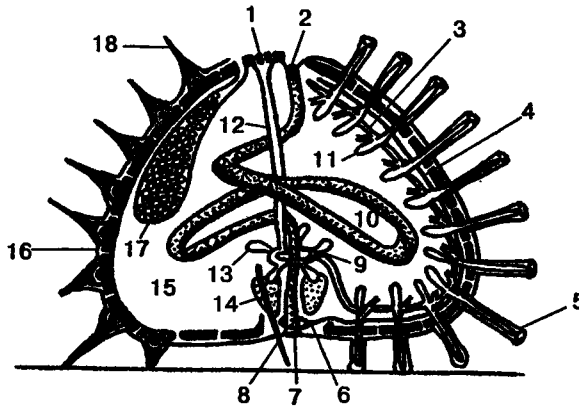


Рис. 3.126. Схематический продольный разрез через морского ежа (справа — по лучу, слева — между лучами):

1 — мадрепоровая пластинка; *2* — анус; *3* — радиальный амбулакральный сосуд; *4* — радиальный нерв; *5* — амбулакральная ножка; *6* — нервное кольцо; *7* — рот; *8* — зуб челюстного аппарата; *9* — кольцевой амбулакральный сосуд; *10* — кишка; *11* — ампулы; *12* — каменистый канал; *13* — накопительный пузырек; *14* — жевательная мускулатура; *15* — целом; *16* — скелетная пластинка; *17* — гонада; *18* — игла

Детали строения красной звезды (Asterias rubens)

В теле ее различают центральный диск и пять лучей. На одной из сторон тела в центре диска расположен округлый рот — это ротовая, или оральная, сторона тела. В центре аборальной стороны тела находится анальное отверстие.

Линии, идущие от центра диска к концам лучей, называются радиусами; линии, соединяющие центр диска с точками между соседними лучами, — интеррадиусами. Вдоль лучей на оральной стороне проходят амбулакральные бороздки, по краям которых в два ряда с каждой стороны в шахматном порядке расположены небольшие цилиндрические выросты — амбулакральные ножки. Концы амбулакральных ножек снабжены небольшими присосками. При движении звезда обращена ножками, т. е. оральной стороной тела, к субстрату.

В одном из интеррадиусов видна известковая пластинка, называемая ситовидной, или мадрепоровой. На поверхности пластинки видны радиально расположенные желобки, на дне которых находятся многочисленные поры; через них вода поступает в амбулакральную систему.

На поверхности кожи видны многочисленные известковые, тупые на вершине иглы, которые особенно густо расположены по краям лучей.

Покров кожный. Кожа состоит из однослойного эпидермиса и хорошо развитого соединительнотканного слоя. Эпидермис большей частью ресничный и вызывает токи воды в определенных направлениях, что имеет значение при дыхании и продвижении пищевых частиц к ротовому отверстию.

Скелет известковый. Состоит из двойного ряда подвижносочлененных друг с другом амбулакральных пластинок. Между амбулакральными пластинками выходят наружу амбулакральные ножки. Эти пластинки игл не несут. К ним примыкают амбулакральные пластинки, на которых сидят, чередуясь, иглы — одна или две. Кроме того, на адамбулакральных пластинках сидят так называемые педицеллярии (рис. 3.127). Они имеют форму щипчиков и очищают поверхность тела от пристающих частиц и организмов. Мелкие ракообразные захватываются педицеллириями и держатся до тех пор, пока не погибнут.

Кроме названных у иглокожих могут встречаться нижние и верхние краевые пластинки.

Полость тела — целом. Вторичная полость тела поделена на отделы, заполнена целомической жидкостью и выстлана ресничным эпителием.

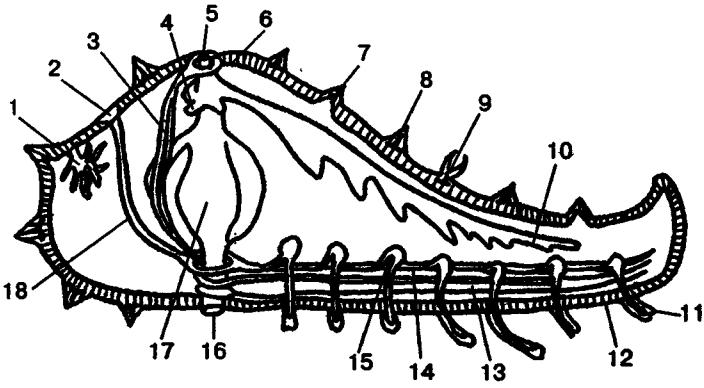


Рис. 3.127. Схема строения морской звезды:

1 — гонада; *2* — мадреиорит; *3* — осевая часть кровеносной системы; *4* — пищеварительные придатки; *5* — анус; *6* — аборальный кольцевой кровеносный сосуд; *7* — кожный вырост (жабры); *8* — скелет в коже; *9* — педицеллярия; *10* — один из придатков; *11* — амбулакральная ножка; *12* — нервная система; *13* — радиальный кровеносный сосуд; *14* — радиальный амбулакральный сосуд; *15* — ампула; *16* — рот; *17* — желудок; *18* — каменистый канал

Нервная система. Имеет вид мозговых стволов, т. е. стволы заключают в себе как нервные клетки, так и их отростки, нервные волокна.

Нервная система состоит из трех частей: эктоневральной (подкожной), гипоневральной (более глубоко лежащей с оральной стороны), а также энтоневральной (находящейся на аборальной стороне). Части нервной системы имеют вид кольца вокруг орально-аборальной оси, чаще всего вокруг пищевода, и от этого кольца отходят стволы в радиальных направлениях.

Мускулатура тела гладкая. Иннервируется гипоневральной частью нервной системы.

Органы чувств. Представлены глазками (видоизмененные амбулакральные ножки), органом равновесия типа статоцисты и чувствительными клетками (осязательными и вкусовыми), расположенными в эпидермисе и амбулакральной системе.

Пищеварительная система. Состоит из короткого пищевода, объемистого мешковидного складчатого желудка с отходящими от верхнего отдела пятью парами железистых придатков, проникающих далеко в полость рук, и короткой кишки, открывающейся наружу анальным отверстием. Спе-

цнальных пищеварительных желез нет и пищеварительные секреты выделяются эпителием кишечника.

Морская звезда — хищник, питающийся двустворчатыми моллюсками, в том числе устрицами, и другими животными. При питании желудок может выворачиваться через ротовое отверстие, облекать добычу и переваривать ее; предварительно звезда заставляет ракушку раскрыться, растягивая ножками ее створки.

Амбулакральная система. Развивается у личинок морской звезды из общего с полостью тела зачатка и подобно целому заполнена жидкостью и выстлана ресничным эпителием. Состоит амбулакральная система из кольцевого канала, расположенного вокруг пищевода, и пяти радиальных амбулакральных каналов. От последних отходят по бокам многочисленные веточки, а от каждой веточки — внутрь, в полость луча, сократимый пузырек, ампула, и наружу — также сократимая и снабженная присасывающейся подошвой трубочка — амбулакральная ножка. При сокращении ампулы находящаяся в ней жидкость переходит в ножку, и последняя втягивается. При сокращении ножки жидкость, наоборот, оттекает из нее обратно в ампулу. Амбулакральная система связана с внешней средой каменистым каналом, идущим к аборальной стороне и открывающимся там наружу мадрепоровой пластинкой.

Жидкость амбулакральной системы содержит не только отфильтрованную морскую воду, но и блуждающие амебоидные клетки. Эти клетки могут проникать в различные части тела и нагружаться продуктами выделения, затем они выходят на наружную поверхность кожи и там погибают. Местом образования амебоцитов являются железистые придатки (тидемановы тельца), сидящие на кольцевом канале, по два в каждом интеррадиусе.

Таким образом, амбулакральная система выполняет различные функции: служит для движения животного, частично для дыхания и освобождения тела от продуктов выделения (распада), а также как орган осязания.

Кровеносная система. Развита слабо и состоит из околоротового кольца и пяти радиальных сосудов. Кровеносные сосуды незамкнуты, часто открываются в лакуны или синусы между органами. Кровеносная система иглокожих служит не столько целям дыхания, сколько питания тканей и органов.

Органы дыхания. Специфическими органами дыхания служат небольшие выпячивания стенки тела с участками целомической полости внутри (кожные жабры).

Осевой комплекс. В состав этого комплекса входят части амбулакральной, кровеносной и половой систем и участки полости тела.

Участки полости тела, так называемые осевые синусы, способны к периодическим сокращениям, что способствует кровообращению.

Половая система. Половые железы в большинстве случаев числом пять имеют вид полых, иногда ветвящихся мешочков, открывающихся каждый коротким протоком наружу. Первичные половые клетки первоначально у неполовозрелого животного образуют половой тяж, получающий питание от осевого комплекса.

Развитие. После оплодотворения, которое происходит в воде, образуется личинка. Личинка двусторонне симметрична. У нее можно различить правую и левую, спинную и брюшную стороны и передний и задний концы. Превращение в радиальную форму связано с метаморфозом, причем вполне похожая на взрослый организм особь развивается большей частью в форме почки на теле личинки, так что, за исключением средней кишки и целомических пузырей, все остальные органы возникают заново. Таким образом, значительная часть тела личинки не входит в состав взрослого животного.

Регенерация, автономия, бесполое размножение. Способность к регенерации у взрослых морских звезд значительная. Потерянные руки заменяются новыми. У некоторых морских звезд изолированная рука восстанавливает все тело. Многие звезды «обламывают» руки, спасаясь таким образом от врага (автономия). Некоторые звезды могут разламываться пополам и затем каждая половинка восстанавливает недостающую. Другими словами, эти звезды могут размножаться делением надвое.

ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

Основные признаки хордовых

1. Имеют внутренний **осевой скелет**, представленный спинной струной, или хордой. Хорда либо остается у взрослых животных, либо во время развития зародыша редуцируется, заменяясь хрящевым или костным позвоночным столбом.

2. С дорзальной стороны по отношению к хорде расположена центральная нервная система в виде **нервной трубки**, которая имеет внутреннюю полость — невроцель. У позвоночных центральная нервная система дифференцируется на головной и спинной мозг.

3. На переднем отделе пищеварительной трубки (глотке) зародышей развивается **жаберный аппарат**. Он представлен жаберными щелями, прободающими стенку глотки. У водных хордовых жаберные щели сохраняются в течение всей жизни, у наземных они закладываются в эмбриогенезе в виде глоточных карманов, причем первый жаберный мешок преобразуется в евстахиеву трубу среднего уха; второй участвует в образовании небных миндалин; третий, четвертый и пятый дают начало железам внутренней секреции — тимусу, околощитовидной железе.

4. Центральный орган кровообращения — **сердце или заменяющий его пульсирующий кровеносный сосуд** — расположен на брюшной стороне тела и закладывается у зародыша под пищеварительной трубкой.

Хордовые делятся на четыре подтипа: полухордовые, личиночно-хордовые, бесчерепные и позвоночные, или черепные.

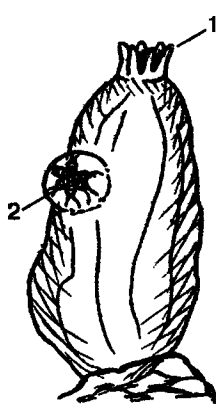


Рис. 3.128. Асцидия (внешний вид в натуральную величину):

1 — ротовое отверстие; *2* — клоакальное отверстие

Подтип 1. Полухордовые (Hemichordata). Немногочисленные и крайне своеобразные животные, относящиеся к этому подтипу, объединяются в один класс кишечнодышащих. Типичным представителем их является *боланоглосс.*

Подтип 2. Личиночно-хордовые, или оболочники. Относящиеся сюда *асцидии* (Tunicata seu Vrochordata) (рис. 3.128), *сальпы* и *аппендикулярии* представляют собой морских животных довольно разнообразного строения и образа жизни. Все они характеризуются прежде всего тем, что тело их заключено в особую оболочку — т у н и к у. По своему происхождению туника является продуктом выделения клеток кожи и по химическому составу близка к растительной клетчатке, что представляет единственный случай присутствия этого веще-

ства в животном царстве. Кроме того, если взрослые особи, например асцидия, ведут неподвижный образ жизни, то подвижные личинки имеют все черты хордовых.

Подтип 3. Бесчерепные (Acrania). Современные бесчерепные представлены 20 видами небольших морских рыбообразных животных. Типичный представитель — *ланцетник* (Branchiostoma lanceolatum). Бесчерепные — прямые предки позвоночных. Поэтому их изучение имеет большое значение для понимания происхождения позвоночных. Ланцетник обитает в морях в зоне прибрежных песков и ведет донный образ жизни. Большую часть жизни он проводит, зарывшись в песок и выставив наружу лишь конец головного отдела. Питается мелкими морскими организмами, которые вместе с током воды входят в его ротовое отверстие.

Внешнее строение. Ланцетник — небольшое полупрозрачное животное (до 8 см в длину), тело удлиненное, сжатое с боков, заостренное с обоих концов. Головной отдел у ланцетника не обособлен, парных конечностей нет, метамерия тела выражена очень хорошо. Вдоль спины идет низкий спинной плавник, переходящий на заднем конце тела сначала в брюшной, затем в ланцетовидный хвостовой плавник. По бокам тела от атриопора (отверстие околожаберной или атриальной полости) до предротового отверстия тянутся две метаплавательные складки (рис. 3.129).

Покров. Как и у всех вышестоящих хордовых, состоит из двух основных слоев: поверхностного — эпидермиса и более глубокого — кутиса. Но в отличие от позвоночных эпидермис ланцетника однослойный, а кутис характеризуется тем, что состоит преимущественно из студенистой ткани.

Скелет. Главная часть скелета — хорда, которая тянется от заднего до переднего конца животного. Хорду окружает оболочка из бесклеточной опорной ткани. От оболочки отходят выросты, ограничивающие спинномозговой канал, в котором помещается центральная нервная система. С оболочкой хорды соединяются различные опорные перекладины и перегородки, расположенные между мышцами и вокруг полостей. Особенно сложное строение имеет скелет жаберного аппарата, представляющего собой ажурную решетку из вертикальных и горизонтальных перекладин волокнистого бесклеточного вещества. Плавники поддерживаются рядом коротких палочек из плотной ткани; щупальца — такими же, но длинными тонкими палочками.

Полость тела. У ланцетника имеется целом и околожаберная (атриальная) полость тела.

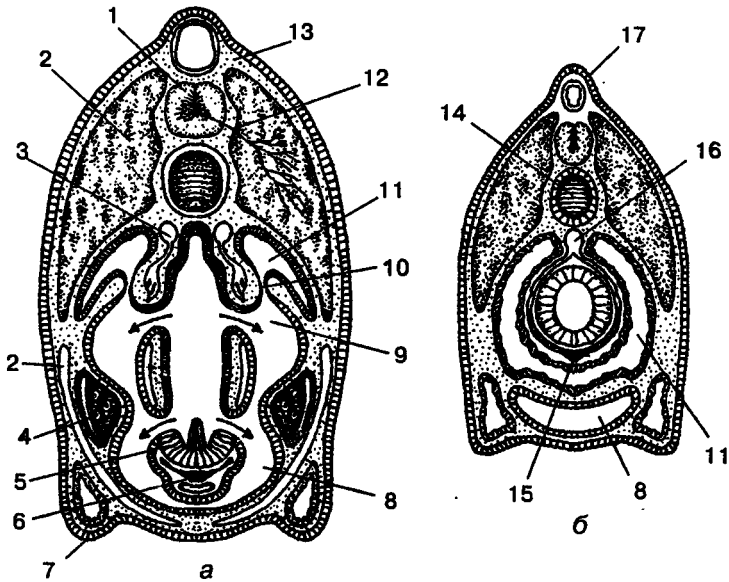


Рис. 3.129. Схема поперечного разреза ланцетника:
а — на уровне жаберной области; *б* — на уровне средней кишки:
1 — нервная трубка; *2* — мускулатура; *3* — корни спинной аорты; *4* — яичник; *5* — эндостиль; *6* — брюшная аорта; *7* — метаплавательные складки; *8* — околожаберная полость; *9* — жаберные щели; *10* — нефридии; *11* — целом; *12* — двигательный спинномозговой нерв; *13* — дорзальный нерв; *14* — хорда; *15* — подкишечная вена; *16* — спинная аорта; *17* — спинной плавник

Целомическая полость в виде двух каналов расположена непосредственно под хордой и каналом лежащей под эндостилем кишечной трубки. У половозрелых особей на внутренних стенках метаплавательных складок в остатках целома расположены половые железы.

Мышечная система. Вся мышечная система, начиная с самого переднего конца тела, образована многочисленными сегментами, или миомерами. Они отделены друг от друга соединительнотканными прослойками — миосептами. На брюшной стороне тела виден также парный брюшной мускул (рис. 3.130), способствующий сокращению и расширению атриальной полости ланцетника при дыхании.

Нервная система. Центральная нервная система имеет вид тонкостенной нервной трубки, передний конец которой не-

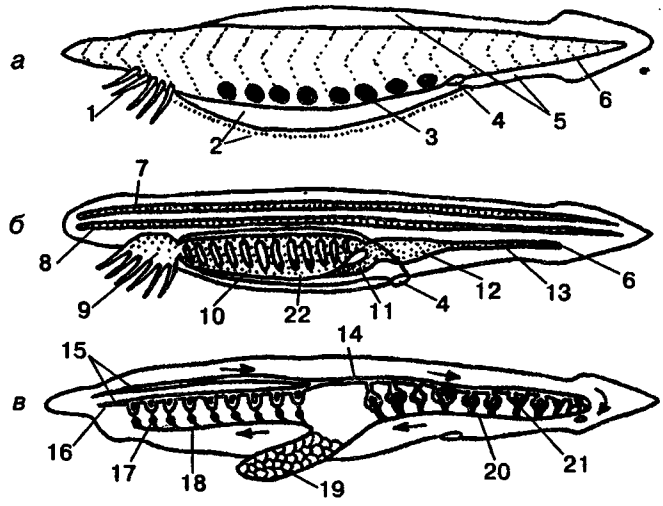


Рис. 3.130. Схема строения ланцетника:
а — сегментация мускулатуры и гонады; *б* — хорда, нервная трубка, пищеварительная трубка; *в* — кровеносная система:
1 — ротовые щупальца; *2* — парные метаплавательные складки; *3* — гонады; *4* — атриопор; *5* — непарная плавательная складка; *6* — анус; *7* — нервная трубка; *8* — хорда; *9* — ротовая полость; *10* — глотка с жаберными щелями; *11* — печень; *12* — средняя кишка; *13* — задняя кишка; *14* — спинная аорта; *15* — корни спинной аорты; *16* — сонные артерии; *17* — луковички; *18* — брюшная аорта; *19* — капилляры воротной системы печени; *20* — подкишечная вена; *21* — кишечные капилляры; *22* — артериальная полость

сколько не доходит до конца хорды. Невроцель впереди расширяется в большую полость, носящую название желудочка головного мозга, хотя передняя часть нервной трубки ланцетника, соответствующая головному мозгу позвоночных, не дифференцирована. У молодых особей желудочек мозга сверху сообщается с помощью особого отверстия — невропора — с так называемой обонятельной ямкой, которая открывается на поверхности тела.

Периферическая нервная система состоит из нервов, отходящих от нервной трубки. От самого переднего конца отходят две пары головных нервов, от прочих частей — ряд метамерно расположенных спинномозговых нервов, несущих сенсорные и двигательные отростки. Спинномозговые ганглии отсутствуют.

Органы чувств.

1. Глазки Гессе — светочувствительные органы. Они расположены по бокам невроцеля по ходу нервной трубки. Каждый глазок Гессе представляет собой светочувствительную клетку, которая как бы погружена в чашеобразную пигментную клетку (рис. 3.131). Эти глазки похожи на примитивные глазки некоторых свободноживущих плоских червей.

2. Осязательные щупальца, расположенные вокруг ротового отверстия. Здесь имеется наибольшее скопление рецепторных клеток органов химических чувств и осязания. Кроме того, отдельные чувствительные клетки разбросаны по всей коже животного.

Органа слуха у ланцетника нет. Возможно, что пигментное пятно обонятельной ямки представляет собой редуцированный орган равновесия (рис. 3.132).

Пищеварительная система. Под хордой у ланцетника расположена пищеварительная трубка. Она начинается предротовой воронкой, окруженной многочисленными осязательными щупальцами. Ротовая полость отделена от глотки кольцевидной складкой — парусом (см. рис. 3.132), на внутренней стороне которого находятся особые велярные щупальца. Парус имеет собственную мускулатуру и выполняет роль сфинктера. Стенки глотки пронизаны многочисленными (100—150) косо расположенными жаберными щелями (см. рис. 3.130). По нижней стороне глотки тянется эндостиль (рис. 3.133), выстланный мерцательным эпителием и секреторными клетками. Слизь, выделяемая эндостилем, гонится ресничками вперед к ротовому отверстию. Поступающие из ротовой полости в глотку взвешенные в воде пищевые частицы прилипают к слизи и оседают на дне глотки. После этого пищевые частицы увлекаются в кишечник. Таким образом, питание ланцетника происходит пассивно, без активных движений тела, благодаря одному мерцательному движению ресничек. Глотка постепенно переходит в недифференцированную кишечную трубку, заканчивающуюся в заднем отделе тела анальным отверстием, смещенным на левую сторону. От этой трубки сразу же за глоткой отходит вперед печеночный вырост, основная часть которого расположена с правой стороны. Оканчивающийся слепо печеночный вырост вполне гомологичен одноименному органу позвоночных.

Кровеносная система замкнутая. Сердца у ланцетника нет, и его заменяет непарная брюшная аорта. Ее стенки образованы поперечнополосатой мускулатурой, что обеспечи-

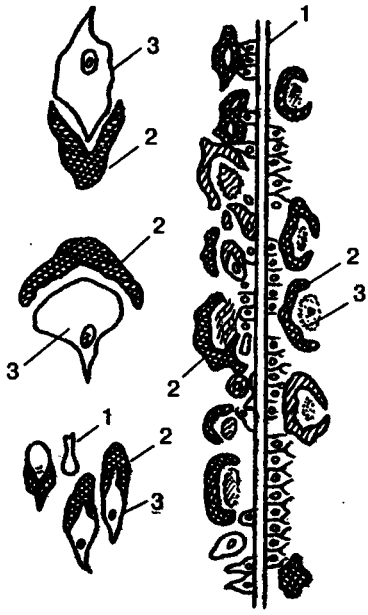


Рис. 3.131. Глазки Гессе по ходу нервной трубки ланцетника:

1 — невроцель; *2* — пигментная клетка; *3* — светочувствительная клетка

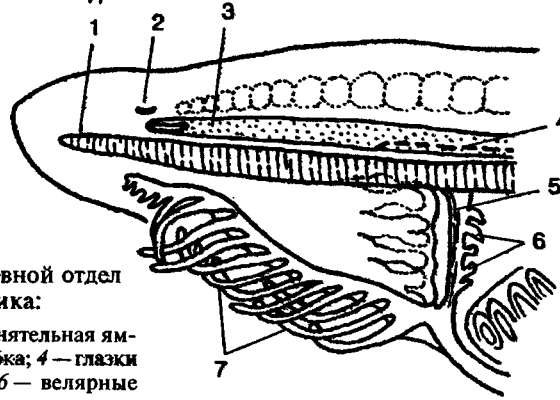


Рис. 3.132. Головной отдел ланцетника:

1 — хорда; *2* — обонятельная ямка; *3* — нервная трубка; *4* — глазки Гессе; *5* — парус; *6* — велярные щупальца; *7* — осязательные щупальца

вает пульсацию аорты. Вспомогательная пульсация сосудов происходит и в жаберных сосудах, где имеются сократимые расширения — л у к о в и ч к и.

Кровь движется из брюшной аорты в ж а б е р н ы е а р т е р и и, которые расположены в межреберных перегородках. Жаберные артерии ланцетника не образуют капиллярных разветвлений. Поэтому венозная кровь, двигаясь по жаберным

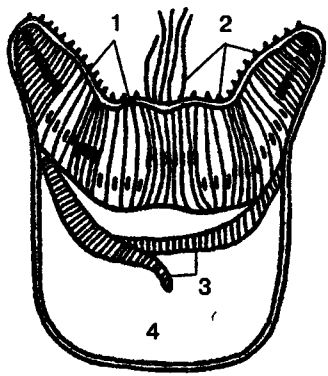


Рис. 3.133. Эндостиль (поперечный разрез):

1 — железистые клетки; *2* — мерцательные клетки; *3* — скелет жаберного аппарата; *4* — целом

артериям, окисляется, непосредственно проходя сквозь тонкие стенки этих сосудов, расположенных у поверхности жаберных щелей. Обогащенная кислородом кровь собирается в парные корни аорты. Часть крови из них идет вперед по небольшим сонным артериям, а основная масса направляется к хвосту. Примерно в середине тела корни аорты сливаются в основной магистральный сосуд — спинную аорту, по которой кровь от головной части тела движется по парным передним кардиальным венам назад, а от хвостовой части — по задним кардиальным венам вперед (рис. 3.134). Передняя и задняя кардинальные вены каждой стороны тела над задним концом глотки сливаются в тонкостенный кювьеров проток. Оба эти протока впадают в венозный синус и далее вновь в брюшную аорту. От внутренних органов кровь собирается в подкишечную вену, которая в печеночном выросте распадается на сеть капилляров, образуя воротную систему. По короткой печеночной вене кровь вливается в венозный синус.

Кровь ланцетника бесцветна и содержит незначительное количество кровяных клеток.

Дыхательная система представлена жабрами. Вода, входящая в глотку, благодаря мерцательному движению ресничек, выстилающих всю полость кишечной трубки, омывает жаберные перегородки, и содержащийся в воде кислород поступает в кровь, движущуюся по тонким сосудам жаберных перегородок.

Жаберные щели открываются не наружу, а в атриальную, или околожаберную полость, возникшую в результате срастания боковых (метаплавательных) складок кожи.

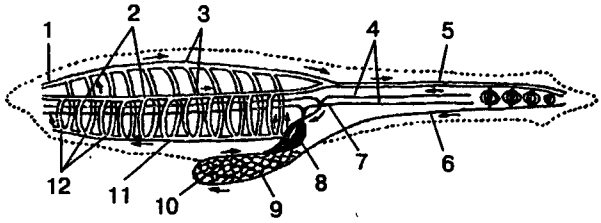


Рис. 3.134. Схема кровеносной системы ланцетника:

1 — сонные артерии; *2* — передние кардиальные вены; *3* — корни аорты; *4* — задние кардиальные вены; *5* — спинная аорта; *6* — подкишечная вена; *7* — кювьеровы протоки; *8* — венозный синус; *9* — воротная система печеночного выроста; *10* — печеночная вена; *11* — брюшная аорта; *12* — жаберные артерии

Выделительная система. Представлена нефридиями (предпочкой или головной почкой). Их около ста пар и они лежат над глоткой. Нефридии представляют собой короткие трубочки (рис. 3.135). Каждая трубочка на одном конце открывается несколькими отверстиями — нефростомами в целом, а на другом — одним отверстием в околожаберную полость. Нефростомы усеяны особыми булавовидными клетками — соленоцитами, внутри которых имеется каналец с мерцательным волоском. Нефридии ланцетника похожи на нефридии кольчецов. Продукты выделения выводятся через них в околожаберную полость непосредственно из целома.

Половая система. Раздельнополые. Семенники и яичники сходны по внешнему строению и представляют собой толстостенные пузырьки. Их около 25 пар, посегментно расположенных в жаберном отделе целома. Половые продукты выводятся в околожаберную полость через временно возникающие половые протоки.

Развитие. С личиночной стадией. Личинка отличается от взрослого ланцетника тем, что жаберные щели открываются прямо наружу.

Затем с обеих сторон над жаберными щелями образуется по продольной складке, которые свешиваются вниз и срастаются под брюшной стороной животного. Таким способом образуется околожаберная полость взрослого ланцетника, в которую открываются его жаберные щели.

Подтип 4. Позвоночные, или черепные (Vertebrata, или Craniota). Позвоночные подразделяются на две большие группы: анамнии и амниоты.

Анамнии, или низшие позвоночные (Anamnia) объединяются в три класса на основании следующих особенностей:

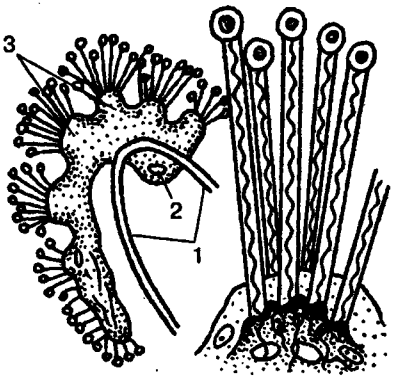


Рис. 3.135. Нефридии ланцетника:
а — целый каналец с нефростомами и соленоцитами:
1 — верхний конец жаберной щели; *2* — отверстие почечного канальца в околожаберную полость; *3* — нефростомы
б — часть стенки выделительного канальца с сидящими на ней соленоцитами

а) в качестве органов дыхания имеют жабры;

б) при развитии яйца не образуются зародышевые оболочки.

Класс 1. Круглоротые (Cyclostomata).

Класс 2. Рыбы (Pisces).

Класс 3. Земноводные (Amphibia).

Амниоты, или высшие позвоночные (Amniota) объединяются также в три класса на основании следующих особенностей:

а) жаберного дыхания нет;

б) при развитии яйца формируются зародышевые оболочки.

Класс 4. Пресмыкающиеся (Reptilia).

Класс 5. Птицы (Aves).

Класс 6. Млекопитающие, или звери (Mammalia).

КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

Основные признаки круглоротых

1. Центральная нервная система отчетливо подразделяется на головной и спинной мозг, развиваются более совершенные органы чувств, чем у ланцетника.

2. У круглоротых формируется хрящевой скелет в виде черепа, висцерального скелета и зачатков верхних дуг позвонков.

3. У круглоротых нет настоящих челюстей, и их рот открывается не прямо наружу, а помещается в глубине своеобразной присасывательной воронки, которая поддерживается хрящом, имеющим форму кольца. Рот вооружен роговыми эпидермальными зубами.

4. В кровеносной системе круглоротых появляется центральный орган — **сердце**.

5. Возникают более совершенные органы дыхания в виде **жаберных мешков**.

6. Круглоротые проходят в своем развитии стадию слепой личинки — фильтратора (пескоройки), живущей в песке, как ланцетник.

7. К этому классу относятся **миксины** — морские формы, паразитирующие на рыбах; **миноги** — морские и пресноводные формы, также паразитирующие на рыбах (рис. 3.136).

Детали строения речной миноги (Lampetra fluviatilis)

Как и все круглоротые, имеют змеевидно удлиненное тело, достигающее 40 см длины. В теле различают три отдела: голову, туловище и хвост, причем эти отделы переходят друг в друга постепенно.

Парные конечности отсутствуют. На спинной стороне хорошо заметны два кожистых непарных плавника, последний из которых переходит непосредственно в хвостовой плавник (см. рис. 3.136). Кожистые непарные плавники поддерживаются тонкими хрящевыми лучами. Брюшная лопасть хвостового плавника сливается с небольшим анальным плавником.

Голова небольшая, ротовое отверстие находится на дне присасывательной воронки, окаймленной кожными лепестками. На внутренней стенке присасывательной воронки сидят «роговые зубы» (рис. 3.137). На кончике языка, который обычно отчетливо виден в ротовом отверстии, также сидят роговые пластинки, несущие мелкие «роговые зубы». При питании минога присасывается к телу рыбы, прогрызает «зубами» кожу и высасывает соки и ткани добычи.

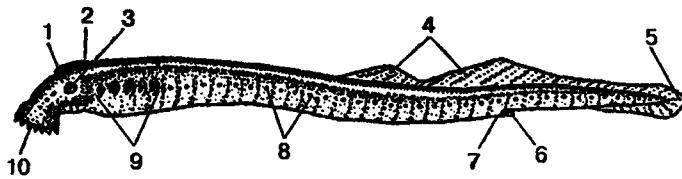


Рис. 3.136. Внешний вид миноги:

1 — ноздря; *2* — теменной орган; *3* — глаз; *4* — спинные плавники; *5* — хвостовой плавник; *6* — мочеполовой сосочек; *7* — анус; *8* — боковая линия; *9* — наружные жаберные отверстия; *10* — присасывательная воронка

Симметрично по бокам головы расположены глаза, прикрытые полупрозрачной кожей. На верху головы между глазами находится отверстие органа обоняния (непарная ноздря). Позади ноздри хорошо заметно светлое пятно. Это просвечивает бугорок промежуточного мозга, состоящий из двух пузырьков. Один из них в дальнейшем превратится в эпифиз, другой — в теменной орган, выполняющий светочувствительную функцию.

На голове, вокруг и впереди глаз, заметны мельчайшие отверстия органа боковой линии; подобные отверстия располагаются и на туловище.

У миног по бокам головы сзади глаз открывается по семь округлых жаберных отверстий. Последнее из них определяет границу между головой и туловищем.

Снизу на границе между туловищем и хвостом находится анальное отверстие, за которым непосредственно на мочеполовом сосочке открывается мочеполовое отверстие.

Покров. Кожа состоит из двух слоев: эпидермиса (наружного слоя) и более глубокого — собственно кожи, иначе кутиса, или кориума.

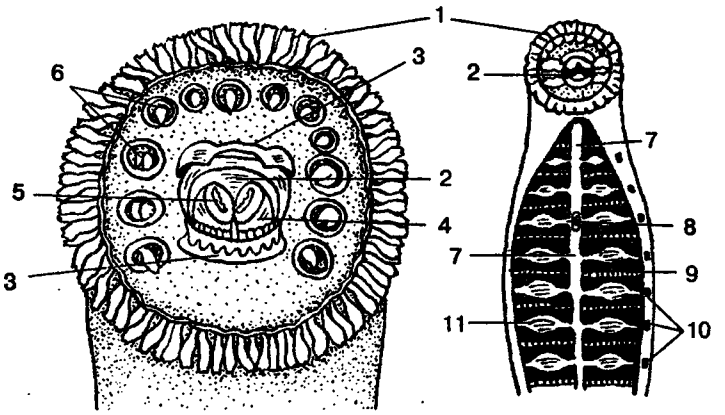


Рис. 3.137. Предротовая присасывательная воронка и жаберный аппарат миноги:

1 — кожные лепестки; *2* — ротовое отверстие; *3* — роговые пластинки с «зубами»; *4* — язык; *5* — «зубы» языка; *6* — внутренние «губные зубы»; *7* — дыхательная трубка; *8* — внутреннее жаберное отверстие; *9* — межжаберная перегородка; *10* — наружные жаберные отверстия; *11* — жаберный мешок

Кожа миноги голая, богатая одноклеточными железами, залегающими в эпидермисе. Туловищная мускулатура сегментирована, что заметно даже через кожу.

Скелет. Образован преимущественно соединительнотканными перепонками и хрящом. Костей не имеет.

Осевой скелет представлен хордой, окруженной соединительнотканной оболочкой. Последняя охватывает не только хорду, но и расположенный под ней спинномозговой канал. Сверху по краям хорды лежат небольшие хрящики — зачатки позвонков.

Череп имеет весьма примитивное и своеобразное строение. Он состоит: 1) из черепной коробки, куда входят отдельные пластины, как бы приращенные друг к другу волокнистой тканью, 2) из скелета ротовой воронки, поддерживающего язык и саму воронку, и 3) из скелета висцерального аппарата, образующего нежную решетку жаберной коробки и околосердечной коробки, охватывающей сердце сзади и с боков (рис. 3.138).

Хвостовой и спинные плавники поддерживаются рядом тонких хрящевых палочек — радиалиями.

Мышечная система. Туловище и хвост состоят из отдельных миомеров, разделенных соединительнотканными миосептами. В жаберной области спинные и брюшные части миомеров расходятся, образуя спинную и брюшную мышечные ленты. Язык имеет сложную собственную мускулатуру.

Полость тела — целом, покрытый тонкой эпителиальной оболочкой (брюшиной).

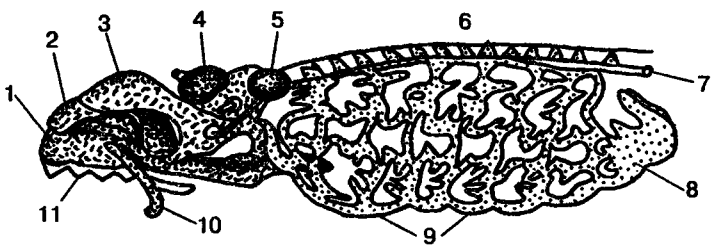


Рис. 3.138. Череп морской миноги (сбоку):

1 — кольцевой хрящ; *2* — передний губной хрящ; *3* — задний губной хрящ; *4* — носовая капсула; *5* — слуховая капсула; *6* — сросшиеся передние верхние дуги; *7* — оболочка хорды; *8* — околосердечный хрящ; *9* — жаберный скелет; *10* — боковой дистальный губной хрящ; *11* — роговые «зубы»

Нервная система. У круглоротых происходит отчетливое подразделение нервной трубки на головной и спинной мозг.

Головной мозг имеет отделы, характерные для всех позвоночных животных — передний мозг, промежуточный мозг, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг. Примитивной чертой строения головного мозга является то, что все его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга (рис. 3.139). От головного мозга отходят 10 пар головных нервов.

Спинной мозг имеет плоскую лентовидную форму, незаметно отходящую от удлиненного продолговатого мозга.

Органы чувств.

1. Орган химических чувств (обоняния) представлен непарной ноздрей, носовым ходом и слепым выростом, заканчивающимся под черепом. Здесь он соединяется с гипофизом, образуя назогипофизарный мешок. В водной среде этот орган позволяет находить пищу и различать струи воды с разным химизмом.

2. Боковая линия, или сейсмосенсорный орган, имеет вид мелких бугорков, хорошо заметных на головном конце. Воспринимает токи воды, регистрируя приближение других животных или встречу с препятствиями.

3. Парные глаза, расположенные по бокам головы, имеют строение, типичное для позвоночных животных, но покрыты полупрозрачной кожей. Миноги, вероятно, могут видеть контуры подводных предметов лишь на близком расстоянии. Добавочным светочувствительным рецептором служит эпифиз, который просвечивается через кожу на поверхности головы.

4. Орган слуха представлен только внутренним ухом и имеет лишь два полукружных канала.

5. На голове у морской миноги имеется слабый электрический орган. По изменению электрического поля животное может чувствовать приближение другого организма или препятствия.

Кроме того, в толще кожи разбросаны нервные окончания механо-, хемо- и терморецепторов.

Пищеварительная система. Кишечный тракт начинается ротовой воронкой, в глубине которой располагается рот, ведущий в ротовую полость. Ротовая полость ведет в глотку, которая в задней части подразделяется на две самостоятельные трубки: нижнюю короткую замкнутую дыхательную трубку и верхнюю пищеварительную трубку. Начальная часть ее, называемая пищеводом, переходит за сердцем в

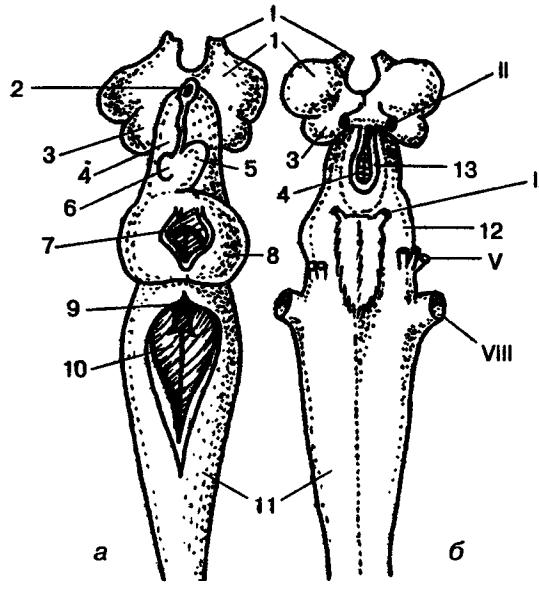


Рис. 3.139. Головной мозг миноги сверху (*а*) и снизу (*б*):

1 — обонятельные доли; *2* — теменной орган, покрывающий эпифиз; *3* — большие полушария переднего мозга; *4* — промежуточный мозг; *5, 6* — левый и правый габенулярные ганглии; *7* — отверстие в крыше среднего мозга; *8* — зрительные доли среднего мозга; *9* — зачаточный мозжечок; *10* — ромбовидная ямка; *11* — продолговатый мозг; *12* — дно среднего мозга; *13* — мозговая воронка. Римскими цифрами обозначены черепно-мозговые нервы

кишку. Кишка имеет спиральный клапан в виде небольшой свисающей внутрь прогнутой складки. Желудок не развит. Задний конец кишечной трубки открывается наружу анальным отверстием. Печень крупная. Поджелудочная железа диффузного строения: ее клетки рассеяны по стенке кишечника.

Кровеносная система замкнутая. По существу, очень сходна с таковой ланцетника и отличается от нее, главным образом, наличием сердца. Сердце миноги подразделено на два отдела: тонкостенное предсердие, лежащее в левой части околосердечной сумки, и более плотный, призматической формы желудочек. Непосредственно к предсердию прилегает мешковидный венозный синус. Все отделы сердца содержат венозную кровь.

От передней части желудочка, направляясь вперед, отходит брюшная аорта. От аорты отходят парные приносящие жаберные артерии, которые направляются в межжаберные перегородки и в жаберных лепестках образуют капиллярную сеть. Капилляры затем собираются в выносящие жаберные артерии, несущие артериальную кровь в непарную спинную аорту. К голове спинная аорта дает две пары сонных артерий, а в конце тела переходит непосредственно в хвостовую артерию.

Венозная кровь по венам собирается в венозный синус: от задней части тела по хвостовой вене и через парные задние кардиальные вены, а от головы по парным передним кардиальным венам.

Мелкие кровеносные сосуды, идущие от кишечника, формируют подкишечную вену, которая в печени образует капиллярную воротную систему. Из печени кровь поступает в нижнюю часть венозного синуса (рис. 3.140).

Дыхательная система. Семь пар жаберных мешков расположены по бокам короткой, слепо заканчивающейся дыхательной трубки, которая развивается, обособляясь от пищеварительного тракта. Жаберные мешки эктодермального происхождения. Внутренняя стенка жаберных мешков имеет тончайшие складки — жаберные лепестки, обильно пронизанные кровеносными капиллярами, где и происходит насыщение крови кислородом и отдача углекислого газа (рис. 3.141).

Дыхание у миноги происходит путем сжатия и расширения всей жаберной области, при этом вода всасывается через рот и выбрасывается через жаберные отверстия наружу, омывая жаберные лепестки. Во время питания, когда минога присасывается к добыче, она всасывает и выбрасывает воду через жаберные отверстия.

Выделительная система. Представлена первичными, или туловищными, почками, имеющими лентовидную форму и лежащими по бокам спинной аорты вдоль всей брюшной полости. Мочеточники (вольфовы каналы), отходящие от парной почки, впадают в мочеполовой синус, открывающийся наружу на конце мочеполового сосочка.

Половая система. Миноги — раздельнополые животные. Половые железы непарные, занимают большую часть полости тела. Зрелые половые клетки (яйцеклетки, сперматозоиды) выпадают через разрыв стенки железы в брюшную полость, откуда выводятся через мелкие отверстия на стенке

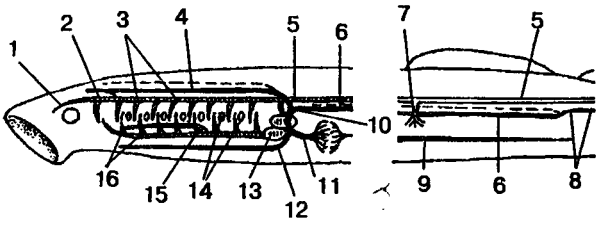


Рис. 3.140. Схема кровеносной системы миноги:

1 — сонная артерия; *2* — корень аорты; *3* — выносящие жаберные артерии; *4* — передняя кардиальная (яремная) вена; *5* — спинная аорта; *6* — задняя кардиальная вена; *7* — кишечная артерия; *8* — хвостовые вена и артерия; *9* — подкишечная вена; *10* — венозный синус; *11* — печеночная артерия; *12* — предсердие; *13* — желудочек; *14* — жаберные отверстия; *15* — брюшная аорта; *16* — приносящие жаберные артерии

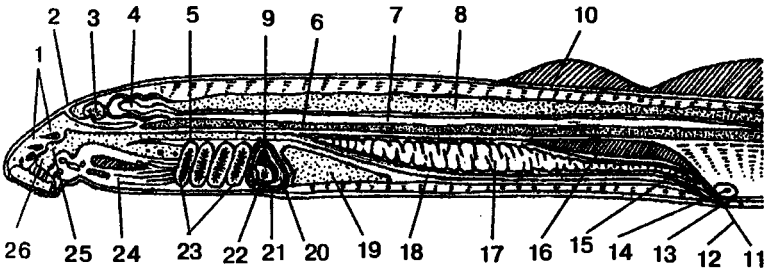


Рис. 3.141. Продольный разрез речной миноги:

1 — хрящи ротовой воронки; *2* — ноздря; *3* — обонятельная капсула; *4* — головной мозг; *5* — пищевод; *6* — хорда; *7* — оболочка хорды; *8* — спинной мозг; *9* — предсердие; *10* — спинная мускулатура; *11* — половая пора; *12* — мочеполовое отверстие; *13* — анус; *14* — мочеполовой синус; *15* — мочеточник; *16* — почка; *17* — половая железа; *18* — кишка; *19* — печень; *20* — венозная пазуха; *21* — околосердечный хрящ; *22* — желудочек; *23* — жаберные мешки; *24* — мускулатура языка; *25* — глотка; *26* — ротовая полость

мочеполового синуса — половые поры — наружу. Оплодотворение наружное.

Развитие с метаморфозом. Вышедшая из яйца личинка миноги носит название п е с к о р о й к и. Живет она в реках, и до ее превращения во взрослую миногу проходит несколько лет.

Подкласс 1. Хрящевые или пластиножаберные (Elasmobranchii). К ним относятся *акулы* и *скаты* (рис. 3.142). Для них характерно наличие жаберных лепестков в виде пластин, расположенных на кожистых межжаберных перегородках между щелями.

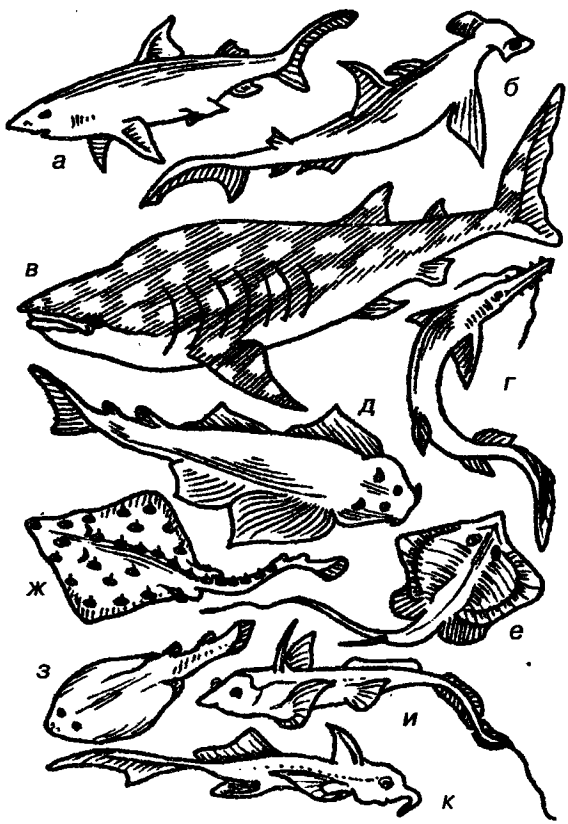


Рис. 3.142. Хрящевые рыбы:

а — серая акула; *б* — акула молот; *в* — китовая акула; *г* — пилопос (придонная акула); *д* — морской ангел; *е* — хвостокол (донная форма); *жс* — шиповатый скат; *з* — электрический скат; *и* — европейская химера; *к* — каллоринх

Подкласс 2. Цельноголовые (Holocephali). Представлены так называемыми *химерами* (см. рис. 3.142). Их тело, напоминающее валик, сжато с боков и заметно утончается к хвосту. У высокого первого спинного плавника имеется острый шип (у некоторых ядовит). Хвост в виде длинного утончающегося бича.

Подкласс 3. Двоякодышащие (Dipheumones). К этому подклассу относятся следующие представители: *австралийский чешуечник* (или *рогозуб*), *американский чешуечник* (или *лепидосирен*), *протонтерус*, живущий в Африке. Эти животные обладают способностью дышать не только кислородом, растворенным в воде, но и атмосферным воздухом с помощью легких. Легкие сообщаются с брюшной стороной пищевода и имеют ячеистое строение. Плавательного пузыря у них нет.

Подкласс 4. Костные (Osteichthii). Этот подкласс чрезвычайно разнообразен (рис. 3.143). Мы выделим здесь несколько отрядов.

Отряд 1. Костнохрящевые (Chondrosteoidei) — *русский осетр* (Acipenser guldenstadti), *стерлядь* (Acipenser ruthenus), *севрюга* (Acipenser stellatus), *белуга* (Huso huso).

Отряд 2. Кистеперые (Crossopterygii) — *латимерия* (Latimeria chalumnae) — ближе всех рыб к наземным позвоночным (рис. 3.144).

Отряд 3. Костные рыбы (Teleostei) — представители как пресных, так и морских водоемов. Сюда относится огромное большинство современных рыб (около 95%). Например: *норвежская сельдь* (Clupea harengus), *европейский анчоус*, или *хамса* (Engraulis encrasicholus), *тихоокеанская лосось* (Oncorhynchus gorbuscha), *семга* (Salmo salor), *нельма* (Stenodus lencichthys), *таймень* (Hucho taimen), *корюшка* (Osmerus egerlanus), *щука* (Esox lucius) и многие другие.

Основные признаки рыб

1. Появление в висцеральном отделе черепа **челюстей**, захватывающих, а часто и измельчающих пищу.

2. У взрослых особей рыб хорда редуцируется и ее функция переходит к **позвоночному столбу**.

3. Появляются **парные конечности** — грудные и брюшные плавники, которые выполняют функцию стабилизаторов или несущих плоскостей (рулей) и реже — органов движения.

4. Пищеварительный тракт дифференцирован: у большинства видов обособляется **желудок**, **кишечник** подразделяется на *тонкий* и *толстый* отделы.



Рис. 3.143. Костные рыбы:

а — желтоперый тунец; *б* — корифена (окунеобразные); *в* — морской черт; *г* — рогатый бычок (скорпенообразные); *д* — меланоцет (удильщикообразные); *е* — хиазмодон, проглатывающий добычу (окунеобразные); *ж* — илистый прыгун; *з* — анабас (окунеобразные); *и* — чехонь (карпообразные); *к* — брызгун (окунеобразные); *л* — кайманова рыба (панцирникообразные); *м* —обыкновенная щука; *н* — амударьинский лопатонос (осетрообразные); *о* — сом

5. Обонятельные мешки парные. Каждый из них открывается наружу **самостоятельным носовым ходом** (ноздри парные).

6. Во внутреннем ухе появляются **три полукружных канала**, лежащих во взаимно перпендикулярных плоскостях.

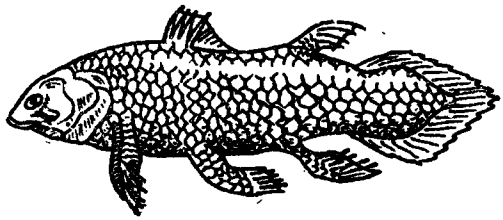


Рис. 3.144. Латимерия

7. Дышат жабрами, но у видов, обитающих в водоемах с недостатком кислорода, формируются органы дыхания, способные усваивать атмосферный кислород.

8. Один круг кровообращения. Сердце двухкамерное. В сердце венозная кровь. У двоякодышащих рыб намечается образование второго, легочного круга кровообращения.

9. В коже возникают защитные, преимущественно костные образования — чешуи.

10. Идет дальнейшее развитие головного мозга и органов чувств. Ведущим отделом головного мозга является средний мозг. Хорошо развиты органы боковой линии.

Детали строения речного окуня (Perca fluviatilis)

Тело окуня делится на голову, туловище, хвост. Границей между головой и туловищем служит жаберная щель, а между туловищем и хвостом — анальноё отверстие (рис. 3.145).

Рот у костистых рыб расположен на переднем конце головы, отчего таких рыб называют конечноротыми (в отличие от поперечноротых рыб — акул). По бокам головы находятся крупные плоские глаза. Впереди лежат парные ноздри — органы обоняния. Ноздри открываются в обонятельную ямку и не сообщаются между собой.

Весьма характерным образованием является костная жаберная крышка. В связи с этим вместо пяти жаберных отверстий (у хрящевых рыб) образуется одна жаберная щель.

Парные плавники расположены в вертикальной плоскости. Спинные плавники снабжены мягкими ветвистыми и твердыми колючими лучами. Лучи связаны между собой тонкой кожистой перепонкой. Хвостовой плавник гомоцеркального типа, т. е. равнолопастной.



Рис. 3.145. Наружное строение окуня

На нижней стороне тела ближе к заднему концу находится подхвостовой, или анальный плавник. Перед ним в общем углублении лежат три отверстия: анальное, половое и выделительное (у хрящевых рыб имеется клоака).

Вдоль тела тянется хорошо заметная боковая линия — орган ориентации рыб.

Тело окуня покрыто костной чешуей, состоящей из прозрачных костных пластинок. Каждая чешуйка лежит в особом кармане. Чешуи налегают друг на друга в виде черепицы. На чешуе заметны светлые (широкие) и темные (узкие) годичные кольца (рис. 3.146). Светлый широкий слой — летнее нарастание чешуи, темный узкий слой — зимние. По ним можно определить возраст рыбы.

Тело рыбы покрыто слизью, что способствует лучшему передвижению окуня в плотной водной среде.

Покров двухслойный. Вся толща эпидермиса образована «живыми» клетками, содержащими нормальную протоплазму. Производными эпидермиса являются одноклеточные кожные железы. Бокаловидные железы выделяют слизь непосредственно наружу, а шаровидные и колбовидные выделяют секрет в межклеточное пространство.

Секрет слизистых желез образует тонкую пленку, уменьшающую трение при плавании, и благодаря своим бактерицидным свойствам препятствует проникновению в кожу бактерий. Одноклеточные железы кожи рыб, преимущественно мирных, выделяют секрет при поражении кожи, который служит сигналом об опасности — так называемое «вещество страха». При определенном состоянии рыб кожные железы выделяют феромоны — вещества, стимулирующие брачное поведение.

Дерма имеет небольшое количество рыхлой соединительной ткани, которая в значительной мере замещена более специализированными производными — чешуей. Различают три основных типа чешуи: плакоидную (рис. 3.147) (хрящевые рыбы), ганоидную (кистеперые рыбы) и костную (остальные рыбы). В наружном слое кориума лежат особые клетки — хроматофоры, определяющие цвет кожи рыб.

Хотя хроматофоры и лежат в кориуме, происходят они из клеток нервного гребня, мигрирующих в кориум.

Скелет. Скелет костистых рыб, в отличие от скелета хрящевых, почти целиком костный (рис. 3.148).

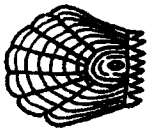
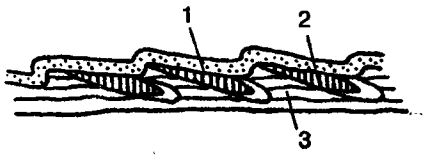


Рис. 3.146. Схема покрова костистой рыбы:

1 — эпидермис; *2* — чешуя; *3* — соединительнотканный слой



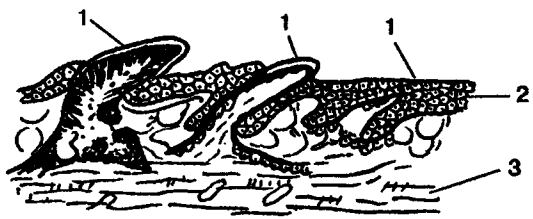


Рис. 3.147. Схема строения покрова хрящевой рыбы:

1 — плакоидная чешуя; *2* — эпидермис; *3* — дерма

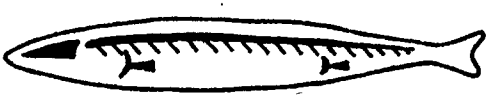


Рис. 3.148. Схема скелета рыбы

Череп характеризуется наличием большого количества костей, полностью сформированной мозговой коробкой, преобразованием одной пары жаберных дуг в челюсти (с зубами); остальные пять пар несут жабры и прикрыты жаберной крышкой.

Позвоночный столб состоит из двух отделов: туловищного и хвостового. Позвонки двояковыгнутые (рис. 3.149). Между ними залегает хорда, проходящая сквозь тела позвонков в виде тяжа и в целом имеющая четковидную форму.

Туловищный позвонок состоит из тела позвонка, верхней и нижней дуги. Верхняя дуга ограничивает спинномозговой канал и заканчивается верхним остистым отростком. Нижняя дуга разрастается в стороны в виде двух поперечных отростков, к которым причленяются ребра.

У хвостовых позвонков хорошо выражены нижние дуги, которые образуют гемальный канал и заканчиваются нижним остистым отростком. По гемальному каналу проходят кровеносные сосуды. У рыб к хорошо развитым верхним и нижним остистым отросткам прикрепляется мускулатура.

Позвоночный столб у костистых рыб, так же как и у хрящевых, неподвижно соединен с черепом.

Первичный плечевой пояс представлен лопаткой и коракоидом (врановой костью). Сверху к нему прикрепляется большая серповидная кость с вытянутым, заостренным отростком — клейтрумом. С помощью двух маленьких косточек вторичного пояса (надклейтрум и заднетеменная кости) плечевой пояс неподвижно сочленяется с черепом (рис. 3.150).

Тазовый пояс прост и имеет форму треугольной кости (рис. 3.151).

Мышечная система. В связи со слабым развитием мышц парных конечностей туловищная мускулатура сохраняет правильную метамерию. Ритмичные, чередующиеся сокращения мышц обеих сторон тела создают волны, которые, распространяясь к хвосту и достигая на нем кумулятивного эффекта, отталкивают назад противодействующую воду, двигая рыбу вперед.

Мускулатура плавников и глазных яблок дифференцирована на отдельные мышцы.

Полость тела — целом. Самая передняя и вентральная часть эмбрионального целома становится перикардиальной полостью, в которой формируется сердце. После отделения перикардиальной полости остается единая обширная целомическая полость, занимающая вместе с заключенными в ней органами большую часть туловища.

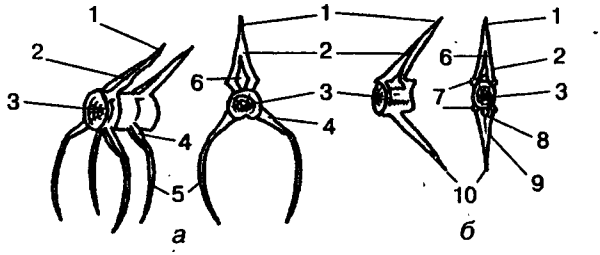


Рис. 3.149. Строение туловищного (*а*) и хвостового (*б*) позвонков костистой рыбы (сбоку и спереди):

1 — верхний остистый отросток; *2* — верхняя дуга; *3* — тело позвонка; *4* — поперечные отростки; *5* — ребра; *6* — спинномозговой канал; *7* — сочленовые отростки; *8* — гемальный канал; *9* — нижняя дуга; *10* — нижний остистый отросток

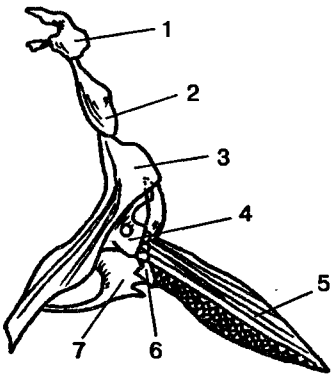


Рис. 3.150. Плечевой пояс костистой рыбы с грудным плавником:

1 — заднетеменная кость; *2* — надклейтрум; *3* — клейтрум; *4* — лопатка; *5* — лучи плавника; *6* — радиалии; *7* — коракоид

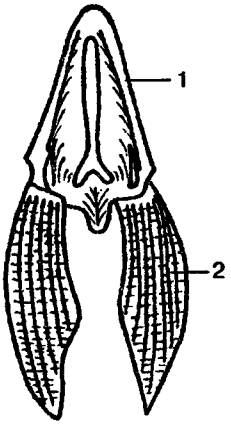


Рис. 3.151. Тазовый пояс костистой рыбы с брюшным плавником:

1 — тазовая кость; *2* — лучи плавника

Нервная система. Головной мозг костистых рыб (рис. 3.152) делится на пять отделов.

Передний мозг представлен большими полушариями. Крыша их эпителиальная, не содержит мозгового вещества. Главную массу переднего мозга составляют полосатые тела, лежащие на дне мозга.

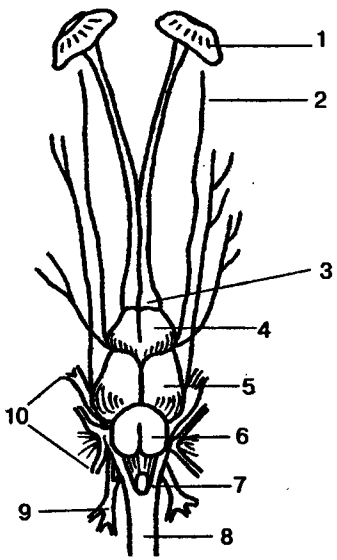


Рис. 3.152. Головной мозг окуня:
1 — носовая капсула; *2* — глазничная ветвь тройничного нерва; *3* — обонятельные доли; *4* — передний мозг; *5* — средний мозг; *6* — задний мозг; *7* — продолговатый мозг; *8* — спинной мозг; *9* — блуждающий нерв; *10* — слуховой нерв

Промежуточный мозг прикрыт большими полушариями. В его задней части имеется маленький булавовидный вырост — эпифиз. На нижней стороне — гипофиз. Это железы внутренней секреции.

Средний мозг достигает наибольшего развития, особенно его зрительные доли.

Мозжечок также достаточно велик. Он налегает на продолговатый мозг.

Продолговатый мозг постепенно переходит в спинной. На продолговатом мозге можно заметить ромбовидную ямку (четвертый желудочек).

От передней части больших полушарий отходят обонятельные доли, а от них обонятельные нервы, которые разветвляются в носовых капсулах.

От головного мозга отходят 10 пар черепно-мозговых нервов. 11-я и 12-я пары берут начало за пределами черепа.

В хвостовом отделе спинного мозга у рыб имеется секреторный орган, названный урофизом. Он состоит из нейросекреторных клеток, вырабатывающих гормоны, которые участвуют в регуляции солевого состава крови.

Органы чувств. В ориентации и общении костных рыб особенно важную роль играют органы химических чувств.

1. Орган обоняния представлен парой расположенных в переднем конце головы мешков, не имеющих внут-

реннего отверстия, открывающегося в ротовую полость. Дно обонятельного мешка обычно образует серию гребней — обонятельных складок.

Каждую ноздрю у рыб разделяет кожистый клапан на два отверстия. У рыб вода заходит в обонятельный мешок через переднее отверстие, а выходит через заднее.

2. Орган вкуса представлен вкусовыми почками (рецепторами), которые находятся на коже или на нижней челюсти. Когда рыба плавает у дна водоема, она может получить вкусовую информацию о потенциальных пищевых объектах еще до того, как с ними поравняется рот.

3. Орган боковой линии составляет высокоразвитую систему, абсолютно несвойственную типичным наземным позвоночным. У рыб боковая линия представляет собой длинный канал, проходящий вдоль всего тела с каждого из его боков. Чувствительные элементы системы боковой линии, невромасты (рис. 3.153), образованы скоплением клеток, во многом напоминающих вкусовые луковицы. Большая часть невромастов реагирует на возмущения, распространяющиеся в воде, информируя рыбу о движущихся вблизи предметах.

4. Орган зрения. Глаз имеет шарообразный хрусталик и плоскую роговицу, что является приспособлением к зрению в водной среде. Рыбы могут видеть только на близком расстоянии.

В полость глазного яблока вдается характерное для рыб образование — серповидный отросток (рис. 3.154). Он представляет собой тонкую соединительнотканную складку, ко-

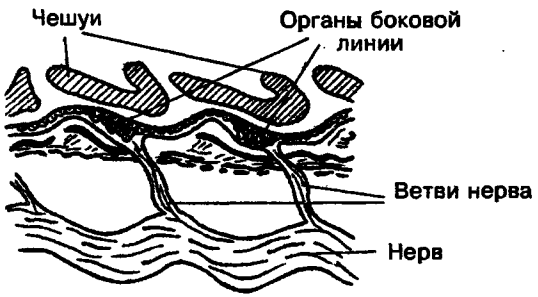


Рис. 3.153. Разрез через боковую линию рыбы

торая отходит от сосудистой оболочки вблизи места вхождения зрительного нерва, прободает сетчатку и прикрепляется к хрусталику. Фокусное расстояние глаза — 1 м, но благодаря сокращению гладких мышечных волокон серповидного отростка хрусталик может оттягиваться назад, в результате чего достигается аккомодация на расстояние до 10—12 м.

5. Орган слуха представлен внутренним ухом, и звуковые волны передаются ему непосредственно через ткани.

Ухо заключено в костную слуховую капсулу, внутренние стенки которой хрящевые. Как и у всех позвоночных, перепончатый лабиринт заключен в скелетный лабиринт, в точности повторяющий форму первого, и между обоими лабиринтами находится узкое пространство, заполненное особой жидкостью — перилимфой. Один конец каждого полукружного канала заканчивается расширением — ампулой, а от круглого мешочка отходит эндолимфатический проток и полый выступ — улитка (рис. 3.155).

У костных рыб в эндолимфе плавают мелкие отолиты и большие слуховые камни, представляющие собой крупные отолиты.

Рецепторным органом, воспринимающим гравитацию, является макула круглого мешочка.

Проведение колебаний к внутреннему уху происходит следующим образом: акустические звуки, проходя ткани, достигают плавательного пузыря и вызывают колебания воздуха в нем. Плавательный пузырь связан со слуховой областью внутреннего уха с помощью так называемых веберовых косточек — парные отростки самых передних позвонков, преобразованные в маленькие обособленные элементы (рис. 3.156). От стенки плавательного пузыря колебания распространяются через веберовые косточки к жидкостям внутреннего уха (перилимфе, а затем эндолимфе). Рецепторы, воспринимающие звук, видимо, расположены в овальном мешочке.

Пищеварительная система. Начинается с ротовой полости, постепенно переходящей в глотку. Рот окуня вооружен многочисленными мелкими зубами, которые располагаются не только на верхнечелюстных, межчелюстных и зубных костях, но и на небных костях и подъязычной дуге. Зубы конические. Служат только для удержания добычи. Настоящего языка нет.

Глотка, имеющая с каждой стороны пять вертикальных жаберных щелей, переходит в короткий пищевод, а затем в большой, сильно растяжимый желудок. От последнего отхо-

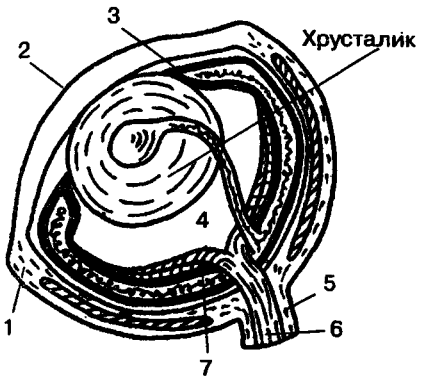


Рис. 3.154. Рыбий глаз в разрезе:

1 — склеротика; *2* — роговица; *3* — радужка; *4* — стекловидное тело; *5* — оболочка зрительного нерва; *6* — зрительный нерв; *7* — сетчатка

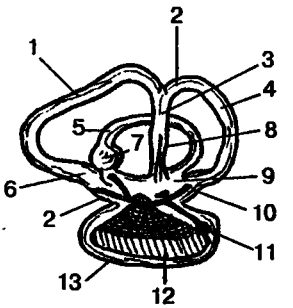


Рис. 3.155. Орган слуха окуня:

1, 4, 5 — полукружные каналы; *2* — верхушка мешочка; *3* — верхний синус мешочка; *6, 7, 10* — ампулы полукружных каналов; *8* — эндолимфатический канал; *9* — овальный мешочек; *11* — ветви слухового нерва; *12* — отолит; *13* — круглый мешочек

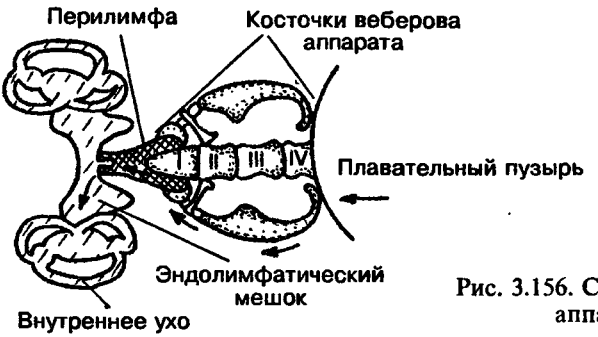


Рис. 3.156. Схема веберова аппарата

дит тонкая кишка, образуя характерный изгиб, после чего кишка тянется прямо назад (толстая кишка) и открывается наружу самостоятельным анальным отверстием (рис. 3.157).

В начальной части тонкой кишки расположены слепые выросты — пилорические придатки, выполняющие функцию увеличения пищеварительной поверхности кишечника.

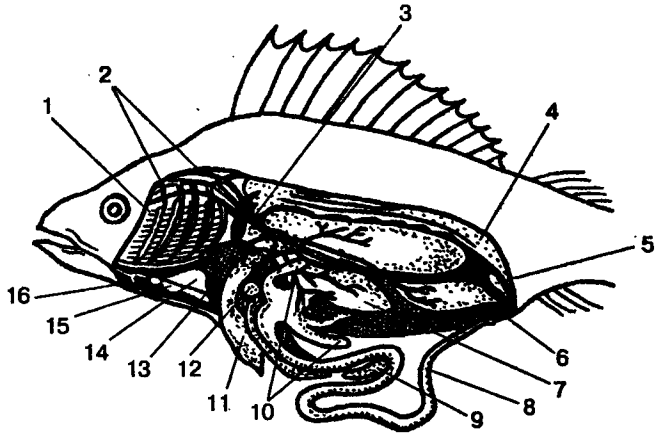


Рис. 3.157. Внутреннее строение окуня:

1 — жаберная полость; *2* — передние кардиальные вены; *3* — кювьеров проток; *4* — почки; *5* — желчный пузырь; *6* — половые железы; *7* — желудок; *8* — тонкая кишка; *9* — селезенка; *10* — пилорические отростки (придатки); *11* — печень; *12* — желчный пузырь; *13* — венозный синус; *14* — предсердие; *15* — желудочек; *16* — брюшная аорта; 17 — плавательный пузырь

В петле кишечника располагается удлиненная селезенка. Большая печень снабжена желчным пузырем. Поджелудочная железа в виде микроскопических малых долек рассеяна на брыжейке.

Кровеносная система замкнутая. Один круг кровообращения. В головном отделе на брюшной стороне располагается двухкамерное сердце (предсердие и желудочек). Сердце заключено в околосердечную сумку. Выше предсердия находится венозный синус, имеющий вид воронки и собирающий венозную кровь со всего тела. Снизу к предсердию примыкает желудочек. От желудочка отходит брюшная аорта, которая у основания расширяется в луковицу аорты.

Из брюшной аорты венозная кровь по четырем парам приносящих жаберных артерий направляется в жабры, где обогащается кислородом, затем по выносящим жаберным артериям впадает в парные корни аорты и далее в спинную аорту (рис. 3.158). К голове корни аорты дают сонные артерии, которые образуют характерный для рыб головной круг.

По спинной аорте артериальная кровь идет по всему телу к хвостовой части, давая ответвления ко всем органам: же-

лудку, кишечнику, почкам, половым органам, передним и задним конечностям.

Венозная кровь возвращается в сердце по непарной хвостовой вене и по парным задним и передним кардиальным (яремным) венам. Правая задняя кардинальная вена проходит через почки не разветвляясь, а левая дает сеть капилляров. Таким образом, воротная система почек развита только в левой почке (рис. 3.159).

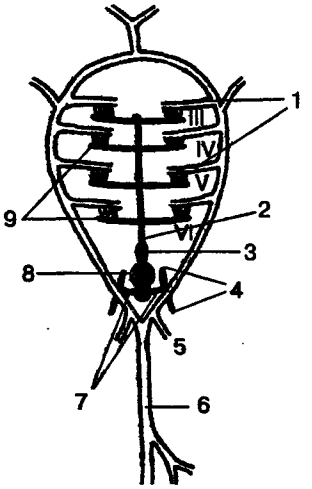


Рис. 3.158. Схема кровообращения рыбы:

1 — выносящие жаберные артерии; *2* — брюшная аорта; *3* — желудочек серяца; *4* — кардиальные вены; *5* — венозный синус; *6* — спинная нисходящая аорта; *7* — кювьеров проток; *8* — предсердие; *9* — приносящие жаберные артерии (черным цветом обозначена венозная кровь)

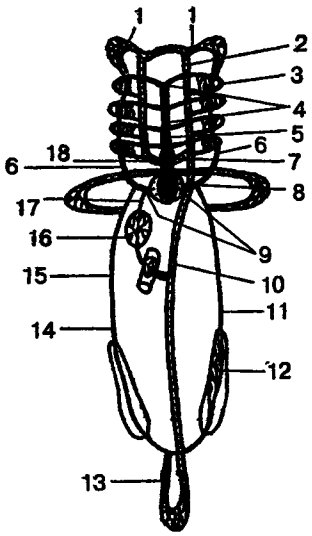


Рис. 3.159. Схема кровеносной системы костистой рыбы:

1 — сонные артерии; *2* — корни аорты; *3* — выносящие жаберные артерии; *4* — приносящие жаберные артерии; *5* — брюшная аорта; *6* — передние кардинальные вены; *7* — луковица аорты; *8* — желудочек; *9* — кювьеров проток; *10* — спинная аорта; *11* — левая задняя кардиальная вена; *12* — воротная система почек; *13* — хвостовая вена; *14* — правая задняя кардиальная вена; *15* — подкишечная вена; *16* — воротная система печени; *17* — печеночная вена; *18* — предсердие

Задние кардинальные вены сливаются с передними и образуют кювьеровы протоки.

Подкишечная вена проходит через печень и, распадаясь там на капилляры, образует воротную систему печени. Из печени выходит печеночная вена, впадающая, как и кювьеровы протоки, в венозный синус.

У рыб имеются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Гемоглобин не растворен в плазме, как у ланцетника, а содержится в эритроцитах. Эритроциты — ядерные.

Дыхательная система. Основной орган газообмена костных рыб — жабры. Кроме того, в газообмене в большей или меньшей степени участвуют другие образования (рис. 3.160).

1. Плавательный пузырь (в его стенках развивается густая сеть капилляров).
2. Кожа, если рыбы имеют тело, лишенное чешуи.
3. Наджаберный лабиринт — специализированное образование, связанное с жабрами.
4. Кишечник. При заглатывании воздуха различные участки пищеварительного тракта способны поглощать кислород.

Каждая жабра костистых рыб состоит из жаберной дуги, на которой в два ряда сидят жаберные лепестки. В основании лепестков лежит капиллярная жаберная артерия, ответвления которой распадаются на капилляры, идущие в каждый жаберный лепесток; они сливаются в выносящую жаберную артерию, которая несет артериальную кровь и корень аорты. Снаружи жаберные лепестки покрыты тончайшими складочками, что увеличивает омываемую водой поверхность жабр.

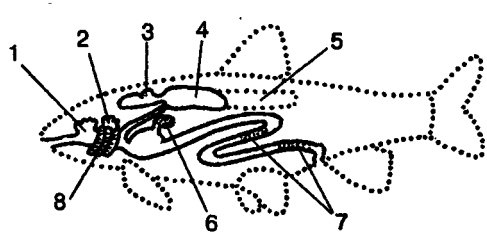


Рис. 3.160. Схема органов водного и воздушного дыхания взрослых рыб:

1 — выпячивание в ротовой полости; *2* — наджаберный орган (лабиринт); *3—5* — отделы плавательного пузыря; *6* — выпячивание в желудке; *7* — участки поглощения кислорода в кишечнике; *8* — жабры

От внутренних стенок жаберных дуг отходят жаберные тычинки, образующие своеобразный цедильный аппарат, препятствующий обратному выходу пищевых частиц наружу (рис. 3.161). У костистых рыб развиты четыре жаберные дуги, пятая сильно редуцирована.

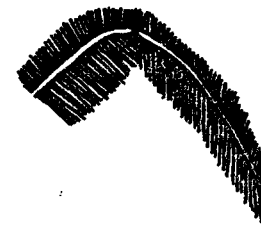


Рис. 3.161. Жаберная дуга костистой рыбы. На вогнутой поверхности дуги сидят длинные жаберные тычинки

Акт дыхания у рыб производится движением жаберных крышек: когда рыба приподнимает жаберную крышку, тонкая кожистая жаберная перепонка, которая продолжается за край жаберной крышки, прижимается к жаберной щели. В результате образуется пространство с пониженным давлением и вода из ротоглоточной полости всасывается в боковую жаберную полость. При опускании жаберной крышки создается избыточное давление и вода через наружные жаберные отверстия выталкивается наружу.

Плавательный пузырь. Характерный орган для всего подкласса рыб. Он представляет собой тонкостенный мешок, наполненный газом, который содержит азот, кислород и углекислоту.

Плавательный пузырь образуется как непарный спинной вырост пищевода и снабжается кровью от ответвления кишечной артерии. Рыбы, накапливающие большое количество кислорода в плавательном пузыре, способны реализовать его при резком повышении метаболизма (бросок за добычей, уход от нападения) или при уменьшении кислорода в окружающей среде. К основным функциям плавательного пузыря относят:

а) функцию гидростатического аппарата: при его расширении удельный вес рыбы уменьшается, при сжатии — увеличивается;

б) функцию дыхания;

в) функцию барорецепторного органа и акустического резонатора.

Выделительная система. Парные туловищные почки (мезонефрос, или первичные почки) лежат ниже позвоночного столба, почти вдоль всей полости тела. Вольфовы каналы выполняют функцию мочеточников. По выходе из почки мочеточники сливаются и, образовав тонкостенный вы-

рост — мочевой пузырь (см. рис. 3.157), открываются наружу мочевым отверстием.

Органы выделения рыб не только выводят продукты азотистых веществ, но и обеспечивают физико-химическую устойчивость внутренней среды организма (регуляция осмотического давления, кислотно-основного и ионного равновесия). Это позволяет рыбам широко освоить пресные и соленые водоемы.

Половая система. Раздельнополые. У самцов — парные семенники (рис. 3.162), у самок — непарный яичник. Костные рыбы имеют самостоятельные протоки — вторичные половые пути, которые не имеют ничего общего с вольфовыми и мюллеровыми каналами.

Разделение половой и выделительной систем произошло, по-видимому, в результате созревания огромного количества гамет.

Осеменение внешнее. Оплодотворение происходит в воде. Развитие прямое (без метаморфоза). Однако у многих рыб (угорь, морской черт, камбала и др.) из икры выходит особь, сильно отличающаяся от таковой взрослой, и рассматривается как личинка (рис. 3.163).

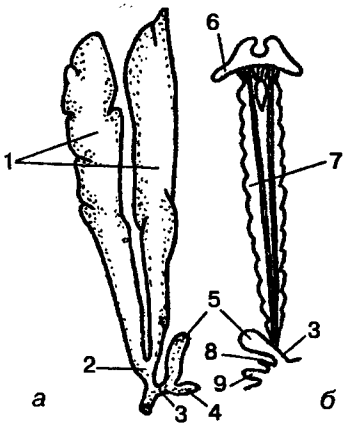


Рис. 3.162. Мужские половые органы (*а*) и почки (*б*) окуня:

1 — семенники; *2* — семенной проток; *3* — мочевой канал; *4* — мочеточник; *5* — мочевой пузырь; *6* — головная почка; *7* — туловищная почка; *8* — проток яичника; *9* — анус

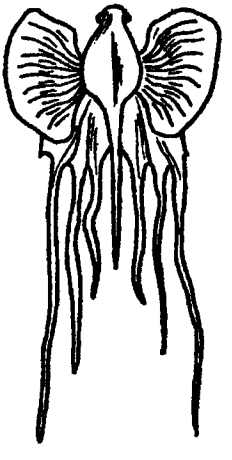


Рис. 3.163. Личинка морского черта

Подразделяется на три отряда. В трех отрядах имеется около 2500 видов.

Отряд 1. Бесхвостые (Anura, или Ecaudata) объединяет значительное число животных, обозначаемых термином *лягушки* или *жабы*.

Отряд 2. Хвостатые (Caudata, или Urodela). К ним относятся различные *тритоны* (рис. 3.164), *саламандры*.

Отряд 3. Безногие (Apoda, или Gymnophiona). Типичными представителями являются *червяга*, *протей* (рис. 3.165).

Основные признаки земноводных

1. Земноводные сохранили многие черты своих чисто водных предков, но наряду с этим приобрели и ряд признаков, свойственных настоящим наземным позвоночным.

2. Для хвостатых и бесхвостых характерно личиночное развитие с жаберным дыханием в пресной воде (головастики лягушки) и их метаморфоз во взрослую особь, дышащую легкими. У безногих по вылуплении личинка принимает вид взрослого животного.

3. Кровеносная система характеризуется **двумя кругами кровообращения. Сердце** трехкамерное. Имеет один желудочек и два предсердия.

4. Для взрослых земноводных характерны парные конечности с шарнирными суставами. **Конечности пятипалые.**

5. Череп двумя затылочными мыщелками подвижно сочленяется с шейным позвонком.

6. Тазовый пояс плотно причленяется к поперечным отросткам крестцового позвонка.

7. Глаза имеют подвижные веки.

8. Передний мозг увеличивается и разделяется на **два полушария.**

9. Кожа голая, проницаема для воды и газов.

10. Почки, как у рыб, первичные (мезонефрические).

11. Орган слуха, имеющий наряду с внутренним еще и среднее ухо (барабанная полость), в котором располагается слуховая косточка — стремя, приспособлен для улавливания звуковых волн воздушной среды.

12. Температура тела непостоянная (**пойкилотермия**), зависит от температуры окружающей среды и лишь слегка превышает последнюю.

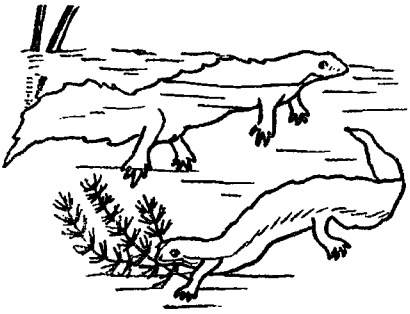


Рис. 3.164. Тритоны

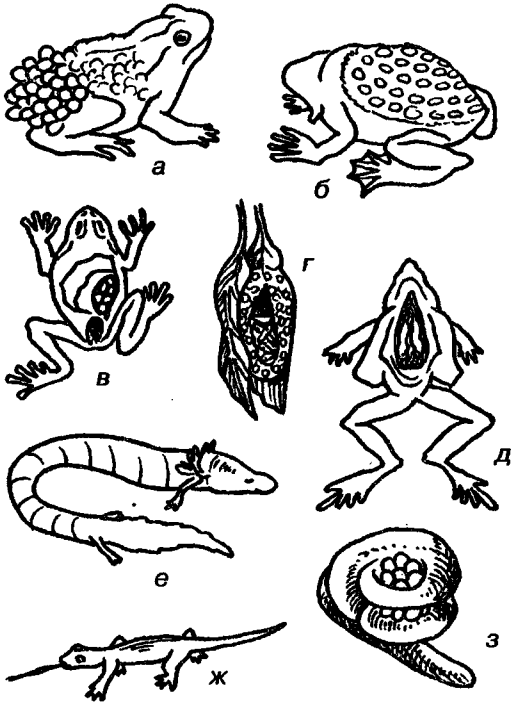


Рис. 3.165. Земноводные:

а — самец жабы повитухи; *б* — самка суринамской квакши с выводковыми яйцами на спине; *в* — самка суринамской квакши с икрой в выводной сумке; *г* — гнездо яванской веслоногой лягушки; *д* — самец лягушки ринодерма с метафизирующими головастиками в горловом мешке; *е* — европейский протей; *ж* — пещерная саламандра; *з* — самка цейлонской червяги, обвившая комок икринок

Детали строения травяной лягушки (Rana temporaria)

Тело лягушки подразделяется на голову и туловище. Шея не выражена. Хвоста нет. Развиты парные конечности — передние и задние.

Кожа влажная, легко смещается относительно тела в связи с тем, что под ней лежат большие лимфатические полости. Кожа оказывается связанной с нижележащими мышцами лишь вдоль перегородок, разграничивающих эти полости.

На утолщенной голове расположена очень большая ротовая щель, выпуклые глаза, пара наружных ноздрей, а позади глаз — две округлые барабанные перепонки (рис. 3.166).

Глаза снабжены подвижными веками, защищающими их от загрязнения и высыхания. При этом помимо верхнего и нижнего имеется третье веко, или мигательная перепонка, которая надвигается на глаза спереди. Глазные яблоки лягушек относительно велики по размерам и выдаются как над поверхностью головы, так и внутрь ротовой полости. В результате первого достигается перископия зрительного аппарата, позволяющая погруженной в воду лягушке видеть окружающие предметы над поверхностью воды. Способность глазных яблок вдвигаться внутрь ротовой полости позволяет при акте глотания проталкивать пищевой комок в пищевод.

Около заднего края рта расположены резонаторы, или голосовые мешки, которые при квакании надуваются наподобие пузырей, усиливая звуки.

Наружные ноздри изнутри закрываются особыми клапанами. На верхнем своде ротовой полости, ближе к ее переднему краю, расположены два отверстия — внутренние ноздри, или хоаны, связанные с наружными.

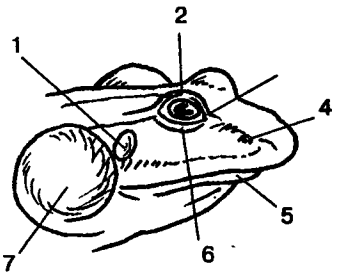


Рис. 3.166. Голова зеленой лягушки (сбоку):

1 — барабанная перепонка; *2* — верхнее веко; *3* — мигательная перепонка; *4* — наружная ноздря; *5* — ротовая щель; *6* — нижнее веко; *7* — наружные резонаторы

На верхней челюсти имеются мелкие зубы, тогда как на нижней они отсутствуют (у жаб зубов нет вообще) (рис. 3.167).

В ротовую полость, в самых дальних углах рта открываются отверстиями две евстахиевы трубы, соединяющие барабанную полость уха с ротовой полостью. Мускульный язык одним концом прикреплен к нижней челюсти. Свободный конец языка глубоко вырезан. На нижней стороне ротовой полости, на бугорке, который расположен сзади языка, открывается узкая гортанная щель, ведущая в дыхательные пути. Позади бугорка с щелью находится вход в пищевод.

Конечности лягушки — типично наземные, пятипалового типа. Конечности гомологичны парным плавникам рыб. Короткие передние подразделяются на плечо, предплечье и кисть. Имеется всего четыре пальца. На основании внутреннего пальца у самцов расположена половая бородавка. Особенно она развита весной в период размножения. Половая бородавка служит для удержания самки при спаривании.

Сильная и длинная задняя конечность имеет также три отдела: бедро, голень и стопу, пять пальцев, связанных плавательной перепонкой.

Покров двухслойный. Эпидермис — многослойный, кориум — тонкий, но обильно снабжен капиллярами. У земноводных сохранилась способность вырабатывать слизь, но не отдельными клетками, как у большинства рыб, а оформленными слизистыми железами альвеолярного типа (рис. 3.168). Кроме того, у амфибий часто имеются зернистые железы. Их секрет ядовит, но токсичность у разных видов может быть разной степени: от слабого раздражения кожи человека до токсического действия на весь организм.

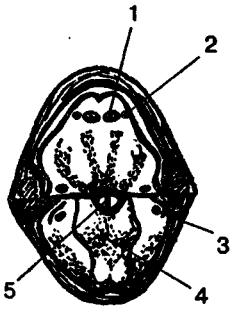


Рис. 3.167. Ротовая полость самца озерной лягушки:

1 — сошниковые зубы; *2* — хоаны; *3* — отверстие резонатора; *4* — язык; *5* — дыхательная щель

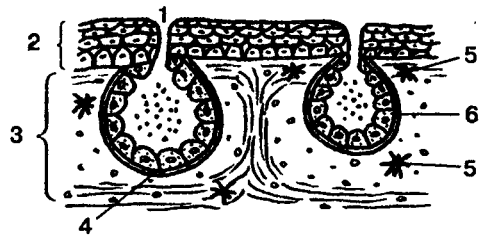


Рис. 3.168. Схема разреза через кожу земноводных:

1 — выводной проток; *2* — эпидермис; *3* — дерма; *4* — мускульная оболочка кожной железы; *5* — пигментные клетки; *6* — железистые клетки

Цвет кожи земноводных зависит от особых клеток — хроматофоров. К их числу принадлежат: меланофоры, липофоры и иридоциты.

У некоторых видов (*шпорцевая лягушка* — Onychodactylus fischeri) утолщенная кожа на концах пальцев ороговевает, образуя когти. Под кожей у лягушек имеются обширные лимфатические лакуны — своеобразные резервуары, позволяющие при неблагоприятных условиях накапливать запас воды.

Скелет осевой, состоящий из четырех отделов: шейного, туловищного, крестцового и хвостового. Шейный и крестцовый отделы имеют по одному позвонку. Туловищных позвонков у бесхвостых обычно 7 (семь), а все хвостовые позвонки (примерно 12) сливаются в единую косточку — уростиль (рис. 3.169). У хвостатых 13—62 туловищных и 22—36 хвостовых позвонков; у безногих общее число позвонков доходит до 200—300.

Плечевой пояс в виде дуги представлен лопаткой с надлопаточным хрящом, коракоидом и хрящевым прокоракоидом с ключицей. В связи с отсутствием ребер грудной клетки нет, и пояс передних конечностей лежит свободно в толще мускулатуры (рис. 3.170).

Свободная передняя конечность имеет плечо (представлено одной костью), предплечье (состоит из сросшихся локтевой и лучевой кости) и кисть, в которой выделяют запястье, пястье, фаланги (см. рис. 3.169).

Тазовый пояс, так же как и плечевой, состоит из трех пар элементов: подвздошной, седалищной и лобковой кости (см. рис. 3.169). Свободная задняя конечность образована бедром, голенью, состоящей из сросшихся большой и малой берцовой костей, и стопой (предплюсна, плюсна,

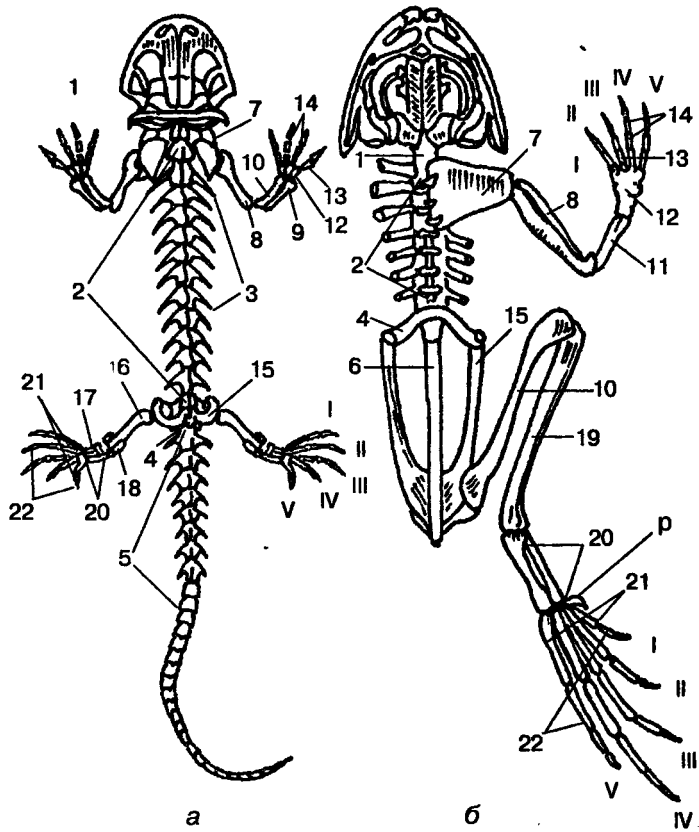


Рис. 3.169. Скелет саламандры (*а*) и лягушки (*б*):

1 — шейный позвонок; *2* — туловищный позвонок; *3* — ребра; *4* — крестцовые позвонки; *5* — хвостовые позвонки; *6* — уростиль; *7* — пояс передних конечностей; *8* — плечо; *9* — локтевая кость; *10* — лучевая кость; *11* — сросшиеся лучевая и локтевая кости; *12* — запястье; *13* — пясть; *14* — фаланги пальцев; *15* — подвздошные кости тазового пояса; *16* — бедро; *17* — большая берцовая кость; *18* — малая берцовая кость; *19* — сросшиеся малая и большая берцовые кости; *20* — предплюсна; *21* — плюсна; *22* — фаланги пальцев; I—V — нумерация пальцев; p — рудимент предпальца

фаланги). Кости предплюсны срастаются, а перед первым (внутренним) пальцем сохраняется рудимент добавочного (шестого) пальца.

Череп амфибий представляет собой как бы видоизмененный череп костистой рыбы, приспособленной к наземно-



Рис. 3.170. Плечевой пояс лягушки (точками показан хрящ):

1 — предгрудинник; *2* — ключица; *3* — прокоракоидный хрящ; *4* — надглоточный хрящ; *5* — лопатка; *6* — коракоид; *7* — грудина; *8* — суставная впадина для головки плеча

му существованию. Мозговой череп пожизненно сохраняется преимущественно хрящевым. Затылочная область черепа содержит только две боковые затылочные кости, которые несут по сочленовному мыщелку, с помощью которых череп крепится к позвонкам. Висцеральный череп амфибий претерпевает наибольшие преобразования: возникают вторичные верхние челюсти; подъязычная дуга преобразуется в элемент слухового аппарата и подъязычную пластинку; редуцируется жаберный аппарат.

Мышечная система. Существенно отличается от мышечной системы рыб. Часть туловищной мускулатуры сохраняет метамерное строение. Однако начинают обособляться участки мышечных сегментов, дифференцируясь в л е н т о в и д н ы е м ы ш ц ы. Резко возрастает масса мускулатуры конечностей. Появляется сложная система мускулов-антагонистов — мышц сгибателей и разгибателей.

Усложняется и специализируется мускулатура ротовой полости (жевательная, языка, дна ротовой полости), не только участвующая в захвате и проглатывании пищи, но и обеспечивающая вентиляцию ротовой полости и легких.

Полость тела — целом. У земноводных в связи с исчезновением жабр изменилось относительное положение перикардиальной полости. Ее вытолкнуло на дно грудной клетки в зону, прикрывающуюся грудиной (или коракоидом). Над ней в паре целомических каналов лежат легкие. Полости, вмещающие сердце и легкие, разделяет п л е в р о к а р д и а л ь н а я п е р е п о н к а. Полость, в которой располагаются легкие, сообщается с главным целомом.

Нервная система. Головной мозг земноводных имеет пять отделов и отличается от мозга рыб, главным образом, большим развитием переднего мозга, полным разделением его полушарий. Кроме того, нервное вещество уже выстилает кроме дна боковых желудочков также бока и крышу, образуя мозговой свод — а р х и п а л л и у м.

Развитие архипаллиума, сопровождающееся усилением связей с промежуточным и особенно средним мозгом, приводит к тому, что ассоциативная деятельность, регулирующая поведение, осуществляется у земноводных не только продолговатым и средним мозгом, но и полушариями переднего мозга.

Удлиненные полушария спереди имеют общую обонятельную долю, от которой берут начало два обонятельных нерва (рис. 3.171). Позади переднего мозга находится промежуточный мозг. На его крыше располагается эпифиз (железа внутренней секреции). На нижней стороне мозга имеется перекрест зрительных нервов (хиазма). Видно отходящую от дна промежуточного мозга воронку и гипофиз (нижняя мозговая железа).

Средний мозг представлен в виде двух круглых зрительных долей. Сзади зрительных долей лежит слаборазвитый мозжечок. Сразу же за ним расположен продолговатый мозг с ромбовидной ямкой (четвертый желудочек). Продолговатый мозг постепенно переходит в спинной мозг.

У земноводных от головного мозга отходит 10 пар головных нервов. Одиннадцатая пара не развита, а двенадцатая отходит за пределами черепа.

Настоящих спинномозговых нервов у лягушки 10 пар. Три передние принимают участие в образовании плечевого сплетения, иннервирующего передние конечности, а четыре задние пары — в образовании пояснично-крестцового сплетения, иннервирующего задние конечности.

Органы чувств. Органы чувств обеспечивают ориентировку земноводных в воде и на суше.

1. Органы боковой линии. Они есть у всех личинок и у всех взрослых с водным образом жизни. Представлены скоплением чувствительных клеток с подходящими к ним нервами, которые разбросаны по всему телу (более густо на голове). Чувствительные клетки воспринимают температурные, болевые, тактильные ощущения, а также изменение влажности и химического состава окружающей среды.

2. Органы обоняния. У амфибий с каждой стороны головы имеется небольшая наружная ноздря, которая ведет в удлиненный мешок, заканчивающийся внутренней ноздрей (хоаной). Хоаны открываются в передней части крыши ротовой полости. Спереди от хоан слева и справа имеется по мешку, которые открываются в носовую полость. Это так называемый вомероназальный орган (рис. 3.172). В воздушных проходах у лягушки очень мало сенсорных клеток. Однако в

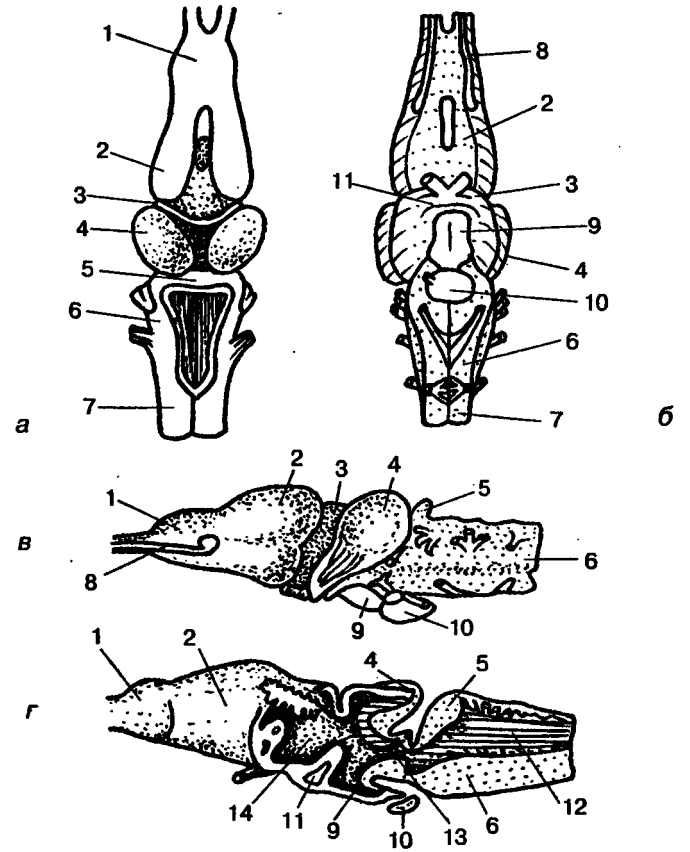


Рис. 3.171. Головной мозг лягушки:
а — сверху; *б* — снизу; *в* — сбоку; *г* — в продольном разрезе:

1 — обонятельная доля; *2* — полушария переднего мозга; *3* — промежуточный мозг; *4* — средний мозг; *5* — мозжечок; *6* — продолговатый мозг; *7* — спинной мозг; *8* — обонятельный нерв; *9* — воронка; *10* — гипофиз; *11* — зрительная хиазма; *12* — четвертый желудочек; *13* — сильвиев водопровод; *14* — третий желудочек

вомероназальном органе они имеются в достаточном количестве. Его функция состоит в получении обонятельной информации о пище.

3. Органы зрения имеют строение, характерное уже для наземного позвоночного. Это выражается преимущественно в выпуклой форме роговицы, в хрусталике

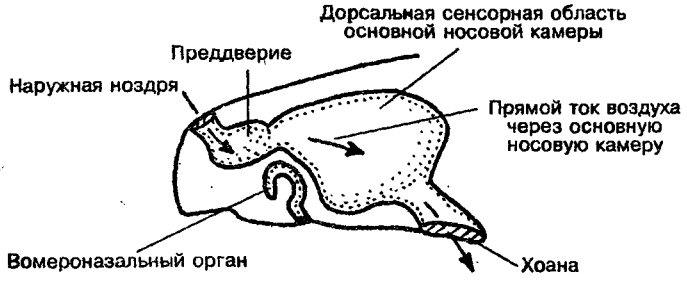


Рис. 3.172. Носовая область лягушки (схема)

имеющем вид двояковыпуклой линзы, и в присутствии подвижных век, защищающих глаза от высыхания. Но аккомодация, как и у рыб, достигается лишь перемещением хрусталика, однако не с помощью серповидного отростка, который отсутствует у земноводных, а как у всех вышестоящих позвоночных, путем сокращения ресничной мышцы. Мышца располагается в кольцевом валике, окружающем хрусталик, и при ее сокращении хрусталик лягушки несколько выдвигается вперед.

4. Орган слуха устроен также по наземному типу. Кроме внутреннего уха он содержит второй отдел — среднее ухо, или барабанную полость, в котором помещается впервые появляющаяся у земноводных слуховая косточка — **стремя**. Барабанная полость соединена с глоточной областью евстахиевой трубой (рис. 3.173).

Пищеварительная система. Начинается ротовой щелью, ведущей в ротоглоточную полость. В этой полости помеща-

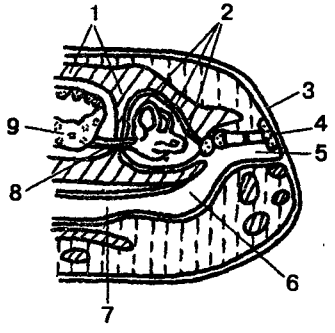


Рис. 3.173. Поперечный разрез через голову лягушки в области уха:

1 — черепная коробка; *2* — полукружные каналы; *3* — барабанная перепонка; *4* — стремя; *5* — полость среднего уха; *6* — евстахиева труба; *7* — глотка; *8* — слуховой нерв; *9* — продолговатый мозг

ется язык. В нее открываются протоки слюнных желез, впервые возникших у амфибий. Однако эти железы служат у лягушек только для смачивания пищевого комка и в химической обработке пищи еще не участвуют.

Ротоглоточная полость переходит в короткий, но широкий пищевод, а последний — в относительно объемистый желудок, имеющий несколько изогнутую форму. Пилорическая часть желудка, сильно изгибаясь, переходит в двенадцатиперстную кишку, представляющую собой начало тонкого кишечника. В петле между желудком и двенадцатиперстной кишкой лежит поджелудочная железа. Тонкая кишка образует много изгибов, петель и плавно переходит в толстую кишку, которая заканчивается хорошо заметной прямой кишкой.

Прямая кишка открывается в клоаку (рис. 3.174). Весь кишечник подвешен к стенкам полости на особых складках брюшины — **брыжейке**.

Печень с желчным пузырем и поджелудочная железа развиты хорошо. Протоки печени вместе с протоком желчного пузыря открываются в двенадцатиперстную кишку. Протоки поджелудочной железы впадают в проток желчного пузыря, поэтому эта железа самостоятельного сообщения с кишечником не имеет.

Бесхвостые земноводные добычу разыскивают, передвигаясь медленными прыжками, или чаще подкарауливают

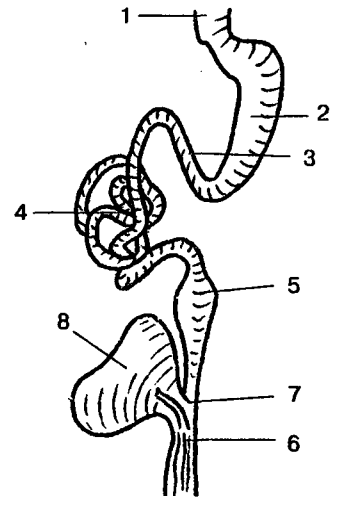


Рис. 3.174. Кишечник лягушки:

1 — пищевод; *2* — желудок; *3* — двенадцатиперстная кишка; *4* — тонкая кишка; *5* — прямая кишка; *6* — клоака; *7* — место впадения кишки в клоаку; *8* — мочевой пузырь



Рис. 3.175. Язык лягушки в действии

Захватывают ее, выбрасывая липкий язык (рис. 3.175), или хватают челюстями, или засовывают добычу в рот пальцами передних лап.

Кровеносная система замкнутая. Два круга кровообращения. Сердце трехкамерное, состоит из двух почти обособленных предсердий и одного желудочка (рис. 3.176). Желудочек отличается от прочих отделов сердца своими толстыми стенками. Оба тонкостенных предсердия сообщаются с желудочком одним общим отверстием. Правое предсердие более объемисто — в него по венам собирается кровь со всего тела, в левое поступает кровь только от легких.

Кроме того, в сердце имеется венозный синус, сообщающийся с правым предсердием, а с правой стороны желудочка отходит артериальный конус. От артериального конуса отходят три пары сосудов, гомологичных жаберным артериям рыб. Каждый сосуд начинается самостоятельным отверстием. Все три сосуда (дуги) левой и соответственно правой стороны идут вначале общим артериальным стволом, окруженным общей оболочкой, а затем разветвляются (рис. 3.177).

Сосуды первой пары (считая от головы), гомологичные сосудам первой пары жаберных артерий рыб, называются сонными артериями. Сонные артерии несут кровь к голове. Эти сосуды отходят от общего артериального ствола в виде общих сонных артерий, каждая из которых почти сразу же распадается на наружную и внутреннюю сонные артерии (рис. 3.178). На месте их разделения лежит сонная «железа», регулирующая давление крови в сонных артериях.

По сосудам второй пары (гомологичным второй паре жаберных артерий рыб) — дугам аорты — кровь направляется к задней части тела. Дуги аорты огибают сердце и сливаются под позвоночником в общий ствол — спинную аорту.

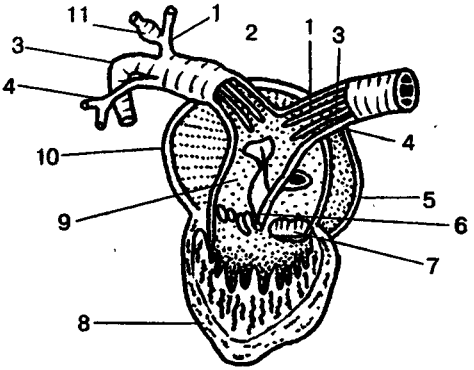


Рис. 3.176. Схема вскрытого сердца лягушки с брюшной стороны:

1 — общая сонная артерия; *2* — общий артериальный ствол; *3* — дуга аорты; *4* — кожно-легочная артерия; *5* — левое предсердие; *6* — спиральный клапан артериального конуса; *7* — клапаны, закрывающие общее отверстие, ведущее из обоих предсердий в желудочек; *8* — желудочек; *9* — артериальный конус; *10* — правое предсердие; *11* — сонная железа

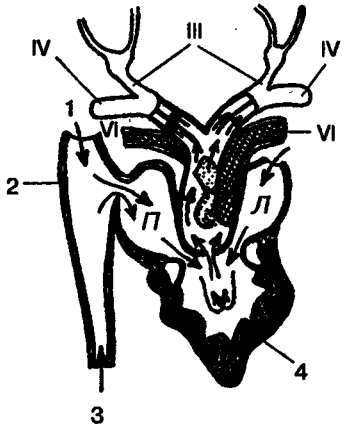


Рис. 3.177. Сердце лягушки:

1 — место впадения передней полой вены; *2* — венозный синус; *3* — задняя полая вена; *4* — стенка желудочка сердца; П — правое предсердие; Л — левое предсердие; III — общие стволы сонных артерий; IV — дуги аорты; VI — кожно-легочные дуги (римские цифры — нумерация артериальных дуг)

От дуг аорты отходят подключичные артерии, несущие кровь к передним конечностям.

По сосудам третьей пары, гомологичным четвертой паре жаберных артерий рыб (сосуды, гомологичные третьей паре жаберных артерий, у лягушки отсутствуют), — легочным артериям — кровь направляется в легкие. От каждой легочной артерии отходит крупная кожная артерия, по которой кровь направляется в кожу для окисления.

От спинной аорты кровь по ряду артерий разносится к внутренним органам и задним конечностям (см. рис. 3.178).

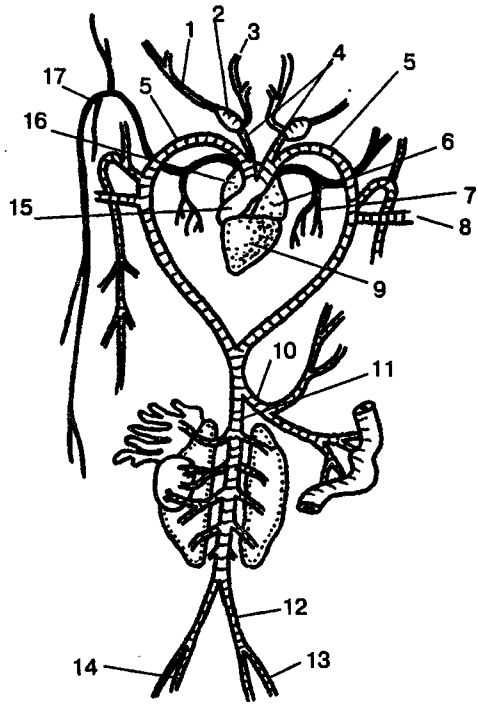


Рис. 3.178. Схема артериальной системы лягушки:

1 — наружная сонная артерия; *2* — сонная «железа»; *3* — внутренняя сонная артерия; *4* — общая сонная артерия; *5* — дуги аорты; *6* — левое предсердие; *7* — легочная артерия; *8* — подключичная артерия; *9* — желудочек; *10* — кишечно-брыжеечная артерия; *11* — спинная аорта; *12* — подвздошная артерия; *13* — бедренная артерия; *14* — седалищная артерия; *15* — артериальный конус; *16* — правое предсердие; *17* — кожная артерия

Венозная кровь от переднего конца тела собирается по двум парам яремных вен. Последняя, сливаясь с кожными венами, уже принявшими в себя подключичные вены, образует две передние полые вены. Эти вены несут в венозный синус смешанную кровь, поскольку по кожным венам от кожи движется обогащенная кислородом артериальная кровь.

От заднего конца тела кровь собирается в заднюю полую вену по подвздошным венам, через воротную систему почек, по подкишечным венам через воротную систему печени, по брюшным венам от задних конечностей (рис. 3.179). По задней полой вене кровь направляется в венозный синус, из которого поступает затем в правое предсердие.

Из легких по легочным венам кровь движется в левое предсердие.

Схематично циркуляцию крови в сердце лягушки можно представить следующим образом. В правое предсердие попадает смешанная кровь, а в левое — артериальная. При одно-

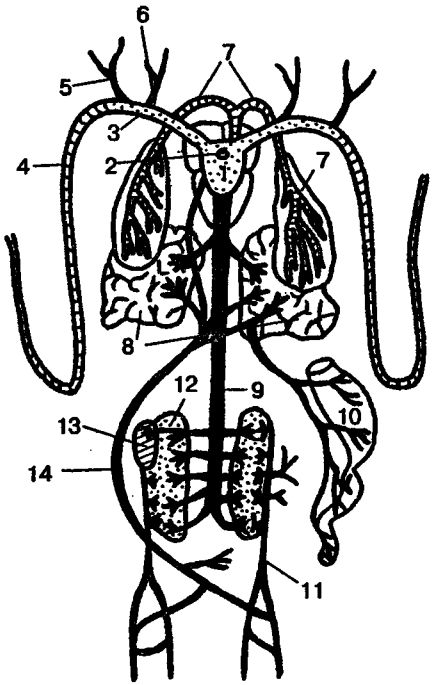


Рис. 3.179. Схема венозной системы лягушки:

1 — венозный синус; *2* — отверстие из венозного синуса в правое предсердие; *3* — правая полая вена; *4* — кожная вена; *5—6* — яремные вены; *7* — легочные вены и легкие; *8* — доли печени; *9* — задняя полая вена; *10* — часть желудочно-кишечного канала; *11* — подвздошная вена (левая); *12* — правая почка; *13* — правый семенник; *14* — брюшная вена. Черный цвет — венозная кровь; пунктир — смешанная кровь; штриховка — артериальная кровь

временном сокращении предсердий кровь поступает в желудочек, где ее перемешиванию мешают выросты его стенок: в правой части желудочка кровь более венозная, а в левой — артериальная. 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 артериального конуса сдвигается, открывая отверстие дуг аорты, в которые устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка. Когда желудочек полностью сократится, в конус попадает наиболее артериальная кровь из левой половины желудочка. Она не может пройти легочно-кожные артерии и дуги аорты, так как они уже заполнены кровью. Под давлением крови максимально сдвигается спиральный клапан, открываются устья сонных артерий, и артериальная кровь направляется в голову.

У личинок земноводных один круг кровообращения, их кровеносная система подобна кровеносной системе рыб.

У земноводных появляется новый орган кровообращения — красный костный мозг трубчатых костей. Эритроциты крупные. Ядерные. Лейкоциты неодинаковы по внешнему виду. Есть лимфоциты.

Лимфатическая система. У лягушки, как и у всех земноводных, кроме лимфатических мешков, располагающихся под кожей, имеются лимфатические сосуды и сердце. Одна пара лимфатических сердец помещается около третьего позвонка, другая — вблизи клоачного отверстия. Селезенка, имеющая вид небольшого круглого тела красного цвета, располагается на брюшине вблизи начала прямой кишки.

Дыхательная система. У взрослой лягушки органами дыхания являются легкие и кожа. Дыхательные пути в связи с отсутствием шейного отдела очень коротки. Они представлены носовой и ротоглоточной полостями, а также гортанью. Гортань открывается непосредственно в легкие двумя отверстиями.

У амфибий вследствие редукции ребер легкие наполняются посредством заглатывания воздуха — по принципу нагнетательного насоса. Роль насоса выполняет ротоглоточная полость (рис. 3.180).

Выделительная система. Представлена у амфибий, так же как и рыб, первичными, или туловищными, почками (ме-

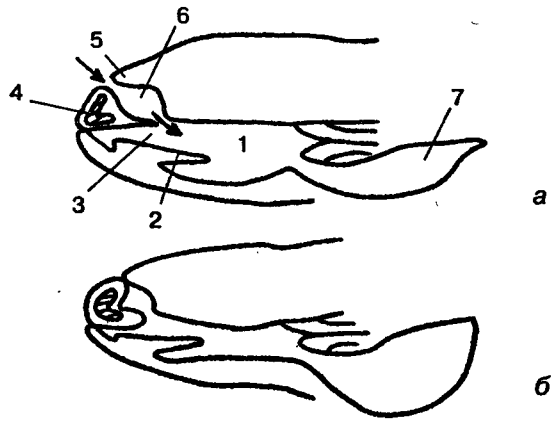


Рис. 3.180. Механизм дыхания лягушки:

а — первый этап: дно ротовой полости (*1*) опущено, объем ее стал больше, т. е. воздух в ней разделился, благодаря чему в нее через ноздри устремился атмосферный воздух: *1* — ротовая полость; *2* — язык; *3* — хоана (внутренняя ноздря); *4* — межчелюстная кость; *5* — наружная ноздря; *6* — носовая полость; *7* — легкое в спавшемся состоянии; *б* — второй этап: вследствие поднятия дна ротовой полости, воздух устремляется в легкое, так как рот остается закрытым, а путь через ноздри прегражден особым клапаном

з о н е ф р о с). Это удлиненные компактные тела красновато-коричневого цвета, лежащие по бокам позвоночника. От каждой почки тянется к клоаке тонкий в о л ь ф о в к а н а л. У самок лягушек вольфов канал служит лишь выделительным протоком, или мочеточником, а у самцов он одновременно выполняет функцию и полового протока, или семяпровода. В клоаку вольфовы каналы открываются самостоятельными отверстиями. Также отдельно открывается в клоаку и мочевой пузырь. Моча поступает вначале в клоаку, а из нее в мочевой пузырь. После наполнения последнего через то же отверстие моча выводится снова в клоаку, а затем наружу (рис. 3.181).

На брюшной поверхности почек расположены н а д п о ч е ч н и к и, которые являются важными железами внутренней секреции.

Половая система. У самцов органы размножения представлены парой округлых беловатых семенников, прилегающих к брюшной поверхности почек (рис. 3.182). От семенников к почкам тянутся тонкие семявыводящие канальцы. Половые продукты у семенника направляются

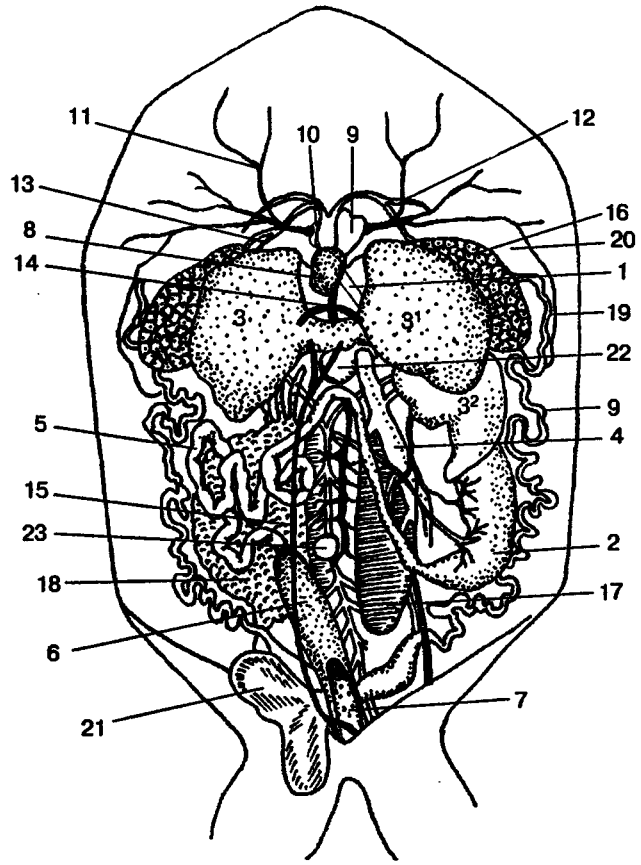


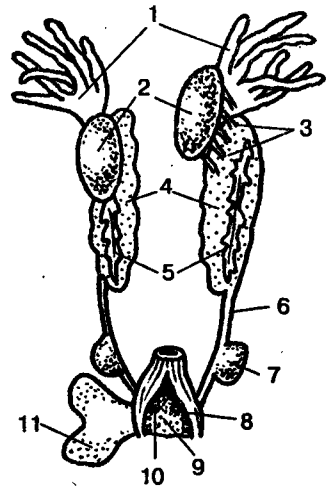
Рис. 3.181. Анатомия самки лягушки:

1 — пищевод; *2* — желудок; *3, 3¹, 3²* — доли печени; *4* — поджелудочная железа; *5* — тонкая кишка; *6* — прямая кишка; *7* — клоака; *8* — желудочек сердца; *9* — левое предсердие; *10* — правое предсердие; *11* — сонная артерия (правая); *12* — корень аорты (левый); *13* — легочная артерия (левая); *14* — нижняя полая вена (задняя); *15* — брюшная вена; *16* — легкие; *17* — левая почка (задний ее конец); *18* — правый яичник; *19* — левый яйцевод; *20* — устье (воронка) левого яйцевода; *21* — мочевой пузырь; *22* — желчный пузырь; *23* — селезенка

через эти канальцы в тела почек, далее в уже известные вольфовы каналы и по ним в клоаку. Перед впадением в клоаку вольфовы каналы образуют небольшое расширение — семенные пузырьки, служащие для временного депонирования спермы.

Рис. 3.182. Мочеполовые органы самца лягушки:

1 — жировое тело; *2* — семенник; *3* — семявыносящие канальцы; *4* — почка; *5* — надпочечник; *6* — вольфов канал (мочеточник и семяпровод); *7* — семенной пузырек; *8* — мочеполовое отверстие; *9* — вскрытая полость клоаки; *10* — отверстие мочевого пузыря; *11* — мочевой пузырь



Органы размножения самок представлены парными яичниками, имеющими зернистое строение (рис. 3.183). Сверху над ними расположены жировые тела. В этих телах накапливаются питательные вещества, обеспечивающие формирование половых продуктов во время зимней спячки. В боковых частях полости тела расположены сильно извитые светлые яйцеводы, или мюллеровы каналы. Каждый яйцевод воронкой, расположенной в области сердца, близ легких, открывается в полость тела; нижняя маточная часть яйцеводов резко расширена и открывается в клоаку. Созревшие яйца через разрыв стенок яичника выпадают в полость тела, затем захватываются воронками яйцеводов и по ним перемещаются в клоаку.

Вольфовы каналы у самок выполняют только функции мочеточников.

У бесхвостых земноводных оплодотворение наружное. Выметываемые самками икринки сразу же орошаются семенной жидкостью.

Наружные половые признаки:

1) у самцов внутренний палец передних ног имеет у основания по большому бугру, который достигает особенного развития ко времени размножения и помогает самцам держаться за самок при оплодотворении икры (рис. 3.184);

2) у самцов имеются голосовые мешки, или резонаторы, необходимые для усиления звука при квакании, а самки «немые»;

3) самцы обычно меньше самок.

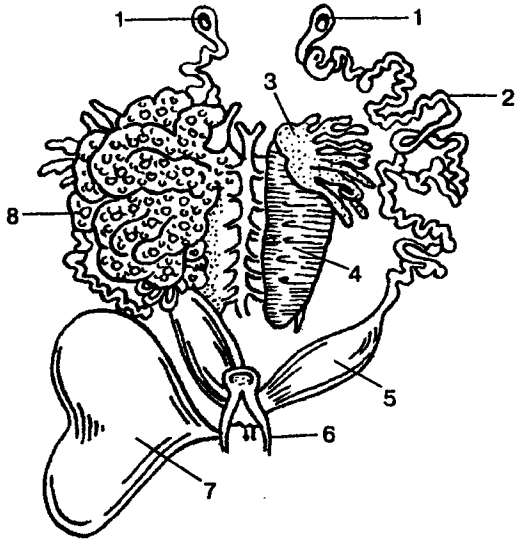


Рис. 3.183. Мочеполовые органы самки лягушки:

1 — воронка яйцевода; *2* — яйцевод; *3* — жировое тело; *4* — почка; *5* — маточный отдел яйцевода; *6* — клоака; *7* — мочевой пузырь; *8* — правый яичник

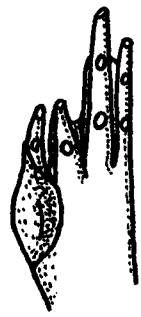


Рис. 3.184. Передняя лапка самца лягушки; слева видна половая бородавка

Развитие земноводных сопровождается метаморфозом, выражающимся в том, что из яйца выходит не молодая лягушка, а резко отличающаяся от нее личинка — головастик (рис. 3.185).

Только что вылупившийся головастик имеет длинный хвост, окруженный хорошо развитой плавательной перепонкой, по бокам головы у него сидят две-три пары наружных перистых жабр, парные конечности отсутствуют; имеются органы боковой линии, функционирующей почкой является пронефрос (предпочка). Вскоре наружные жабры исчезают, а взамен их развиваются три пары жаберных щелей с их жаберными лепесточками. В это время головастик имеет значительное сходство с рыбой не только своим внешним видом, но и внутренним строением: сердце его содержит только одно предсердие, один желудочек, у него существует только один круг кровообращения. Затем путем выпячивания из брюшной стенки пищевода развива-

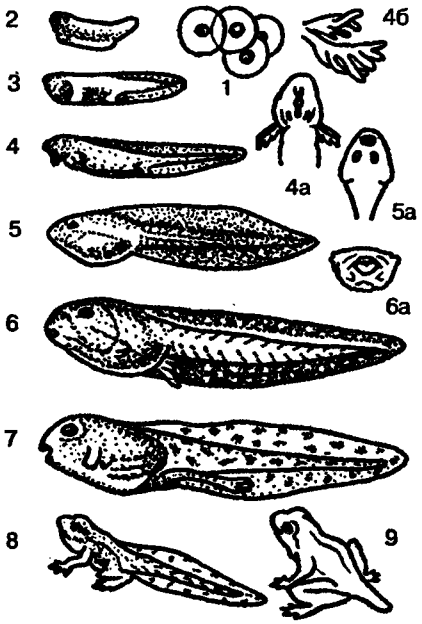


Рис. 3.185. Развитие остромордой лягушки:

1 — икринки; *2* — личинки в момент вылупления; *3*, *4* — увеличение наружных жабр и развитие плавниковой складки; *4а* — тот же головастик снизу (видна присоска); *4б* — строение наружной жабры; *5* — развитие жаберной крышки, прикрывшей наружные жабры; *5а* — тот же головастик снизу, виден прорезавшийся рот; *6* — появление конечностей; *6а* — ротовой аппарат головастика; *7* — полностью сформированные конечности; *8* — прорыв наружу передних конечностей; *9* — стадия выхода на сушу

ются парные легкие. На этой стадии развития артериальная система головастика чрезвычайно похожа на артериальную систему кистеперых и двоякодышащих рыб, и все отличие сводится к тому, что благодаря отсутствию четвертой жабры четвертая приносящая жаберная артерия без перерыва переходит в легочную артерию. Еще позже жабры редуцируются. Впереди жаберных щелей с каждой стороны образуется складка кожи, которая, постепенно разрастаясь назад, затягивает эти щели, головастик переходит всецело на легочное дыхание и начинает всплывать на поверхность, чтобы заглатывать ртом воздух. На дальнейших стадиях развития у головастика формируются парные конечности — сперва передние, потом задние. Однако передние находятся дольше скрытыми под кожей, так что наружу появляются сначала задние. Хвост и кишечник начинают укорачиваться, появляется мезонефрос, и личинка постепенно переходит от растительной пищи к животной и превращается в молодую лягушку, отличающуюся от взрослой только меньшими размерами.

Метаморфоз головастика в лягушку представляет огромный теоретический интерес, так как не только доказывает, что земноводные произошли от рыбообразных существ, но дает возможность в подробностях восстановить эволюцию отдельных систем органов, в частности систем кровообращения и дыхания, при переходе водных животных в наземные.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ (REPTILIA)

Основные признаки пресмыкающихся

1. Сухая кожа пресмыкающихся почти лишена желез. Наружные слои эпидермиса ороговевают. В коже образуются роговые чешуи и щитки.

2. Оплодотворение только внутреннее.

3. Личиночная стадия отсутствует. Вылупившееся из яйца молодое животное отличается от взрослых только размерами.

4. Эмбриональное развитие связано с образованием особых эмбриональных оболочек (**амниона, серозы, аллантоиса**), что позволило пресмыкающимся развиваться на суше, преодолев характерную для земноводных зависимость от воды.

5. Кровеносная система замкнутая. Сердце трехкамерное. Большой и малый круги кровообращения полностью не разделены, но степень их разобщения выше, чем у земноводных. Сохраняются две дуги аорты. В желудочке развивается неполная перегородка (у крокодилов сердце четырехкамерное).

6. Дыхание только легочное, реберного типа.

7. Почки у рептилий тазовые (вторичные или метанефрос) с отдельными мочеточниками.

8. Скелет полностью окостеневает. Первых два шейных позвонка (атлас и эпистрофей) обеспечивают высокую подвижность головы. Прикрепление поясов конечностей к осевому скелету обеспечило значительную подвижность тела. Массивный костистый череп сочленяется с позвоночником одним мыщелком.

9. Увеличение объема головного мозга происходит за счет увеличения полушарий и мозжечка.

10. Температура тела непостоянна и в значительной степени зависит от температуры окружающей среды.

Современные типы рептилий можно подразделить на четыре подкласса.

Подкласс 1. Первоящеры (Prosauria). Единственный ныне живущий представитель *гаттерия* (Sphenodon punctatus) из Новой Зеландии (рис. 3.186).

Подкласс 2. Чешуйчатые (Squamata). Объединяет разнообразных рептилий в три отряда.

Отряд 1. Ящерицы (Lacertilia) — наиболее многочисленная группа современных пресмыкающихся: *игуаны, вараны, гекконы, агамы* (рис. 3.187).

Отряд 2. Хамелеоны (Chameleontes) — специализированная группа животных, ведущая древесный образ жизни (см. рис. 3.187).

Отряд 3. Змеи (Ophidia) — безногие рептилии, приспособившиеся к передвижению в густом растительном покрове, кронах деревьев и кустарников.

Подкласс 3. Крокодилы (Crocodilia) — крупные животные с ящерообразным телом — *кайманы, гавиалы, аллигаторы* (см. рис. 3.187).

Подкласс 4. Черепахи (Chelonia, или Testudines) имеют панцирь, окружающий тело животного сверху, с боков и снизу (рис. 3.188). Он состоит из спинного (карапакс) и брюшного (пластрон) щитов, соединенных сухожильной связкой, либо костной перемычкой.

Детали строения прыткой ящерицы (Lacerta agilis)

Ящерица несколько похожа на тритона или саламандру, но тело у нее расчленено на отделы (голова, туловище, хвост) в большей мере, чем у амфибий. Заостренная и слегка сплющенная сверху голова отделяется от туловища



Рис. 3.186. Гаттерия

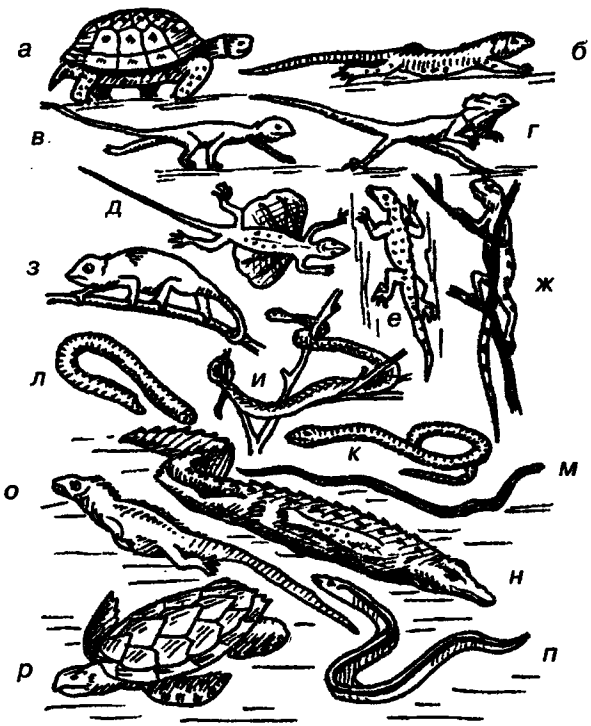


Рис. 3.187. Пресмыкающиеся:

а — степная черепаха; *б* — прыткая ящерица; *в* — степная агама; *г* — плащеносная ящерица; *д* — летучий дракон; *е* — каспийский геккон; *ж* — степная агама; *з* — хамелеон; *и* — африканский бумсланг; *к* — ящерица желтопузик; *л* — амфисбена; *м* — стрела-змея; *н* — миссисипский аллигатор; *о* — морская игуана; *п* — морская змея; *р* — морская черепаха бисса

короткой шеей. Туловище постепенно переходит в длинный хвост, сильно суживающийся к концу. Конечности ящериц обеспечивают более вертикальное положение животного по сравнению с амфибиями. Пальцы вооружены острыми роговыми когтями. Благодаря гибкости позвоночника и развитию мышечной системы, туловище ящерицы весьма подвижно. Кожа сухая. По внутреннему краю ребер лежит ря отверстий — б е д р е н н ы е п о р ы, значение которых до сих пор неясно.

Все тело ящерицы покрыто роговыми чешуйками и щитками различной величины и формы. На шее они образуют горловую складку. Брюхо покрыто крупными щитками.

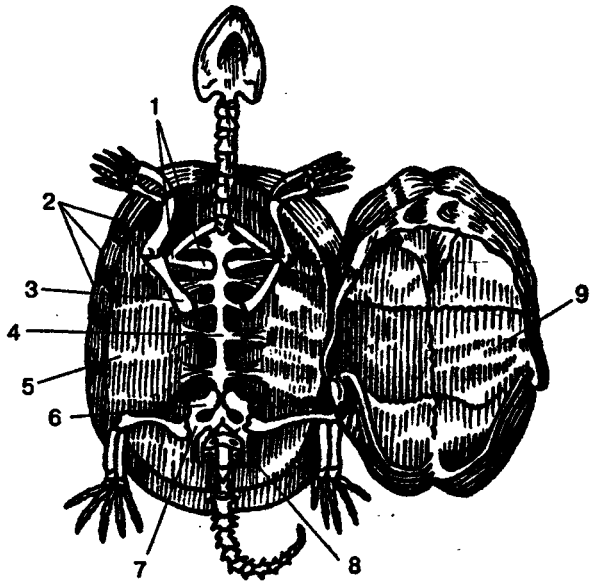


Рис. 3.188. Скелет черепахи (брюшной щит отделен и откинут вправо):

1 — лопатка; *2* — краевые пластинки карапакса (спинного щита); *3* — коракоид; *4* — туловищный отдел позвоночного столба; *5* — реберные пластинки; *6* — лобковая кость; *7* — седалищная кость; *8* — подвздошная кость; *9* — брюшной щит пластрон

На передней части головы находится большой рот, по бокам сидят глаза с нижними и верхними веками и с мигательными перепонками, помещающимися в переднем углу глаза. Наружные ноздри, открывающиеся по бокам конца морды, ведут в ротовую полость через внутренние ноздри — хоаны.

Слуховые отверстия, затянутые барабанной перепонкой, четко вырисовываются на фоне рогового покрова в самой задней части головы с боков. Имеется зачаток наружного уха в виде кожистого бортика, окаймляющего ушные отверстия.

Челюсти (верхние и нижние) снабжены мелкими зубами. Зубы сидят также на крыловидных костях. Они однородные по форме и строению.

На дне ротовой полости лежит плотный, раздвоенный на конце язык. За основанием языка располагается вход в гортань.

Обращает на себя внимание отверстие в околозатылочной области, где в центре межтеменного щитка просвечивается рудиментарный теменной глаз — орган древнего происхождения, способный воспринимать световые раздражения.

На конце туловища (в начале хвоста) находится поперечное клоакальное отверстие. Самцы пресмыкающихся (за исключением гаттерии) имеют копулятивные органы, являющиеся выростами задней стенки клоаки.

Покров. Кожа состоит из двух слоев: эпидермиса и дермы (кориум) (рис. 3.189). У рептилий в результате утолщения и отвердения ороговевшего эпидермиса образуются роговые чешуи или щитки как производные кожи. У ящериц чешуйки обычно перекрываются наподобие черепицы. Роговая чешуя рептилий закладывается в процессе онтогенеза как выпячивание эпидермиса, содержащее мезодермальный сосочек. Широкая верхняя поверхность этого выпячивания превращается в сильно ороговевшую чешуйку.

У рептилий примитивные слизистые клетки исчезли. В плотной сухой коже имеются только разного рода пахучие железы, используемые во внутривидовых взаимоотношениях между особями.

В дерме пресмыкающихся встречаются часто особые клетки — хроматофоры, лежащие в наружной части слоя. Они имеют звездчатую форму и многочисленные длинные отростки. В хроматофорах секретируются различные вещества: меланин — темно-коричневый пигмент; каротиноиды — пигмент от красного до желтого; гуанин — вещество, которое способно отражать свет и изменять эффект, создаваемый пигментом.

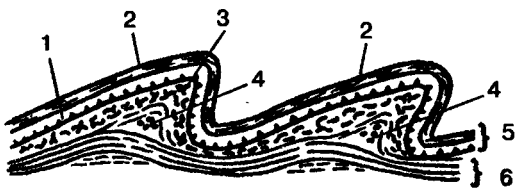


Рис. 3.189. Продольный разрез кожи ящерицы:

1 — мальпигиев слой; *2* — роговой слой; *3* — пигментные клетки; *4* — кожные окостенения; *5* — эпидермис; *6* — дерма

Скелет. Осевой скелет разделяется на четыре отдела: шейный, туловищный (пояснично-грудной), крестцовый и хвостовой. Шейный отдел представлен восемью позвонками, два передних из которых (атлант, эпистрофия) образуют сустав. Три последних шейных позвонка несут по паре хорошо развитых шейных ребер, не доходящих до грудины.

Туловищный отдел у ящерицы содержит 22 позвонка, снабженных ребрами. Первые пять позвонков длинные и прикрепляются к грудине, образуя грудную клетку.

Крестцовых позвонков два. Они несут широкие поперечные отростки, к которым причленяется таз. Хвостовые позвонки очень многочисленные (несколько десятков). Они постепенно уменьшаются в размерах, утрачивают отростки и превращаются в небольшие палочковидные косточки.

Каждый позвонок состоит из невральной дуги, имеющей отростки (поперечный, остистый), и тела. Тело позвонков функционально заменяет хорду.

Череп у пресмыкающихся почти полностью окостеневает и по сравнению с черепом земноводных состоит из большего количества костей. Череп ящерицы имеет узкое основание и тонкую межглазничную перегородку. Состоит череп из двух отделов — мозгового и висцерального.

Пояс передних конечностей у ящерицы состоит из плоских коракоидов, которые с одной стороны причленяются к лопаткам, а с другой — к грудине (рис. 3.190).

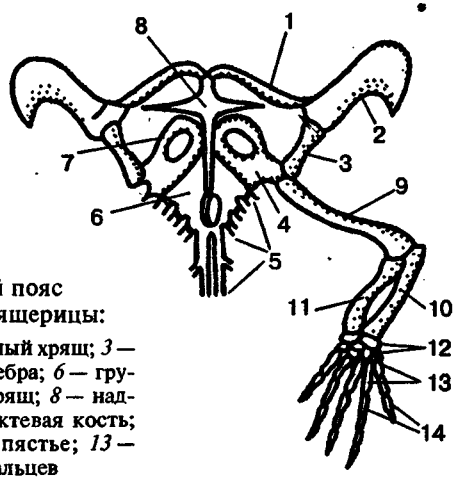


Рис. 3.190. Плечевой пояс и передняя конечность ящерицы:

1 — ключица; *2* — надлопаточный хрящ; *3* — лопатка; *4* — коракоид; *5* — ребра; *6* — грудина; *7* — прокоракоидный хрящ; *8* — надгрудник; *9* — плечо; *10* — локтевая кость; *11* — лучевая кость; *12* — запястье; *13* — пясть; *14* — фаланги пальцев

Снизу к грудине прилегает покровная кость крестообразной формы — надгрудник, или надключица. Впереди от надключицы расположена изогнутая кость — ключица. Одним концом она упирается в место сочленения надлопатки и лопатки, а другим соединяется с одноименной костью другой стороны. В отличие от земноводных у ящерицы ключицы лежат отдельно от прокоракоидов.

Тазовый пояс у ящерицы хорошо развит, обе половины его соединяются посредством хрящевой прослойки, и каждая состоит из трех костей: седалищной, лобковой и подвздошной (рис. 3.191). Удлиненные подвздошные кости идут параллельно позвоночнику и спереди прикрепляются к поперечным отросткам двух крестцовых позвонков.

Передняя конечность рептилий состоит из плеча, предплечья и кисти. Задняя — из бедра, голени и стопы. Фаланги передних и задних конечностей снабжены когтями.

Мышечная система. Характеризуется следующими особенностями:

а) мускулатура метамерного строения сохранилась лишь в брюшной стенке и в соединении рядом расположенных позвонков;

б) развивается мощная жевательная мускулатура, шейная мускулатура, мускулатура брюшного пресса, а также сгибателей и разгибателей;

в) появляются характерные для амниот межреберные мышцы, играющие важную роль при акте дыхания;

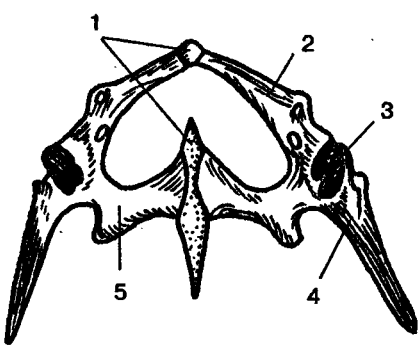


Рис. 3.191. Тазовый пояс ящерицы:

1 — симфиз; *2* — лобковая кость; *3* — суставная впадина для головки бедра; *4* — подвздошная кость; *5* — седалищная кость

г) появляется подкожная мускулатура, изменяющая положение роговых чешуй.

Полость тела — целом. У большинства рептилий в связи с исчезновением функционирующих жабр и появлением шеи заметно изменилось относительное положение перикардиальной полости. Ее вытолкнуло назад, на дно грудной клетки, где она лежит, прикрытая снаружи грудиной, под скошенным передним концом главной полости тела. Над ней в паре целомических карманов лежат легкие. Легкие поддерживаются брыжейкой, образующей легочные складки. Складки опускаются вниз до соединения с верхней поверхностью печени справа и слева. Между перикардиальной полостью и главным целомом образуется поперечная перегородка, а между легкими — плевроперикардиальная перепонка. У рептилий, так же как и у амфибий, легочные карманы, вмещающие легкие, все еще являются частью общей полости тела.

Нервная система. Головной мозг делится на пять отделов: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый (рис. 3.192).

Передний мозг представлен большими полушариями с отходящими от него обонятельными долями. Поверхность полушарий совершенно гладкая. Спереди она уже, чем сзади. В мозговом слое полушарий различают первичный свод (архипаллиум), занимающий большую часть крыши полушарий, а также зачаток неопаллиума. Основную же массу дна переднего мозга составляют полосатые тела.

Промежуточный мозг. Спереди прикрыт передним, а сзади средним мозгом. В его крыше расположены эпифиз и теменной орган, который служит регистрирующим рецептором сезонных изменений светового режима (рис. 3.193). Уплотненный и прозрачный передний отдел теменного органа напоминает хрусталик глаза, а его бокаловидная часть снабжена пигментными и чувствующими клетками. На нижней стороне промежуточного мозга имеется воронка, к которой прилегает округлое тельце — гипофиз. На дне заметны зрительные нервы и их перекрест (хиазма).

В состав среднего мозга входят два крупных передних холма — зрительные доли и небольшие задние холмы. При рассматривании среднего мозга сбоку хорошо заметен изгиб головного мозга, характерный для всех амниот.

Мозжечок развивается в виде полукруглой складки, которая прикрывает переднюю часть продолговатого мозга.

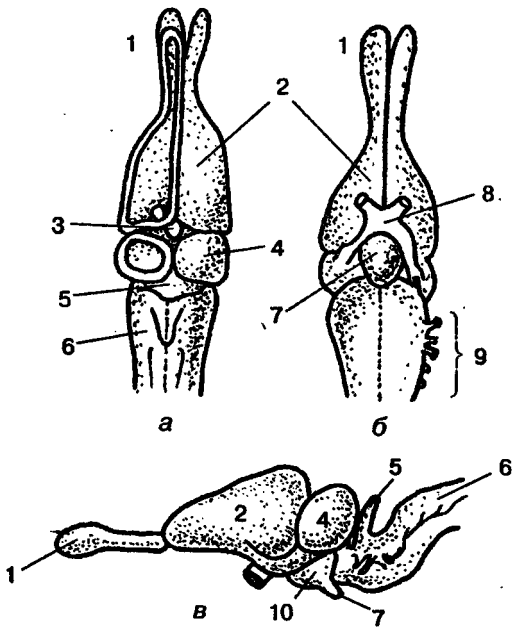


Рис. 3.192. Головной мозг ящерицы:
а **— сверху;** ***б*** **— снизу;** ***в*** **— сбоку:**

1 — обонятельные доли; *2* — полушария переднего мозга; *3* — эпифиз; *4* — средний мозг; *5* — мозжечок; *6* — продолговатый мозг; *7* — гипофиз; *8* — хиазма; *9* — черепные нервы; *10* — воронка

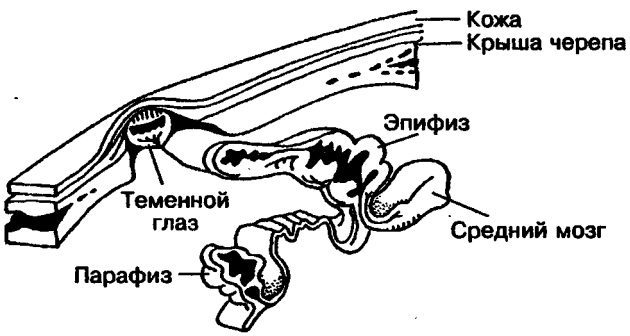


Рис. 3.193. Теменной глаз и смежные с ним структуры у ящерицы

В отличие от амфибий мозжечок пресмыкающихся крупный, что отвечает большей сложности и интенсивности их движений.

Продолговатый мозг образует второй изгиб в вертикальной плоскости, также характерный для всех амниот. Он имеет значение центра автоматической (безусловно-рефлекторной) двигательной активности и основных вегетативных функций (дыхания, кровообращения, пищеварения и др.).

От головного мозга отходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Десять пар начинаются от продолговатого мозга; 11-я пара обособляется от 10-го нерва, а 12-я пара отходит от мозга в пределах черепа.

От спинного мозга отходят сегментальные спинномозговые нервы, образуя типичное плечевое и тазовое сплетение.

Органы чувств. Усложнение движений и развитие общений между животными у пресмыкающихся связано с прогрессивным развитием органов чувств. К ним относятся следующие основные органы.

1. Орган вкуса — вкусовые луковицы. Располагаются преимущественно в глотке.

2. Орган тепловой чувствительности находится на лицевой ямке между глазом и носом с каждой стороны головы. Особенно развит у змей.

3. Орган обоняния представлен хоанами, выстланными чувствительным эпителием и вомероназальным органом. Последний имеет вид мешочков, независимо открывающихся в ротовую полость. Интересен способ использования вомероназального органа: раздвоенный кончик языка периодически стремительно высовывается изо рта наружу, и собранные языком химические вещества попадают в слизь чувствительного эпителия.

4. Орган слуха. Звуки, которые рептилиям надо услышать, являются относительно слабыми воздушными волнами, поэтому дальнейшему развитию подвергается среднее и наружное ухо. Это выражается в больших размерах улитки и появлении во внутреннем ухе круглого окна. Благодаря этому перилимфа приобретает большую подвижность, что ведет к лучшей передаче ею звуковых колебаний. Орган слуха содержит внутреннее и среднее ухо, снабженное барабанной перепонкой, слуховой косточкой — стременем — и евстахиевой трубой (рис. 3.194).

5. Орган зрения отличается от органа зрения лягушки: 1) присутствием в склере кольца из тонких костных пластинок; 2) наличием гребешка — выроста, который отходит от

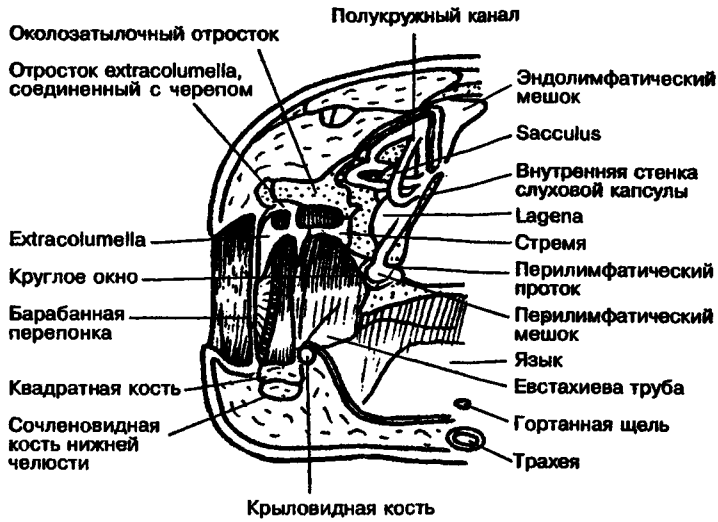


Рис. 3.194. Левая сторона головы ящерицы. Вид снизу. Показан орган слуха

задней стенки глазного яблока и вдается в стекловидное тело; 3) развитием в ресничном теле поперечно-полосатой мускулатуры. При аккомодации эта мускулатура не только несколько перемещает хрусталик, но и изменяет его форму (двойная аккомодация или наводка глаза на резкость).

Пищеварительная система. Строение пищеварительной системы пресмыкающихся находится в прямой связи с большим разнообразием пищи и способом ее добывания.

Ротовая полость хорошо обособлена от глотки и частично отделена от носоглоточного хода развивающимся вторичным костным небом. Зубы конические, одинаковые, прочно прирастающие к челюстям и крыловидным костям. Язык свободный, впереди мускулистый, подвижный, к концу утончается и расщепляется на две половины. Протоки слюнных желез выводят в ротовую полость секрет, содержащий ферменты (амилазу и др.).

Короткая глотка переходит в узкий пищевод. Желудок характеризуется толстыми мышечными стенками. Прикреплен складкой брюшины к спинной стороне полости.

От желудка отходит кишечник, который отчетливо подразделен на тонкую и толстую кишку, причем на границе

тонкой и толстой кишок отходит зачаточная слепая кишка. Заканчивается кишечник клоакой.

Крупная печень разделена на правую и левую лопасти. На ее внутренней стороне можно найти овальный желчный пузырь, проток которого открывается в двенадцатиперстную кишку примерно в том же месте, где и проток поджелудочной железы.

Кровеносная система замкнутая. Два круга кровообращения. Сердце ящерицы трехкамерное, состоит из двух предсердий и конического мускулистого, с неполной перегородкой желудочка (рис. 3.195). Тонкостенные предсердия сообщаются с желудочком через двураздельное отверстие. От правой части желудочка, содержащей венозную кровь, отходит легочная артерия, от середины желудочка, где кровь смешанная, — левая дуга аорты, из левой части желудочка, содержащей артериальную кровь, — правая дуга аорты. Внешне кажется, что все эти сосуды представляют собой один артериальный ствол, в действительности же каждый из них отходит самостоятельно, и срастаются своими наружными стенками они лишь за пределами сердца (рис. 3.196). Правая и левая дуги аорты обходят пищевод и, сходясь на спинной стороне тела, образуют спинную аорту, идущую назад вдоль позвоночника. В спинной аорте смешанная кровь с преобладанием артериальной.

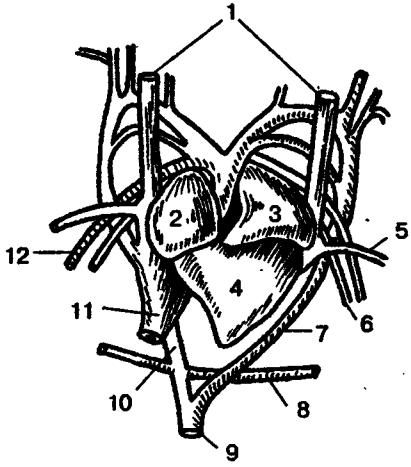


Рис. 3.195. Сердце ящерицы с примыкающими сосудами (вид с брюшной стороны):

1 — яремные вены; *2* — правое предсердие; *3* — левое предсердие; *4* — желудочек; *5* — подключичная вена (левая); *6* — легочная вена (левая); *7* — левая дуга аорты; *8* — подключичная артерия (левая); *9* — слияние корней аорты; *10* — правая дуга аорты; *11* — задняя полая вена; *12* — легочная артерия (правая)

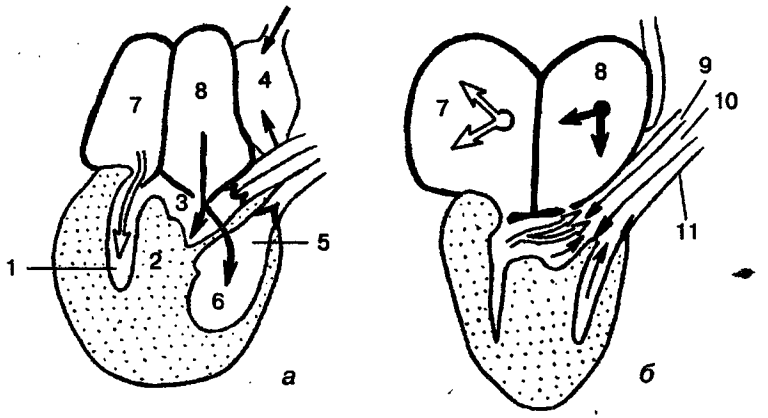


Рис. 3.196. Схема циркуляции крови сердца ящерицы:
а — сердце в момент сокращения (систолы) предсердий и расслабления (диастолы) желудочков; *б* — сердце в момент диастолы и систолы желудочка. Белыми стрелками показаны потоки артериальной крови, черными стрелками — потоки венозной:

1 — артериальная полость желудочка; *2* — неполная перегородка желудочка; *3* — венозная полость желудочка; *4* — венозная пазуха; *5* — мышечный гребень; *6* — легочная полость желудочка; *7* — левое предсердие; *8* — правое предсердие; *9* — правая дуга аорты; *10* — левая дуга аорты; *11* — легочная артерия

Ветвление основных кровеносных сосудов следующее (рис. 3.197). От правой дуги аорты отходят: сонные артерии к голове, правая и левая подключичные артерии к передним конечностям. От начального отрезка спинной аорты отходит кишечно-брыжеечная артерия, питающая кровью желудок, селезенку, поджелудочную железу, тонкую и толстую кишку. Затем спинная аорта дает ветви, идущие к почкам, половой системе, задним конечностям и заканчивается хвостовой артерией (рис. 3.198).

Венозная кровь собирается в хвостовую вену, которая делится на две тазовые вены. Последние, приняв в себя вены от задних конечностей, отделив пару воротных вен почек, соединяются в брюшную вену. Брюшная вена впадает в печень, где образуется воротная система печени. В печень кровь также поступает и по воротной вене печени, идущей от кишечника.

Выходящая из печени печеночная вена вместе с почечной веной образует задний конец задней

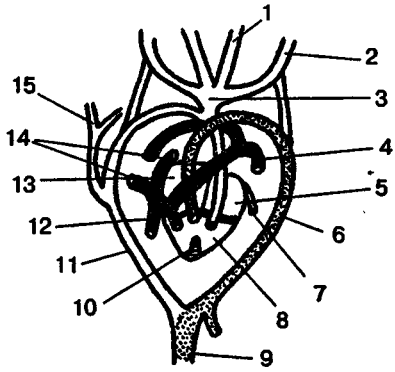


Рис. 3.197. Сердце и основные кровеносные сосуды ящерицы (схема):

1 — левая внутренняя сонная артерия; *2* — левая наружная сонная артерия; *3* — общий ствол сонных артерий; *4* — легочная артерия; *5* — левое предсердие; *6* — левая дуга аорты; *7* — легочная вена; *8* — желудочек; *9* — спинная артерия; *10* — неполная перегородка в желудочке; *11* — правая дуга аорты; *12* — задняя полая вена; *13* — правое предсердие; *14* — яремная вена; *15* — подключичная артерия. Светлые сосуды — с артериальной кровью, помеченные точками — со смешанной кровью и черные — с венозной кровью

полой вены, которая впадает в венозную пазуху и далее в сердце.

От головы кровь собирается в парные яремные вены, которые, соединяясь с подключичными, образуют правую и левую передние полые вены, также изливающие кровь в венозный синус.

У рептилий клеточные, или форменные, элементы в крови представлены ядерными эритроцитами, всеми типами лейкоцитов и тромбоцитов.

Дыхательная система. Легкие пресмыкающихся сохраняют мешкообразное строение, но их внутренняя структура много сложнее, чем у земноводных. Внутренние стенки легочных мешков имеют складчатое ячеистое строение, напоминающее пчелиные соты, что значительно увеличивает дыхательную поверхность.

Пресмыкающиеся в отличие от земноводных не нагнетают воздух ртом, для них характерно дыхание всасывающего типа. Ящерицы вдыхают и выдыхают воздух через ноздри путем расширения и сужения грудной клетки. Акт дыхания осуществляется с помощью межреберной и брюшной мускулатуры.

Выделительная система. У рептилий туловищная почка заменяется тазовой, или вторичной, почкой (ме-

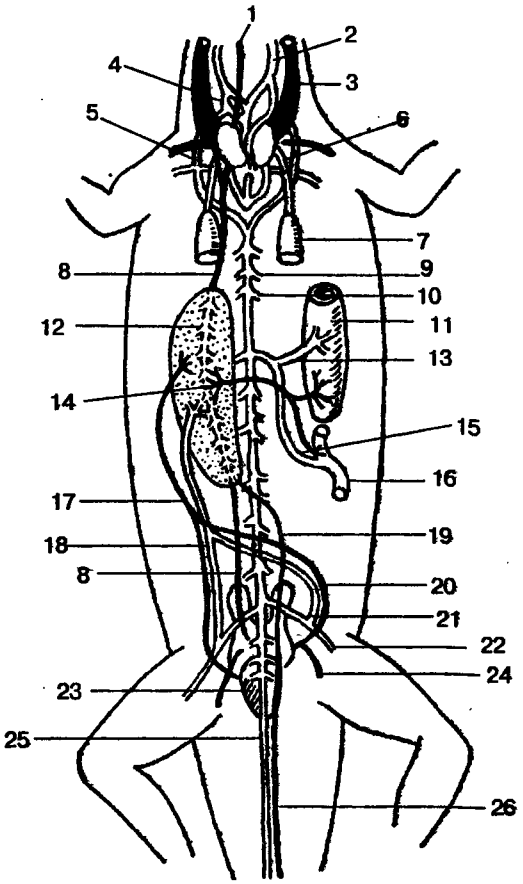


Рис. 3.198. Схема кровеносной системы ящерицы:

1 — головная вена; *2* — сонная артерия; *3* — яремная вена; *4* — сонный проток; *5* — правая дуга аорты; *6* — легочная артерия; *7* — легкое; *8* — задняя полая вена; *9* — спинная аорта; *10* — межпозвоночная артерия; *11* — часть желудка; *12* — печень; *13* — кишечная артерия; *14* — воротная вена печени; *15* — кишечно-брыжеечная артерия; *16* — тонкая кишка; *17* — брюшная вена; *18* — брюшная аорта; *19* — почечная вена; *20* — левая тазовая вена; *21* — левая тазовая артерия; *22* — артерия задней конечности; *23* — почка; *24* — вена задней конечности; *25* — хвостовая артерия; *26* — хвостовая вена (в черный цвет окрашены вены)

танефрос). Располагаются почки в тазовой области с брюшной стороны клоаки и по бокам от нее. Почки продолговатой формы, покрыты брюшиной только с нижней стороны. От почек отходят тончайшие мочеточники, которые открываются на спинной стороне клоаки. Они являются самостоятельными образованиями, не имеющими связи с вольфовыми каналами. Тонкостенный стебельчатый мочевой пузырь соединяется с клоакой тонкой шейкой на ее брюшной стороне (рис. 3.199).

Половая система. Мужская половая система представлена парными семенниками (рис. 3.200), расположенными по бокам поясничного отдела позвоночника. От каждого семенника отходит семенной каналец, образуя придаток семенника. Канальцы придатка семенника впадают в вольфов канал, который у самцов служит только семяпроводом. Последний открывается в клоаку, образуя семенной пузырек. Около заднего отдела клоаки в парном кармане лежит способный выпячиваться парный копулятивный орган.

Женская половая система представлена яичниками (см. рис. 3.200), подвешенными на брыжейке к спинной стороне полости тела довольно низко, по бокам позвоночника. Яйцеводы (мюллеровы каналы) подвешены на брыжейке к спинной стороне тела, как и яичники. В переднюю часть полости тела яйцеводы открываются щелевидными отверстиями — воронками. Нижний конец яйцеводов (матки) открывается в задний отдел клоаки на ее спинной стороне.

Самцы ящерицы отличаются от самок более толстой головой, более вздутым основанием хвоста, общей величиной тела и раскраской.

Развитие. Ящерицам свойственно внутреннее осеменение. Зародыш развивается, будучи окружен зародышевыми оболочками. Из яйца выходит вполне сформированное молодое животное, отличающееся от взрослого исключительно одними размерами.

Рептилий по способу вынашивания яиц разделяют на две большие группы: яйцекладущие и яйцеживородящие. Первые формируют кладку, а у самок второй группы оплодотворение яйца задерживается в половых путях, где и проходят все стадии развития. В этом случае зародыши вылупляются немедленно после откладки яиц.

Аутотомия хвоста. Многие ящерицы, будучи схвачены за хвост, резким боковым движением отламывают его. Это явление, т. е. когда животное отделяет часть своего тела, получило название аутотомии. Отламывается хвост всегда так, что линия разлома проходит посредине позвонка, и кожа не-

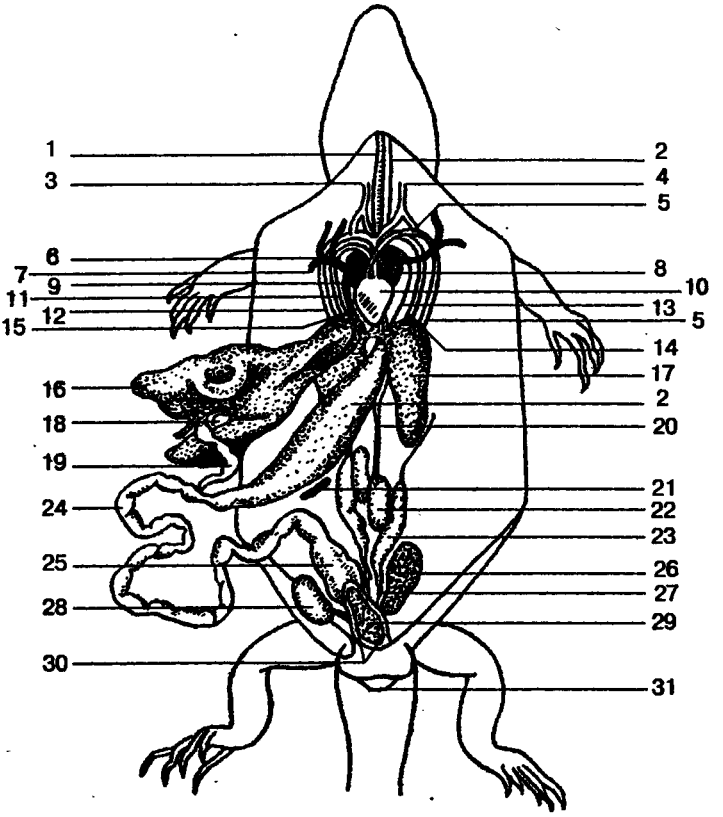


Рис. 3.199. Анатомия ящерицы (самца):

1 — трахея; *2* — пищевод; *3* — правая сонная артерия; *4* — левая сонная артерия; *5* — левая дуга аорты; *6* — венозный синус (слабо выражен у ящерицы); *7* — правая подключичная вена; *8* — левое предсердие; *9* — правое предсердие; *10* — желудочек сердца; *11* — правая легочная артерия; *12* — правая дуга аорты; *13* — левая легочная артерия; *14* — легочная вена; *15* — задняя полая вена; *16* — печень; *17* — левое легкое; *18* — желчный пузырь; *19* — поджелудочная железа; *20* — нисходящая аорта; *21* — селезенка; *22* — правый семенник; *23* — придаток семенника; *24* — тонкие кишки; *25* — толстая кишка; *26* — левая почка; *27* — семяпровод; *28* — мочевой пузырь; *29* — клоака; *30* — впадение семяпровода в клоаку; *31* — выходное отверстие клоаки

сколько выдается за оставшуюся его часть. Сам акт отламывания происходит при сокращении мускулатуры. Вместо отломанного хвоста отрастает новый. Аутотомия рассматривается как приспособление, благодаря которому животное спасается от врага.

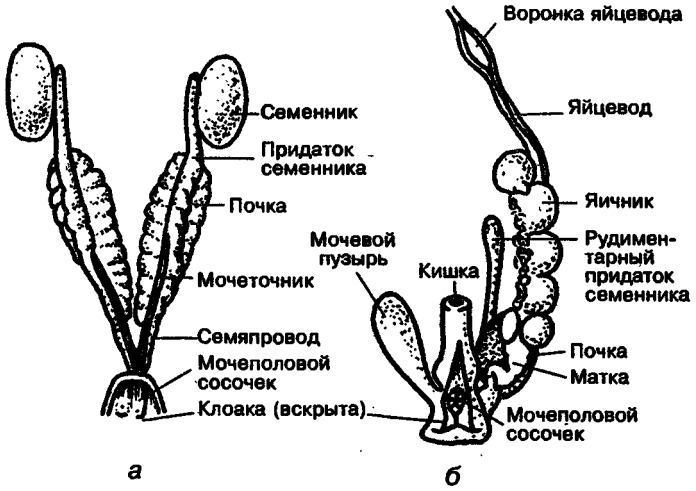


Рис. 3.200. Мочеполовые органы рептилий:
а — самца; *б* — самки

КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

Основные признаки птиц

1. Тело покрыто **перьями**, выполняющими теплоизоляционную функцию и обеспечивающими обтекаемость тела.

2. Превращение передних конечностей в **крылья**, что сопровождалось перестройкой скелета и мускулатуры конечностей и плечевого пояса.

3. Преобразование скелета и мускулатуры задних конечностей и тазового пояса обеспечили возможность **двуногого хождения** по твердому субстрату и **плавание**.

4. Полное разделение большого и малого кругов кровообращения способствовало лучшему снабжению тканей кислородом и питательными веществами. Возникло **четырехкамерное сердце**. Сохраняется правая дуга аорты, а левая редуцируется.

5. Возникла **пневматизация костей**, что увеличило их прочность.

7. Возникла интенсификация дыхания за счет системы воздушных мешков, связанных с легкими.

8. Повышенная, но постоянная температура тела позволила птицам освоить зоны с холодным климатом.

9. У самок птиц возникла **редукция правого яичника и яйцевода.**

10. Птицы по многим морфологическим признакам сходны с пресмыкающимися: наличие роговых чешуй на конечностях, почти полное отсутствие кожных желез, сходное строение мочеполовой системы, характер эмбрионального развития, схема периферической кровеносной системы и присутствие одного затылочного мыщелка.

Черты приспособления птиц к полету:

1) превращение передних конечностей **в крылья**;

2) обтекаемое тело, покрытое **перьями**, черепицеобразно налегающих в крыле;

3) формирование грудины в виде **киля**, с мощной мускулатурой, управляющей крыльями;

4) **двойное дыхание**, обеспечивающее интенсивный метаболизм;

5) **облегченный скелет** (полые кости);

6) **уменьшение массы тела** благодаря отсутствию мочевого пузыря, одного яичника, зубов, прямой кишки;

7) наличие **высокой остроты зрения** и прогрессивное развитие головного мозга и, в частности, мозжечка.

Современные птицы делятся на два подкласса: **ящерохвостых** и **веерохвостых.**

Подкласс 1. Ящерохвостые, или древние, птицы (Archeoptheryx). Сюда входит только *археоптерикс* — ископаемая птица (Archeoptheryx lithographica).

Подкласс 2. Веерохвостые, или настоящие, птицы (Neornithes) подразделяется на три основных надотряда.

Надотряд 1. Бескилевые, или страусовые (Ratitae). Сюда относятся африканский (Struthio camelus), южноамериканские и австралийские *страусы* и *киви*. Все они исключительно бегающие птицы с недоразвитыми крыльями и плоской, лишенной киля грудиной. Размеры, исключая киви, очень крупные. Копчиковая железа отсутствует.

Надотряд 2. Пингвины (Impennes). Это птицы Антарктиды, но, следуя холодными течениями, они проникают далеко к северу, местами до экватора. Это — не летающие птицы, но превосходно плавающие и ныряющие, которые отличаются от всех прочих птиц передними конечностями, видоизмененными в ласты и примитивной цевкой. Самый крупный пингвин Антарктиды, имеющий массу до 40 кг, — *императорский пингвин* (Aptenodytes fosteri).

Надотряд 3. Килевые (Carinatae). Сюда относятся все прочие птицы, видов которых насчитывают около 15 тыс.

Детали строения голубя (Columba livia)

Тело голубя ясно разделяется на голову, шею, туловище короткий хвостовой отдел. Голова, за исключением клюва, покрыта перьями. Клюв состоит из надклювья и подклювья и представляет собой вытянутые челюстные кости, одетые роговым чехлом. Надклювье покрыто беловатой пленкой — восковицей — и выполняет функцию осязания.

На дне ротовой полости лежит узкий заостренный язык. Челюсти лишены зубов. Глаза, кроме верхнего и нижнего века, снабжены еще третьим веком — мигательной перепонкой. У основания клюва находятся маленькие щелевидные ноздри. Позади глаз находятся слуховые отверстия, ведущие в наружное ухо.

Тело птицы покрыто перьями. Перо птиц представляет собой видоизмененную чешую рептилий. Постепенный переход от чешуй к перьям хорошо прослеживается на ногах птиц. Перья растут в определенных участках тела — птерилиях. Между птерилиями расположены участки, лишенные перьев, — аптерии. Передние конечности превращены в крылья. Перья на них расположены таким образом, что наружный край каждого пера прикрывает часть соседнего; при этом образуется сплошная поверхность, создающая опору при полете.

Задние конечности имеют четыре пальца и в нижнем отделе покрыты роговыми чешуями.

Покров. Состоит из двух слоев: эпидермиса и дермы. Покрыт, за исключением клюва, перьями. Клюв одет роговым чехлом, а цевка и пальцы — роговыми щитками.

Перьевой покров птиц несет весьма важные и разнообразные функции: терморегуляции, защиты кожи от повреждений, двигательного аппарата (рулевые и маховые перья), увеличения несущей поверхности тела в воздухе, уменьшения трения при соприкосновении тела с воздушной средой при полете (придание телу птицы обтекаемой формы).

По характеру строения перья неоднородны. Среди них можно выделить следующие типы: 1) контурные перья, 2) пуховые перья, 3) собственно пух, 4) нитевидные перья, 5) щетинки (рис. 3.201).

Контурное перо состоит из стержня и расположенного по его бокам опахала (рис. 3.202). Нижняя часть стержня, погруженного в кожу, носит название очина, а остальная часть стержня — ствола. На проксимальном конце очина видно небольшое отверстие, через которое внутрь пера входил сосочек

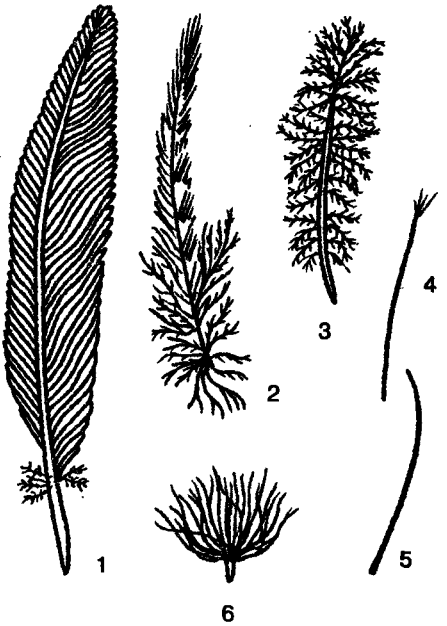


Рис. 3.201.
Типы перьев:

1 — контурное перо; *2* — побочное боковое перо глухаря; *3* — пуховое перо; *4* — нитевидное перо; *5* — щетинка; *6* — собственно пух

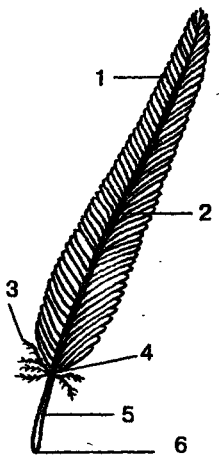


Рис. 3.202.
Строение пера:

1 — опахало; *2* — ствол; *3* — пуховая часть опахала; *4* — верхнее отверстие; *5* — очин; *6* — нижнее отверстие

кожи, питавший его во время роста. У нижней границы опахала находится другое маленькое отверстие. В этом месте у контурных перьев (кроме маховых и рулевых) отходит побочный ствол, имеющий вид тонкого и мягкого стержня с пуховидными бородавками. Он иногда достигает большого развития, благодаря чему увеличивается густота оперения.

Строение опахала можно рассмотреть только под микроскопом. Оно состоит из отходящих от стержня вправо и влево тонких длинных роговых пластинок — бородок первого порядка, от которых, в свою очередь, также в обе стороны отходят более тонкие и короткие пластинки — бородки второго порядка. Последние перекрещиваются между собой и в местах перекрещивания сцепляются крючочками (рис. 3.203). В результате опахало представляет собой легкую, прочную и упругую пластинку, не пропускающую воздух при его давлении снизу.

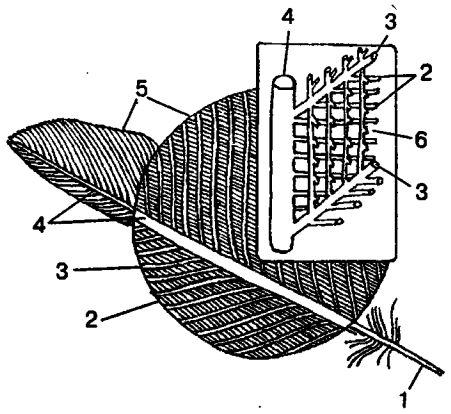


Рис. 3.203. Схема строения опахала:

1 — очин; *2* — бородки второго порядка; *3* — бородки первого порядка; *4* — ствол; *5* — опахало; *6* — крючки

В самой нижней части пера бородки второго порядка не несут крючочков. Эта часть опахала называется пуховой (рис. 3.204).

В зависимости от места расположения и функций контурные перья разделяются на группы. Так, крупные перья хвоста называются рулевыми, крупные перья крыла — маховыми. Различают маховые крылья, прикрепляющиеся к кисти и фалангам пальцев, второстепенные маховые, сидящие на предплечье, и третьестепенные маховые, сидящие на плече. Кроме маховых на первом пальце кисти находится несколько небольших перьев, образующих крылышко (рис. 3.205). Назначение крылышка — задерживать прохождение воздуха вперед в полете.

Перья, прикрывающие основания маховых, получили названия верхних и нижних кроющих крыла. Выделяются перья надхвостья, подхвостья, удлиненные плечевые, перья груди, брюха, боков тела и т. д., обычно получающие названия по той части тела, на которой они располагаются. Окраска пера зависит от наличия пигмента и обусловлена отражением световых лучей от микроскопической структуры пера.

Скелет. Осевой скелет (позвоночник) состоит из пяти отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового.

В шейном отделе число позвонков у разных видов птиц колеблется от 11 (попугаи) до 25 (лебеди). У голубя их насчитывается 14. Первый шейный позвонок — атлант и второй — эпистрофей обеспечивает вращение головы относительно шеи.

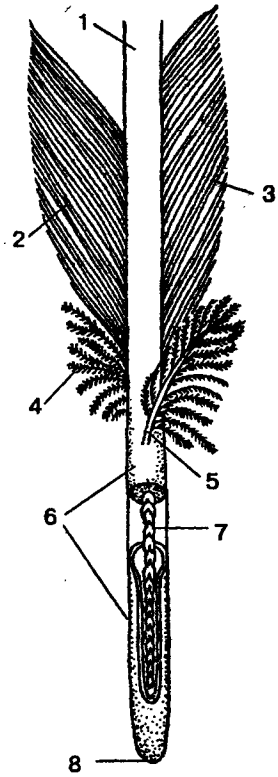


Рис. 3.204. Контурное перо (общий вид снизу):

1 — ствол; *2* — внутреннее опахало; *3* — наружное опахало; *4* — пуховая часть опахала; *5* — добавочный стержень; *6* — очин (на рисунке частично вскрыт); *7* — душка; *8* — отверстие очина

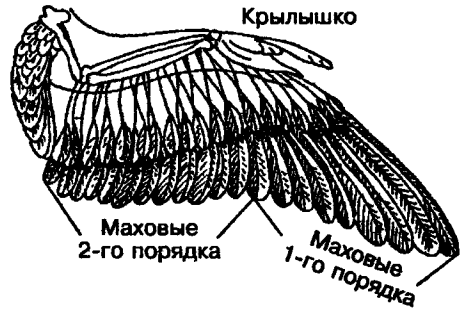


Рис. 3.205. Расположение маховых перьев на крыльях птицы

Грудной отдел состоит из пяти позвонков, несущих ребра.

Поясничный отдел образован шестью позвонками, слившимися в одну сплошную костную пластинку.

Крестцовый отдел состоит из двух позвонков.

У птиц последний грудной позвонок, все поясничные, крестцовые и передние хвостовые (пять) сливаются в единый костный комплекс — сложный крестец (рис. 3.206).

Хвостовой отдел состоит из 15 позвонков. Пять из них, как указано выше, входят в состав сложного крестца; средние шесть остались свободными, а четыре задних слились, образовав копчик.

Грудная клетка птиц образована грудной костью (грудиной) и грудными ребрами. Грудина по средней линии имеет непарный гребень — киль.

Плечевой пояс состоит из трех парных костей: лопатки, коракоида и ключицы.

Тазовый пояс состоит из трех парных костей: подвздошных, седалищных и лобковых. У взрослой птицы все они срастаются друг с другом и со сложным крестцом, тем самым определяя особую прочность таза.

Скелет передних конечностей, или крыльев, слагается из типичных для пятипалой конечности отделов: плеча, предплечья и кисти. Кисть сильно видоизменена за счет редукции запястья и пястья, кости которых образуют пряжку. Пальцев три, из которых первый и третий имеют по одной фаланге, а второй — две (рис. 3.207).

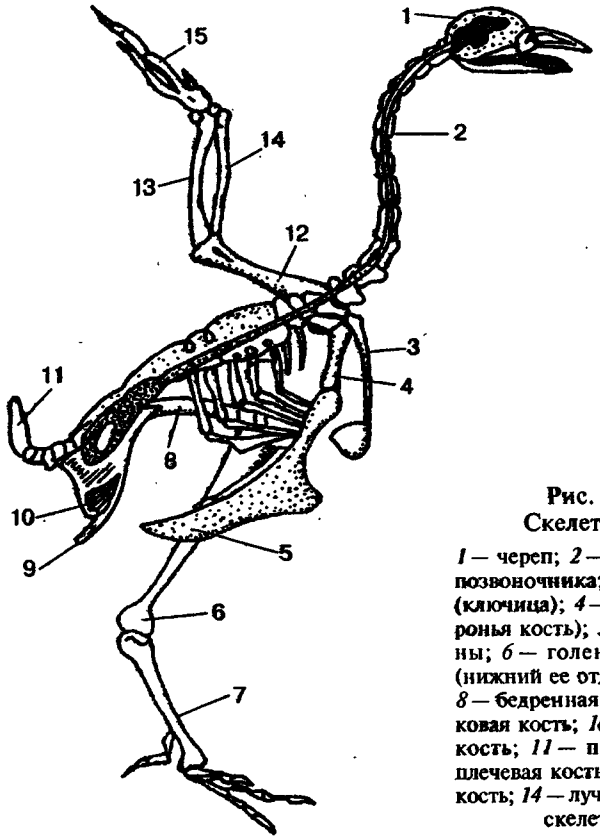


Рис. 3.206.
Скелет птицы:

1 — череп; *2* — шейный отдел позвоночника; *3* — «вилочка» (ключица); *4* — коракоид (воронья кость); *5* — киль грудины; *6* — голене-предплюсна (нижний ее отдел); *7* — цевка; *8* — бедренная кость; *9* — лобковая кость; *10* — седалищная кость; *11* — пигостиль; *12* — плечевая кость; *13* — локтевая кость; *14* — лучевая кость; *15* — скелет кисти

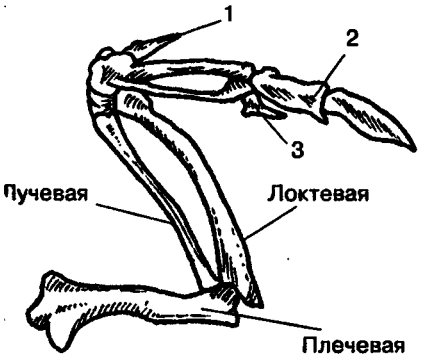


Рис. 3.207. Скелет крыла птицы:

1, 2, 3 — указывают счет пальцев

Скелет задних конечностей состоит из бедра, голени, цевки и фаланг пальцев.

Череп птиц близок к черепу рептилий, но отличается от последнего своей формой, легкостью и прочностью. Для черепа птиц характерно узкое основание и сильно сближенные, даже сросшиеся стенки глазниц. Он сильно облегчен за счет пневматических костей, огромных глазниц и особенно замены тяжелых массивных челюстей легким беззубым клювом. Прочность достигается полным срастанием костей.

Мышечная система. У птиц дифференцирована сильнее, чем у пресмыкающихся. Особенностью является то, что крупные мышцы, приводящие в движение парные конечности, располагаются не на конечностях, а на туловище. К конечностям от них идут лишь тонкие сухожилия. Особого внимания заслуживают огромные грудные мышцы, которые прикрепляются к грудине и служат для опускания крыльев. Под грудными мышцами лежат подключичные, служащие для поднимания крыла. Противоположное действие этих мышц объясняется тем, что первые прикрепляются к нижней поверхности проксимальной части плеча, а вторые — к верхней поверхности основания плеча.

У птиц хорошо развита подкожная мускулатура, поднимающая перья, когда птица «нахохливается».

Полость тела — целом. У птиц имеется сложное подразделение полости тела в связи с сильным развитием воздушных мешков. Перикард образует отдельную переднюю камеру, а большая полость разделена тремя парными перегородками на четыре пары полостей.

Верхняя пара перегородок разделяет плевральную полость на две, в которых заключены легкие.

Средняя пара перегородок (косые перегородки) оставляет над собой пару летальных полостей, в которых находятся соединенные с легкими воздушные мешки.

Горизонтальные перегородки, идущие вдоль каждой половины печени, образуют вентральные и дорзальные целомические полости, в которых находятся внутренние органы.

Нервная система. Центральная нервная система птиц от таковой у рептилий отличается значительным развитием и крупными размерами головного мозга. В тонкой крыше больших полушарий есть скопление нервных клеток, образующих архипаллиум, и гомологи элементов неопаллиума.

Полушария переднего мозга у птиц весьма велики, зрительные доли развиты сильно, обонятельные — слабо, мозговые изгибы выражены резко. Средний мозг также велик, значительно развит мозжечок (рис. 3.208). На верхней стороне промежуточного мозга находится маленькое округлое тельце — эпифиз, сидящий на длинном тоненьком стебельке. От дна промежуточного мозга отходят зрительные тракты, которые продолжаются в зрительные нервы, образующие в основании перекрест, или хиазму. Позади нее имеется воронка, на стенке которой находится гипофиз.

Характерными образованиями для среднего мозга являются зрительные доли, представляющие собой значи-

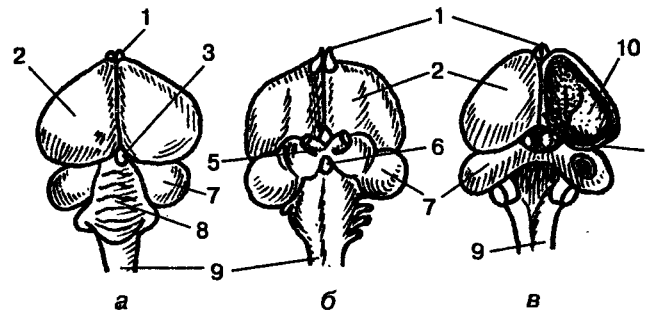


Рис. 3.208. Головной мозг голубя сверху (*а*), снизу (*б*), со вскрытыми желудочками и удаленным мозжечком (*в*):

1 — обонятельные доли переднего мозга; *2* — большие полушария переднего мозга; *3* — эпифиз; *4* — зрительные бугры промежуточного мозга; *5* — хиазма; *6* — воронка с гипофизом; *7* — зрительные доли среднего мозга; *8* — мозжечок; *9* — продолговатый мозг; *10* — полосатые тела

тельные по размерам вздутия крыши этого отдела мозга. От его нижней поверхности отходят глазодвигательные нервы (три пары черепно-мозговых нервов).

Мозжечок состоит главным образом из средней доли — червячка и двух небольших боковых выступов. С верхней стороны мозга, на границе между средним мозгом и мозжечком, отходит четвертая пара головных нервов — блоковидные нервы, идущие к верхней косой мышце глаза.

Продолговатый мозг, примыкающий к среднему, незаметно переходит в спинной мозг. От него отходит с пятой по двенадцатую пары головных нервов (черепно-мозговых).

Спинной мозг имеет небольшие утолщения в плечевой и поясничных областях, где от него отходят нервы к передним и задним конечностям, образуя по пути мощное плечевое и тазовое сплетение. В поясничном утолщении центральный клапан расширяется и образует ромбическую ямку, прикрытую сверху лишь соединительнотканными оболочками.

Органы чувств.

1. Вкусовые почки, или вкусовые луковицы, располагающиеся преимущественно в глотке. Вкус у птиц развит: многие виды распознают сладкое, соленое, горькое.

2. Термодетекторы регистрируют изменения температуры тела. Они состоят из скопления чувствительных клеток, оплетенных нервными окончаниями, и опорных клеток.

3. Органы кожного осязания — скопление чувствительных клеток, реагирующих на изменение положения перьев.

4. Осязательные тельца — расположены у видов, добывающих корм в мягком грунте (кулик, фламинго), в специальных углублениях на клюве и помогают в обнаружении добычи.

5. Орган обоняния развит очень слабо. Птицы, по крайней мере большинство из них, лишены способности воспринимать запах.

6. Орган зрения — основной рецептор дальней и ближней ориентации птиц. Все птицы обладают цветным зрением, распознавая не только цвета, но и их оттенки и сочетания. Острота зрения превосходит в несколько раз остроту зрения человека. У большинства птиц глаза расположены по бокам головы, поэтому поле зрения каждого глаза составляет не менее 150°. Поле бинокулярного зрения у птиц невелико и составляет лишь 20—30° перед клювом, а у некоторых и в области затылка.

Строение глаза птиц аналогично таковому у других позвоночных (рис. 3.209). Из особенностей строения следует отметить: а) наличие чрезвычайной подвижности зрачка; б) двойную аккомодацию, осуществляемую изменением формы хрусталика и его одновременным перемещением, а также некоторым изменением кривизны роговицы; в) расположение в области слепого пятна (места выхода зрительного нерва) гребня, вдающегося в стекловидное тело сосудистого образования. Основная его функция — снабжение стекловидного тела и внутренних слоев сетчатки кислородом.

Механическая прочность крупных глаз птиц обеспечивается утолщением склеры и появлением в ней костных пластинок. Веки хорошо развиты, некоторые птицы имеют веки с ресницами. Развита мигательная перепонка (третье веко), двигающаяся непосредственно по поверхности роговицы, очищая ее.

7. Орган слуха. Развит хорошо. Состоит из внутреннего и среднего уха. Полость среднего уха пересекает стремя (столбчатая кость). Снаружи оно прикрепляется к барабанной перепонке и повторяет ее вынужденные колебания. Внутренний конец стремени связан с овальным окном внутреннего уха. С помощью стремени колебания воздуха проводятся вглубь, порождают колебания жидкости внутреннего уха и регистрируются его сенсорными структурами.

Острый слух и способность к акустическому анализу сочетается у птиц со способностью издавать разнообразные звуки, несущие важную информацию.

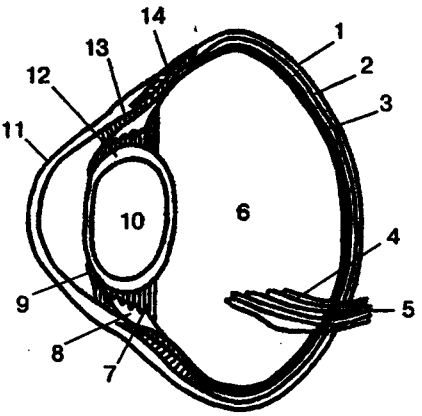


Рис. 3.209.
Схема глаза птицы:

1 — склера; *2* — сосудистая оболочка; *3* — сетчатка; *4* — гребень; *5* — зрительный нерв; *6* — стекловидное тело; *7* — связка; *8* — ресничное тело; *9* — радужка; *10* — хрусталик; *11* — роговица; *12* — оболочка хрусталика; *13* — связка; *14* — костное склеральное кольцо

Пищеварительная система. Пищеварительный тракт начинается ротовой полостью и глоткой. Глотка переходит в пищевод, местное расширение которого в нижней части называется з о б о м. Помимо хранения пищи зоб служит и для ее размягчения, а также во время вывода птенцов способен выделять особую сывороткообразную жидкость, так называемое «молочко», которым птица кормит своих птенцов.

Ж е л у д о к птиц разделяется на два отдела: железистый и мускульный. В железистом желудке происходит химическая обработка пищи секретом пищеварительных желез. Мускульный желудок выстлан изнутри плотной роговой кутикулой и осуществляет механическую переработку пищи. Из мускульного желудка пища попадает в двенадцатиперстную кишку. В петле этой кишки лежит поджелудочная железа. Тонкая кишка у птиц намного длиннее, чем у пресмыкающихся. В тазовой области тонкая кишка переходит в сравнительно короткий толстый отдел, который не дифференцирован на толстую и прямую кишку. На границе между тонким и толстым отделами у большинства птиц имеются два небольших слепых отростка. Задняя кишка открывается в клоаку (рис. 3.210).

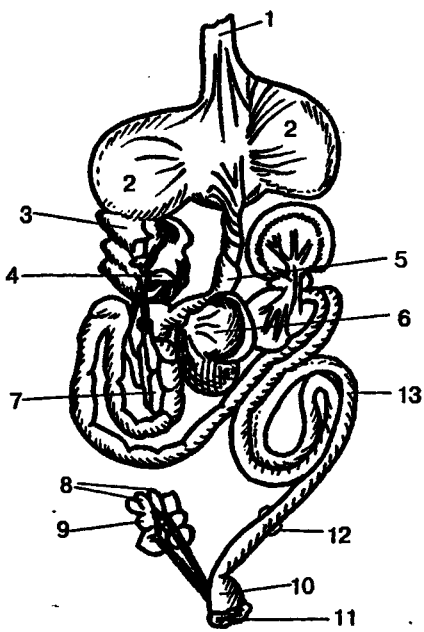


Рис. 3.210. Органы пищеварения голубя:

1 — пищевод; *2* — зоб; *3* — печень; *4* — селезенка; *5* — железистый желудок; *6* — мускульный желудок; *7* — поджелудочная железа; *8* — семенники; *9* — правая почка (размеры почки на рисунке преуменьшены); *10* — клоака; *11* — выводное отверстие клоаки; *12* — слепые отростки; *13* — тонкие кишки

У птиц хорошо развиты слюнные железы, протоки от которых открываются в ротовую полость. В слюне присутствует фермент амилаза, переваривающий углеводы.

Печень большая, двулопастная. У голубей желчного пузыря нет, но у большинства птиц имеется.

Желчные протоки открываются в двенадцатиперстную кишку.

От верхней стенки клоаки отходит слепой вырост — фабрициева сумка. Этот лимфоидный орган, играющий роль железы внутренней секреции, свойствен только птицам и с возрастом уменьшается в размерах.

Маленькая селезенка в виде овального красного тельца прикрепляется с правой стороны железистого желудка.

Кровеносная система замкнутая. Характерной чертой кровообращения является полное разделение артериального и венозного тока кровообращения. Обусловлено это разделением желудочка на две камеры. Появилось четырехкамерное сердце. Возникает редукция левой дуги аорты и сохраняется только правая дуга аорты. Почти полностью редуцируется воротная система почек, начавшаяся еще у пресмыкающихся. Сердце у птиц крупнее, чем у млекопитающих. Сверху оно покрыто тонкой околосердечной сумкой и состоит из двух тонкостенных предсердий и двух тонкостенных желудочков.

По выходе из левого желудочка правая дуга аорты, содержащая артериальную кровь (рис. 3.211), отделяет от себя две крупные безымянные артерии, сама же заворачивает вокруг правого бронха, доходит до слепой стенки тела и направляется вдоль позвоночника к хвосту в виде спинной аорты. От спинной аорты к внутренним органам отходят: внутренностная, брыжеечная и почечные артерии; к задней части тела: бедренные, подвздошные и хвостовые артерии.

Упомянутые выше безымянные артерии разделяются на сонные и подключичные артерии. Последние — на плечевые и грудные артерии. Грудные артерии крупные и снабжают кровью большую грудную мышцу.

Из правого желудочка выходит общий ствол легочных артерий, который тотчас же распадается на две короткие ветви: левую и правую легочные артерии, идущие к легким.

Венозная кровь из передней части тела собирается в крупную парную переднюю, или верхнюю, полую вену и по ней попадает в правое предсердие. Из задней части

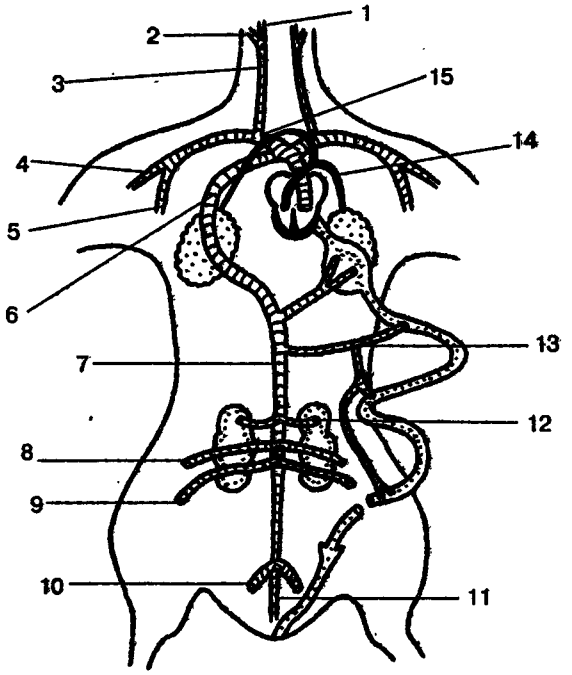


Рис. 3.211. Схема артериальной системы птицы:

1 — внутренняя сонная артерия; *2* — наружная сонная артерия; *3* — правая общая сонная артерия; *4* — правая подключичная артерия; *5* — правая грудная артерия; *6* — правая дуга аорты; *7* — спинная аорта; *8* — правая бедренная артерия; *9* — правая седалищная артерия; *10* — правая подвздошная артерия; *11* — хвостовая артерия; *12* — левая почечная артерия; *13* — кишечная артерия; *14* — легочная артерия (в черный цвет окрашена венозная кровь); *15* — правая безымянная артерия

тела венозная кровь движется к сердцу по задней полой вене. Задняя полая вена проходит правую долю печени, не отдавая кровь, и впадает в правое предсердие (рис. 3.212).

От пищеварительного тракта кровь собирается в несколько вен и образует воротную вену печени. Распадаясь на капилляры в самой печени, она затем формирует печеночные вены, которые впадают в заднюю полую вену.

Из легких окисленная кровь поступает по легочным венам в левое предсердие, а затем в левый желудочек.

Клеточные, или форменные элементы представлены ядерными эритроцитами, лимфоцитами, гранулоцитами

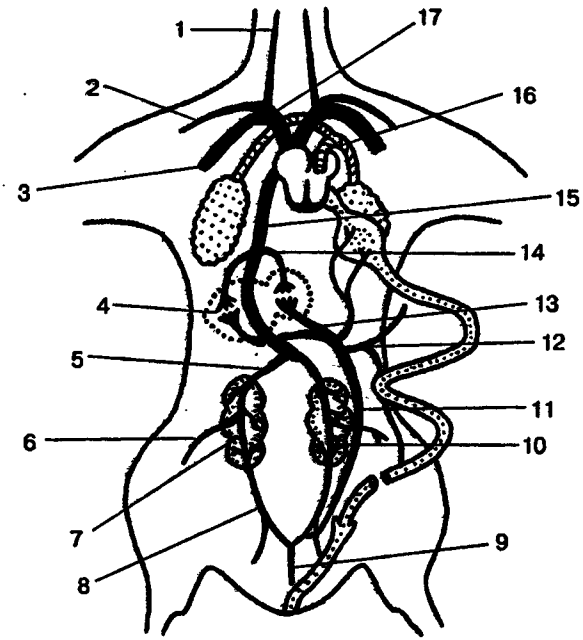


Рис. 3.212. Схема венозной системы птицы:

1 — правая яремная вена; *2* — правая подключичная вена; *3* — правая грудная вена; *4* — печень (заштрихованы вены с артериальной кровью); *5* — правая почечная вена; *6* — правая бедренная вена; *7* — правая подвздошная вена; *8* — правая воротная вена; *9* — хвостовая вена; *10* — левая почка; *11* — копчико-брыжеечная вена; *12* — надкишечная вена; *13* — воротная вена печени; *14* — левая печеночная вена; *15* — задняя полая вена; *16* — легочная вена; *17* — правая передняя полая вена

(эозинофилами, базофилами и нейтрофилами) и веретеновидными тромбоцитами. Когда тромбоциты покидают кровяное русло́ (например, из порезанного сосуда), они разрушаются, высвобождая вещества, вызывающие свертывание крови.

Дыхательная система. Система органов дыхания (рис. 3.213) начинается носовой полостью, соединяющейся с помощью хоан с ротовой полостью. Последняя через гортанную щель, лежащую позади языка, открывается в трахею. Верхняя часть трахеи образует верхнюю гортань, гомологичную гортани других позвоночных.

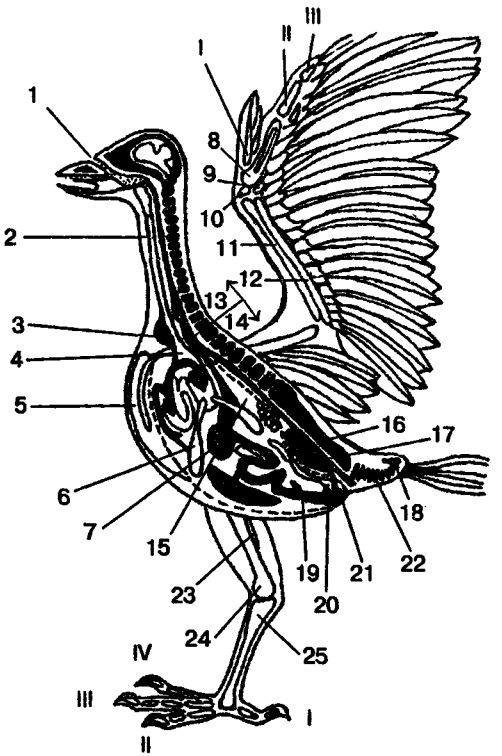


Рис. 3.213. Схема строения птицы (самка):

1 — ноздря; *2* — трахея; *3* — зоб; *4* — легкое; *5* — грудина; *6* — воздушный мешок; *7* — мускульный желудок; *8* — пряжка (пястно-запястная кость); *9* — гороховидно-локтевая кость запястья; *10* — ладьевидно-локтевая кость запястья; *11* — лучевая кость; *12* — локтевая кость; *13* — шейные позвонки; *14* — грудные позвонки; *15* — железистый желудок; *16* — крестец; *17* — вторичная почка; *18* — копчиковая железа; *19* — слепая кишка; *20* — мюллеров канал (яйцевод); *21* — клоака; *22* — хвостовые позвонки; *23* — малая берцовая кость (редуцирована); *24* — тибиотарзус (результат слияния большой берцовой кости и четырех проксимальных элементов предплюсны); *25* — цевка (результат слияния костей 1, 2, 3-й плюсны и дистальных элементов предплюсны); I—IV — номера соответствующих пальцев передней и задней конечностей

Верхняя гортань поддерживается непарными перстневидными и парными черпаловидными хрящами. Трахея имеет вид длинной трубки и в грудной полости делится на два бронха, входящие в легкие. В месте разделения трахеи на бронхи имеется нижняя гортань, свойственная только пти-

цам. В ней помещаются голосовые связки, которые при прохождении воздуха, вибрируя, издают звуки. Разнообразие издаваемых звуков контролируется сокращением специфических певчих мышц.

Легкие птицы малы и компактны, но они дают многочисленные выросты — парные воздушные мешки (шейные, переднегрудные, заднегрудные и брюшные) и непарные воздушные мешки (межключичные). У большинства птиц дополнительные воздушные выросты этих мешков внедряются в некоторые кости и частично замещают костный мозг.

Значение воздушных мешков многообразно: они служат и для согревания тела, и для облегчения его, главная же функция проявляется при дыхании во время полета.

Акт дыхания у птиц в состоянии покоя совершается, как и у всех амниот, в результате расширения и сужения грудной клетки. Во время полета работа мышц крыльев вызывает движения скелетных элементов, которые тоже могут влиять на расширение и сжатие грудной клетки, но значительный объем воздуха, циркулирующего по дыхательным путям, прогоняется с помощью воздушных мешков. При поднятии крыльев большая часть воздуха проходит через легкие насквозь, прямо в задние воздушные мешки (рис. 3.214). Часть кислорода при этом поглощается легкими. При опускании крыльев (выдох) воздух выталкивается из задних мешков и через возвратные бронхи попадает вновь в легкие. Таким образом, кровь окисляется и при вдохе, и при выдохе. Это яв-

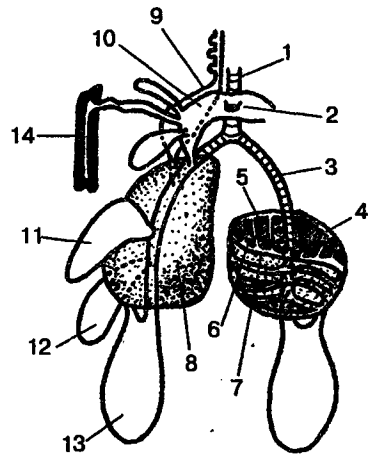


Рис. 3.214. Легкие и воздушные мешки птиц:

1 — трахея; *2* — связь с воздушным мешком в грудине; *3* — бронх; *4* — воздушные капилляры; *5* — дорзальные ветви бронха; *6* — легочные трубочки; *7* — вентральные ветви бронха; *8* — легкое; *9* — шейный мешок с трубковидным выростом, ответвление которого заходит в шейные позвонки; *10* — межключичный мешок с выростами, заходящими в плечевые кости и межмышечные области; *11, 12* — вентральный и дорзальный грудные мешки; *13* — брюшной мешок; *14* — плечевая кость

ление получило название двойного дыхания. Благодаря тому, что движение крыльев связано с актом дыхания, птица при полете не может «задохнуться», так как чем сильнее она машет крыльями, тем сильнее дышит.

При следующем вдохе воздух из легких переходит в передние воздушные мешки и тут же заполняется атмосферным, проходящим в задние мешки. При новом выдохе воздух покидает передние воздушные мешки.

Следует подчеркнуть, что дыхательный газообмен происходит в губчатой ткани, окружающей мелкие бронхи.

Выделительная система. У эмбрионов птиц закладывается туловищная почка, которая у взрослых птиц замещается тазовой (вторичной, или метанефрос).

Почки у птиц (рис. 3.215) лежат в области крестца в забрюшинном пространстве, имеют темно-красный цвет и ясно обозначенные три доли: переднюю, среднюю и заднюю. От каждой почки идет мочеточник, открывающийся в средний отдел клоаки. Мочевого пузыря нет. Поэтому моча не задерживается в организме, что способствует облегчению

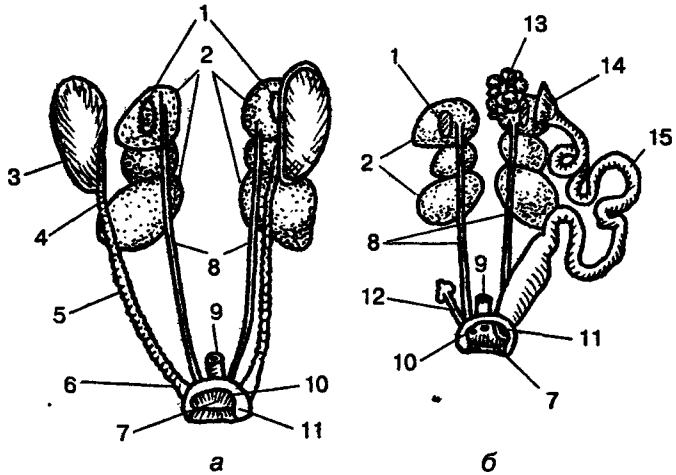


Рис. 3.215. Мочеполовые органы голубя:
а — самец; *б* — самка:

1 — надпочечники; *2* — почка; *3* — семенник; *4* — придаток семенника; *5* — семяпровод; *6* — семенной пузырек; *7* — полость клоаки; *8* — мочеточник; *9* — прямая кишка; *10* — мочевое отверстие; *11* — половое отверстие; *12* — остаток редуцированного правого яйцевода; *13* — яичник; *14* — воронка яйцевода; *15* — левый яйцевод

тела. Надпочечники в виде небольших парных тел желтоватого цвета располагаются вблизи передней доли почек.

Половая система. Семенники самцов (см. рис. 3.215) представляют собой пару бобовидных тел, расположенных над верхней долей почек и подвешенных на брыжейке. Величина семенников резко меняется по временам года. Весной, в период размножения, они в десятки и сотни раз крупнее, чем зимой, когда находятся в состоянии покоя. К внутренним краям семенников присоединяются придатки семенников, гомологичные протокам туловищной почки эмбриона. От придатков отходят семяпроводы, открывающиеся порознь в клоаку.

У голубей семяпроводы перед впадением в клоаку образуют расширения — семенные пузырьки, служащие резервуарами для семени. Копулятивный орган у голубя, как и у большинства птиц, отсутствует.

У самок птиц, как правило, развивается только левый яичник и яйцевод. Яичник крупный, неправильной формы, имеющий вид зернистого тела, расположен впереди левой почки.

Яйцевод представлен в виде длинной трубки, верхний конец которой открывается воронкой в полость тела, а нижний — в клоаку.

В яйцеводе происходит оплодотворение яйца и снабжение его белковой и другими яйцевыми оболочками (рис. 3.216), которые формируются в различных отделах яйцевода за счет секрета желез.

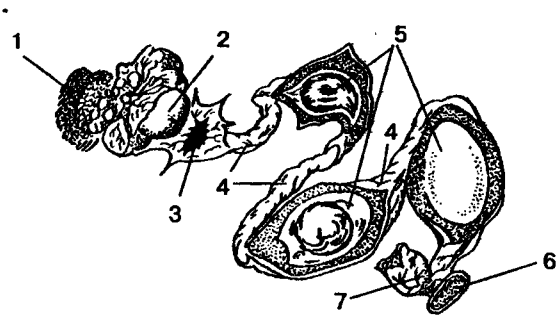


Рис. 3.216. Формирование яйца птицы (курицы) во время прохождения по яйцеводу:

1 — яичник с яйцами на разных стадиях развития; *2* — зрелое яйцо («желток»), выпадающее из яичника; *3* — воронка яйцевода; *4* — яйцевод; *5* — яйца в трех последовательных стадиях развития оболочек; *6* — клоака; *7* — прямая кишка

Развитие. Ко времени откладки яйца уже образуется плавающий на желтке зародышевый диск (рис. 3.217). Дальнейшее развитие возобновляется лишь после насиживания, и связано с формированием зародышевых оболочек (серозной, амниотической, желточного мешка, аллантоиса) (рис. 3.218). Продолжительность инкубационного периода зависит от размеров яйца и птицы, от типа гнезда и интенсивности насиживания. Мелкие воробьи насиживают 11—14 суток, ворона — 17, ворон — 19—21, кряква — 26, лебеди — 35—40 суток. Наибольшая продолжительность насиживания — около двух месяцев — наблюдается у крупных пингвинов, альбатросов, грифов.

К концу инкубационного периода желточный мешок с остатками желтка втягивается в брюшную полость зародыша. Зародыш прорывает зародышевые оболочки, высовывает клюв в воздушную камеру и начинает дышать легкими. Затем птенец с помощью «яйцевого зуба» (бугорка на конце клюва) надкалывает изнутри скорлупу, постепенно расширяет щели и выползает из скорлупы и зародышевых оболочек. От проклева скорлупы до выхода из яйца у мелких птиц проходит несколько часов, у более крупных — 1—3 суток. При вылуплении взрослая птица сидит на гнезде, обогревая кладку.

По степени физиологической зрелости птенцов в момент вылупления их можно разделить на две группы.

1. Выводковые. Птенцы зрячи. Обсохнув, могут бегать, а водные — плавать. После вылупления покидают гнездо и кочуют, самостоятельно питаясь (страусы, гусеобразные, курообразные, журавли, кулики).

2. Птенцовые. Птенцы слепые, беспомощные, голые. В гнезде остаются долго и выкармливаются (голуби, попугаи, дятлы, воробьи, пеликанообразные).

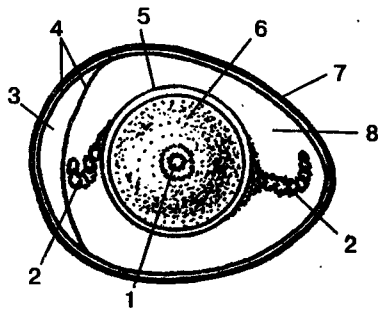


Рис. 3.217. Строение яйца птицы:

1 — зародышевый диск; *2* — халазы; *3* — воздушная камера; *4* — проскорлуповые оболочки; *5* — желточная оболочка; *6* — желток; *7* — скорлупа; *8* — белковая оболочка

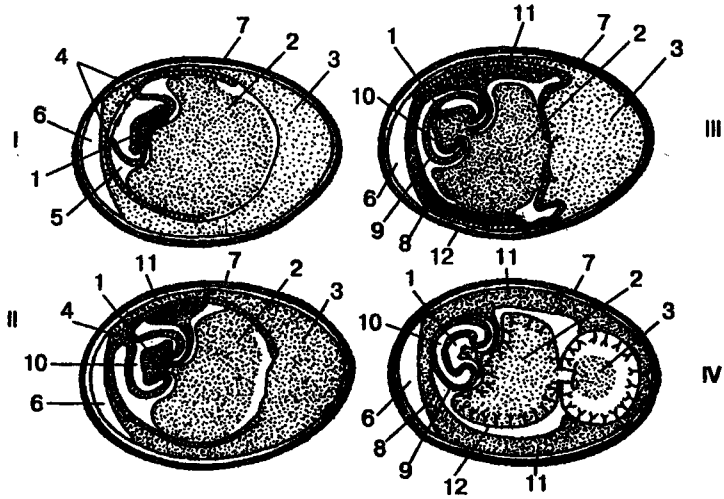


Рис. 3.218. Продольный разрез куриного яйца на разных стадиях инкубации:

I—IV — стадии инкубации; *1* — зародыш; *2* — желток; *3* — белок; *4* — амниотическая складка; *5* — внезародышевая полость; *6* — воздушная камера яйца; *7* — скорлупа; *8* — серозная оболочка; *9* — амнион; *10* — амниотическая полость; *11* — аллантоис; *12* — желточный мешок

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, ИЛИ ЗВЕРИ (MAMMALIA, ИЛИ THERIA)

Основные признаки млекопитающих

1. Кожа с волосяным покровом, млечными, потовыми и сальными железами.
2. Теплокровные (гомойотермные) амниоты.
3. Имеют крупный головной мозг и мощное развитие неопаллиума как коры переднего мозга.
4. Зубная система гетеродонтная с двумя генерациями зубов — молочными и постоянными.
5. Сердце четырехкамерное, два круга кровообращения, сохраняется только левая дуга аорты; эритроциты безъядерные.

6. Хорошо развиты органы обоняния, зрения, слуха. Появляется наружное ухо. В полости среднего уха три косточки: молоточек, наковальня и стремечко.

7. Дышат легкими, имеющими альвеолярную структуру.

8. Кишечная трубка усложнена. Увеличена слепая и появляется прямая кишка. Выражено симбиотическое пищеварение. Иногда образуется многокамерный желудок.

9. Полость тела поделена диафрагмой на грудной и брюшной отделы.

10. Почки метанефрические (вторичные). Выделительная система представлена парными почками и отходящими от них мочеточниками, впадающими в мочевой пузырь. Конечным продуктом белкового обмена является мочевина, а не мочевая кислота, как у птиц и рептилий.

11. Оплодотворение всегда внутреннее. У самок и самцов половые железы парные. Эмбрион развивается внутри тела матери в специальном органе — **матке**, а все питательные вещества, необходимые ему для жизни, получает от матери через особое образование — **плаценту**.

12. После рождения **вскармливается молоком**, которое продуцируется специальными **млечными железами**.

13. Распространены повсеместно.

Современные млекопитающие, развившиеся из зверообразных рептилий, чрезвычайно разнообразны. Их подразделяют на три подкласса.

Подкласс 1. Клоачные, или первозвери (Prototheria). Это реликтовые формы, распространение которых ныне ограничено Австралией и Новой Гвинеей. С рептилиями их сближают следующие признаки: откладывание крупных, богатых желтком яиц, вынашивание их в сумке (у ехидны) или насиживанием (у утконоса); плечевой пояс с коракоидом, есть клоака. Признаки млекопитающих: волосяной покров, гомойотермия (еще несовершенная), млечные железы.

Подкласс 2. Низшие, или сумчатые звери (Metatheria, или Marsupialia). Характеризуются короткой беременностью и рождением недоношенных детенышей, которых донашивают, выкармливая молоком, в сумке или между кожными складками на брюхе. Встречаются в Австралии и Южной Америке.

Подкласс 3. Высшие звери, или плацентарные (Eutheria, или Placentalia). Образуют совершенную плаценту и имеют исходное число зубов — 44.

Детали строения кролика (Oryctolagus cuniculus)

Тело кролика делится на голову, шею и туловище, которое высоко приподнято на передних и задних конечностях и снабжено коротким хвостом. Голова имеет удлиненную форму. Кзади от глаз различают черепной отдел, а кпереди — лицевой отдел (морду). Глаза снабжены **верхним, нижним** и **третьим веком**, или мигательной перепонкой, которая в отличие от птиц и пресмыкающихся подвергается редукции. У кролика она закрывает лишь половину глаза. С боков черепного отдела расположены ушные раковины (длинные уши), которые свойственны только млекопитающим и служат для собирания звуковых волн, поворачиваясь в разные стороны. На конце морды находятся парные ноздри. Рот окаймлен мясистыми подвижными губами. Верхняя губа кролика разделена на две половины, поэтому долотообразные резцы выдаются наружу. Зайцеобразные отличаются от остальных грызунов тем, что у них позади каждого верхнего резца находится еще по одному мелкому второму резцу (двупарнорезцовые животные). На верхней губе сидят редкие, длинные и очень жесткие щетинки, так называемые **усы**, или **вибриссы**. Несколько таких же щетинок расположено над глазами и под ними на щеках. Вибриссы играют роль добавочных органов осязания. В паху по обеим сторонам мочеполового отверстия у кролика находится по голому пространству, на котором открываются многочисленные протоки пахучих кожных желез, от выделения которых зависит своеобразный запах кролика. У самок по бокам туловища на брюшной стороне расположены четыре или пять пар сосков, которые сильно увеличиваются у беременных и кормящих самок и выделяют при нажимании молоко. Из них передняя пара находится на груди, остальные — на брюхе. Короткие передние конечности — пятипалые, длинные задние — четырехпалые. Все пальцы вооружены сильными притупленными когтями, приспособленными к рытью.

Все тело кролика покрыто длинными мягкими волосами, образующими в совокупности густой мех. Последний состоит из волос двух родов: из более толстых и длинных **остевых волос**, или **грани**, и расположенных под ними коротких и мягких волос, образующих **подшерсток**, или **подпуш**. Подшерсток служит для согревания тела, ость же предохраняет подшерсток от внешнего повреждения (рис. 3.219).

Вода с шерсти кролика скатывается капельками по остям, обильно смазанным секретом кожных сальных желез, откры-

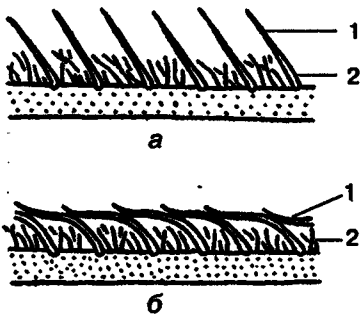


Рис. 3.219. Мех млекопитающего:
а — положение волос на суше;
б — положение волос при плавании и нырянии:
1 — остевые и направляющие волосы; *2* — пуховые волосы

вающихся в основании волосяных луковиц. Потовые железы у кролика развиты слабо и имеются лишь на губах и в паховой области.

Покров. Кожа млекопитающих состоит из тех же слоев, которые свойственны и другим позвоночным:

1) поверхностью эпителиального эпидермиса;

2) соединительнотканного кутиса (дермы).

Эти два слоя тесно связаны друг с другом, но сильно различаются по своей природе и происхождению. Эпидермис состоит из клеток эпителиальной ткани, происходящей из эктодермы зародыша. Лежащая под ним дерма имеет в основном волокнистую структуру, содержит относительно немного клеток и развивается из зародышевой мезенхимы главным образом мезодермального происхождения.

Эпидермис дает начало множеству различных структур, таких, как волосы, разного рода железы (сальные, потовые, млечные), погруженные в толщу корпума. Производными дермы и мальпигиевого слоя эпидермиса являются: когти, ногти, рога и копыта, а также роговые утолщения на небе беззубых китов, превращающихся в большие расщепленные пластины, так называемый китовый ус.

У некоторых млекопитающих остевые волосы видоизменились и превратились в щетину, иглы (свинья, еж, дикобраз). У других млекопитающих на хвосте и на конечностях развиваются роговые чешуи, сходные с чешуями пресмыкающихся (ящер, бобр, ондатра, нутрия, крыса и др.). Обычно чешуйчатый покров у млекопитающих сочетается с волосами. У броненосцев панцирь образован костными щитками (производными кориума), сверху покрытых роговыми пластинками — производными эпидермиса.

Почти у всех зверей волосы располагаются в коже несколько наклонно к ее поверхности и в какой-то мере прите-

гают к ней. Направленное расположение волос известно под наименованием в о р с а.

Скелет млекопитающих сохраняет особенности, типичные для скелетов других наземных четвероногих позвоночных. Он состоит из черепа, позвоночника, грудной клетки, конечностей и поясов.

П о з в о н о ч н и к имеет пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый (крестец), хвостовой. Поверхность тел позвонков плоская. Между ними залегают хрящевые прослойки — мениски.

Для шейного отдела характерно постоянное число позвонков — семь. Таким образом, длина шеи млекопитающих зависит от величины самих позвонков, а не от их количества. Шея подвижна на счет двух первых шейных позвонков: атланта и эпистрофея, образующих цилиндрический сустав. Атлант несет две сочленовные поверхности для соединения с мыщелками черепа.

Каждый позвонок состоит из тела, верхней дуги с верхним остистым отростком и поперечных отростков.

В грудном отделе число позвонков варьируется от 9 до 24, хотя обычно равно 12—13 (человек, кролик). К толстым и коротким поперечным отросткам причленяются ребра.

Поясничный отдел лишен ребер и содержит тоже весьма непостоянное число позвонков. У кролика их семь; у человека — пять.

Крестцовые позвонки срастаются вместе, образуя крестец. Число их обычно равно четырем. Из них два передних несут по паре широких поперечных отростков, с помощью которых они сочленяются с тазом.

Хвостовые позвонки имеют укороченные отростки. Число хвостовых позвонков изменчиво, варьируется от 3 до 46 (у человека обычно 4).

Г р у д н а я к л е т к а млекопитающих образована грудиной и ребрами. Ребра бывают истинные, которые сочленяются с грудиной, и ложные. Последние не доходят до грудины.

П л е ч е в о й п о я с наземных позвоночных состоит из лопатки и ключицы. Коракоида нет, но он существует у зародыша как самостоятельный элемент, который впоследствии прирастает к лопатке в виде коракоидного отростка (рис. 3.220).

Т а з о в ы й п о я с млекопитающих (см. рис. 3.220) представлен парными безымянными костями, которые образовались в результате срастания трех пар костей: подвздошных, седалищных и лобковых. Подвздошные отделы безымянной

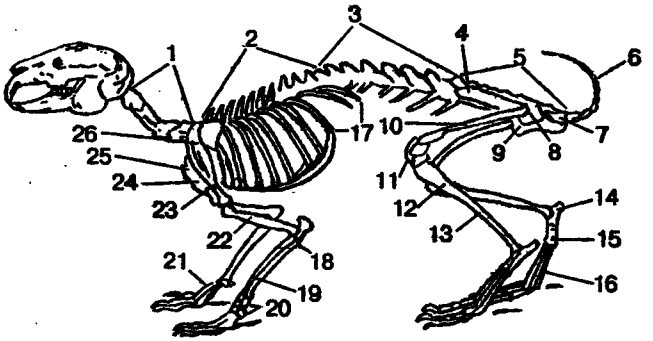


Рис. 3.220. Скелет кролика:

1 — шейные позвонки; *2* — грудные позвонки; *3* — поясничные позвонки; *4* — подвздошный отдел; *5* — крестец; *6* — хвостовые позвонки; *7* — седалищный отдел; *8* — запирательное отверстие; *9* — лобковый отдел безымянной кости; *10* — бедро; *11* — коленная чашечка; *12* — большая берцовая кость; *13* — малая берцовая кость; *14* — пяточная кость; *15* — таранная кость; *16* — плюсна; *17* — ребра; *18* — локтевая кость; *19* — лучевая кость; *20* — запястье; *21* — кисть; *22* — плечо; *23* — акромиальный отросток лопатки; *24* — коракоидный отросток лопатки; *25* — рукоятка грудины; *26* — лопатка

кости направлены вверх и соединены с крестцовыми позвонками. Седалищные и лобковые отделы, срастаясь между собой, образуют лонное сращение. Таз млекопитающих замкнутый. В месте срастания трех отделов безымянной кости образуется вертлужная впадина — место причленения задней конечности.

Передняя конечность представляет собой сложный рычаг, состоящий из трех отделов: плеча, предплечья и кисти (рис. 3.221). Плечо образовано плечевой костью. В состав предплечья входят лучевая и локтевая кости.

Лучевая кость идет по направлению первого, внутреннего пальца: локтевая — к последнему, наружному пальцу. В верхней части локтевая кость имеет локтевой отросток.

Кисть образована тремя отделами: запястьем, пястью и фалангами пальцев. Запястье состоит из 8—10 костей, расположенных в три ряда. В пясти 5 костей, столько же пальцев. В пальцах обычно по 3 фаланги, за исключением первого, имеющего 2 фаланги.

Задняя конечность млекопитающих состоит из трех отделов: бедра, голени и стопы. Бедро представлено

массивной длинной бедренной костью. Голень образована двумя костями — большой и малой берцовыми. Они одинаковы по длине, но отличаются по толщине и положению. Крупная берцовая занимает более внутреннее положение, а малая расположена снаружи. Сустав между бедрами и голенью спереди прикрыт коленной чашечкой, образовавшейся из окостеневших мышечных сухожилий.

Стопа представлена тремя рядами костей. Среди них особенно выделяется пяточная кость. В плюсне пять костей. К ним причленяются пальцы. На пальцах обычно по 3 фаланги, за исключением большого пальца, где чаще всего 2 фаланги.

В связи с разнообразием условий существования конечности млекопитающих видоизменяются (рис. 3.222). У летучих мышей пальцы удлинены (2—5), между ними натянута кожистая перепонка крыла. Среди млекопитающих есть стопоходящие (медведи, ежи, кроты) и пальцеходящие (копытные) (рис. 3.223). У последних кости плюсны удлинены, сливаются в одну, и животное наступает только на кончики пальцев.

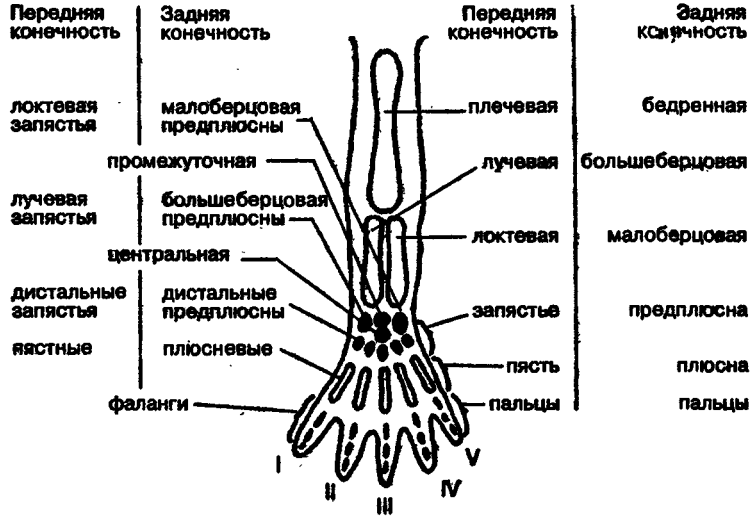


Рис. 3.221. Схема строения пятипалой конечности. Косточки запястья (предплюсны), а также фаланги пальцев показаны черным цветом

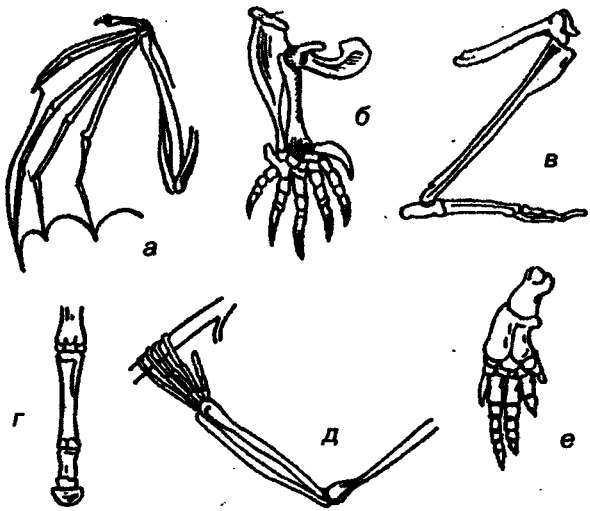


Рис. 3.222. Скелеты конечностей различных млекопитающих: *а* — крыло плотоядной летучей мыши; *б* — лапа крота; *в* — задняя нога кенгуру; *г* — нога лошади; *д* — нога орангутана; *е* — ласт дельфина



Рис. 3.223. Удлинение конечностей за счет приподнимания и удлинения костей стопы (выделены черным): *а* — обезьяна (павиан) — стопохождение; *б* — собака — пальцехождение; *в* — лама — фалангохождение

У хороших бегунов число пальцев сокращается, например, у непарнокопытных животных хорошо развит только один (третий) палец.

Череп млекопитающих в отличие от остальных позвоночных массивный. Кости тяжелы, соединены друг с другом швами, поэтому число их невелико. Глазницы сравнительно малы. Размеры мозговой коробки сильно увеличиваются, что

связано с большим размером головного мозга. К позвоночнику череп прйчленяется двумя мыщелками.

В носовой полости появляется решетчатая кость, образуя в средней части носовую перегородку и усложняя строение органа обоняния. Ушные кости срослись в одну каменистую кость. Возникли у млекопитающих в задней части черепа крупные барабанные кости. Хорошо развито вторичное твердое небо, образованное небными костями и небными отростками межчелюстных и верхнечелюстных костей. Нижняя челюсть образована лишь одной парной костью — зубной, непосредственно причленяющейся к скуловому отростку чешуйчатой кости. В области среднего уха имеются три слуховые косточки: стремя (впервые появилось у земноводных), наковальня и молоточек (впервые появились у млекопитающих) (рис. 3.224).

Мозговой череп. В черепной коробке четыре затылочные кости сливаются в общую затылочную кость, окружающую большое затылочное отверстие и образующую два затылочных мыщелка для сочленения с позвоночным столбом (рис. 3.225).

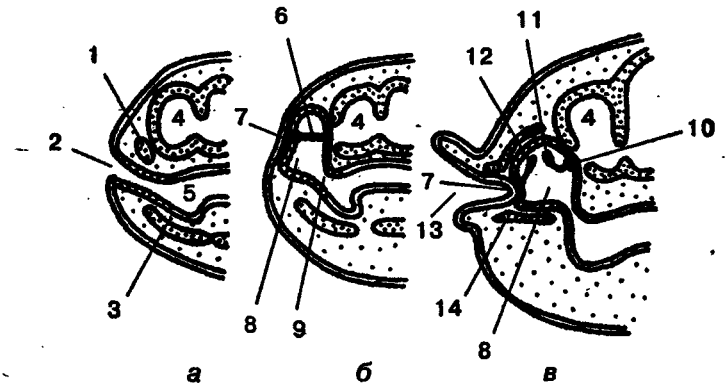


Рис. 3.224. Схема развития среднего уха в ряду позвоночных: *а* — рыба (акула); *б* — земноводные и зауропсиды; *в* — млекопитающие:

1 — гиомандибулярный хрящ; *2* — брызгальце; *3* — гиоид; *4* — слуховая капсула черепа; *5* — ротовая полость; *6* — столбик; *7* — барабанная перепонка; *8* — среднее ухо; *9* — евстахиева труба; *10* — стремя; *11* — наковальня; *12* — молоточек; *13* — наружный слуховой проход; *14* — барабанная кость

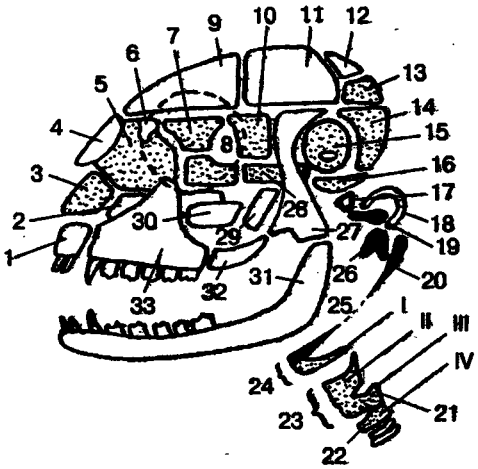


Рис. 3.225. Схема черепа млекопитающего (темные — замещающие кости, светлые — покровные кости):

1 — межчелюстная кость; *2* — сошник; *3* — остаток хрящевого черепа (носовая перегородка); *4* — носовая кость; *5* — решетчатая кость; *6* — слезная кость; *7* — глазнично-клиновидная кость; *8* — передняя клиновидная кость; *9* — лобная кость; *10* — крыло-клиновидная кость; *11* — теменная кость; *12* — межтеменная кость; *13* — верхнезатылочная кость; *14* — боковая затылочная кость; *15* — каменистая кость; *16* — основная затылочная кость; *17* — стремечко; *18* — барабанная кость; *19* — наковальня; *20* — шиловидный отросток — остаток гиоида, прирастающий к височной кости; *21* — черпаловидный хрящ; *22* — перстневидный хрящ; *23* — щитовидный хрящ; *24, 25* — остатки гиоида и жаберных дуг, образующие подъязычную кость и хрящи гортани; *26* — молоточек; *27* — чешуйчатая кость; *28* — основная клиновидная кость; *29* — крыловидная кость; *30* — небная кость; *31* — зубная кость; *32* — скуловая кость; *33* — верхнечелюстная кость; I—IV — висцеральные дуги

Бока черепа в задней части ограничены чешуйчатыми костями с сильно развитыми скуловыми отростками. Скуловой отросток направлен вперед и несет сочлененную поверхность для нижней челюсти. Он соединяется со скуловой костью, которая в свою очередь прикрепляется к скуловому отростку верхнечелюстной кости. В результате образуется скуловая дуга, весьма характерная для млекопитающих.

Глазницу выстилает крыло-клиновидная, глазнично-клиновидная и слезная кости. Последняя пронизана слезным каналом.

Передний отдел черепа представлен верхнечелюстной и межчелюстной костями (вторичная верхняя челюсть), несущими зубы.

Крыша черепа образована парными покровными костями: носовыми, слезными, лобными, теменными и непарной межтеменной.

Дно черепа образуют непарные кости: основная клиновидная и переднеклиновидная, выдающаяся вперед небольшим клином. В задней части дна черепа заметны парные вздутия — барабанные кости, часто называемые слуховыми барабанами. Они открываются наружу слуховыми проходами. Передняя часть дна черепа представлена вторичным твердым небом, образованным небными костями и небными отростками верхнечелюстных костей. Позади твердого неба, в средней части черепа расположены небольшие крыловидные кости и маленький сошник.

Висцеральный череп. К нему относится верхняя и нижняя челюсти, небно-квадратный и меккелев хрящи, подъязычная кость (см. рис. 3.225).

Небно-квадратный хрящ в процессе эмбрионального развития окостеневает в квадратную кость, и та преобразуется в слуховую косточку — наковальню. Меккелев хрящ тоже окостеневает и превращается в другую слуховую косточку — молоточек.

Верхний отдел подъязычной дуги, начиная с амфибий, преобразуется в слуховую косточку — стремя. Из первой жаберной дуги формируется подъязычная кость. Вторая, третья и четвертая жаберные дуги образуют хрящи гортани.

Мышечная система. У млекопитающих мышцы образуют сложную систему мелких пучков, которым дано огромное число названий.

Мускулатура млекопитающих высокодифференцирована и существенно отличается в разных отрядах и семействах в зависимости от способов передвижения.

Высокого развития достигает жевательная мускулатура и подкожная мускулатура. Последняя управляет движениями осязательных волос (вибрисс) и обеспечивает мимику. Куполообразная диафрагма — мускульная перегородка — разделяет грудную и брюшную полости; ее возникновение позволило резко усилить вентиляцию легких.

Во многих мышцах млекопитающих содержится миоглобин, обеспечивающий резерв кислорода. Наибольшее содержание миоглобина у водных млекопитающих (ластоногие, китообразные).

Мышцы конечностей можно подразделить на дорзальную и вентральную группы, которые соответствуют четко мышцам разгибателям и сгибателям. Движение животного редко

выполняется за счет сокращения единственного мышечного элемента. Обычно взаимодействуют несколько мышц, силы которых складываются. Функция мышцы зависит от того, в составе какой группы она действует.

Движения млекопитающих разнообразны:

а) галоп — задние ноги заносятся при прыжке вперед передних (копытные, зайцеобразные и др.);

б) шаг и рысь — убыстренная перестановка конечностей по диагонали;

в) иноходь — убыстренная перестановка конечностей попарно левой и правой стороны.

Скорости передвижения очень различны. Полевки развивают скорость до 4—7 км/ч, слон и кролик — до 40, антилопа — до 80. Гепард в броске на добычу развивает скорость до 105—115 км/ч.

Полость тела. Основными признаками целома у млекопитающих являются: 1) высокий уровень развития сальниковой сумки и 2) наличие плевральных полостей, отгороженных диафрагмой.

Сальниковая сумка образуется из дорзальной брыжейки, функция которой — поддерживать пищеварительный тракт и другие внутренние органы. Та часть дорзальной брыжейки, которая поддерживает желудок, называется большим сальником. Поскольку у взрослых млекопитающих желудок смещается влево, то большой сальник, в котором заключена селезенка, спускается напрямик и, провисая, образует карман над печенью — сальниковую сумку.

Сверху в полость тела вдаются семенники (яичники), поддерживаемые специальными брыжейками, а также почки.

Легкие заключены в пару плевральных полостей, находящихся в грудной полости. Перегородка между грудной и брюшной частями целома называется диафрагмой. Плевральные полости, разрастаясь вниз по обе стороны от сердца, могут смыкаться друг с другом под сердцем, так что между ними остается только срединный листок ткани — вентральное средостение — соединяющий околосердечную сумку с брюшной стенкой тела.

Нервная система достигает у млекопитающих исключительного развития и сложности (рис. 3.226). В первую очередь сильно развиты большие полушария. Серое мозговое вещество лежит не только на дне, но и на крыше мозга, образуя вторичную кору — неопаллиум, который получает небывалое развитие, хотя впервые он появляется еще у амфибий и более заметен у пресмыкающихся и птиц.

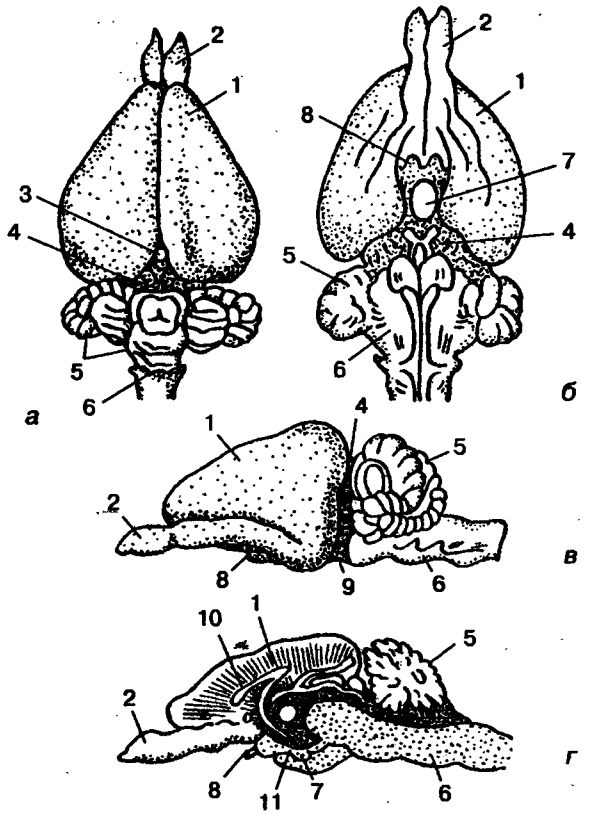


Рис. 3.226. Мозг кролика:
а — сверху; *б* — снизу; *в* — сбоку; *г* — в продольном разрезе:
1 — большие полушария; *2* — обонятельные доли; *3* — эпифиз; *4* — средний мозг; *5* — мозжечок; *6* — продолговатый мозг; *7* — гипофиз; *8* — зрительный нерв; *9* — варолиев мост; *10* — мозолистое тело; *11* — воронка

Передний мозг состоит из громадных полушарий, нависающих далеко назад и на бока, закрывая собой другие отделы мозга и обонятельных долей впереди. Полушария покрыты серым веществом, образующим мозговую кору. Кора почти всех млекопитающих образует различное количество борозд и извилин, увеличивающих ее поверхность. У млекопитающих впервые появляется сильвиева борозда, отделяющая лобную долю от височной; затем появляется роландова борозда, разделяющая лобную и

затылочную доли. У приматов и зубатых китов число борозд особенно велико. Неопаллиум млекопитающих обеспечивает высшую нервную деятельность в плане формирования оперативной памяти, образуя здесь функциональные центры (рис. 3.227).

Возникновение у млекопитающих высших ассоциативных центров — новой коры — не вело к ликвидации центров, управляющих инстинктивными актами, но лишь подчинило их высшему контролю.

Между обоими полушариями располагается широкая перемычка (комиссура), соединяющая их кору. Эта комиссура, свойственная только высшим млекопитающим, носит название мозолистого тела. Сзади мозолистое тело образует колено, которое направлено вниз и вперед и переходит в гиппокамп — образование, гомологичное первичному мозговому своду нижестоящих классов.

Полости боковых желудочков в связи с обособлением височной доли и развитием лобной и затылочной долей разбились на три соединенных основаниями полости: передний рог, являющийся полостью передней лобной доли полушария; нижний рог, представляющий полость височной доли, и задний рог — полость затылочной доли (рис. 3.228).

В полость переднего рога со дна вдается бугор мозгового вещества — «полосатые тела», свойственные и нижестоящим классам, а в полость нижнего рога снизу и с внутренней стороны характерное образование млекопитающих — гиппокамп.

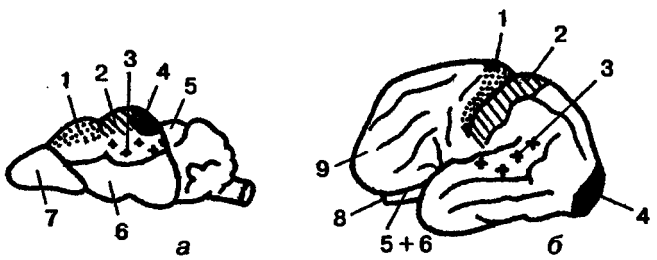


Рис. 3.227. Функциональные центры коры головного мозга землеройки (*а*) и человека (*б*):

1 — двигательный центр; *2* — центр кожно-мышечной чувствительности; *3* — слуховой центр; *4* — зрительный центр; *5* — крыша среднего мозга; *6* — обонятельные доли; *7* — обонятельная луковица; *8* — мозжечок; *9* — лобная доля

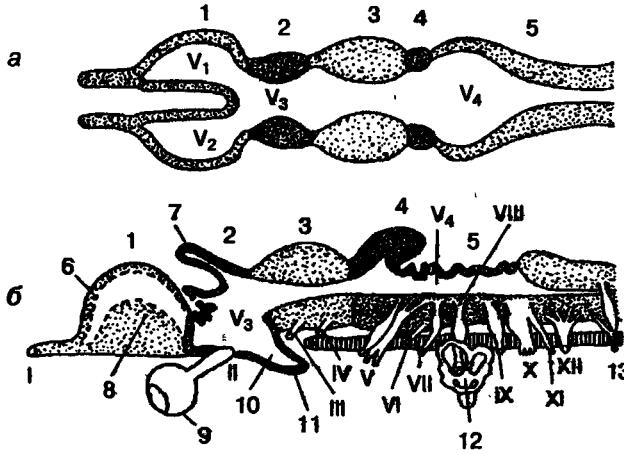


Рис. 3.228. Схема строения головного мозга позвоночных:
а — фронтальный разрез; *б* — сагиттальный разрез,
на котором показано отхождение головных нервов:

1 — передний мозг; *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг; *4* — мозжечок; *5* — продолговатый мозг; *6* — плащ; *7* — эпифиз; *8* — базальный ганглий; *9* — глаза; *10* — воронка; *11* — гипофиз; *12* — слуховой лабиринт; *13* — первый спинномозговой нерв. Внутри мозга находится система полостей, местами расширяющихся в желудочки мозга: V_1, V_2 — боковые желудочки переднего мозга; V_3 — третий желудочек, полость промежуточного мозга; V_4 — четвертый желудочек. Головные нервы: I — обонятельный; II — зрительный; III — глазодвигательный; IV — блоковидный; V — тройничный; VI — отводящий; VII — лицевой; VIII — равновесно-слуховой; IX — языкоглоточный; X — блуждающий; XI — добавочный; XIII — подъязычный

Промежуточный мозг. Сверху прикрыт полушариями переднего мозга. В нем располагается третий желудочек и зрительные бугры, через которые проходит зрительный тракт и где происходит обработка зрительной информации.

От дна промежуточного мозга отходят зрительные нервы, образующие перекрест, и позади них находится воронка, к которой прикреплен **гипофиз**, тогда как под промежуточным мозгом располагается на длинной ножке **эпифиз**.

Средний мозг отличается сравнительно небольшими размерами. Крыша среднего мозга поперечными бороздами поделена на четверохолмие, в котором передние бугры образуют зрительную кору, задние служат слуховыми центрами, подчиненными контролю переднего мозга.

Полость среднего мозга (сильвиев водопровод) представляет собой узкую щель.

Мозжечок. Относительно больших размеров и состоит из срединного червячка и прилегающих к нему парных полушарий с боковыми придатками. С мозжечком связано поддержание мышечного тонуса, равновесия и соразмерности движения частей тела.

Продолговатый мозг. Он дает начало большинству головных нервов (V—XII). В нем расположены центры дыхания, работы сердца, пищеварения и т. п. В отличие от нижестоящих классов по бокам четвертого желудочка обособляются продольные пучки нервных волокон, идущие к мозжечку и образующие так называемые задние ножки мозжечка.

На нижней поверхности продолговатого мозга обособляются парные продольные валики — пирамиды, а впереди них лежит поперечное возвышение, состоящее из нервных волокон, связывающих под продолговатым мозгом правое и левое полушария мозжечка. Возвышение это характерно для млекопитающих и носит название варолиева моста.

У млекопитающих уже 12 пар черепно-мозговых нервов. Добавочный нерв (11-я пара), не вполне дифференцированный у птиц и пресмыкающихся, у них получает полное развитие. Нервные тракты связывают продолговатый мозг со спинным мозгом.

Парасимпатическая нервная система образована черепными нервами продолговатого мозга и спинномозговыми нервами крестцового отдела. Симпатическая нервная система состоит из нервных узлов спинномозговых нервов шейного, грудного и поясничного отделов спинного мозга. Основные системы органов снабжены окончаниями обеих систем. Параллельная иннервация объясняется противоположно направленным воздействием. Если импульсы одной из них оказывают возбуждающее влияние на функции организма, то импульсы другой системы обычно тормозят их.

Органы чувств. Развиты в отдельных отрядах млекопитающих по-разному. У обитателей открытых пространств великолепно развито зрение; у ночных и сумеречных животных — обоняние и слух.

1. Органы осязания. Это ощущения боли, тепла, холода, прикосновения и давления. Восприятия такого рода чувств не требуют какого-либо особого органа. Оно порождается прямым раздражением окончаний чувствительных нервов или осязательных телец, расположенных в коже или внутренних органах.

2. **Органами вкуса** служат небольшие вкусовые луковицы (рис. 3.229), располагающиеся в основном на языке в складках небольших возвышений — сосочках языка.

3. **Орган обоняния** располагается в верхне-задней части носовой полости, где возникает сложная система раковин, покрытых слизистой оболочкой из обонятельного эпителия с рецепторными клетками, снабженными волосками. Если у низших позвоночных носовой аппарат обычно занимает короткий участок на переднем конце головы, то у типичных млекопитающих (кроме приматов) он внедряется далеко назад в область глазниц и сможет занимать более половины длины черепа. Их размер увеличен благодаря тому, что у млекопитающих появилось вторичное небо.

4. **Органы зрения.** Основная структура глаза — глазное яблоко, расположенное в глубине черепа — глазнице и связанное с головным мозгом зрительным нервом, отходящим от внутренней стороны яблока и заключенным в чехол.

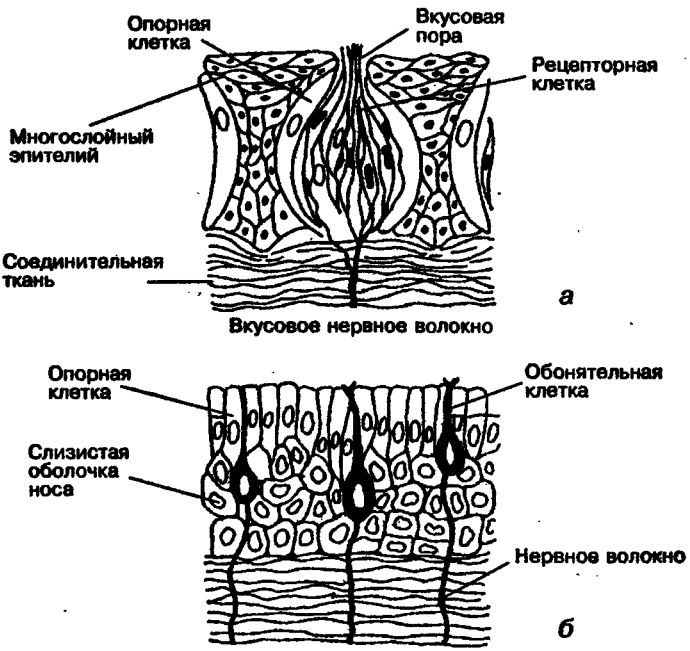


Рис. 3.229. Микроскопическое строение органов химических чувств: *а* — вкусовая луковица; *б* — обонятельный эпителий

Внутри глаза имеется ряд камер, заполненных водянистым или студенистым содержимым и ближе к наружному полюсу помещается хрусталик (рис. 3.230). Стенки глазного яблока образованы в основном тремя слоями: наружным — склерой, средним — сосудистой оболочкой и внутренней — сетчаткой. Первые две оболочки выполняют опорную и трофическую функции, а сетчатка содержит чувствительные компоненты глаза, которые воспринимают световые импульсы и передают их в мозг по зрительному нерву. Глаз млекопитающих лишен гребешка, и аккомодация достигается исключительно изменением формы хрусталика под влиянием сокращения ресничной мышцы.

5. Орган слуха млекопитающих состоит из трех отделов: наружного, среднего и внутреннего уха.

Наружное ухо (ушная раковина и наружный слуховой проход) выполняет функцию антенны-фильтра.

Среднее ухо за счет рычажной системы (молоточек, наковальня и стремечко) передает колебания с большей по величине барабанной перепонки на меньшую по площади мемб-



Рис. 3.230. Схема строения глаза человека

рану овального окошка внутреннего уха, усиливая эти колебания. Среднее ухо евстахиевой трубой соединяется с задней частью ротовой полости, что обеспечивает выравнивание давления воздуха по обе стороны барабанной перепонки (рис. 3.231).

Внутреннее ухо расположено в височной кости и состоит из вестибулярного (органа равновесия) и слухового (улитки) отделов.

Некоторые млекопитающие способны генерировать и воспринимать ультразвуковые колебания. Ультразвуковые сигналы летучих мышей генерируются аппаратом рта и носа. У китообразных — гортанью, краями черпаловидных хрящей, воздушными мешками носового прохода и наружным дыхалом.

Пищеварительная система. Органы пищеварения млекопитающих отличаются большой сложностью: кишечный тракт удлинен, резко дифференцирован, пищеварительные железы сильно развиты.

Пищеварительный тракт начинается ротовой полостью. В ротовой полости млекопитающих имеется четыре пары

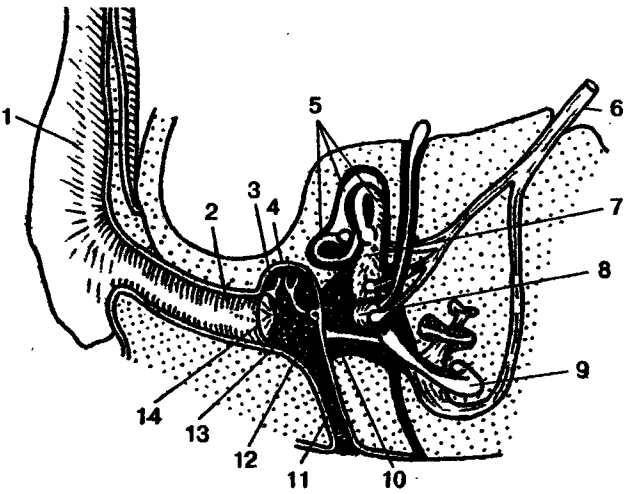


Рис. 3.231. Схема органа слуха млекопитающих:

1 — наружное ухо; *2* — наружный слуховой проход; *3* — молоточек; *4* — наковальня; *5* — полукружный канал; *6* — слуховой нерв; *7* — овальный мешочек; *8* — круглый мешочек; *9* — улитка; *10* — круглое окно; *11* — евстахиева труба; *12* — стремечко; *13* — полость среднего уха; *14* — барабанная перепонка

слюнных желез: подъязычная, заднеязычная, подчелюстная и околоушная. Из них три первых гомологичны подъязычной железе пресмыкающихся, последняя же является новообразованием, свойственным только млекопитающим.

Зубы не однородны (гетеродонтная зубная система), а разделяются на резцы, клыки и коренные, которые, в свою очередь, разделяются на истинные, или большие коренные, и на ложные, или малые коренные (у зубчатых китов все зубы однотипные — конические, что представляет вторичное явление). Зубы млекопитающих служат не только для удержания, но и для измельчения пищи. У разных групп млекопитающих в связи с их образом жизни зубы имеют разнообразное строение: у грызунов, например, клыков нет, зато резцы особенно велики; у хищных, наоборот, резцы развиты слабо, клыки же очень велики. В то же время, число зубов у различных групп млекопитающих строго постоянное. Для краткого обозначения количества зубов пользуются так называемыми зубными формулами. В них различные группы зубов обозначаются начальными буквами их латинских названий (i — резцы, c — клыки, pm — малые коренные, m — большие коренные). Над чертой пишется число зубов с одной стороны верхней челюсти, а под чертой — с одной стороны нижней челюсти. Например, зубную формулу кролика можно представить как

$$i\frac{2}{1};\ c\frac{0}{0};\ pm\frac{3}{2};\ m\frac{3}{3}=28,$$

а для человека — $i\frac{2}{2};\ c\frac{1}{1};\ pm\frac{2}{2};\ m\frac{3}{3}=32.$

У млекопитающих каждый зуб сидит в отдельной ячейке (текодонтные зубы). Число зубных смен строго постоянно. Обычно две: молочная и постоянная (дифиодонтная зубная система). Постоянные зубы в большинстве своем обладают корнем.

Язык млекопитающих подвижный, покрыт вкусовыми сосочками, в большинстве случаев широкий. Его роль: а) подхватывать пищу под зубы во время жевания; б) у жвачных схватывать пищу (загребать языком в рот траву); в) у хищных он служит для лакания; г) у таких, как муравьед, — для ловли насекомых, так как он длинный, червеобразный и к нему прилипают насекомые, которые с языком втягиваются в рот.

За ротовой полостью идет глотка, пищевод и затем желудок. Желудок имеет форму объемистого мешка. Расширенное начало его называется кардиальным отделом, а

суженый конец — пилорическим отделом. Внутри пилорического отдела на границе желудка и двенадцатиперстной кишки располагается кольцевая складка, снабженная кольцевыми мышцами. Это — сфинктер (сжиматель) желудка, носящий название привратника. Вышеописанный желудок получил название простого желудка. Он свойствен различным плотоядным и всеядным животным. У таких животных, как китообразные и жвачные парнокопытные, желудок сложный. У китообразных он разделен на три отдела, у жвачных — на четыре: рубец, сетка, книжка, сычуг (рис. 3.232).

От желудка отходит тонкий кишечник. Он начинается двенадцатиперстной кишкой, образующей петлю, в которой расположена поджелудочная железа.

За двенадцатиперстной кишкой следует тонкая кишка. На границе тонкой и толстой кишки лежит слепая кишка — это «бродильный чан», где благодаря наличию бактерий происходит брожение и расщепление трудноперевариваемой растительной клетчатки (рис. 3.233).

Толстая кишка имеет восходящую ветвь, поперечную и нисходящую. На последнем участке толстая кишка переходит в прямую кишку. Она невелика и заканчивается анальным отверстием. Только у низших млекопитающих (однопроходных) имеется клоака.

Под куполом диафрагмы лежит темно-красная печень. Она состоит из ряда долей. Печень продуцирует желчь, кото-

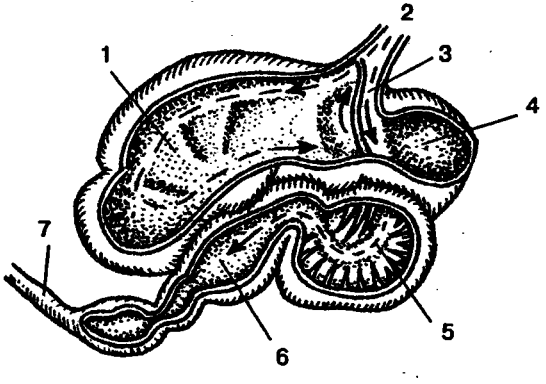


Рис. 3.232. Желудок коровы:

1 — рубец; *2* — пищевод; *3* — сток; *4* — сетка; *5* — книжка; *6* — сычуг; *7* — кишечник

рая скапливается в желчном пузыре. Желчный пузырь у некоторых млекопитающих, например крыс, отсутствует. У них желчь поступает прямо в передний отдел тонкого кишечника. Кроме функции переваривания пищи печень играет важную роль в обезвреживании ядовитых веществ, накоплении гликогена и т. д.

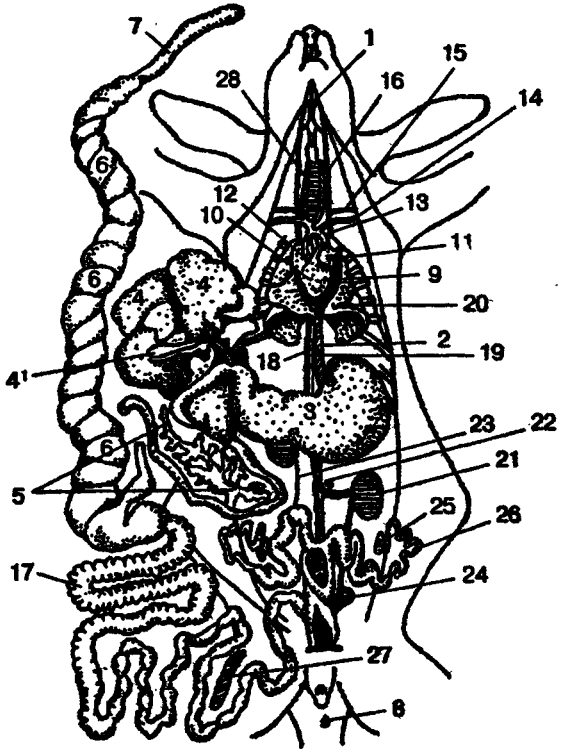


Рис. 3.233. Анатомия кролика-самки:

1 — подчелюстная слюнная железа; *2* — пищевод; *3* — желудок; *4* — печень; *4¹* — желчный пузырь; *5* — поджелудочная железа; *6* — слепая кишка; *7* — червеобразный отросток слепой кишки; *8* — анус; *9* — левый желудочек сердца; *10* — правый желудочек сердца; *11* — левое предсердие; *12* — правое предсердие; *13* — дуга аорты; *14* — левая подключичная артерия; *15* — левая подключичная вена; *16* — левая яремная вена; *17* — двенадцатиперстная кишка; *18* — нижняя полая вена; *19* — аорта; *20* — левое легкое; *21* — левая почка; *22* — левый надпочечник; *23* — правый мочеточник; *24* — мочевой пузырь; *25* — левый яичник; *26* — левый яйцевод; *27* — селезенка; *28* — щитовидная железа

Недалеко от желудка легко обнаружить темно-красную селезенку. Это орган кроветворения.

Кровеносная система замкнутая. Сердце четырехкамерное, из которого выходит только одна левая дуга аорты (рис. 3.234). Сердце лежит в околосердечной сумке — перикарде.

Большой круг кровообращения начинается с аорты. Отходя от левого желудочка, она заворачивает влево и тянется назад под позвоночником в виде спинной аорты, отсылая сосуды к внутренним органам.

Непосредственно от дуги аорты отходит безымянная артерия. От нее ответвляются правая и левая сонные артерии, направляющиеся к голове, и правая подключичная артерия. У многих млекопитающих левая сонная артерия отходит самостоятельно от аорты, так что безымянная артерия делится только на две большие ветви. В голове сонные артерии (правая и левая) делятся на два ствола: внутреннюю сонную и наружную сонную артерии. Далее дуга аорты дает левую подключичную артерию и переходит в спинную аорту.

Переходя через грудной отдел, аорта дает ряд ветвей: межреберные артерии, кишечную и переднюю брыжеечную.

Переходя через пояснично-крестцовый отдел, аорта дает заднюю брыжеечную, почечную и половую артерии и на своем заднем конце распадается на две подвздошные артерии, между которыми располагается хвостовая артерия. Две подвздошные артерии продолжаются в задние конечности в виде бедренных артерий.

Венозная кровь из задних конечностей собирается в парные бедренные вены, которые в области таза сливаются в заднюю полую вену.

Задняя полая вена, направляясь к сердцу, тянется вдоль позвоночника и принимает на себя ряд вен: заднюю брыжеечную, половые, почечные. Для млекопитающих характерно отсутствие воротной системы почек. Далее задняя полая вена прободает диафрагму и впадает в правое предсердие. Вблизи ее впадения в правое предсердие в нее впадают две печеночные вены. Венозная кровь от внутренних органов (кишечника, желудка, селезенки) собирается в воротную вену, которая, как у всех позвоночных, распадается в печени на капилляры, образуя воротную систе-

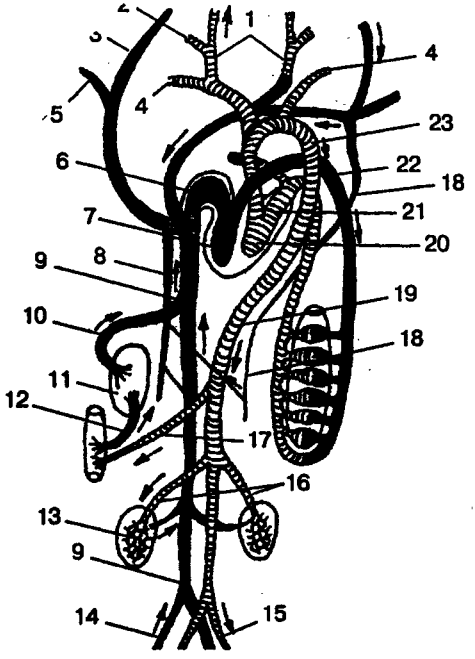


Рис. 3.234. Схема кровеносной системы млекопитающих:

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

му печени; капилляры печени вновь соединяются в уже упомянутые печеночные вены.

От передней части тела венозная кровь собирается в передние полые вены. Они принимают яремные вены, идущие от головы, и подключичные вены, несущие кровь от передних конечностей. У млекопитающих сохраняются остатки кардинальных вен рыб — так называемая непарная вена.

Малый круг кровообращения образован сосудами, несущими кровь от сердца к легким и обратно. От правого желудочка отходит общая легочная артерия, разделяю-

щаяся на правую и левую легочные артерии, идущие к соответствующим легким. Из каждого легкого кровь собирается в две легочные вены, которые затем сливаются, образуя одну правую и одну левую легочные вены, впадающие в левое предсердие общим отверстием.

Красные кровяные тельца (эритроциты) млекопитающих отличаются от соответствующих телец всех прочих позвоночных тем, что в сформированном состоянии лишены ядер (рис. 3.235). Среди лейкоцитов выделяют две основные группы: агранулоциты — клетки с округлым одиночным ядром и незернистой цитоплазмой и гранулоциты — клетки с ядром неправильной формы, часто сегментированным, и цитоплазмой, имеющей зернистое строение.

Дыхательная система. Органы дыхания — легкие. Состоят из множества бронхиол, заканчивающихся мельчайшими пузырьками — а л ь в е о л а м и. В связи с этим поверхность для газообмена значительно возрастает по сравнению с таковой у рептилий.

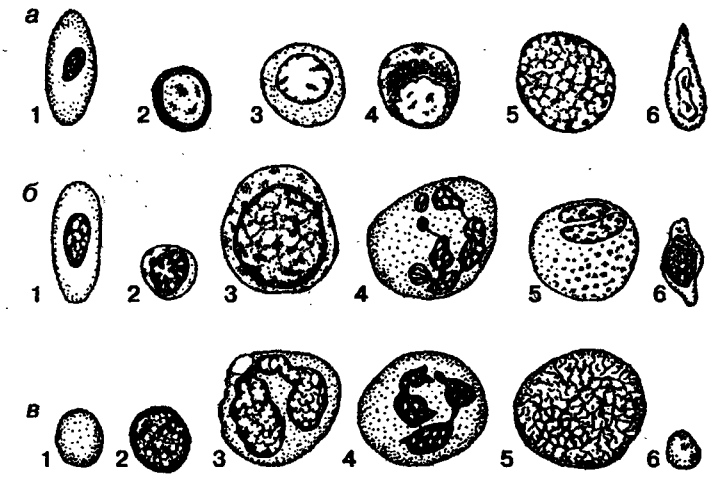


Рис. 3.235. Клетки крови:
а — костистая рыба; *б* — лягушка; *в* — млекопитающее (человек);
*а*1, *б*1, *в*1 — эритроциты; *а*2, *б*2, *в*2 — лимфоциты;
*а*3, *б*4, *в*4 — нейтрофильные гранулоциты; *в*3 — моноциты;
*а*4 — мелкозернистый ацидофильный гранулоцит;
*а*5 — крупнозернистый ацидофильный гранулоцит;
*а*6, *б*6, *в*6 — тромбоциты

Через наружные ноздри воздух проходит в носовую полость, где сильно развиты носовые раковины с разветвленными в них обонятельными нервами. Далее воздух через хоаны попадает в ротовую полость, а затем в гортань.

Гортань состоит из значительного числа хрящей, часть из которых появилась впервые только у млекопитающих. Хрящи окружают гортанную щель, причем надгортанник прикрывает ее сверху. Надгортанник играет важную роль при сложном акте глотания, во время которого вся гортань приподнимается, надгортанник же отгибается назад и прикрывает собой гортанную щель, так что пища проходит прямо в пищевод. Если пища все же попадает в дыхательное горло и животное поперхнулось, то она тотчас выбрасывается назад струей воздуха. В основании гортани лежит перстневидный хрящ, выше — щитовидный и черпаловидный хрящи, между которыми натянуты голосовые связки. Воздух через гортанную щель попадает в трахею.

Трахея — длинная упругая трубка, состоящая из хрящевых колец, часто неполных. В нижней части трахея делится на два бронха (правый и левый). Бронхи, войдя в легкие, делятся на вторичные бронхи, а последние на бронхи третьего и четвертого порядков, которые ветвятся на бронхиолы и заканчиваются легочными пузырьками — альвеолами. Здесь происходит обмен газов.

Акт дыхания у млекопитающих, как у всех амниот, происходит путем расширения и сужения грудной клетки. Но в отличие от остальных амниот грудная клетка расширяется не только вследствие изменения положений ребер, но и в результате опускания диафрагмы. При этом всасывающийся в легкие воздух окисляет кровь только в альвеолах.

Выделительная система. Функцию выделения у млекопитающих выполняют вторичные, или тазовые почки (метанефрос). Почки имеют бобовидную форму и располагаются по бокам позвоночника, прилегая к спинной стороне полости тела в области таза. От внутренней вогнутой стороны каждой почки отходит по мочеточнику (рис. 3.236), которые впадают непосредственно в мочевой пузырь. В свою очередь, мочевой пузырь открывается в мочеиспускательный канал. В верхней части каждой почки лежат округлые тела желтого цвета — надпочечники, относящиеся к железам внутренней секреции.

Половая система. Мужская половая система представлена парными семенниками. Семенники лежат вне полости тела — в мошонке. К ним прилегают придатки семенни-

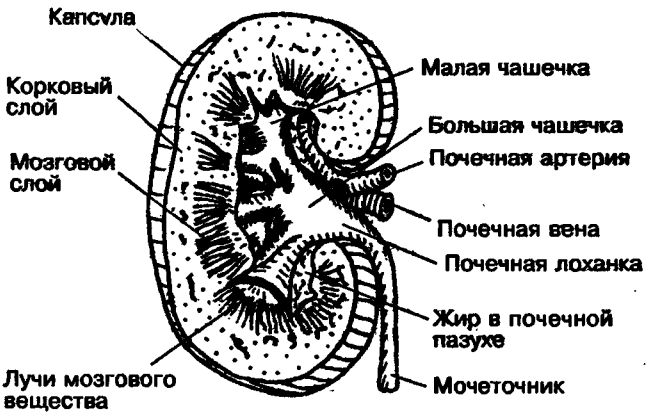


Рис. 3.236. Разрез почки млекопитающего. В каждую малую чашечку из мозгового слоя вдается почечный сосочек

ков, имеющие вид жироподобных тел и представляющие собой остатки мезонефроса — туловищной почки. От придатка отходит семяпровод (гомолог вольфова канала), который впадает в мочеполовой канал. Конечные части семяпроводов расширены в удлиненные семенные пузырьки, выделяющие жидкость для разжижения спермы. Кроме того, у самцов развиты предстательная железа и куперовы железы, также участвующие в формировании спермы.

Женская половая система представлена парными яичниками, которые расположены в полости тела, имеют овально-уплощенную форму и неровную поверхность. Из них созревшие яйцеклетки попадают в яйцеводы (фаллопиевы трубы), которые открываются в матку. Матка открывается наружу непарным влагалищем. Последнее своим задним концом переходит в преддверие, иначе мочеполовой канал, в него же открывается с брюшной стороны мочевой пузырь.

Развитие. У млекопитающих имеет место внутреннее оплодотворение. Слияние яйцеклетки со сперматозоидом происходит в фаллопиевой трубе. Оплодотворенное яйцо, спускаясь по фаллопиевой трубе, одновременно претерпевает дробление и в матку уже попадает в стадии бластодермического зародыша. Зародыш погружается в слизистую стенку матки, и вокруг него образуется амнион, а затем серозная оболочка и аллантоис. Последний, разраста-

ясь, срастается с серозной оболочкой в х о р и о н, на поверхности которого образуются ворсинки. Ворсинки хорошо входят в тесный контакт с разбухшими стенками матки, образуя детское место, послед, иначе, п л а ц е н т у. В плаценте различают детскую и материнскую части. С помощью плаценты зародыш питается за счет соков матери, что происходит путем осмоса через стенки соприкасающихся в плаценте детских и материнских кровеносных сосудов (рис. 3.237). При родах сросшиеся ворсинками детская и материнская плаценты отпадают.

Общая плодовитость млекопитающих, благодаря высокому уровню и разнообразным формам заботы о потомстве, невелика.

Характеристика отрядов млекопитающих

Подкласс 1. Первозвери, или клоачные (Prototheria).

Отряд однопроходных (Monotremata). В отряд входят: 1. Семейство *ехидны*; 2. Семейство *утконосы*. Наиболее примитивные из ныне живущих млекопитающих.

О с о б е н н о с т и с т р о е н и я к л о а ч н ы х.

1. В плечевом поясе есть характерные для рептилий кости: коракоид и надгрудник.

2. Имеется клоака.

3. Млечные железы имеют трубчатое строение; каждая трубочка открывается отдельным отверстием на брюшной стороне тела, сосков нет.

4. У самок функционирует только левый яичник.

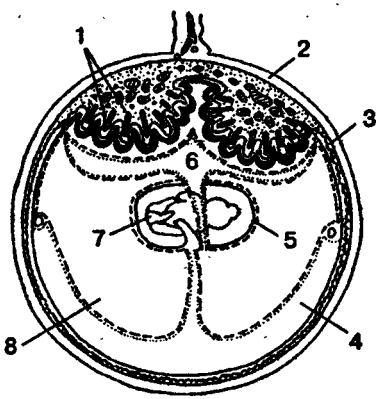


Рис. 3.237. Схема матки кролика и зародыша с оболочками:

1 — ворсинки плаценты; *2* — мускульный слой стенки матки; *3* — слизистая оболочка матки; *4* — полость желточного мешка; *5* — амнион; *6* — аллантоис; *7* — зародыш; *8* — экзоцель

5. Размножаются путем откладывания яиц. Яйцо после оплодотворения (16—27 суток) долго находится в половых путях и откладывается уже с развившимся зародышем. Период насиживания 10 дней.

6. Температура тела ниже, чем у других млекопитающих — около 32°С (от 25° до 36°С).

Представители: к этому подклассу относятся всего три вида животных, живущих в Австралии: *утконос, ехидна, проехидна.*

Подкласс 2. Сумчатые (Metatheria).

Отряд Сумчатых (Marsupialia). В отряде 9 семейств. Представителями являются: *опоссумы, сумчатый волк* (рис. 3.238), *сумчатый медведь* (коала), *кенгуру.*

Особенности строения сумчатых.

1. Плаценты нет. Детеныши рождаются недоношенными, после рождения вынашиваются в сумке матери. На внутренней стороне сумки располагаются соски.

2. У детенышей пищеварительная и дыхательная системы разобщены.

Выход из глотки в трахею отсутствует, поэтому он длительное время может не отрывать рот от соска.

3. Зубы изменчивы по числу и строению, что связано с характером питания.

4. Двойная матка и влагалище.

5. Беременность непродолжительна. Например, у американского опоссума 8—14 дней, у гигантского кенгуру 30—40 дней.

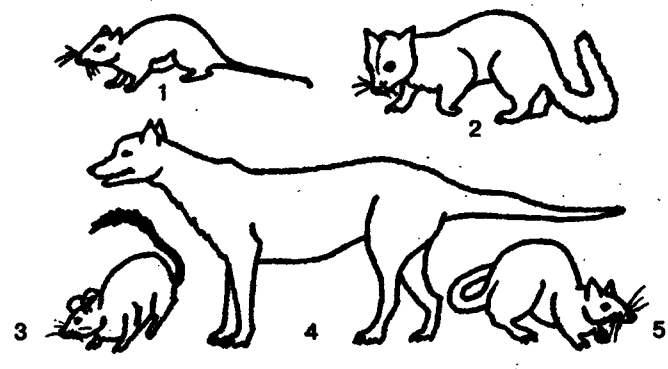


Рис. 3.238. Некоторые из представителей австралийских сумчатых: *1* — мышь; *2* — куница; *3* — тушканчик; *4* — волк; *5* — тафа (мышевидка)

Подкласс 3. Плацентарные, или звери (Eutheria).

Отряд Насекомоядных (Insectivora). В отряде 7 семейств. Представителями являются: *кроты, ежи, землеройки.*

Особенности строения насекомоядных.

1. Мелкие размеры тела (3,5—44 см).
2. Волосяной покров короткий, мягкий или тело покрыто колючками.
3. Полушария почти без извилин. Сильно развиты обонятельные доли.
4. Стопоходящие конечности.
5. Не развиты слуховые барабаны.
6. Большинство активны ночью, а часть — круглые сутки.

Отряд Рукокрылых (Chiroptera). В отряде два подотряда. В подотряде крыланов одно семейство *крыланов*, а в подотряде летучие мыши 16 семейств (*летучие мыши, вампиры* и т. д.).

Особенности строения рукокрылых.

1. Приспособившиеся к полету млекопитающие. Грудина килевидной формы.
2. Кожная перепонка натянута между передними и задними конечностями, начинаясь от шеи позади ушей по бокам тела, и заканчиваясь у кончика хвоста (рис. 3.239).
3. Короткий первый палец передних конечностей с когтем.
4. Теплоотдача с большой поверхности крыльев сокращается тем, что их температура из-за слабого кровоснабжения на 7—9°С ниже температуры тела.
5. Голова с широкой ротовой щелью, маленькими глазами и крупными, сложно устроенными ушными раковинами.
6. Волосяной покров густой, одноярусный; кожная перепонка покрыта редкими волосками.

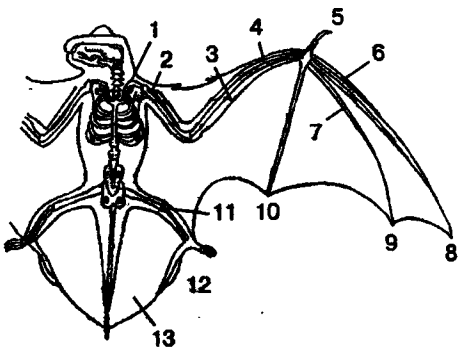


Рис. 3.239. Схема скелета летучей мыши:

1 — ключица; *2* — плечевая кость; *3* — лучевая кость; *4* — локтевая кость; *5* — 1-й палец; *6* — 2-й палец; *7* — 3-й палец; *8* — концевая фаланга 3-го пальца; *9, 10* — 4-й и 5-й пальцы; *11* — бедро; *12* — шпора; *13* — тазобедренная перепонка

7. Развиты слух, осязание. Способны к эхолокации.

Отряд грызунов (Rodentia). В отряде 32—34 семейства (*крысы, бобры, белки, дикобразы, хомяки*).

Особенности строения грызунов.

1. Самая многочисленная группа млекопитающих. Небольшие размеры тела.

2. Клыки отсутствуют. Отгрызают пищу резцами и тщательно перетирают коренными зубами (рис. 3.240). Наружная поверхность резцов образована твердой эмалью, а остальная часть более рыхлым дентином, что обеспечивает постоянную остроту режущего края. Резцы растут на протяжении всей жизни животного. На месте клыков образуется пространство — диастема.

3. Длинный пищеварительный тракт, большая слепая кишка.

4. Необычайная скороспелость (половое созревание в одно- двухмесячном возрасте). Высокая плодовитость рода с промежутком в 1,5—2 месяца.



Рис. 3.240. Зубы млекопитающего:
а — насекомоядного (землеройка); *б* — хищного (лисица); *в* — непарнокопытного (лошадь); *г* — зайцеобразного (заяц)

Отряд Хищных (Carnivora). В отряде 7 семейств (*волки, медведи, кошачьи, гиены*).

Особенности строения хищных.

1. Форма тела разнообразна. Хорошо развит волосяной покров.

2. В зубной системе хорошо развиты клыки и слабо развиты резцы.

Имеется характерный «хищный зуб» — это 4-й верхний предкоренной и первый нижний коренной нижней челюсти. При смыкании челюстей эти зубы соприкасаются, а при поедании добычи отрезают куски мяса, как ножницами (см. рис. 3.240).

3. Ключица отсутствует или она рудиментирована. Передние конечности у многих хищных пятипалые, задние четырехпалые (1-й палец редуцирован).

4. Матка двойная или двурогая. Детеныши рождаются слепые, с закрытыми ушными отверстиями, не способные к самостоятельному передвижению; их развитие происходит медленно.

5. Имеются специфические железы — анальные и в подушечках лап. У некоторых видов есть «фиалковая» железа — на верхней стороне основания хвоста.

Отряд Приматов (Primates). В отряде два подотряда. В подотряде низших приматов, или полуобезьян 3 семейства: *тупаи, лемуры; лори.* В подотряде высшие приматы, или обезьяны 4 семейства: *цепкохвостые обезьяны* — капуцины, *мартышки* — низшие узконосые обезьяны, *человекообразные обезьяны* — высшие узконосые и семейство *люди.*

Особенности строения приматов.

1. Конечности пятипалые, стопоходящие. Первый палец противопоставлен остальным, обеспечивая хватательную функцию конечностей.

2. Имеется волосяной покров из разных категорий волос и степени оволосения.

3. Большие размеры головного мозга, стереоскопическое зрение.

4. Желудок простой, питаются в основном растительной пищей.

Отряд Хоботных (Proboscidea). В отряде одно семейство слоновых, в котором в настоящее время сохранились два представителя: *индийский слон* и *африканский слон.*

Особенности строения хоботных.

1. Наибольшие размеры тела среди всех млекопитающих. Длина тела 5—7 м, высота в плечах 3—4 м, масса 4—5 т. Тело массивное, шея короткая, голова огромная, с большими ушами и длинным хоботом (носом), на конце которого расположены ноздри. Хобот образован сросшимся носом и верхней губой и разделен по всей длине продольной перегородкой.

2. Конечности высокие, колонообразные, пятипалые. На передних конечностях 5, иногда 4 копытца, на задних — 3 или 4.

3. Третьи резцы превратились в большие бивни, растущие в течение всей жизни. По мере изнашивания сработанные остальные зубы заменяются новыми, которые прорезаются и продвигаются вперед на место своих предшественников.

4. Ключица отсутствует.

5. Мозг по всей массе наибольший среди наземных млекопитающих. Однако большие полушария невелики и не закрывают мозжечка.

6. Хорошо развит слух, превосходно обоняние, зрение относительно слабое.

7. Исключительно травоядные животные.

8. Беременность от 20 до 22 месяцев. Лактация около 2 лет. Сосков одна пара между передними ногами. Самка приносит одного, реже двух детенышей.

Отряд Китообразных (Cetacea). Состоит из двух подотрядов: подотряд зубатых китов (*дельфины, косатки, белухи, кашалоты, нарвалы*) и подотряд усатых китов (*гренландский кит, южный кит, настоящий* и *горбатый кит*).

Приспособление китообразных к водному образу жизни.

1. Торпедообразное тело.

2. Передние конечности видоизменены в ласты, а задние редуцированы (рис. 3.241). Пальцев 4 или 5, ключица отсутствует.

3. Кожа голая. Имеют толстый слой подкожной жировой клетчатки, обеспечивающий сохранение постоянной температуры тела в воде (35—40°С). Кожные железы, за исключением млечных желез, полностью отсутствуют. У усатых китов на морде имеются щетинковидные волоски, наподобие вибрисс наземных млекопитающих, служащих для восприятия малейших колебаний окружающей среды.

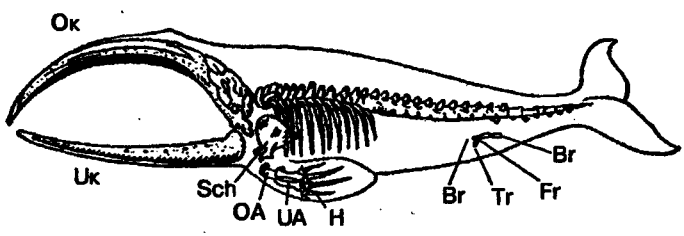


Рис. 3.241. Скелет гренландского кита:
Ok, Uk — верхняя и нижняя челюсти; Sch — лопатка;
OA — предплечье; UA — плечо; H — запястье; Br — рудимент таза;
Fr — рудимент бедра; Tr — рудимент костей голени

4. Мягкие губы отсутствуют. Слюнные железы редуцированы. Желудок сложный, состоит из 3—5 отделов. Кишечник достигает значительной длины.

5. Зубная система у зубатых китов однородная (рис. 3.242), а у усатых редуцирована и представлена «китовым усом» (рис. 3.243), образующим цедильный аппарат. Он состоит из 130—470 роговых пластинок, свешивающихся в виде бахромы с верхней челюсти. При плавании кита с открытой пастью вода проходит сквозь бахрому китового уса, а все пищевые объекты, вплоть до планктона, оседают на ней (рис. 3.244). Закрыв рот, кит движением языка отправляет пищу в глотку.

6. Парные ноздри усатых китов и непарные зубатых китов находятся на верхней стороне головы и обладают особым клапаном, запирающим эти отверстия при нырянии (до 40 мин). Носовые ходы короткие и проходят вертикально.

7. Трахея и бронхи укорочены, что способствует убыстрению акта дыхания. Легкие однодольчатые, с увеличенным количеством альвеол и с сильно развитой гладкой мускулатурой. Длительность пребывания под водой у китообразных обеспечивается слабой чувствительностью дыхательного центра к накоплению углекислоты, повышенным содержанием миоглобина (для создания резерва кислорода в мышцах).

8. Ушная раковина редуцирована. Наружный слуховой проход открывается позади глаза маленьким отверстием. Органы эхолокации, как и у летучих мышей, способны улавливать ультразвуковые колебания (рис. 3.245).

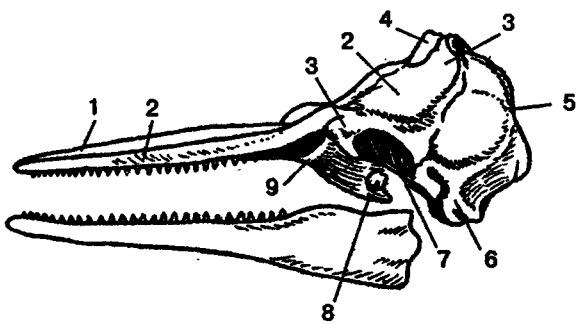


Рис. 3.242. Череп дельфина-белобочки:

1 — межчелюстная кость; *2* — верхнечелюстная кость; *3* — лобная кость; *4* — носовая кость; *5* — затылочная кость; *6* — чешуйчатая кость; *7* — скуловая кость; *8* — крыловидная кость; *9* — небная кость

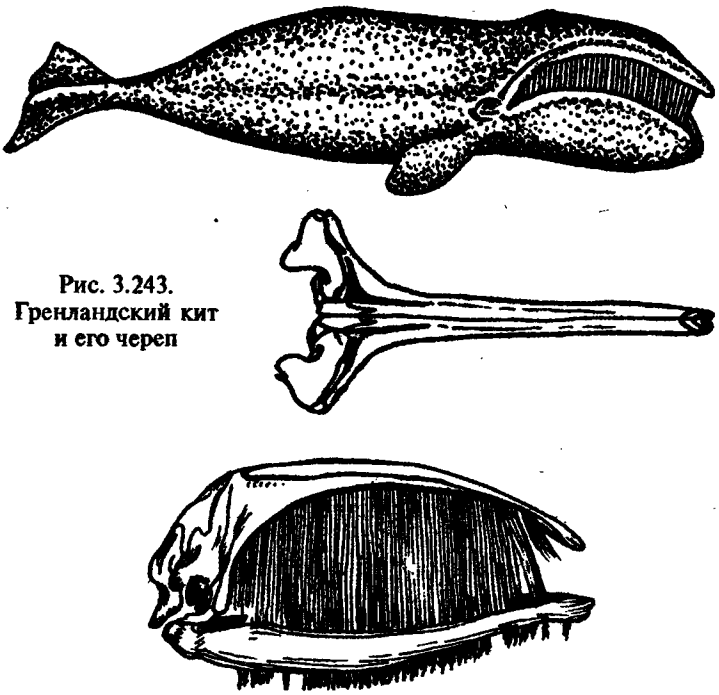


Рис. 3.243. Гренландский кит и его череп

Рис. 3.244. Череп беззубого кита. Роговые пластинки, свешивающиеся с верхней челюсти, представляют собой так называемый китовый ус. Слабое сочленение нижней челюсти с черепом указывает на отсутствие функции жевания

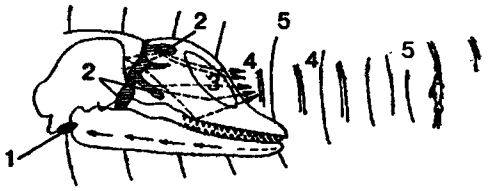


Рис. 3.245. Схема эхолокации дельфина:

1 — барабанная кость и внутреннее ухо; *2* — носовой канал и воздушные мешки; *3* — жировая подушка (акустическая линза); *4* — излучаемые звуковые волны; *5* — отраженные (от рыбы) звуковые волны. Генерированные в воздушных мешках и носовом канале звуковые волны отражаются от костей черепа, проходят через жировую линзу (показаны пунктирными стрелками), отраженные от цели (рыбы), звуковые волны (эхо) проходят к внутреннему уху через нижнюю челюсть (сплошные стрелки)

9. Веки неразвиты. Роговица и склера достигают значительной толщины. Слезные железы редуцированы. От механического и химического воздействия воды глаз предохраняет жирный секрет гардеровой кислоты, выделяемой конъюктивными железами век, не встречающиеся у других млекопитающих.

Китообразные близоруки, имеют округлый хрусталик.

10. Беременность длится 8—12 месяцев. Детеныш рождается вполне развитый, способный к самостоятельному передвижению. Кормление детеныша происходит под водой. Молоко вбрызгивается в его ротовую полость в течение нескольких секунд. Два соска находятся в складках на брюшной стороне и только в период лактации выдаются наружу. Лактация длится от 3,5 до 18 месяцев.

Отряд Ластоногих (Pinnipedia). К отряду ластоногих относится семейство ушастых тюленей (*морской лев, сивуч*); семейство моржовых (*морж*); семейство тюленевых (*тюлень, нерпа*).

Приспособление ластоногих к водному образу жизни.

1. Обтекаемая форма тела, лишенная каких-либо выступов, которые мешали бы плаванию.

2. Передние и задние пятипалые конечности превратились в ласты, выступающие за пределы туловища. Передние конечности начинаются с середины предплечья (у тюленевых остается свободной только кисть). Кисть одета общим кожным покровом, и пальцы снаружи незаметны. Задние конечности свободны с нижней трети голени или только с предплюсны. На задних ластах пальцы видны, хотя они и соединены между собой плавательной кожной перепонкой. Ключицы нет.

3. Ноздри щелевидные, могут замыкаться во время ныряния.

4. Питаются рыбой, птицами, моллюсками.

5. Зубы хорошо дифференцированы на клыки, резцы и щечные (рис. 3.246, 3.247).

6. Желудок простой, содержит камни различных размеров для перетирания пищи.

7. Мощная подкожная жировая клетчатка образует надежный термоизолирующий слой. Сильно развит эпидермис с волосяным покровом. Температура тела 36,5—37,7°С.

8. Хорошо развит слух, обоняние. Зрение развито слабо. Некоторые способны к гидролокации.

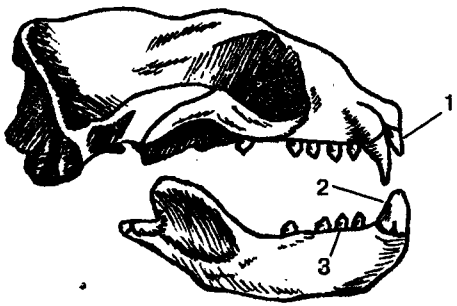


Рис. 3.246. Череп сивуча:
1 — резцы; *2* — клыки; *3* — коренные зубы



Рис. 3.247. Клык моржа

9. Беременность длится 11—12 месяцев. Самки рожают на льду или на берегу. У самки имеется две пары сосков для вскармливания детеныша молоком. Лактация длится от нескольких недель до года.

Отряд Парнокопытных (Artiodactyla). Отряд делится на подотряд нежвачных и подотряд жвачных. Подотряд нежвачных включает 3 семейства: *свиных, пекариевых, бегемотовых.* Подотряд жвачных включает 5 семейств: *оленьковые, оленевые, жирафовые, вилороговые, полорогие.*

Особенности строения парнокопытных.

Подотряд нежвачных.

1. Туловище массивное, неуклюжее.

2. Рогов нет.

3. Зубная система полная, клыки выдаются из ротовой полости (рис. 3.248).

4. Кожа голая или покрыта щетиной.

5. Конечности четырехпалые. Первый палец редуцирован, а остальные четыре покрыты роговыми копытами, при этом

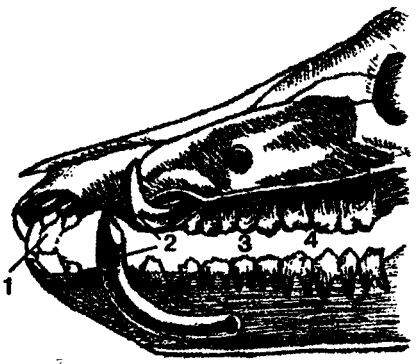


Рис. 3.248.
Череп свиньи:
1 — резцы; *2* — клыки; *3* — ложнокоренные зубы; *4* — коренные зубы

боковые второй и пятый пальцы относительно длинные и, как правило, при ходьбе касаются земли.

6. Желудок 2—3-камерный, нежвачный.

7. Ключица отсутствует.

8. Беременность 4—6 месяцев.

Подотряд жвачных.

1. Тело стройное, на высоких стройных конечностях.

2. Имеется пара рогов, ежегодно сменяющихся, или постоянных на костных стержнях.

3. Зубная система неполная, клыков нет, или они не выдаются (рис. 3.249).

4. Имеется волосяной покров, иногда густой.

5. Конечности четырехпалые. Первый палец редуцирован. Средние пальцы третий и четвертый, образующие передние копыта, значительно больше боковых (2-го и 5-го), образующих задние копыта, которые сдвинуты назад и обычно не касаются земли в обычных условиях.

6. Желудок 4-камерный, жвачный. 1-й отдел — рубец; 2-й — сетка; 3-й — книжка; 4-й — сычуг (железистый отдел). Жвачное животное слабо пережевывает пищу и заглатывает ее в 1-й отдел желудка, где пища размягчается, затем она отрыгивается в ротовую полость, где пережевывается снова, перемешивается со слюной и опять проглатывается (см. рис. 3.232).

7. Ключица отсутствует.

8. Беременность 6—9 месяцев.

Отряд Непарнокопытных (Perissodactyla). В отряде 3 семейства: *лошадиных, тапировых* и *носороговых.*

Особенности строения непарнокопытных.

1. Телосложение легкое и стройное (лошадь), с длинными конечностями или тяжелое (бегемот), на коротких толстых конечностях.

2. Волосяной покров короткий и грубый, иногда полностью редуцируется.

3. У всех представителей наиболее развит третий палец конечностей, 1-й палец всегда отсутствует (редуцирован). Остальное количество пальцев изменчиво, например, у лошади есть только 3-й палец, у носорогов по три пальца (нет 1-го и 5-го), но при этом ось конечности всегда проходит через третий палец. Нередуцированные концы пальцев защищены роговыми копытами (рис. 3.250).

4. Зубная система неполная, клыки отсутствуют (см. рис. 3.240).

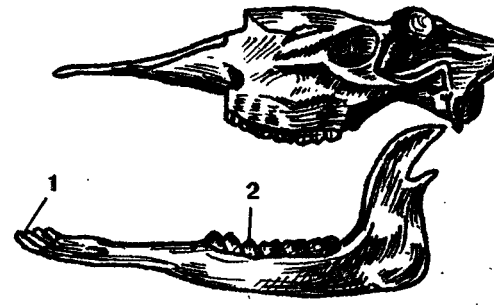


Рис. 3.249. Череп лося:
1 — резцы; *2* — коренные зубы

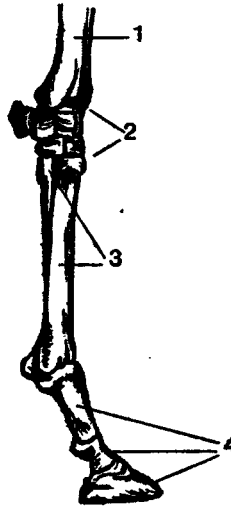


Рис. 3.250. Скелет передней ноги лошади:
1 — предплечье; *2* — кости запястья; *3* — пястные кости; *4* — пальцевые фаланги (копыто снято)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СИСТЕМ ОРГАНОВ ПОЗВОНОЧНЫХ

Сравнительная анатомия — отрасль науки, изучающая сходства и различия строения систем органов у различных групп животных.

Методом сравнительной анатомии (сопоставления) можно установить степень сходства различных органов у живых существ, стоящих на разных уровнях эволюционного развития, выявить последовательные преобразования одного и того же органа в процессе его исторического развития; сравнительные преобразования органов на зародышевых стадиях развития, а также причины аномалии или патологии органов.

В сравнительной анатомии принято различать два вида сходства: гомологию, или гомологичное сходство, и аналогию, или аналогичное сходство.

Гомологией называют в основном морфологическое сходство, т. е. сходство в строении, а также сходство в происхождении (от сходных зачатков). Гомологичные органы когда-то несли сходную функцию, но в настоящее время могут нести самую различную функцию. Признаками гомологичных органов являются:

1) общий план строения;

2) одинаковое расположение в теле;

3) развитие из одних и тех же эмбриональных листков (зачатков);

4) функции органов чаще одинаковы, но нередко бывают различными.

Примером гомологичных органов могут служить передние конечности наземных позвоночных. В то же время функция конечности неодинакова: у лягушки конечности служат для скачков, у птиц — для полета, у крота — для рытья земли, у лошади — для бега.

Аналогией называются органы, у которых, главным образом, сходны функции, а происхождение и морфологическое строение не сходно. Следовательно, общий план строения, расположения в теле и эмбриональные зачатки различны.

Примером аналогичных органов являются: крыло бабочки и крыло птицы, жабры рака и жабры рыбы, конечности членистоногих и конечности позвоночных. Причины сходства аналогичных органов лежат в одинаковых условиях существования организмов.

Филогенетическое развитие, т. е. процесс становления вида — научная проблема, для решения которой очень полезен метод сравнительной анатомии. Характерным для развития является преобразование форм с установлением новых соотношений и выделением новых частей. Можно выделить *пять основных принципов развития органических форм.*

1. Принцип дифференциации, основанный на разделении функции. Однако каждый орган несет кроме характерной для него главной функции еще ряд второстепенных. Этим самым даются широкие возможности преобразованию органов.

2. Принцип интеграции — соподчинение частей целому организму. Вместе с разделением функций неизбежно идет и противоположный процесс взаимозависимости частей, восстановление гармоничного целого.

3. Принцип специализации — прогрессивное уменьшение числа функций данного органа. Некоторые органы могут в результате специализации достигнуть высокой степени совершенства (конечность копытного, язык хамелеона, крыло птицы и т. д.). Однако специализация ограничивает возможность смены функции при изменении внешней среды, т. е. делает организм менее пластичным.

4. Принцип редукции — регрессивное развитие органа. В результате высокой специализации и уменьшения числа функций может возникнуть общее ослабление органа, при котором и главная функция теряет свое значение. Так, у копытных в связи со специализацией конечности редуцируется ключица, малая берцовая кость, локтевая кость, боковые пальцы, многие мышцы, нервы и сосуды, связанные с этими частями. Для редуцированных органов характерна повышенная изменчивость, что имеет значение в медицинской практике (аппендикс колеблется от 2 до 20 см). Степень редукции может быть различной. Иногда орган исчезает полностью, отсутствуя и у взрослых, и у зародыша. В других случаях он может быть представлен только у зародыша (например, эмбриональный зачаток головной почки у млекопитающих), а в ряде случаев орган развивается до определенной стадии, после чего развитие останавливается и он остается в недоразвитом состоянии (рудиментом).

5. Принцип рекапитуляции (повторения). Во время индивидуального развития у животных наблюдаются черты более или менее отдаленных предков. Например, у птиц во взрослом состоянии черепная коробка сплошная, а у

птенца она состоит из тех же костей, что и у взрослых рептилий, от которых произошли птицы. Рекапитуляция свидетельствует, что взрослая форма, в сущности, неотделима от предшествующих стадий ее развития, т. е. филогенеза, под которым следует понимать не только ряд взрослых форм, а исторический ряд последовательных онтогенезов. Поэтому знание исторического развития основных систем органов необходимо в изучении аномалий развития (уродства).

Филогенез каждой системы для большей наглядности обычно рассматривается отдельно, но при этом не следует забывать, что организм представляет собой единую целостную систему и изменение в одном органе всегда влечет за собой преобразование в других частях тела.

Филогенез наружных покровов

Кожа, начиная с низших хордовых, подразделяется на два слоя: поверхностный эпителиальный эктодермального происхождения — **эпидермис**, и внутренний соединительнотканный мезодермального происхождения — **дерму**.

Эволюция покровов характеризуется двумя основными направлениями.

1. Дифференцировкой на отчетливо различимые слои: эпидермис и дерму.

2. Анатомо-физиологическими преобразованиями придатков кожи.

У *хрящевых рыб* появляется плакоидная чешуя, представляющая собой пластинку, несущую шип или зубец. Чешуя состоит из дентина, более твердого, чем кость. Шип снаружи покрыт эмалью, еще более твердой, чем дентин. В закладке плакоидной чешуи участвует эпидермис и дерма. Кроме того, эпидермис содержит большое количество одноклеточных слизистых желез.

У *костных рыб* образуется костная чешуя за счет кориума, без участия эпидермиса. Филогенетически костная чешуя связана с более примитивной плакоидной чешуей.

У *земноводных* чешуя исчезает. Начинает закрепляться эволюционно процесс ороговения верхнего слоя эпидермиса. Слизистые железы становятся многоклеточными.

У *рептилий* ороговение поверхностного слоя эпидермиса достигает небывалой степени. Вследствие этого тело становится покрытым роговыми чешуйками. Слизистые

железы исчезают. Чешуя периодически сбрасывается и заменяется новой.

У *птиц* возникают роговые образования более сложного строения — перья. Перо следует рассматривать как весьма осложненную чешую. Перо периодически сбрасывается и заменяется новым.

У *млекопитающих* возникают новые роговые придатки сложного строения: волосы, ногти, копыта, рога, чешуя и кожные железы, которые гомологичны слизистым железам амфибий. Потовые дают начало сальным и млечным железам.

Филогенез осевого скелета

Появление в филогенезе внутреннего осевого скелета ознаменовало процветание новой группы животных — хордовых. Развитие осевого скелета связано со следующими преобразованиями: 1) возникновение хорды; 2) замещение хорды позвоночным столбом; 3) дифференцировка позвоночного столба.

Хорда представляет собой клеточный шнур энтомезодермального происхождения, лежащий под центральной нервной системой. Клетки хорды имеют вид плоских вакуализированных дисков и располагаются подобно монетному столбику по длине хорды. По поверхности хорду облегчает эластичная оболочка. В таком виде она развивается у всех позвоночных. Однако в качестве постоянного органа хорда функционирует лишь у немногих низших позвоночных (круглоротые, осетровые, двоякодышашие). Уже у хрящевых рыб из окружающей хорду склерогенной ткани в эластичную оболочку вселяются мезодермальные клетки, и внутри оболочки хорды развиваются хрящевые тела позвонков, в которых затем происходит еще отложение извести. В дальнейшем у всех позвоночных хорда вытесняется телами позвонков, которые обычно перетягивают хорду посередине, так что остатки последней сохраняются, главным образом, между телами позвонков.

У *большинства рыб* хорда сохраняется в виде четкообразного шнура внутри позвонков, у *земноводных* — между телами позвонков, у *млекопитающих* остатки хорды сохраняются между телами соседних позвонков внутри межпозвоночных хрящей в виде их студенистого ядра.

Развитие позвонка. Первоначально каждый позвонок складывается из нескольких элементов. У круглоротых впер-

вые появляется парный ряд небольших хрящиков, сидящих на хорде и правильно чередующихся с выходами корешков спинного мозга. Так, на каждом сегменте тела появляются верхние дуги. У костных рыб закладываются и нижние дуги. В дальнейшем наступает охрящевание внутри оболочки хорды, и таким образом развивается тело позвонка в виде хрящевого кольца. Верхние и нижние дуги срастаются с телом позвонка, и формируется цельный хрящевой или костный позвонок (рис. 3.251). Затем верхние дуги сливаются своими концами, образуя канал спинного мозга и остистый отросток. Нижние дуги разрастаются в виде боковых выростов. Они служат местом прикрепления ребер.

Дифференцировка позвоночного столба. Однородный вначале, позвоночный столб в процессе индивидуального развития дифференцируется на следующие отделы, характерные для каждой таксомической группы животных.

У *рыб* различают два отдела: шейный и хвостовой. Все позвонки туловищного отдела имеют боковые выросты, к которым присоединяются ребра. В позвонках хвостового отдела ребра отсутствуют, и боковые выросты нижних дуг срастаются между собой, образуя гемальный канал.

У *бесхвостых земноводных* появляются еще два новых отдела и всего становится четыре: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел представлен одним позвонком, несущим на себе ребра. Туло-

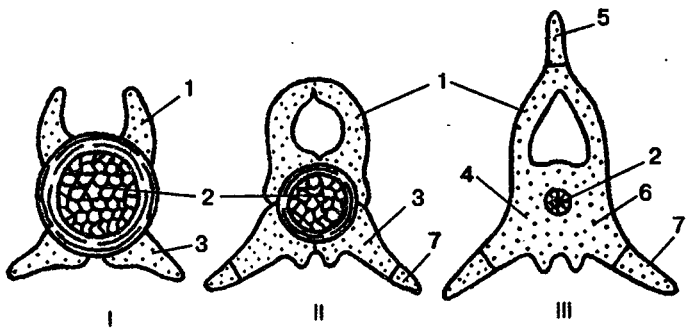


Рис. 3.251. Последовательная стадия развития (I—III) туловищного позвонка рыбы:

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

вищный состоит из 5 позвонков, имеющих ребра. Длина ребер незначительна, и они не доходят до грудины, заканчиваясь свободно. Крестцовый отдел также состоит из одного позвонка, который дает опору тазовым костям и задним конечностям. Хвостовые позвонки (числом 12) у бесхвостых амфибий срастаются в единую кость — уростиль.

У *рептилий* в позвоночнике различают 5 отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел позвоночника рептилий содержит различное число позвонков (7—10), имеющих небольшие ребра. Первым грудным позвонком считается тот позвонок, ребро которого доходит до грудины. Позвонки поясничной области характеризуются значительными поперечными отростками, представляющими результат прирастания к ним рудиментарных ребер. Число позвонков в грудинно-поясничной области 16—25, а крестцовый отдел состоит всего из 2 позвонков. Хвостовых 15—40.

Позвоночник у *птиц* сходен с позвоночником рептилий, но имеет черты специализации. Она проявляется в срастании между собой части позвонков. Шейный отдел приобретает большую подвижность, количество позвонков может достигать до 25. Ребра здесь подвергаются полной редукции. В грудной области происходит срастание позвонков между собой, что создает прочную опору для крыльев. Огромный сложный крестец состоит из значительного числа сросшихся между собой позвонков. В этом крестце, однако, лишь два позвонка имеют генетическую связь с рептилиями. Спереди от них лежат типичные грудные позвонки, а позади — позвонки хвостовой области.

Таким образом, число свободных позвонков у птиц незначительно. Даже последние хвостовые позвонки срастаются между собой в плоскую вертикальную пластинку — копчик, служащий для поддержания рулевых перьев.

У *млекопитающих* позвоночник состоит из пяти отделов — шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. Характерно постоянное число позвонков в шейном отделе — семь. Ребра шейных позвонков полностью редуцированы. В грудном отделе количество позвонков колеблется от 9 до 14, чаще — 12—13. Они несут ребра, большинство их соединяется с грудиной. Поясничный отдел содержит от 2 до 9 позвонков, имеющих мощные поперечные отростки. Крестец образован сросшимися позвонками, числом 10 и более.

Происхождение конечности наземных позвоночных. Строение скелета конечности наземных позвоночных обнаруживает известное сходство со строением скелета некоторых форм парных плавников рыб. Более того, пятипалая конечность закладывается в виде небольшой горизонтальной складки и на ранних стадиях имеет форму плавника.

В настоящее время можно считать несомненным, что пятипалая конечность развилась *из сильно расчлененного плавника кистеперой рыбы* путем постепенного уменьшения количества костных элементов.

В процессе преобразования плавников в конечности наземных произошла замена прочного сочленения элементов скелета между собой подвижным сочленением в виде *суставов*. В результате плечо, предплечье, кисть стали подвижны относительно друг друга.

Одновременно в процессе эволюции наземных происходит значительное удлинение костей проксимального отдела (плечо, предплечье), а также самых дистальных — пальцы, в то время как кости среднего отдела укорачиваются. Зависимость между длиной костей и наземным образом жизни подтверждается тем, что при вторичном переселении в воду происходит обратное укорочение этих костей (киты, водные рептилии и др.).

Филогенез дыхательной системы

Функцию органов дыхания у *хордовых* принимает на себя передняя часть кишечника. В нем образуются многочисленные отверстия или щели, контактирующие с окружающей средой непосредственно или через особую околожаберную полость (например, у ланцетника).

У *водных позвоночных* развитие околожаберной полости начинается в эмбриональном периоде, когда в области глотки развиваются парные карманообразные выросты. Имея энтодермальное происхождение, выросты растут по направлениям к покровам, откуда им навстречу развиваются соответствующие эктодермальные впячивания. При соприкосновении они срастаются, образуя жаберные мешки, а затем происходит прорыв наружу в виде щели. Таким образом развивается ряд парных жаберных (висцеральных) мешков, в стенках которых формируются жабры. В жаберных мешках развивается свой скелет в виде висцеральных жаберных дуг, которые располагаются во внутренней части перегородок

мешков. В наружной части жаберных перегородок развивается мускулатура и артериальные дуги, дающие начало жаберным сосудам.

Эктодермальная часть жаберных мешков образует многочисленные выросты слизистой оболочки (жаберные лепестки), обильно снабженные кровеносными сосудами, — это и есть ж а б р ы. Жаберный аппарат всех высших рыб защищен снаружи жаберной крышкой, а изнутри щетками, перегораживающими внутренние жаберные отверстия. Эти щетки образуют цедилку, препятствующую прохождению пищевых частиц из полости глотки в жаберный аппарат.

Число жаберных щелей может быть различно. Наибольшее число щелей наблюдается у круглоротых (эмбрионально достигает до 17, но обычно от 7 до 14). У хрящевых рыб 6—7 жаберных щелей, а у костных — 4—5. Таким образом, эволюция водного дыхательного аппарата (жабр) связана с редукцией жаберных перегородок, вследствие чего жаберный аппарат сконцентрировался в сравнительно небольшой области задней части головы.

У *наземных позвоночных* закладывается, как и у рыб, до шести висцеральных мешков. Из первого мешка развивается б а р а б а н н а я п о л о с т ь, а остальные, кроме последнего, исчезают, участвуя в закладке з а ч а т к а щ и т о в и д н о й ж е л е з ы и э п и т е л и а л ь н ы х т е л е ц, тесно прилегающих к ней.

Позади последнего жаберного мешка в виде парного выроста на брюшной стенке глотки закладываются л е г к и е. Во время дальнейшего развития эти зачатки растут назад, вытягиваясь в мешковидные образования, и в то же время обособляется соединяющий оба зачатка участок глотки. Последний дает начало непарному дыхательному пути (г о р т а н и и т р а х е е), а парные мешки врастают в брюшную полость, покрываясь при этом брюшной выстилкой (плеврой) и преобразуются в сложно устроенные органы.

Легкие *земноводных* представляют собой специализированный парный плавательный пузырь, который возник путем преобразования задней пары жаберных мешков. Таким образом, легкие земноводных гомологичны плавательному пузырю кистеперых рыб. Они представляют собой два мешка, соединенных с глоткой небольшой гортанно-трахейной камерой (рис. 3.252). Так же как и плавательный пузырь кистеперых рыб, они снабжаются кровью от 4-й жаберной артерии.

Легкие *амфибий* весьма примитивны. Воздухоносные пути слабо дифференцированы. В связи с недостаточным разви-

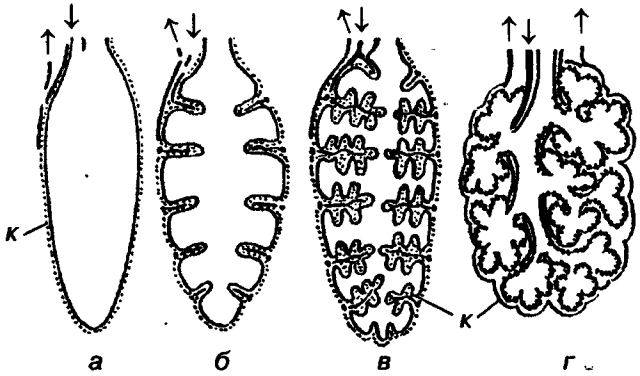


Рис. 3.252. Схема увеличения поверхности дыхательного эпителия у позвоночных:
а — тритон; *б* — легкое лягушки; *в* — легкие пресмыкающихся; *г* — легкое млекопитающего; К — капилляры. Стрелками указано направление кровотока

тием легких основным органом дыхания служит кожа, в которой имеется большое количество мелких кровеносных капилляров.

Легкие *рептилий* становятся единственным органом дыхания и соответственно подвергаются дальнейшему развитию:

а) дыхательная поверхность легочных мешков резко увеличивается;

б) появляются перегородки на стенках легких и легкие приобретают губчатый характер строения или ячеистый;

в) трахея разделяется на два бронха.

Легкие *птиц* представляют собой не мешки, а плотные губчатые тела. Это объясняется тем, что легкие птиц в основном состоят из разветвлений бронхиальных трубок, соединенных между собой многочисленными параллельными парабронхами, от которых отходят слепые выросты — бронхиолы. В дыхательной системе птиц наблюдаются следующие особенности:

а) газообмен осуществляется в бронхиолах;

б) часть вторичных бронхов пронизывает легкие насквозь и образует на конце огромные тонкостенные расширения — воздушные мешки, лежащие между внутренними органами;

в) за счет воздушных мешков в легких происходит окисление дважды — при вдохе и выдохе (двойное дыхание).

В легких *млекопитающих* бронхи делятся на довольно большое число бронхов вторичного, третичного и четвертичного порядков. Кончаются дыхательные пути бронхиолами, на конце которых имеются вздутия — а л ь в е о л ы. Последние выстланы плоским эпителием и снабжены богатой сетью капиллярных сосудов. Здесь происходит газообмен.

Таким образом, эволюция легких выражается в обособлении дыхательных путей и увеличении дыхательной поверхности.

Филогенез кровеносной системы

У *хордовых* животных расположение сосудов очень сходно с расположением их у аннелид. Имеются продольные брюшной и спинной сосуды, связанные между собой анастомозами, проходящие через внутренние органы. Так как передняя часть кишечника преобразована в дыхательный аппарат, то анастомозы этой области (ранее кишечные сосуды) получают название ж а б е р н ы х с о с у д о в. Сердце представляет собой расширение брюшного сосуда.

В связи с этим возникает **первая перестройка кровообращения** у хордовых (ланцетник) — ток крови в сосудах имеет обратное направление, чем у аннелид, и пульсирует не спинной, а б р ю ш н о й с о с у д. Причем брюшной сосуд был прерван посредине системой капилляров печеночного выроста, поэтому пульсирует только передний отдел, лежащий под жаберной областью кишечника. Пульсирующая брюшная аорта гонит кровь вперед, в жаберные перегородки. Главный артериальный ствол, по которому кровь течет назад, — это спинная аорта.

Вторая перестройка кровообращения связана с появлением сердца, и эволюция кровеносной системы идет по пути увеличения количества камер сердца и дифференцировки сосудов, отходящих от него.

Сердце. Началом развития кровеносной системы у позвоночных является закладка сердца из мезенхимных клеток мезодермы на брюшной стороне зародыша.

Сердце закладывается сначала в виде прямой трубки, напоминающей брюшную аорту ланцетника, которая затем быстро растет и изгибается в виде буквы. Задняя половина извитой трубки, более тонкостенная, загибается на спинную сторону и образует предсердие. Передняя же часть трубки остается на брюшной стороне и образует желудочек с сильно утолщенной мускульной стенкой.

У *рыб* один желудочек и одно предсердие.

У *амфибий* предсердие разделено на две половины, которые открываются в желудочек общим отверстием.

У *рептилий, птиц* и *млекопитающих* каждое предсердие (их два) имеет самостоятельное отверстие, снабженное клапаном, открывающееся в желудочек. У рептилий желудочек один, но он разделен неполной перегородкой, растущей снизу вверх. У птиц и млекопитающих желудочек разделяется полностью на две половины.

Сосуды. От сердца вперед развиваются в эмбриональном периоде непарный артериальный ствол (остаток брюшного сосуда — брюшная аорта), от которого отходят крупные парные сосуды — *артериальные жаберные дуги*, охватывающие глотку и соединяющиеся на спинной стороне со спинной аортой (рис. 3.253).

Число артериальных дуг соответствует числу висцеральных дуг и обычно равно 6 (у рыб 6—7).

У зародышей рыб *первые две пары жаберных сосудов* быстро исчезают, так как две первые жаберные перегородки (висцеральные дуги) включаются в состав лицевого черепа. *Следующие* (4—5 пар) *артериальные дуги* разделяются на приносящие и выносящие жаберные артерии с сетью соединяющих их капилляров.

У наземных позвоночных (амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих) первые две дуги также рано атрофируются, а оставшиеся 4 пары претерпевают характерные преобразования (рис. 3.254).

Третья пара дуг теряет свою связь со спинной аортой и превращается в сонные артерии, несущие артериальную кровь вперед в головной отдел.

Эмбриональная связь этой дуги со спинной аортой носит название сонного протока и иногда сохраняется и у взрослого животного (змеи, ящерцы).

Четвертая пара дуг дает начало дугам аорты взрослого животного. Эти дуги симметрично развиты у амфибий и рептилий. У птиц левая дуга редуцируется и сохраняется только правая. У млекопитающих развивается только левая дуга аорты, а правая редуцируется.

Пятая пара дуг исчезает, лишь у хвостатых сохраняется в виде незначительного протока.

Шестая дуга теряет связь со спинной аортой и преобразуется в легочные артерии. Эмбриональная связь легочных артерий со спинной аортой носит название боталлова протока, который сохраняется во взрослом состоянии у хвостатых амфибий, у гаттерии и черепах.

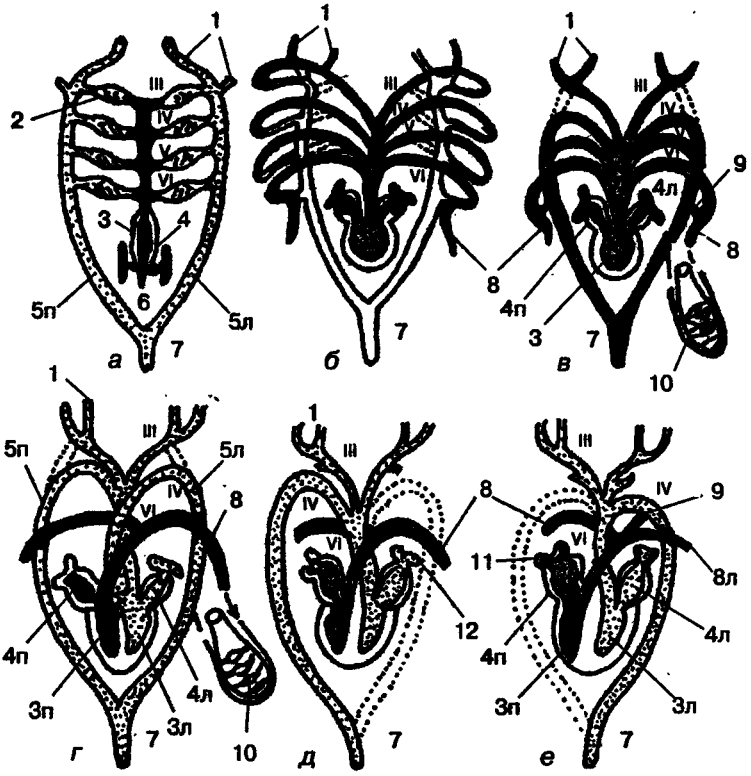


Рис. 3.253. Схема строения сердца и артериальных дуг у разных классов позвоночных:
а — рыбы; *б* — личинки земноводных; *в* — хвостатые земноводные; *г* — пресмыкающиеся; *д* — птицы; *е* — млекопитающие. Венозная кровь показана черным цветом. Парные структуры обозначены соответственно: п (правая) и л (левая):

1 — сонная артерия; *2* — жаберные капилляры; *3* — желудочки сердца; *4* — предсердие; *5* — корни спинной аорты; *6* — венозный синус; *7* — спинная аорта; *8* — легочные артерии; *9* — боталлов проток; *10* — легочные капилляры; *11* — вены тела; *12* — легочные вены; III—VI — артериальные дуги (нумерация с учетом передних пар, редуцировавшихся в ходе эволюции). На рис. *а* в венозный синус впадают кювьеровы протоки, возникающие при слиянии кардиальных вен. На рис. пунктиром показаны сонные протоки, рудименты корней спинной аорты

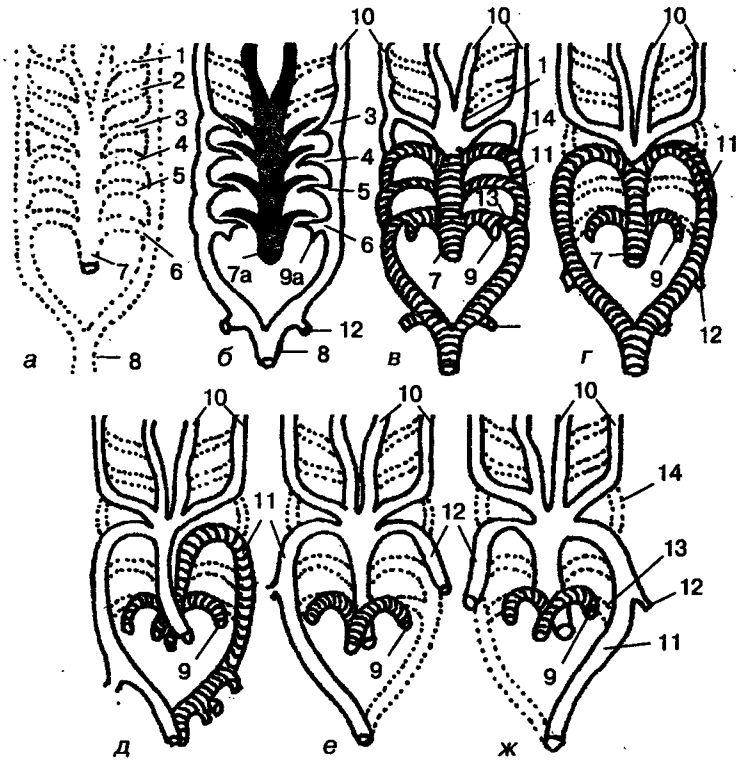


Рис. 3.254. Преобразование дуг аорты у позвоночных:
а — дуги аорты у зародышей позвоночных; *б* — рыбы;
в — хвостатая амфибия; *г* — лягушка; *д* — пресмыкающееся;
е — птица; *ж* — млекопитающее;

1—6 — пары дуг аорты; *7* — ствол аорты; *7а* — брюшная аорта; *8* — спинная аорта; *9* — легочная артерия; *9а* — артерия плавательного пузыря; *10* — сонная артерия; *11* — дуги аорты; *12* — подключичная артерия; *13* — боталлов проток; *14* — сонный проток

Филогенез нервной системы

Эволюция центрально-координирующего и регулирующего органа животных началась с **диффузной нервной системы**. В процессе последующей эволюции происходит концентрация нервных клеток в узлы (г а н г л и и) и образование нервных центров. Такой путь филогенетических преобразо-

ваний наблюдается у беспозвоночных, и «высшим достижением» этой ветви филогенетического древа явилось появление группы насекомых, занявшей практически все экологические ниши внешней среды (воздух, воду, сушу).

Однако Природа выбрала еще одно направление прогрессивного эволюционирования нервной системы: *образование нервной трубки*, в стенке которой стало возможным образование нервных центров, обладающих сложным взаимосогласованным действием. Принцип формирования нервной системы из нервной трубки определил новую ступень органической эволюции, связанную с *цефализацией* (концентрацией центральной нервной системы) координирующего и регулирующего органа живых организмов.

Причем центральным звеном усложнения нервной системы в эволюционной истории стало усложнение коры переднего отдела головного мозга. Кульминацией этого эволюционного пути стало возникновение полушарий мозга у млекопитающих. Особенно у человека полушария головного мозга достигают такой величины, что их объем становится больше, чем объем всех прочих частей мозга. Это происходит, главным образом, за счет роста новой коры. Более того, полушария становятся доминирующими и в функциональном отношении.

Развитие нервной системы у позвоночных

Как известно, нервная система происходит из чувствительных клеток эктодермы и начинает обособляться на ранних стадиях образования гаструлы. Сначала на дорзальной стороне зародыша эктодерма образует утолщение в виде нервной пластинки. Затем края пластинки приподнимаются, и она превращается в нервный желобок. Позднее края желобка смыкаются, и он превращается в нервную трубку. Внутри трубки имеется полость — невроцель. Прилежащие к ней участки эктодермы смыкаются над нервной трубкой, и она оказывается лежащей под эктодермой. Здесь происходит дифференцировка нервной трубки на головной и спинной мозг.

Формирование головного мозга у всех позвоночных начинается с образования на переднем конце трубки трех вздутий, или мозговых пузырей. После стадии трех мозговых пузырей, каждый из которых дает начало дефинитивным отделам мозга. Таким образом возникают пять отделов головного мозга: передний мозг, промежуточный мозг, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг, кото-

рый без резкой границы переходит в спинной мозг (рис. 3.255).

В процессе образования пяти мозговых пузырей полость нервной трубки образует ряд расширений, которые носят название желудочков мозга (рис. 3.256). Все желудочки сообщаются между собой и со спинномозговым каналом.

В переднем мозге, разрастаясь у высших в каждое полушарие, имеется полость, называемая боковыми желудочками (первый и второй). Между собой и третьим желудочком боковые сообщаются через межжелудочковое, или монроево, отверстие, расположенное в промежуточном мозге. В среднем мозге у низших позвоночных имеется хорошо развитый желудочек, но у амниот он превращается в узкий канал, называемый мозговым, или сильвиевым водопроводом. В продолговатом мозге расположен четвертый желудочек, который переходит в центральный канал спинного мозга.

По длине мозга желудочки полностью окружены толстыми стенками из нервной ткани. Однако в двух местах дорзальная стенка обычно тонкая в области соединения переднего мозга с промежуточным и над четвертым желудочком. Здесь развиваются сосудистые сплетения, через которые происходит обмен между кровью и спинномозговой жидкостью.

В каждом отделе мозга различают крышу, или мантию (pallium), и дно, или основание. Крышу составляют части мозга, лежащие над желудочками, дно (основание) лежит под желудочками.

Вещество мозга неоднородно. Некоторые участки мозга имеют более темную окраску (так называемое серое вещество), другие — более светлую (белое вещество). Белое вещество представляет собой скопление отростков нервных клеток, имеющих особую миелиновую оболочку. Большое количество липидов, содержащихся в оболочке, придает массе таких волокон беловатую окраску. Серое вещество состоит из скопления нервных клеток, расположенных между элементами нейроглии. Слой серого вещества на поверхности крыши любого отдела мозга носит название коры.

Органы чувств играют огромную роль в развитии нервной системы. Раздражение, поступающее от них, является фактором, стимулирующим прогрессивное развитие нервной системы. Поэтому эволюцию нервной системы нельзя рассматривать изолированно от аппаратов, воспринимаю-

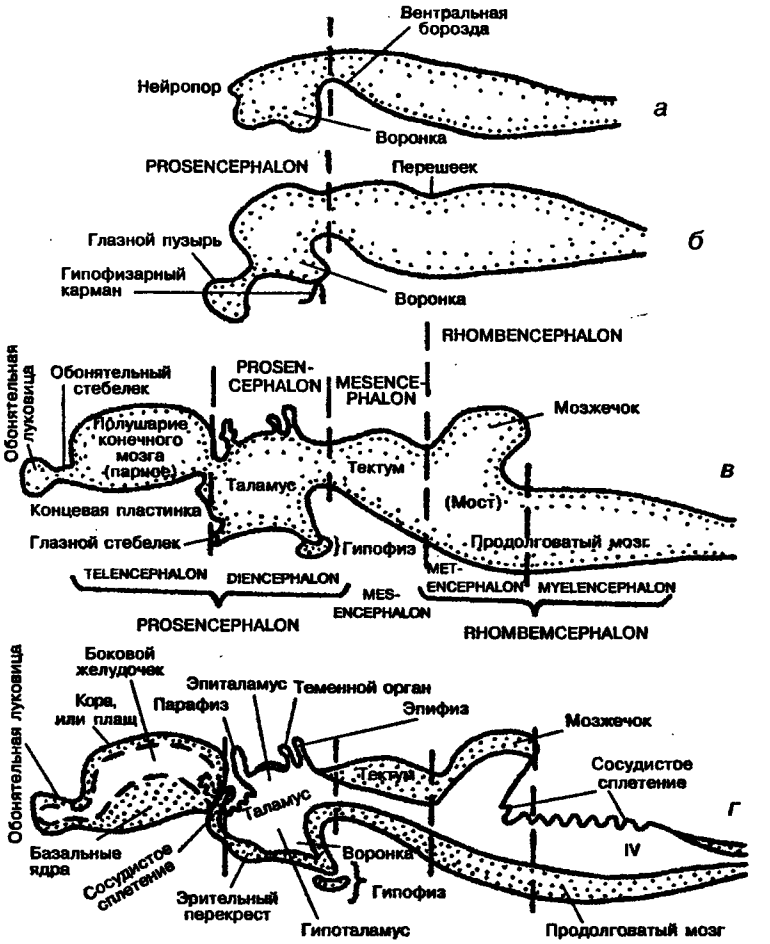


Рис. 3.255. Схемы, отражающие последовательность развития основных отделов и структур мозга:
а — в нервной трубке дифференцированным является только первичный передний мозг; *б* — намечаются три основных отдела; *в* — более продвинутая стадия (вид сбоку); *г* — та же стадия (медианный разрез)

щих раздражения из внешней и внутренней среды. Органы чувств можно подразделить на две группы: контактные и дистантные. К контактным относятся органы вкуса и осязания. Основное значение в развитии центральной нервной систе-

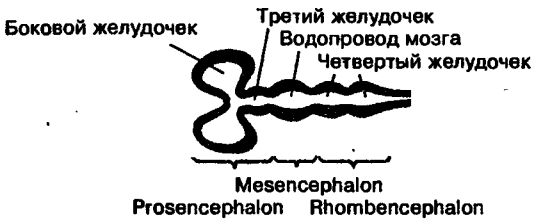


Рис. 3.256. Схема расположения желудочков мозга

мы отводят группе дистантных органов чувств (зрение, слух, обоняние). Полагают, что передний мозговой пузырь сформировался под влиянием обонятельного, средний — зрительного, а задний — слухового рецепторов.

Строение головного мозга позвоночных

Рыбы. Тип головного мозга *ихтиопсидный* (рис. 3.257).

Передний мозг не разделен на полушария. Крыша не содержит нервной ткани, а состоит из клеток эпителия. Дно массивное, где нервные клетки образуют два скопления базальных ядер, получивших название полосатых тел. От переднего отдела мозга отходят небольшие обонятельные доли. По существу, этот отдел рыб является обонятельным центром.

Промежуточный мозг прикрыт сверху передним и средним мозгом. От его крыши отходит эпителиальный вырост — эпифиз (верхняя мозговая железа). От дна отходит смешанный эпителиально-нервный вырост — гипофиз (нижняя мозговая железа). Главная масса серого вещества промежуточного мозга сосредоточена в боковых стенках третьего желудочка и имеет общее название таламус, или зрительный бугор. Крыша третьего желудочка тонка и не содержит нейронов. У зародыша позвоночных в этой области вырастает тонкостенный мешок — парафиз, который у взрослых чаще всего отсутствует. На дне промежуточного мозга в задней части у большинства рыб находится тонкостенный сосудистый мешок, или гипоталамус. Его нейросекреторные клетки тесно связаны с нижней мозговой железой. Зрительные нервы на дне промежуточного мозга в его передней части образуют перекрест.

Средний мозг — высший отдел. Состоит из двух полушарий, или зрительных долей, имеющих на крыше слой

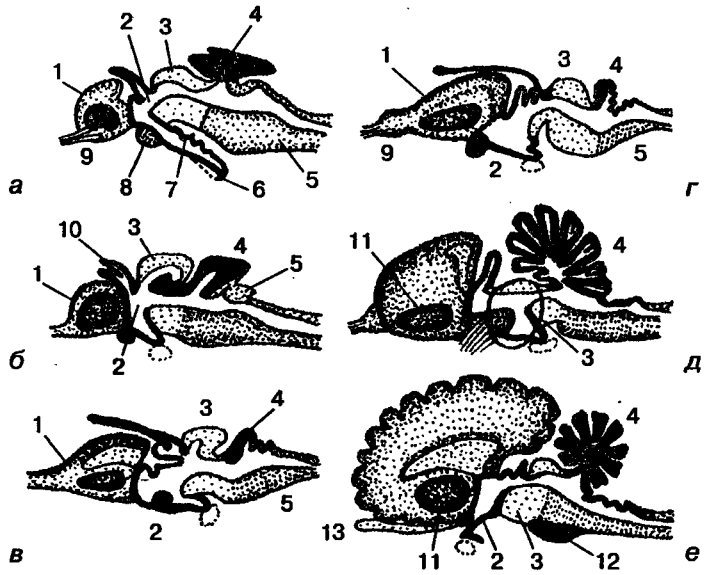


Рис. 3.257. Мозг позвоночных. На сагиттальных разрезах правое полушарие представлено прозрачным. Внутри него «просвечивают» базальные ганглии, первый желудочек и плащ: *а* — акула; *б* — костистая рыба; *в* — амфибия (лягушка); *г* — пресмыкающееся; *д* — птица; *е* — млекопитающее:

1 — передний мозг; *2* — промежуточный мозг; *3* — средний мозг (на рис. *д* показано его боковое выпячивание); *4* — мозжечок; *5* — продолговатый мозг; *6* — гипофиз; *7* — воронка; *8* — место входа зрительного нерва; *9* — обонятельная луковица; *10* — эпифиз; *11* — базальный ганглий; *12* — волокна, связывающие две половины мозжечка; *13* — обонятельная доля

серого вещества (кору, или тектум). Здесь собираются и обрабатываются сенсорные сигналы из всех источников, здесь же зарождаются и двигательные ответы.

Мозжечок. Содержащее нейроны серое вещество располагается на поверхности в виде слоистой коры, а белое вещество находится глубже. Такая гистологическая картина неизменна у разных позвоночных и характерна еще большим постоянством в различных участках мозжечка. В связи с этим в мозжечке наблюдается довольно четкая локализация функций, обеспечивающих координацию движений.

Продолговатый мозг весьма сходен с передним участком спинного мозга. Однако он утолщен за счет расширения канала четвертого желудочка. В результате левые и правые

столбы серого вещества дорзально сильно разнесены. Передняя часть крыши продолговатого мозга представлена мозжечком, а остальная часть крыши занята задним сосудистым сплетением. На дне четвертого желудочка у рыб значительно развит центр вкуса.

Земноводные. Прогрессивные изменения у амфибий выражаются в увеличении общего объема головного мозга и развитии его переднего отдела. Однако тип головного мозга по-прежнему *ихтиопсидный* (см. рис. 3.257).

Передний мозг земноводных, по сравнению с рыбами, значительно увеличивается. Происходит разделение его на два полушария, в связи с чем общая полость желудочка подразделяется на два боковых желудочка. Серое вещество остается в основном внутри крыши мозга, однако нервные клетки представляют собой уже зачаток древней коры. В основании переднего мозга лежат полосатые тела. Обонятельные доли слабо ограничены от полушарий. По-прежнему передний мозг имеет значение лишь обонятельного центра.

Промежуточный, средний и *продолговатый мозг* мало чем отличается от тех же отделов у рыб. По-прежнему средний мозг сохраняет роль ведущего отдела центральной нервной системы.

Мозжечок у амфибий совершенно зачаточный и имеет вид небольшого валика у переднего края ромбовидной ямки.

Пресмыкающиеся. Тип мозга *зауропсидный* (см. рис. 3.257). У представителей этого класса наблюдается дальнейшее увеличение общего объема головного мозга, причем особенно сильно увеличивается передний мозг.

Передний мозг становится наиболее крупным отделом по сравнению с остальными. Впереди от него отходят хорошо развитые обонятельные доли. Увеличение переднего мозга происходит в основном за счет развития полосатых тел (дна мозга). На поверхности крыши впервые в процессе эволюции появляются нервные клетки, или кора. Она имеет примитивное строение и получила название древней коры (archipallium, иначе achicortex). Состоит древняя кора только из двух островков серого вещества на медиальной и латеральной стороне каждого полушария. Функциональное значение имеет только медиальный участок. Он представляет собой высший обонятельный центр. В латеральных участках рептилий закладываются зачатки новой коры. Тем не менее передний мозг становится ведущим отделом центральной нервной системы.

Промежуточный мозг сверху покрыт передним и средним мозгом. Так что видны лишь его придатки: эпифиз, парафиз и непарный теменной глаз. Последний хорошо развит у ящерицы. О функции парафиза известно лишь то, что он может продуцировать гликоген, поступающий затем в цереброспинальную жидкость.

Средний мозг рептилий теряет свое значение ведущего отдела и одновременно уменьшается его значение как зрительного центра, в связи с чем размеры его сокращаются.

Мозжечок развит значительно лучше, чем у амфибий.

Птицы. Тип мозга *зауропсидный* (см. рис. 3.257).

Объем *переднего мозга* увеличен за счет дна, где сильно развиваются полосатые тела. Они, так же как у рептилий, принимают на себя функции интегрирующего центра нервной деятельности. Древняя кора не только не получает дальнейшего развития, но даже подвергается частичной редукции. Латеральные участки исчезают, и сохраняется только медиальный участок — высший обонятельный центр. Обонятельные доли очень малы, что связано со слабым развитием органов обоняния, и плотно примыкают к переднему мозгу.

В *промежуточном мозге* на эпиталамусе (крыше) придатки слабо выражены, а гипофиз развит значительно.

Зрительные доли *среднего мозга* у птиц все еще сохраняют огромное значение в связи с ведущей ролью зрения в жизни птиц, однако с ними начинают соперничать вышележащие центры больших полушарий.

Мозжечок достигает огромных размеров. В нем различают тело мозжечка и боковые складчатые структуры — полушария мозжечка. Исключительное развитие мозжечка связано с полетом, требующим точной координации сложных движений.

В сером веществе *продолговатого мозга* имеется серия чувствительных и двигательных ядер.

Млекопитающие. Тип мозга *маммальный* (см. рис. 3.257). Эволюция, головного мозга у зверей пошла в направлении развития крыши переднего отдела его полушарий. Увеличение отделов переднего отдела происходит не за счет дна, как у птиц, а за счет серого вещества, которое покрывает всю поверхность крыши, образуя кору. Кора развивается за счет клеток латеральных островков древней коры полушарий, в то время как медиальный участок погружается между полушариями, где он сохраняется под названием гиппокампа и выполняет функцию высшего центра обоняния.

Возникшая кора, в отличие от древней коры рептилий, получила название новой коры (neopallium, иначе neocortex). Новая кора берет на себя функции центра вновь возникающих высших типов нервной деятельности в области корреляции и ассоциации, а кроме того, начинает выполнять многие функции, принадлежавшие ранее центрам основания мозга. Сюда стекаются все чувствительные импульсы, и на этой основе в коре принимаются соответствующие двигательные «решения». Двигательные команды направляют из коры по пирамидному пути, который непосредственно, без переключений, идет от новой коры к соматическим двигательным областям других отделов мозга.

У низших млекопитающих поверхность коры гладкая, у высших она образует многочисленные извилины, резко увеличивающие ее поверхность. Число клеток новой коры может достигать миллиардов. Белое вещество, расположенное под серым, формирует многочисленные связи с нижележащими отделами. Наиболее выражена передняя комиссура, соединяющая обонятельные участки обоих полушарий и новая мощная комиссура, так называемое мозолистое тело, объединяющая оба полушария.

Полушария мозга млекопитающих, особенно человека, обладают функциональной асимметрией. Правое полушарие отвечает за образное мышление, левое — за абстрактное. В левом полушарии находятся центры письменности и устной речи.

Промежуточный мозг прикрыт сверху большими полушариями и имеет характерные для всех нижестоящих позвоночных придатки в виде эпифиза и гипофиза.

Крыша (тектум) *среднего мозга* претерпевает существенную редукцию. Основные слуховые и зрительные сигналы, достигающие среднего мозга, переводятся таламусом в полушария. В определенной степени тектум еще продолжает служить в качестве центра зрительных и слуховых рефлексов. У млекопитающих он принимает форму четырех небольших вздутий — четверохолмия. Из них передняя пара — верхние холмы — зрительные центры, задняя пара — слуховые центры.

Мозжечок хорошо развит. Кора мозжечка собрана глубокими складками, благодаря чему она достигает большой площади. Значительными клеточными элементами коры являются клетки Пуркинье, которые собирают импульсы с обширных участков коры и посылают эфферентные сигналы по своим аксонам в центральное ядро мозжечка — интег-

рационный блок, где происходит переключение на выполнение той или другой функции. Оба полушария мозжечка связаны между собой массой поперечных волокон, лежащих в нижней стенке заднего мозга и образующих характерный для млекопитающих варолиев мост.

С *продолговатым мозгом* и примыкающими к нему областями среднего мозга связаны все черепно-мозговые нервы, за исключением обонятельного и зрительного.

Филогенез выделительной системы

Органами выделения позвоночных служат **почки**. Структурной и функциональной единицей почки является **нефрон**. Эволюция выделительной системы заключается в установлении поэтапной связи между кровеносной и выделительной системами на уровне нефрона. В результате последовательно появляется **предпочка** (головная), **первичная** (туловищная) и **вторичная** (тазовая) **почки**.

Нефрон предпочки (рис. 3.258) состоит из воронки (нефросома) и выделительного канальца, открывающегося в общий выводной проток — мочеточник. Каждая воронка открывается в целом. Недалеко от воронки развивается сосудистый клубочек. Продукты диссимиляции, содержащиеся в крови, поступают в целомическую жидкость из сосудистых клубочков. Затем с этой жидкостью они попадают в отверстие нефростома, идут по выделительным канальцам в мочеточник и по нему — наружу. Головная почка состоит из 6—12 метамерно расположенных воронок с отходящими о них выделительными канальцами.

Нефрон первичной почки (см. рис. 3.258) также начинается воронкой, открывающейся в целом. От воронки отходит выделительный каналец, впадающий в мочеточник. На спинной стороне выделительного канальца развивается капсула, в которую врастает сосудистый клубочек, образуя мальпигиевое тельце. Тем самым возникает непосредственная связь между кровеносной и выделительной системами. Продукты диссимиляции из крови теперь могут поступать сразу в выделительную систему, не попадая в целом. Воронки первичной почки сохраняются пожизненно, однако частично утрачивая свое функциональное назначение.

Кроме того, благодаря удлинению выделительного канальца нефрона первичная моча постепенно секретируется из канальца. Это дает возможность появлению обратного

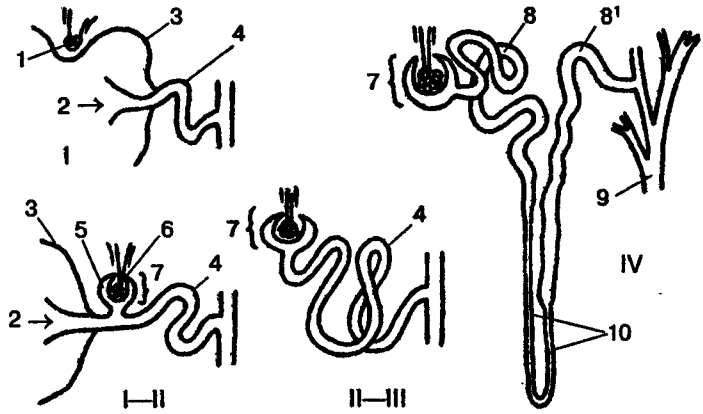


Рис. 3.258. Схема эволюции нефрона:
I — нефрон предпочки; I—II — нефрон первичной почки; II—III — нефрон вторичной почки; IV — нефрон почки млекопитающего:

1 — наружный сосудистый клубочек; *2* — нефростом (воронка), открывающийся в целом; *3* — целотелий; *4* — каналец нефрона; *5* — капсула Шумлянского; *6* — мальпигиев клубочек; *7* — мальпигиево тельце; *8* — извитой каналец первого порядка; *8¹* — извитой каналец второго порядка; *9* — собирательные трубочки; *10* — петля Генле

всасывания в кровь воды, глюкозы и других продуктов. Так происходит концентрация первичной мочи.

Количество нефронов в первичной почке, по сравнению с предпочкой, значительно увеличено.

Нефрон вторичной почки (см. рис. 3.258) характеризуется полным отсутствием воронки, благодаря чему связь с целомом полностью утрачивается. Нефрон начинается прямо с капсулы (капсула Боумена—Шумлянского), окружающей сосудистый клубочек (мальпигиево тельце). От клубочка идет сильно извитой выделительный каналец. В нем дифференцируется ряд отделов: проксимальный извитой каналец, петля Генле, дистальный извитой каналец, собирательная трубка. Продукты диссимиляции поступают в нефрон путем фильтрации плазмы в полость капсулы клубочка и перехода первичной мочи в извитые канальцы. Одновременно в канальцах интенсивно происходят процессы обратного всасывания. Количество нефронов в тазовой почке возрастает во много раз по сравнению с первичной.

Закладка почки происходит в эмбриональном периоде развития позвоночных. У *анамний* (рыбы, амфибии) последовательно закладываются парные элементы выделительной системы сначала в головном отделе (предпочка), затем в туловищном отделе (первичная почка).

У *амниот* (рептилии, птицы, млекопитающие), кроме предпочки и первичной почки, закладывается еще третья — вторичная почка (рис. 3.259).

Во взрослом состоянии предпочка ни у кого из современных позвоночных не функционирует, за исключением лишь некоторых круглоротых.

У взрослых рыб и амфибий функционирует в течение всей жизни первичная почка, а у взрослых рептилий, птиц и

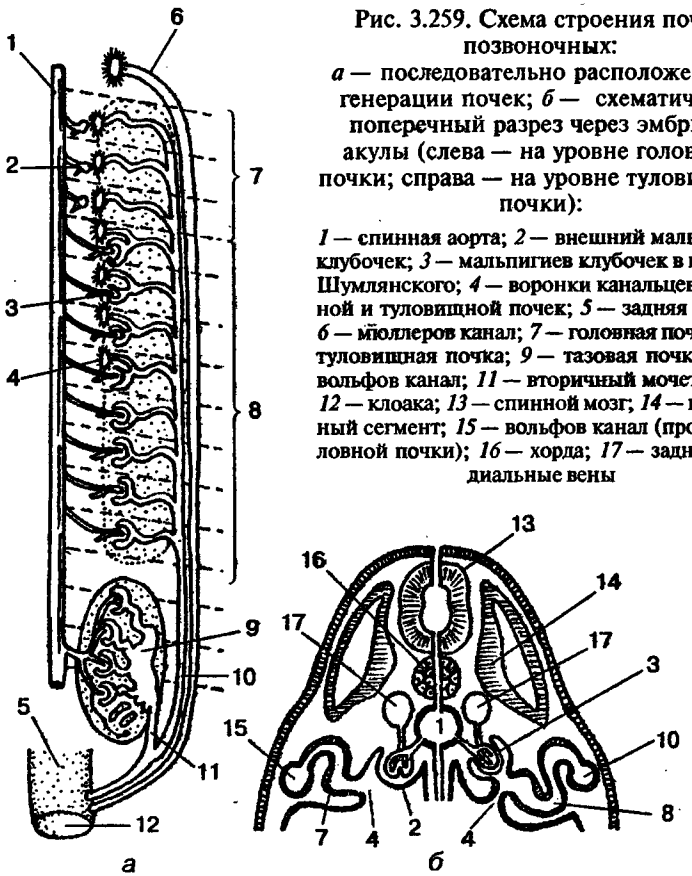


Рис. 3.259. Схема строения почек позвоночных:
а — последовательно расположенные генерации почек; *б* — схематичный поперечный разрез через эмбрион акулы (слева — на уровне головной почки; справа — на уровне туловищной почки):

1 — спинная аорта; *2* — внешний мальпигиев клубочек; *3* — мальпигиев клубочек в капсуле Шумлянского; *4* — воронки канальцев головной и туловищной почек; *5* — задняя кишка; *6* — мюллеров канал; *7* — головная почка; *8* — туловищная почка; *9* — тазовая почка; *10* — вольфов канал; *11* — вторичный мочеточник; *12* — клоака; *13* — спинной мозг; *14* — мышечный сегмент; *15* — вольфов канал (проток головной почки); *16* — хорда; *17* — задние кардиальные вены

млекопитающих — вторичная, тогда как первичная вместе с предпочкой подвергается редукции.

Связь выделительной и половой системы. Для выделительной системы позвоночных характерна тесная связь с органами половой системы.

Анамнии. У самок анамний после появления первичной почки предпочка освобождается от функции выведения мочи и редуцируется, остается одна воронка предпочки, которая вместе с мочеточником (мюллеров канал) преобразуется в яйцевод. Продукты диссимиляции у самок анамний выводятся через первичную почку и ее мочеточник (вольфов канал) (рис. 3.260).

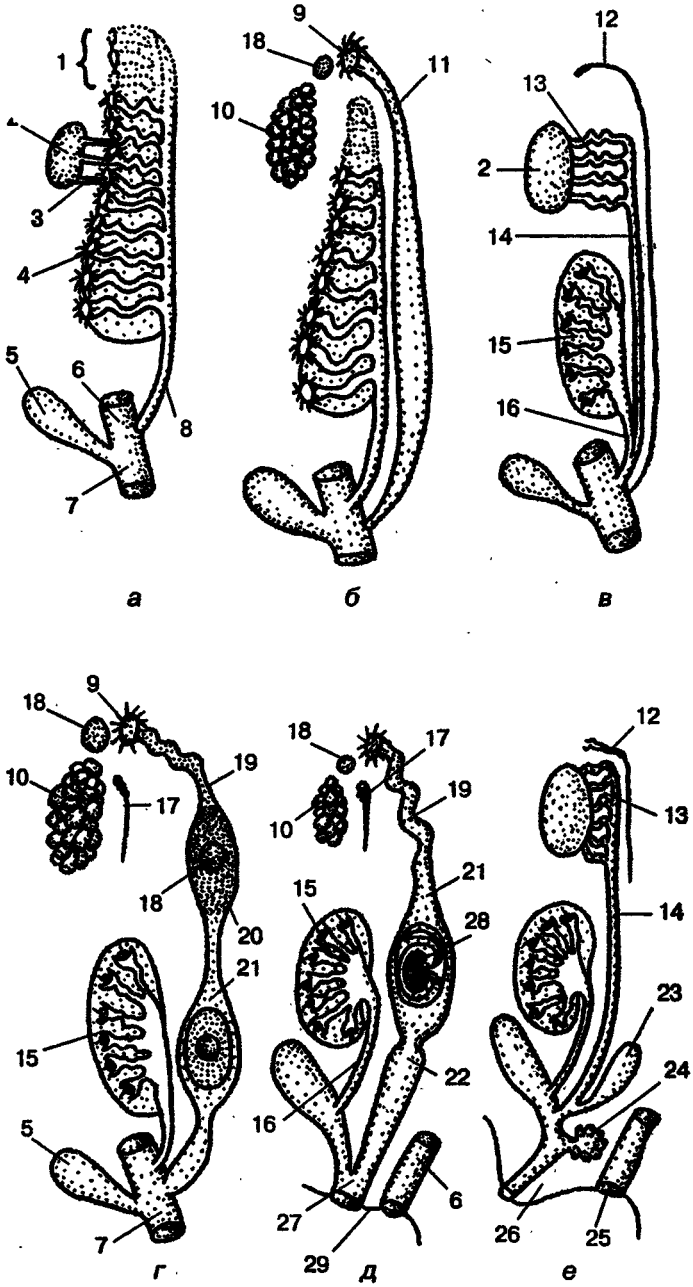
У самцов анамний в эмбриональном периоде происходит полная редукция предпочки — исчезают не только выделительные канальцы, но и мочеточник. Одновременно возникает связь между семенником и первичной почкой. Созревшие сперматозоиды по семявыносящим канальцам попадают в первичную почку и по мочеточнику (вольфову каналу) выделяются наружу. В этом случае вольфов канал выполняет функцию мочеполового протока.

Амниота. У высших позвоночных с появлением вторичной почки не только предпочка, но и первичная почка освобождаются от функции выведения мочи. Первичная почка и ее мочеточник у взрослых самок редуцируется, а из остатков предпочки и мюллерова канала развивается яйцевод (см. рис. 3.260).

У самцов амниот предпочка и ее мочеточник (мюллеров канал) полностью редуцируются, а канальцы передней части первичной почки вместе с вольфовым каналом формируют придаток семенника (эпидидимис) и семяпровод.

Рис. 3.260. Схема мочеполовой системы позвоночных:
а, б — акулы и амфибии (*а* — самцы, *б* — самки);
в, г — зауропсиды (рептилии или птицы): *в* — самцы,
г — самки; *д, е* — млекопитающие (*д* — самки, *е* — самцы):

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 у 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


1
3
4
5
6
7
8
9
18
10
11
12
13
2
14
15
16
а
б
в
17
19
20
21
г
22
27
29
д
23
24
26
25
е

Основные аномалии развития человека

1. Аномалией развития позвоночного столба у человека является сохранение во взрослом состоянии хвостового придатка. Длина хвоста может превышать 20 см.

2. Аномалией скелета является сохранение у взрослого человека ребер у нижнего шейного и у первого поясничного позвонков.

3. Среди аномалий формообразовательных процессов конечностей различают:

а) полидактилию, или многопалость; б) синдактилию, или срастание пальцев; б) брахидактилию, или укорочение пальцев; г) адактилию, или отсутствие закладки пальцев.

4. Незарощение артериального (боталлова) протока. В этом случае выбрасываемая каждым сокращением сердца кровь протекает из аорты в легочную артерию.

5. Дефект межпредсердной перегородки вызывает перетекание части крови из левого предсердия в правое.

6. Дефект межжелудочковой перегородки образует лево-правый шунт: значительная часть крови из левого желудочка поступает в правый и далее в малый круг кровообращения.

7. Транспозиция крупных сосудов. Связана с эмбриональным нарушением положения выходящих сосудов: аорта, несущая венозную кровь, выходит из правого желудочка, а легочная артерия, содержащая артериальную кровь, — из левого.

8. «Аортальное кольцо». У человека вместо одной дуги аорты развиваются две. Одна из них, выходя из сердца, охватывает пищевод и трахею справа, а другая — слева, после чего они соединяются в непарную спинную аорту. Это приводит к постепенному сжатию пищевода и трахеи.

9. Аномалия аорты. Аорта берет начало из левого желудочка, а поворачивает у человека вправо. При этом возможно нарушение функции соседних органов.

10. Двурогая матка, а иногда двойная у человека — отражение филогенетического этапа изменения этого органа в процессе эволюции.

СОДЕРЖАНИЕ

К читателю 3

БИОЛОГИЯ КЛЕТКИ

Краткая история цитологии 6
Методы изучения клетки 8
Общее строение клетки 11
Неорганические компоненты клетки 13
Органические компоненты клетки 14
Элементарные структурные компоненты клетки и их функции 21
Поток энергии в клетке 38
Поток информации в клетке 49
Репродукция клеток 54
Эволюция клетки 65
Патология клетки 68

ГЕНЕТИКА И ОНТОГЕНЕЗ

ГЕНЕТИКА 72
Этапы развития генетики 72
Методы генетики 73
Основные понятия 74
Закономерности наследования 78
Хромосомные основы наследственности 82
Тонкая структура гена 89
Изменчивость 91
Наследственные болезни 97

ОНТОГЕНЕЗ 98
Краткая история учения об индивидуальном развитии 99
Предэмбриональный период развития 100
Эмбриональный период развития 113
Постэмбриональное развитие 127

Задачи по генетике 130

ЗООЛОГИЯ

Зоология как система наук 134
Тип простейшие (Protozoa) 136
Тип губки (Porifera, или Spongia) 156
Тип кишечнополостные (Coelenterata) 157
Тип плоские черви (Platyhelminthes) 167

Тип круглые, или первичнополостные, черви (Nemathelminthes) 190
Тип кольчатые черви, или кольчецы (Annelides) 199
Тип моллюски, или мягкотелые (Mollusca) 218
Тип членистоногие (Arthropoda) 234
Тип иглокожие (Echinodermata) 283
Тип хордовые (Chordata) 289
Класс круглоротые (Cyclostomata) 298
Класс рыбы (Pisces) 306
Класс земноводные (Amphibia) 323
Класс пресмыкающиеся (Reptilia) 344
Класс Птицы (Aves) 361
Класс млекопитающие, или звери (Mammalia, или Theria) 381
Сравнительная анатомия систем органов позвоночных 420

Учебное издание

Чебышев Николай Васильевич, Кузнецов Сергей Владимирович, Зайчикова Светлана Геннадьевна, Гуленков Сергей Иванович

БИОЛОГИЯ

Том 1

Редактор *Н. А. Литвина*
Компьютерная верстка *Н. В. Ивановой*
Технический редактор *И. В. Яшкова*
Корректор *Н. С. Хачанян*

ИД № 03434 от 15.12.00.
ИД № 03433 от 15.12.00.
Подписано в печать 27.02.2002. Формат 84 × 108 $^{1}/_{32}$.
Бумага типографская. Печать высокая. Гарнитура Ньютон.
Усл. печ. л. 23,52. Уч.-изд. л. 26,86. Тираж 5 000 экз. Заказ № 280.

ООО «Издательство Новая Волна».
107078, Москва, ул. Садовая-Спасская, 3.
Тел. (095) 208-38-92, факс (095) 207-04-11.
Интернет/Home page — www.newwave.msk.ru
Электронная почта/E-mail — sales@newwave.msk.ru

Издатель Умеренков.

ФГУП Владимирская книжная типография
600000, г. Владимир, Октябрьский проспект, д. 7
Качество печати соответствует качеству представленных диапозитивов

Биология

пособие для поступающих в вузы



ISBN 5-7864-0077-8

9 785786 400749 >