

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. В.П. Астафьева»
(КГПУ им. В.П. Астафьева)
Факультет биологии, географии и химии
Кафедра биологии, химии и экологии

Найман Максим Андреевич
ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
**Сравнительно-эволюционный подход при изучении морфофункциональной
организации хордовых животных в школьном предмете биология**

Направление подготовки: 44.03.05 Педагогическое образование

Направленность (профиль) образовательной программы: География и биология

ДОПУСКАЮ К ЗАЩИТЕ

Зав. кафедрой д.б.н., профессор Антипова Е.М.

(дата, подпись)

Руководитель д.б.н., профессор Баранов А.А.

(дата, подпись)

Дата защиты 27 июня 2019

Обучающийся Найман М.А.

(подпись)

Оценка _____

(прописью)

Красноярск
2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

РЕФЕРАТ	4
ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕАЛИЗАЦИИ СРАВНИТЕЛЬНО-ЭВОЛЮЦИОННОГО ПОДХОДА	7
1.1. Сравнительно-эволюционный подход как метод обучения биологии	7
1.2. Методологическая основа интерпретации содержания раздела «Хордовые животные» с применением сравнительно-эволюционного подхода.....	10
ГЛАВА 2. ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СОДЕРЖАНИЯ РАЗДЕЛА «ХОРДОВЫЕ ЖИВОТНЫЕ» КУРСА БИОЛОГИИ 7 КЛАССА С ПРИМЕНЕНИЕМ СРАВНИТЕЛЬНО-ЭВОЛЮЦИОННОГО ПОДХОДА	20
2.1 Многообразие хордовых животных.....	20
2.2. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции опорно-двигательной системы хордовых животных	33
2.2.1. Первичноводные позвоночные <i>Anamnia</i>	33
2.2.2. Земноводные <i>Amphibia</i>	44
2.2.3. Наземные позвоночные <i>Amniota</i>	53
Приложение А. Опорно-двигательная система.....	72
2.3. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции транспортной системы хордовых животных	75
2.3.1. Первичноводные позвоночные <i>Anamnia</i>	75
2.3.2. Земноводные <i>Amphibia</i>	82
2.3.3. Наземные позвоночные <i>Amniota</i>	86
Приложение Б. Транспортная	94
2.4. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции дыхательной системы хордовых животных	97
2.4.1. Первичноводные позвоночные <i>Anamnia</i>	97
2.4.2. Земноводные <i>Amphibia</i>	106
2.4.3. Наземные позвоночные <i>Amniota</i>	111
Приложение В. Дыхательная система.....	119

2.5. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции пищеварительной системы хордовых животных	122
2.5.1. Первичноводные позвоночные <i>Anamnia</i>	122
2.5.2. Земноводные <i>Amphibia</i>	127
2.5.3. Наземные позвоночные <i>Amniota</i>	128
Приложение Г. Пищеварительная система.....	135
2.6. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции выделительной системы хордовых животных	138
2.6.1. Первичноводные позвоночные <i>Anamnia</i>	138
2.6.2. Наземные позвоночные <i>Amniota</i>	143
Приложение Д. Выделительная система.....	148
2.7. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции половой системы хордовых животных.....	150
2.7.1. Первичноводные позвоночные <i>Anamnia</i>	150
2.7.2. Земноводные <i>Amphibia</i>	153
2.7.3. Наземные позвоночные <i>Amniota</i>	155
Приложение Е. Половая система.....	161
2.8. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции нервной системы хордовых животных.....	164
2.8.1. Первичноводные позвоночные <i>Anamnia</i>	164
2.8.2. Земноводные <i>Amphibia</i>	181
2.8.3. Наземные позвоночные <i>Amniota</i>	186
Приложение Ж. Нервная система и органы чувств	197
2.9. Снова в воду. Морфофункциональная организация вторичноводных животных.....	200
ВЫВОДЫ	213
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	215

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа состоит из введения, 2 глав и заключения. Введение знакомит с актуальностью работы, которая заключается в перенасыщенности содержания школьной биологии невзаимосвязанной информацией преимущественно морфологического характера, что нарушает причинно-следственные связи и требует пересмотрение структуры содержания, а так же формулируются цель, задачи работы.

В первой главе рассматриваются теоретически аспекты реализации сравнительно-эволюционного подхода. Материалы главы направлены на ознакомление с основными принципами и методологической основой нового для школьной биологии подхода. Представлена оригинальная схема интерпретации содержания раздела «Хордовые животные» курса биологии 7 класса.

Вторая глава представлена разработками комплекта учебных текстов , составленных согласно плану, представленному в первой главе . Данные тексты сопровождаются иллюстрациями, которые носят схематический характер, тем самым будут более понятными обучающимся, а также опорными конспектами, которые включают все основные моменты характеристики морфофункциональной организации хордовых животных.

Методологической основой исследования стали фундаментальные научные труды отечественных и зарубежных учёных в области зоологии позвоночных животных: Шмальгаузен И.И. «Основы сравнительной анатомии позвоночных животных», Наумов Н.П. и Карташев Н.Н. «Зоология позвоночных», Ромер А. и Парсонс Т. «Анатомия позвоночных», Шмидт-Ниельсон К. «Физиология позвоночных: приспособление и среда».

ВВЕДЕНИЕ

Мы живем в XXI веке. Этот век является сложным этапом как в развитии школы, так и в развитии биологического образования в частности. Многие уважаемые ученые (кандидаты и доктора биологических наук) отмечают большое количество проблем, касающихся современного состояния биологии в школе: начиная с устаревших данных в учебниках и заканчивая отсутствием интереса обучающихся к биологии вообще. Очень ярко эти проблемы описывает С.В. Дробышевский (к.б.н., доцент кафедры антропологии биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова) [33].

Работа в школе: общение с учителями биологии (как в своей, так и в других школах), проверка краевых контрольных работ обучающихся, проведение предметных недель, приводит к осознанию этих проблем, которые сводятся к общей тенденции – снижение качества биологического образования.

С одной стороны, биология – это важный предмет для любого человека, так как неразрывно связан с самим человеком и окружающим его миром. С другой стороны, изучение биологии с каждым годом становится все сложнее: сокращение часов на изучение предметов, изменения требований к результатам обучения и т.п.

Все это сводится к одному: учителя дают учащимся просто перечень тезисов, терминов по той или иной теме. Обычно, эти тезисы никак не связываются между собой, не устанавливаются причинно-следственные связи, поэтому у обучающихся работает одна механическая память. Но как показала педагогическая практика, они быстро забывают материал предыдущих уроков.

В чем же причины такой ситуации? По большей части, проблема кроется в самих образовательных программах. В настоящее время содержание биологии перенасыщено невзаимосвязанной (обычно частной) информацией, преимущественно морфологического характера [Баранов, 2012]. Высокая информативность предметов, нехватка времени, отведенного на изучение предмета сильно сказывается на образовательном процессе. Если раньше учитель был основным носителем информации, и дети слушали его объяснения, если можно так выразиться, «раскрыв рты», то сегодня традиционный подход в обучении, который опирается на репродуктивный, объяснительно - иллюстративный методы не приносит удовлетворения ни учителю, ни, соответственно, ученикам. Возникла проблема поиска таких форм и методов обучения, которые позволили бы повысить эффективность усвоения биологических знаний и

умений, обеспечить понимание и усвоение большого объема информации без потери интереса к предмету, помогли бы распознать в каждом школьнике его индивидуальные особенности и возможности, и на этой основе воспитывали бы у него стремление к познанию и творчеству.

Для решения вышестоящей проблемы есть много методов и подходов. Один из них – пересмотр структуры биологического содержания, его существенная интерпретация на основе применения относительно нового в школьной практике сравнительно-эволюционного подхода.

Данный подход находит широкое применение в таком разделе школьной биологии как морфология и анатомия животных, который является одним из интересных, но и также одним из сложных. Необходимо отходить от лишь заучивания структурной организации живых организмов. Следует строить материал занятий таким образом, чтобы их целью ставилось выявление общих закономерностей строения и принципов функционирования биологических систем.

Объектом выпускной квалификационной работы является сравнительно-эволюционный подход.

Предмет: применение сравнительно-эволюционного подхода в интерпретации содержания раздела «Хордовые животные» курса школьной биологии 7 класса.

Цель: интерпретация и разработка учебного материала по разделу «Хордовые животные» курса биологии 7 класса с применением сравнительно-эволюционного подхода.

Для достижения данной цели необходимо решить ряд конкретных задач:

1. Раскрыть методологическую основу сравнительно-эволюционного подхода.
2. Выявить общие закономерности в морфофункциональной организации позвоночных животных.
3. Проследить совершенствование функции и системы органов в прогрессивной эволюции.
4. Разработать комплект учебных материалов, сопровождающихся иллюстрациями и опорными конспектами, с применением блоковой системы.

ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕАЛИЗАЦИИ СРАВНИТЕЛЬНО-ЭВОЛЮЦИОННОГО ПОДХОДА

1.1. Сравнительно-эволюционный подход как метод обучения биологии

Биологические знания – важная составная часть современной общечеловеческой культуры, так как без знания биологии невозможно сформировать экологический стиль мышления, обеспечить понимание научных принципов взаимодействия в системе «Человек - Природа». На биологических знаниях основывается в большей степени жизнь человека [Шереметьева, 2012].

Сохранение жизни на Земле во всем ее разнообразии, развитие и выживание человека в современном мире возможны только в условиях биологической грамотности населения.

В биологии, как и любой другой науке, существуют свои методы изучения. Основных можно выделить четыре: наблюдение, описание, сравнение и классификация. Все эти методы применяются на уроках биологии в школе, что выполняет большую часть требований ФГОС.

Стоит отметить метод сравнения, которому в школе сейчас отводится мало внимания. Этот метод заключается в исследовании сходств и различий в строении, поведении живых существ и протекании жизненных процессов в их организмах. Данный подход позволяет изучать исследуемые объекты путём их сравнения между собой или с другим объектом [Шереметьева, 2012]. В период становления и развития биологии именно этот метод дал возможность систематизировать и классифицировать весь накопленный биологический материал. Полученные после сравнения данные позволяют объединять исследованные объекты в определенные группы по общим (сходным) признакам строения и, главное, происхождения. Именно на основе сравнительного метода строилась и строится систематика всех живых организмов, населяющих Землю. Этот метод использовался при создании большого количества современных биологических теорий, законов: клеточной теории, теории происхождения и развития жизни на Земле и т.д. Сейчас он применяется практически во всех направлениях биологии.

Одна из задач школьного биологического образования – это сформировать у обучающихся систему базовых (или профильных) биологических знаний (понятий) в условиях современной образовательной среды, что необходимо сделать с большей

эффективностью. К школьным предметам базисного учебного плана ФГОС ООО предъявляет требования не только к уровню формирования предметных знаний (предметные результаты обучения), но и, в большей степени, к уровню развития метапредметных знаний и умений, которые выражаются в форме УУД: коммуникативные, познавательные, регулятивные и личностные. Несомненно, познавательные УУД играют важную роль в обучении, так как включают в себя все основные методы и приемы работы с информацией разной формы и видов. Это означает, что формирование УУД этой группы является одной из первостепенных задач современной школы. Исходя из этого, на современном этапе развития биологического образования (как в школе, так и в ВУЗе) начинает формироваться новый подход в обучении биологии – сравнительно-эволюционный. Этот подход находит свое отражение во многих трудах ученых-биологов XX в.: Шмальгаузен И.И. «Основы сравнительной анатомии позвоночных животных», Шмидт-Ниельсон К. «Физиология животных: приспособление и среда» и пр., но в школьных учебниках и другой биологической литературе для обучающихся сравнительно-эволюционный подход теряет свою структуру и главную суть.

Сравнительно-эволюционный подход находит широкое применение в курсе биологии 7 класса «Животные: многообразие живых организмов», а именно в таком разделе как морфология и анатомия животных, который является одним из интересных. Но у этого раздела есть и другой аспект («обратная сторона»): большое количество терминов, взаимосвязей, что делает его одним из сложных и, соответственно, одним из малопривлекательных для обучающихся. Поэтому в своей работе мы хотим представить этот материал в другом виде.

Программа биологии 7 класса продолжает и развивает те знания и методы, которые были заложены программой предыдущего года обучения. Учитывая гораздо большее фундаментальное разнообразие животных, они существенно дополняются. Впервые в школьном курсе биологии рассматриваются основные планы строения всех крупных групп царства Животные, что, по крайней мере, должно осуществляться в сравнении.

Организм любого животного на Земле представляет собой сложную систему, состоящую из большого количества элементов и подсистем. Каждый элемент, каждая такая подсистема находится в неразрывной взаимосвязи между собой, хотя каждая из

них выполняет свою специфическую функцию, позволяющая организму существовать в условиях окружающей его среды.

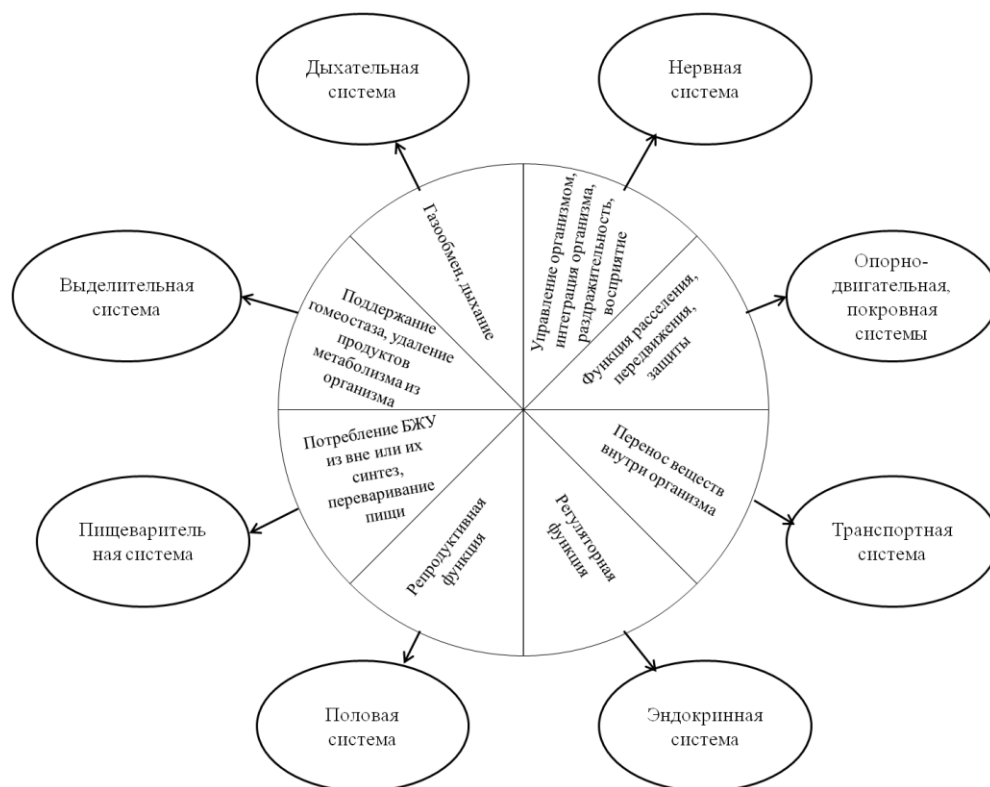


Рисунок 1 – Организм как целостная биологическая система

Процесс жизнедеятельности живого организма можно представить совокупностью процессов (или функций), которые реализует та или иная система органов. Все данные процессы и структуры можно изобразить в виде схемы (рисунок 1).

Главная особенность сравнительно-эволюционного подхода заключается в том, что основные системы органов в организме животного рассматриваются в их функциональных взаимосвязях друг с другом и с окружающей средой в аспекте становления этой системы на разных этапах эволюции животного мира. Данный подход противопоставляется традиционному изолированному (дробному) рассмотрению отдельных классов животных, отдельных систем и их функций. Это обеспечивает целостное понимание в рассмотрении морфофункциональной организации всех представителей животного царства.

Использование такой структуры курса позволяет избежать от повторений в тех случаях, когда та или иная система органов у разных групп животных по своей организации сходна. При этом вместо повторного изучения материала можно перейти к повторению и закреплению знаний самими учениками, например, с помощью опорных

конспектов. Такой принцип изучения на уроках позволяет уделить больше времени изучению преобразований тех систем органов, которые играли ведущую роль в эволюции жизни на Земле.

Используемый сравнительно-эволюционный подход позволяет выстроить эволюционную причинно-следственную последовательность усложняющихся структур и систем как постепенное совершенствование их фундаментальных функций и строения. Такой подход, на основе конкретного зоологического материала, является важным пропедевтическим курсом для общей биологии, которая формирует свою систему понятий: закономерности эволюции, биологический прогресс и пр.

На наш взгляд, в 7 классе необходимо не просто изучать многообразие животного мира, но и отвечать на вопрос: «В связи с чем сформировалось это многообразие?». Именно на этот и многие другие вопросы отвечает предложенный подход. А без минимальных знаний по эволюции (9 класс) данную систему знаний не сформировать.

Основная цель всех этих нововведений – достигнуть более глубокого целостного понимания обучающимися природы изучаемых животных, их строения в связи со средой обитания и жизнедеятельностью в ней.

1.2. Методологическая основа интерпретации содержания раздела «Хордовые животные» с применением сравнительно-эволюционного подхода

При реализации сравнительно-эволюционного подхода в интерпретации содержания курса Зоологии (7 класс) можно выделить пять основных направлений изучения раздела:

- 1) Общие принципы и закономерности организации той или иной системы органов у группы организмов;
- 2) Основные функции отдельных органов и системы в целом;
- 3) Важнейшие тенденции прогрессивной эволюции системы органов у группы организмов;
- 4) Морфофизиологические изменения органов в процессе прогрессивной эволюции организмов (ароморфозы, идиоадаптации и ценогенезы);
- 5) Использование данных онтогенеза в целях установления гомологии органа в той или иной системе у организмов разного уровня организации для доказательства прогрессивной эволюции.

Именно на этих аспектах строится материал при изучении морфологии, анатомии и физиологии животных. Этот план является оригинальной схемой для интерпретации биологического (зоологического) содержания, так как ранее в подобном виде не применялся.

Как уже отмечалось, жизнедеятельность любого организма – это совокупность функций. Анализируя схему сравнительно-эволюционного подхода, можно сделать вывод, что подобное построение биологического содержания направлено на выявление основных тенденций совершенствования основополагающих функций организма, которые демонстрируют постепенное приспособление живых организмов (хордовых животных) к меняющимся условиям их среды обитания. Эти приспособления определяются усложнением той или иной функции и проявляются в двух аспектах.

Во-первых, *расширение перечня функций*. Помимо главной функции, которую выполняет система органов, ей присуще ряд других вторичных функций. С развитием сложного многоклеточного организма для поддержания его жизнедеятельности определенный орган (или их система) с каждым новым этапом эволюции добавляет в свой арсенал все новые роли. Это необходимо в плане интеграции (объединения) структур организма, а с другой стороны для облегчения выполнения других функций. Рассмотрим для примера транспортную систему. Ее главная функция – транспорт различных веществ (газы, питательные вещества, метаболиты, гормоны и т.д.). Эта система подобным способом функционирует и у одноклеточных организмов, у и беспозвоночных. Но что происходит у более высокоорганизованных животных? Во-первых, помимо транспорта веществ, кровь (как главная транспортирующая ткань) приобретает защитную функцию благодаря способности свертываться, а у теплокровных животных (птиц и млекопитающих) к перечню добавляются перенос тепла и терморегуляция. С усложнением половой системы позвоночных и появлением копулятивных органов транспортная система участвует в процессе эрекции. Подобные процессы усложнения и расширения перечня характерны для каждой основополагающей функции.

Во-вторых, *появление и совершенствование конкретных морфофизиологических изменений в строении организма*. Анализ перестройки тела животных, определяющейся приспособлением животных к условиям среды их обитания, основывается на учении Алексея Николаевича Северцова о биологическом прогрессе [Северцов, 2012].

Рассматривая многообразие Хордовых животных, мы осознаем, что процесс эволюции очень сложный и ветвистый (разнонаправленный). Вопросом о направлении эволюции занимались многие философы, биологи, такие как Ж.Б. Ламарк, Ч. Дарвин, И.И. Шмальгаузен, К. Бэр, А.Н. Северцов и многие другие. Общим в их теориях была одна черта, которая говорила о том, что эволюция идет как по пути усложнения общей организации, так и по пути увеличения разнообразия на каждом из достигнутых уровней сложности этой организации.

Эту мысль развивал в своих учениях А.Н. Северцов. Он выделил как два общих направления эволюции – «биологический прогресс» (путь прогрессивного развития животных, повышение уровня организации) и «биологический регресс» (снижение уровня организации, упрощение строения), так и четыре направления эволюционного процесса (рисунок 2):

1. *ароморфоз* (арогенез) – морфофизиологические изменения, обеспечивающие выход организма в новую адаптивную зону (повышение уровня организации, повышение уровня метаболизма);
2. *идиоадаптация* (аллогенез) – морфофизиологические изменения, формирующие видовое многообразие животных на данном уровне организации;
3. *ценогенез* – изменения, увеличивающие уровень выживаемости на эмбриональном и личиночном периодах (новообразования действуют только на этих стадиях развития организма);
4. *общая дегенерация* – общей упрощение организации организма (характерно для паразитов).

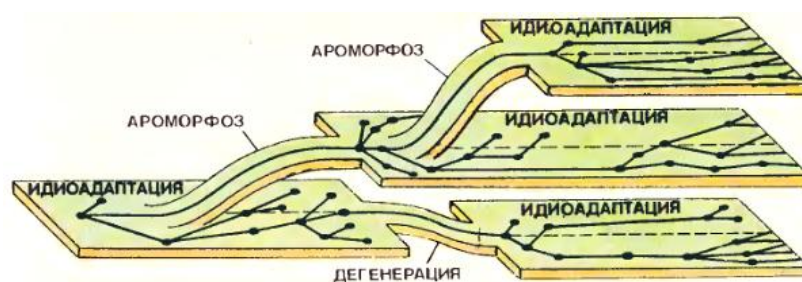


Рисунок 2 – Главные направления эволюции живых организмов (по А.Н. Северцову)

Понимание конкретных ароморфозов и идиоадаптаций имеет важное значение при изучении путей совершенствования функций, так как они позволяют выстроить вышепредставленную (рисунок 2) эволюционную лестницу. Это демонстрирует те морфофизиологические преобразования, способствующие освоению новых адаптивных

зон и повышению уровня обмена веществ (ароморфозы), что является движущей силой биологического прогресса. Знание идиоадаптаций также производят определенный образовательный эффект: в живой природе есть виды животных, которых называют *реликтовыми* – виды, сохранившиеся в неизменном виде с прошлых геологических эпох (крокодилы, утконос, ехидна, латимерия, гаттерия и пр.). Обычно, они отличаются от современных родственных видов определенными органами, которые ставят их на более высокую ступень по сравнению с другими (или наоборот нижнюю, как яйцекладущие млекопитающие): четырехкамерное сердце крокодила, зачатки легких латимерии и пр. Это дает почву для размышления по поводу того, почему их приспособления не развились и т.д. Из всех идиоадаптаций только одна становится успешной, выводящей организмы в новую для них адаптивную зону, повышая их уровень обмена веществ и общий уровень организации.

Исходя из основополагающих функций, видно, что их усложнение и совершенствование преследует две цели:

- воспроизводство себе подобных (эволюция половой системы);
- повышение уровня метаболизма.

Действительно, чем выше на эволюционной лестнице стоит животное, тем процессы обмена веществ интенсивнее. Эту тенденция должна проходить красной линией через содержание, интерпретированное с применением сравнительно-эволюционного подхода. Необходимо показать, что функция усложнялась не просто так, а выживали те организмы, обмен веществ которых соответствовал условиям внешней среды. Благодаря методу проб и ошибок, животные смогли освоить сушу: дышать воздухом, добывать пищу, размножаться. В этом и заключается один из главных принципов сравнительно-эволюционного подхода – *принцип функциональности*. Те факты, которые представлены почти во всех учебниках биологии за 7 класс, несут чисто описательный характер в форме перечисления: они не демонстрируют причинно-следственные связи, на которых и строится биология как наука. Когда обучающиеся смогут ответить на вопрос: «Почему тело организма функционирует и построено именно так?», можно, предположить, что их взгляд на мир живой природы (в частности позвоночных животных) изменится, как и отношение к биологии в целом.

Сравнительно-эволюционный подход предлагает совершенно иное построение школьного биологического содержания, за счет введения *блочной системы*. В школьных

учебниках в разделе «Позвоночные животные» параграфы объединены согласно классам данного типа: рыбы (надкласс), земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. При реализации сравнительно-эволюционного подхода, с одной стороны, темы группируются согласно функциям и системам органов, которые их реализуют, а с другой – вводится несвойственная многим школьным программам классификация хордовых животных.

Всех животных делят на две большие группы – беспозвоночные и позвоночные (*Chordata*). Сравнительно-эволюционный подход можно реализовывать при рассмотрении обеих этих групп, но больший эффект будет достигаться при изучении именно хордовых животных, так как именно они составляют основу биоразнообразия Земли. Представители этого типа одни из лучших натуральных наглядных материалов, благодаря своим размерам и частоте встречаемости. Люди каждый день встречается на улице с птицами, многие в роли домашних животных содержат кошек, собак, хомяков, ящериц, змей, попугаев и т.д. Да и сам человек разумный, как биологический вид, относится к классу млекопитающих. Это открывает возможность обучающимся осуществлять морфологическое наблюдение, описание, так как процесс усложнения функции в эволюции позвоночных выражается не только в анатомических, но и в морфологических (внешних) перестройках организма. Посещение зоопарков, живых уголков, зоологических музеев и различных выставок расширяет спектр наблюдений, что позволяет всесторонне изучать процесс эволюции, ее основные направления, а также на наглядном материале самостоятельно сравнивать животных, относящихся как к одному таксону, так и к разным.

Тип *Chordata* – самая высокоорганизованная группа животных, представители которой освоили все среды жизни и заселили весь земной шар. Всех позвоночных, в зависимости от среды обитания, особенностей строения и эмбрионального развития, делят на две группы:

- *Anamnia* – первичноводные;
- *Amniota* – наземные животные.

Anamnia и *Amniota* не являются таксонами или систематическими категориями. Это деление основывается на особенностях морфофункциональной организации животных.

По каким же признакам тот или иной класс Хордовых относят к одной из этих групп? Для каждой из этих групп есть свои общие закономерности (хотя, в силу особенностей той или иной среды или места обитания, животные могут отходить от этой схемы), которые представлены в таблице 1 [Наумов и др, Ч.2., 1979].

Таблица 1

Сравнение морфофункциональной организации первичноводных и наземных хордовых

Anamnia	Amniota
Живут в воде	Живут на суше
Дышат жабрами растворенным в воде кислородом	Дышат легкими атмосферным кислородом
Плавниковый тип конечностей	Пятипалые конечности рычажного типа
Зародышевые оболочки не образуются	Формируются зародышевые оболочки: амнион, аллантоис, серозная оболочка
Зародыш развивается в воде окружающей среды	Зародыш развивается в воде, которая заполняет амнион. Яйцо на суше

Классификация выглядит следующим образом:

- *Anamnia* – те хордовые, которые рождаются, развиваются, дышат, питаются и размножаются только в водной среде – ланцетники, круглоротые, рыбы (костные и хрящевые) и амфибии (на личиночной стадии);
- *Amniota* – те хордовые, которые рождаются, питаются, дышат и размножаются на суше (исключая вторичноводных) – рептилии, птицы и млекопитающие.

Много вопросов возникает вокруг земноводных, которые в своем строении и физиологии объединили как черты первичноводных (откладывание икры в воде, дыхание жабрами и через кожу и пр.), так и особенности наземных позвоночных (наличие функционирующих легких, пятипалая конечность). Поэтому этот класс выделяют в отдельную группу, которая играет роль переходного звена между водной и наземно-воздушной средами обитания.

Такая классификация хордовых животных – основополагающий принцип сравнительно-эволюционного подхода. Несмотря на то, что представители этих групп обитают в двух противоположных средах (водной и наземно-воздушной), в строении их организмов выделяется много схожих черт, что и обуславливает выделение общих закономерностей строения и функционирования. А также, по общепризнанной теории, эволюция организмов шла именно от водных животных к наземным. Этот факт позволит нам проследить эволюцию живых организмов.

Выявление общих закономерностей – важная особенность сравнительно-эволюционного подхода [Баранов, 2012]. Сравнение подразумевает под собой выявления черт сходства и различия нескольких объектов. В данной работе сравниваются не просто внешнее или внутренне строение хордовых животных, а сравнивается их морфофункциональная организация. Общие закономерности организации и функционирования демонстрируют единство хордовых в плане происхождения и приспособления (адаптации) к среде обитания и ее условиям. Каждая функция в живом организме действует по одному принципу. Общие закономерности в функционировании систем могут проявляться в одинаковых этапах, процессах и конечном результате. Для сравнения возьмем дыхательную систему и сравним два разных класса хордовых животных – костные рыбы и млекопитающие. На первый взгляд, организация этой системы у представителей данных классов сильно различаются: у рыб органом дыхания является жаберный аппарат, а у млекопитающих функционируют легкие, имеющие альвеолярный тип строения. Обычно, примерно так описывается внутреннее строение хордовых во многих школьных учебниках, и функционирование некоторых систем раскрыто не полностью, хотя это является главным в понимании организации животных. На самом деле, если в школьное содержание биологии 7 класса включить минимальные данные по физиологии, то дыхательную систему можно изучить с другой стороны. На данном этапе необходимо вводить такие биологические понятия, как газотранспортная система, диффузия, осмос, клеточное дыхание, вентиляций, циркуляция и пр. Независимо от среды обитания (водная или наземно-воздушная), от уровня организации животного, для дыхательной системы всех хордовых и большинства беспозвоночных действует одна общая схема (рисунок 3).

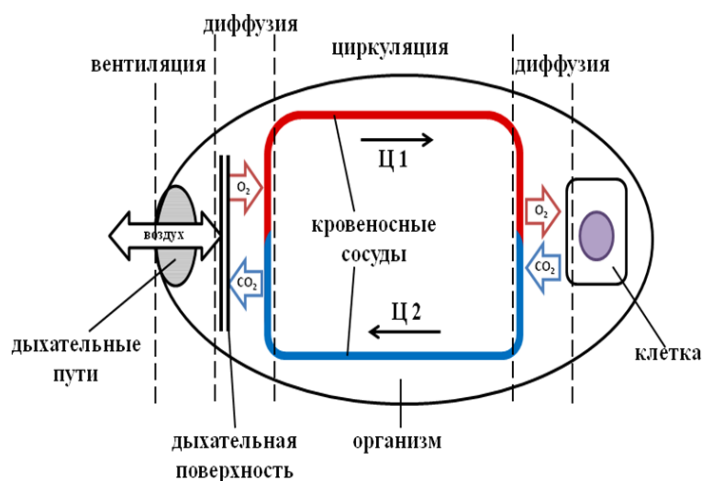


Рисунок 3 – Этапы газотранспортной системы животных

Подобных общих закономерностей придерживаются все системы органов организма. Закономерности отображают суть функции и ее значение в жизнедеятельности организма. У обучающихся при таком подходе формируется знание не просто о наличии тех или иных структур, а знания об их значимости. Сформировав знания о функционировании живого организма в 7 классе и создав соответствующую понятийную базу, материал биологии 8 класса будет намного проще изучать (в том случае, если школа использует концентрический курс биологии). Он будет играть роль повторения, в ходе которого обучающиеся изучат высшую ступень развития основополагающих функций живого организма на примере человеческого тела. Обучающимся, основываясь на материале прошлого года обучения, будут понятны пути становления человека, а также значимость ароморфозов и идиоадаптаций в ходе его эволюции.

Из вышесказанного видно, что в ходе прогрессивной эволюции общие закономерности функционирования организма не изменяются, а совершенствуются структуры их выполняющие. Добавляя в образовательный процесс этот элемент, как уже говорилось, обучающиеся должны проследить тенденцию, при которой животные стремятся повысить общий уровень своего метаболизма для освоения новых адаптивных зон.

Важным моментом в реализации сравнительно-эволюционного подхода являются знания об основах развития хордовых животных. Развитие как процесс тоже имеет ряд общих закономерностей.

Развитие [Большой Энциклопедический словарь, 2002]– биологический процесс тесно взаимосвязанных количественных (рост) и качественных (дифференцировка) преобразований особей с момента зарождения до конца жизни (индивидуальное развитие, или онтогенез) и в течение всего времени существования жизни на Земле их видов и других систематических групп (историческое развитие, или филогенез).

Анализируя это определение, видно, что развитие подразделяется на два основных типа:

- онтогенез – индивидуальное развитие;
- филогенез – историческое развитие.

Изучая и анализируя пути совершенствования морфофункциональной организации хордовых животных, мы раскрываем суть исторического развития

животных – филогенеза, т.е. процесса становления сложных организмов из простых (примитивных). Этими знаниями обучающиеся продолжают формировать образ филогенетического дерева животного мира.

Филогенез – это эволюционное понятие, которое необходимо формировать одновременно с другими терминами: конвергенция и дивергенция, аналогичные и гомологичные органы. На данной ступени изучения биологии эти понятия важны, так как они объясняют:

- многообразие видов животных (в данном случае хордовых);
- наличие общих закономерностей морфофункциональной организации хордовых животных;
- механизм влияние условий окружающей среды на функционирование и строение организма;
- принципы адаптации животных к условиям среды обитания.

При описании закономерностей организации и эволюции позвоночных животных демонстрируется процесс дивергенции – расхождение признаков у особей, имеющих общего предка и относящихся к одной систематической категории (например, тип *Хордовые*), что связано с приспособлением к разным условиям среды обитания. Например, изучая идиоадаптации млекопитающих, которые освоили разные биотопы, можно заметить, что в плане организации опорно-двигательной системы разные группы (жители открытых пространств, околводные виды, древолазы и т.д.) будут иметь определенные особенности морфологии. При дивергенции, даже если тело сильно изменяется, органы и их системы являются гомологичными.

- Гомологичные органы – органы, имеющие одно происхождение, сходные по внутреннему строению, но выполняют разные функции.

Примером гомологичных органов могут служить передние конечности амниот: лапа кошки, рука человека, крыло птицы, лапа бобра или крота. Такие конечности имеют одно строение (плечо/бедро, предплечье/голень, кисть/стопа), но в связи с приспособлением к разным условиям их внешнее строение и функции (бег, плавание, полет или хватание) видоизменились.

В свою очередь, конвергенция – это процесс схождения (совпадение) признаков у представителей разных систематических групп (т.е. родство здесь роли не играет), что вызвано с приспособлением к сходным условиям (например, к водной среде). В данном

случае, органы являются аналогичными: например, плавники рыб и ласты дельфинов (необходимы для плавания), крыло птицы и летучей мыши (для полета) и т.д.

- Аналогичные органы - имеют сходное внешнее строение и функции выполняют одинаковые, но их внутренне строение и происхождение различаются.

Термины филогенез и онтогенез связаны между собой. Согласно эволюционной теории, в ходе своего индивидуального развития организм проходит все те стадии, которые прошли его предки, в ходе их исторического развития. Согласно одному из законов К. Бэра (1828 г.) – закону последовательности появления признаков различного систематического ранга, первоначально в эмбриональном развитии появляются признаки типа, затем подтипа, класса, отряда, семейства, рода, вида и, наконец, индивидуальные особенности [Афанасьев и др., 2012].

- *Онтогенез* [Биологический Энциклопедический Словарь, 2002] – индивидуальное развитие особи, вся совокупность её преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление особи).

Многие эволюционные теории были доказаны благодаря изучению этапов онтогенеза многих хордовых животных. В рамках образовательного процесса знания об онтогенезе классов хордовых животных формирует целостную картину об эволюции животного мира, а также доказывает процесс прогрессивной эволюции, что является итогом изучения каждого раздела. Это является необходимым, так как сравнительно-эволюционный подход придерживается теории *монофилии* (происхождение всех дочерних таксонов от одного исходного вида), которая была сформулирована Ч. Дарвином и Э. Геккелем, а также развивалась в трудах И.И. Шмальгаузена [Шмальгаузен, 1947] и др. ученых-биологов.

Сравнительно-эволюционный подход позволяет путем сравнения, анализа, интеграции выявить основные биологические обобщения, законы, процессы, закономерности в понимании организации, функционирования, взаимодействий и эволюции биологических систем разного ранга, с интерпретацией их на все многообразие живой природы и использование в практике.

ГЛАВА 2. ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СОДЕРЖАНИЯ РАЗДЕЛА «ХОРДОВЫЕ ЖИВОТНЫЕ» КУРСА БИОЛОГИИ 7 КЛАССА С ПРИМЕНЕНИЕМ СРАВНИТЕЛЬНО-ЭВОЛЮЦИОННОГО ПОДХОДА

2.1. Многообразие хордовых животных

В настоящее время на планете насчитывается свыше 2 млн. видов животных. Большую часть из них составляют представители группы Беспозвоночные: насекомые, черви, моллюски, простейшие и т.д. Только по примерным подсчетам их численность составляет свыше 1,5 млн. видов [Хоров, 2014]. Значительно скромнее видовой состав других животных, которые нам известны лучше: рыбы, лягушки, ящерицы, птицы, кошки, мыши и др. Несмотря на эту скромность, именно они являются одними из важных и основных жителей планеты Земля. Все эти виды, включая и нас с вами (вид – человек разумный, *Homo sapiens*), объединяются в одну большую группу – тип Хордовые *Chordata*.

Хордовые животные включают в себя свыше 40 тысяч различных видов, которые сильно отличаются от других по строению, поведению, среде обитания [Держинский, 2005]. Хордовые, благодаря особенностям внешнего и внутреннего строения, расселились по всей планете и стали привычными нам обитателями океана, рек, суши и воздуха.

Разные представители типа Хордовые очень различаются между собой. Поэтому для них, как и для других живых организмов, была создана соответствующая систематика (классификация).

В типе Хордовые выделяется три подтипа:

- Бесчерепные *Acrania*;
- Черепные, или собственно Позвоночные *Vertebrata*;
- Оболочники *Tunicata*.

Бесчерепные – один из подтипов Хордовых животных, который представлен только одним классом – Ланцетниковые. Вообще наименование класса произошло от названия старинного хирургического инструмента – ланцет (сейчас заменен скальпелем), так как хвостовой плавник ланцетника по форме напоминает данный инструмент.

В этом подтипе осталось всего 30 видов. Это исключительно морские обитатели, которые внешне напоминают организм, включающий в себя черты червей и рыб. Ведут

придонный образ жизни. В отличие от других позвоночных бесчерепные сохраняют первоначальные признаки этого типа в течение всей жизни – хорду и нервную трубку. Данных организмов считают промежуточным звеном в эволюции между беспозвоночными и позвоночными животными.

Название подтипа говорит само за себя: у представителей этой группы во внутреннем скелете отсутствует череп, так как головной мозг не формируется.

Типичный представитель бесчерепных – Ланцетник европейский (рисунок 4), который встречается в морях Атлантического и Индийского океанов. В России данный вид можно встретить в Черном море [Наумов и др., Ч.1., 1979]. Тело этого животного вытянутое (5-8 см), полупрозрачное; окраска варьируется от белого до кремово-желтого. Плавники непарные, несколько расширенные в хвостовом отделе. Предротовое отверстие окружено щупальцами.

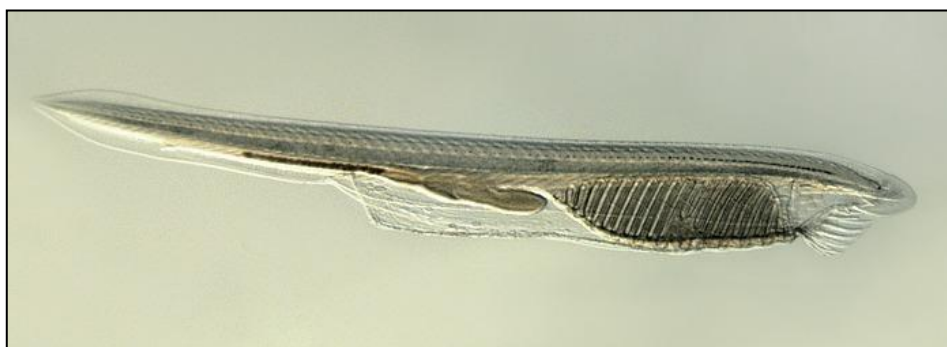


Рисунок 4 – Ланцетник европейский

Второй подтип – это Оболочники (рисунок 5). Также исключительно морские организмы, которые распространены во всех морях и океанах. Подтип включает около 1500 видов хордовых животных, которые распределены между тремя классами: *Асцидии*, *Сальпы*, *Аппендикулярии*. Это организмы, которые слабо напоминают привычных для нас позвоночных. Они находят больше сходств с губками, полипами. Но это только во взрослом состоянии, когда у них редуцируются хорда и нервная трубка. У оболочников основные признаки хордовых хорошо выражены только на стадии личинок [Наумов и др., Ч.1., 1979].

Среди всех представителей данных классов можно найти как виды, которые ведут прикрепленный, оседлый образ жизни (асцидии), так и свободно плавающие в воде, например сальпы. Для добычи пищи используют процесс фильтрации воды.

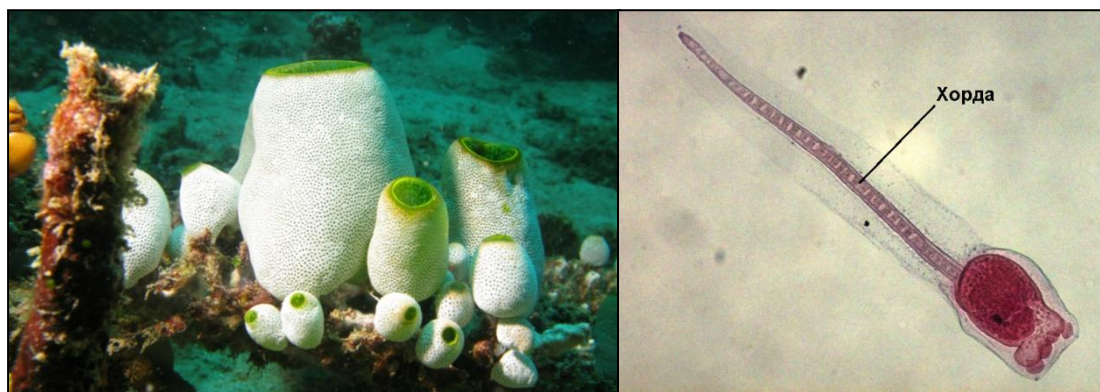


Рисунок 5 – Оболочники: слева – взрослая особь, справа – личинка

Третий подтип, который отличается большим разнообразием – Черепные, или собственно Позвоночные. Объединяет большинство видов хордовых. Если сравнивать с низшими хордовыми, они характеризуются более высоким уровнем организации, что предопределяется их строением, физиологией и поведением. Это высший подтип Хордовых.

В отличие от малоподвижных и пассивно питающихся бесчерепных первые позвоночные перешли к активному поиску пищи и связанным с ним типам движения. Это привело к развитию мощного внутреннего скелета и мускулатуры, совершенствованию процессов дыхания, питания, кровообращения, выделения, органов чувств и центральной нервной системы.

Классификация позвоночных до сих пор спорна. Существуют точки зрения, по которым позвоночные делятся на 2 раздела – Бесчелюстные *Agnatha* и Челюстноротые *Gnathostomata*, которые в свою очередь включают 7-13 или более классов. Основными общепринятыми являются шесть классов, сгруппированных в два надкласса – Рыбы *Pisces* и Четвероногие *Tetrapoda* [Баранов и др., 2018].

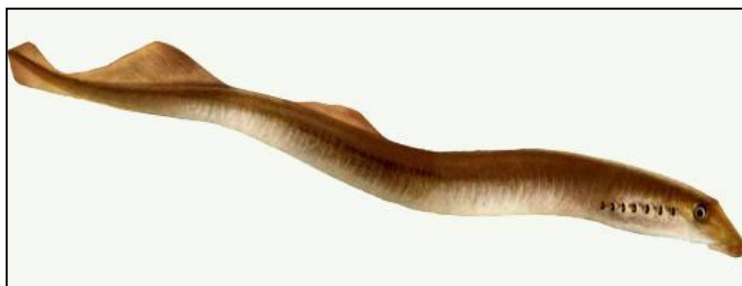
Рыбы подразделяются на Костных *Osteichthyes* и Хрящевых *Chondrichthyes* рыб. Надкласс Четвероногие состоит из классов:

- Земноводные *Amphibia*;
- Пресмыкающиеся *Reptilia*;
- Птицы *Aves*;
- Млекопитающие *Mammalia*.

Бесчелюстные – одни из самых древних существ на Земле, почти полностью вымерших в наше время. Осталось только два класса – Миноги (39 видов) и Миксины

(76 видов), объединенные в группу Круглоротые. Это водные животные, характеризующиеся отсутствием челюстей, но у них имеется сформированный череп, что и отличает их от ланцетника (бесчерепных) [Наумов и др., Ч.1., 1979].

В водах сибирских рек обитает один вид круглоротых – *минога сибирская*.



Миного сибирская *Lethenteron kessleri* (Anikin, 1905) – пресноводное, речное животное с длинным (до 25 см) телом, незащищенным чешуей. На теле имеются два спинных плавника,

формирующих хвост. Окраска спинной части варьируется от темно-серой до темно-коричневой с металлическим блеском; брюшная сторона светлая, беловатая. Нижнечелюстная пластинка с 5-10 зубами, из которых внешние раздвоены. По бокам ротового отверстия по 3 раздвоенных зуба. Верхние и нижние губные зубы (16-27) расположены в один ряд радиально, уменьшаются от центра к периферии. По бокам головы 7 жаберных отверстий. Ведет паразитический образ жизни, питаясь кровью других животных. Вид обитает в водах Енисея и в некоторых его притоках (Кан, Ангара и пр.).

Надкласс Рыбы – группа водных позвоночных животных, для которых характерно жаберное дыхание на всех этапах развития организма. Рыбы обитают как в солёных, так и в пресных водоёмах (от глубоких океанических впадин до горных ручьёв).

В мире известно более 35 000 видов рыб, из которых 3000 обитают на территории России, в том числе в пресных водах встречается более 280 видов.

Класс Костные (костистые) рыбы включает подавляющее большинство видов рыб. Они распространены в самых разных водоёмах с разнообразными условиями жизни, что обуславливает богатство этой группы.

Отличительными признаками этих рыб являются костный скелет (не хрящевой), наличие костных жаберных крышек, формирование плавательного пузыря как важного гидростатического органа и др.

Классификация костных рыб крайне сложна, так как нет единого взгляда на этот вопрос.

В данном классе можно выделить два подкласса – Лучепёрые *Actinopterygii* и Лопастеперые рыбы *Sarcopterygii*. Лучеперые включают в себя около 90 % всех современных костных рыб, с которыми мы сталкиваемся почти постоянно (в магазинах, в наших водоемах и пр.). Это такие известные нам виды, как горбуша, хариус сибирский, щука обыкновенная, карась обыкновенный, ерш и др.



Карась серебряный *Carassius auratus gibelio* (Bloch, 1782) – пресноводная рыбы, встречающаяся в больших озерах и руслах крупных рек. Широко распространен в водоемах бассейна Енисея. Тело высокое, овальное с маленькой головой, длинным спинным

плавником. Длина тела может достигать 30-35 см, а масса – 0,8-1,6 кг. Чешуя крупная. Окрас тела серебристо-серый, иногда с зеленовато-серым оттенком. Глоточные зубы однорядные. В рацион питания входят как животные (личинки насекомых, мелкие ракообразные), так и растения.

Более древние (реликтовые) виды относятся к Лопастеперым рыбам. Сейчас в этом подклассе сохранились все несколько родов и видов, которые разделены в два отряда – Рогозубообразные (Двоякодышщие) и Целакантообразные (Кистеперые).

Из этого подкласса наиболее всем известен род Латимерия, представленный двумя видами. Эти рыбы обитают только в теплых морских водах: один вид живет возле восточных и южных берегов Африки, а второй – у берегов Индонезии. Окраска синевато-серая или коричневая с большими серо-белыми (иногда с блеском) пятнами, которые распределены по всему телу. В длину тело может достигать 190 см, при весе 50-90 кг.

Исследования латимерий показали, что они имеют много общего с хрящевыми рыбами, но есть и более специализированные признаки [Хадорн, 1989]. Основной чертой является наличие специфических лопастных плавников в количестве 7 штук, которые отличаются мощной мускулатурой и прочным скелетом. Ученые считают, что именно эти организмы стали предками земноводных и всех наземных позвоночных животных.

Представители класса Хрящевые рыбы отличаются от своих собратьев (костистых) полностью хрящевым скелетом (откуда и сформировалось их название). Хрящевой скелет – это не единственное их отличие от второго класса: с ними мы подробнее ознакомимся в других разделах).

Хрящевые рыбы подразделяются на два подкласса (рисунок 6):

- Пластиножаберные (*акулы и скаты*);
- Цельноголовые (*химеры*).



Рисунок 6 – Представители хрящевых рыб:

- А - Тигровая акула
Galeocerdo cuvier;
Б – Манта *Manta birostris*
В – Химера европейская
Chimaera monstrosa

Класс Земноводные, или Амфибии – первая небольшая по числу видов группа позвоночных животных, которая освоила наземную среду обитания, но в ряду особенностей строения сохранила тесную связь с водной.

Представители этого класса распространены повсеместно, но наиболее широко встречаются в регионах с теплым и, особенно, влажным климатом. Всегда обитают вблизи водоемов. Всего в мире насчитывается более 7700 видов, из которых в России обитает 28 [Баранов, 2018].

Все современные виды подразделяются на три отряда:

- бесхвостые *Anura*;
- хвостатые *Caudata*;

- безногие *Apoda*.

К безногим, обычно, относятся разные виды червяг, которые обитают на территориях с экваториальным и субэкваториальным климатом.

Названия отрядов говорят сами за себя. Помимо различий во внутреннем строении, представители этих отрядов отличаются редукцией тех или иных частей тела: конечностей, хвоста.

Среди отрядов, хвостатые земноводные больше всех сохранили тесную связь с водной средой. Их тело сильно вытянутое, оканчивающееся длинным уплощенным хвостом. Некоторые виды сохраняют жабры, двухкамерное сердце (черты рыб), также есть представители, у которых отсутствуют легкие.

На территории Средней Сибири обитает всего два вида хвостатых земноводных – Углозуб сибирский и Тритон обыкновенный.



Углозуб сибирский *Salamandrella keyserlingii* (Dybowski, 1870) – небольшое животное с длиной тела до 14-16 см, из которых меньше половины приходится на хвост. Кожа гладкая, окрас бурого цвета. Вдоль спины тянется широкая светло-коричневая полоса, брюхо светлое. Иногда тело бывает

покрыто темными пятнами. По бокам туловища присутствуют поперечные бороздки, которые делят тело на сегменты. Типичный таежный вид, который может заходить далеко на север. Наиболее активны в ночное время суток. В рацион питания входят черви, насекомые, моллюски и пауки. Крупных рек и озер избегают.

Бесхвостые земноводные – крупнейший по количеству видов отряд земноводных, который насчитывает около 6000 современных видов. Данный отряд является наиболее высокоорганизованным среди всех земноводных (трехкамерное сердце, легкие, пятипалые мощные конечности), хотя не могут долгое время существовать вне влажной среды. В основном, обитают в лесной подстилке, траве или среди камней.

На территории России представлено 22 вида бесхвостых земноводных, из которых 4 обитают на территории Средней Сибири: жаба обыкновенная, остромордая, сибирская и озерная лягушки [Банников и др., 1971].



Лягушка озерная *Rana ridibunda* (Pallas, 1771)

– самый крупный (до 15-17 см) вид бесхвостых земноводных на территории России. Окрас спинной стороны разнообразный: от темно-зеленого до серо-коричневого различных оттенков. Брюшко светлое, серо-белое или желтоватое. На спине расположены крупные темные пятна и/или светлая продольная полоса. Имеются хорошо развитые плавательные перепонки. У самцов в углах рта находятся темно-серые парные резонаторы (в раздутом состоянии они светло-серые). Обитает как в стоячих, так и проточных водоемах. Активность почти круглосуточная, кроме особо жарких часов. В рацион питания входят насекомые, черви, птенцы и мелкие млекопитающие.

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии – животные, которые представляют собой следующий после земноводных этап приспособления позвоночных животных к жизни на суше. Это первый класс истинно наземных позвоночных животных, которые полностью разорвали связь с водной средой. Обитают рептилии преимущественно в регионах с теплым и жарким климатом. Эти организмы полностью зависят от температуры окружающей страны, так как являются хладнокровными. Чтобы не замерзать в холодные периоды некоторые представители могут впадать в спячку. Также рептилии не могут существовать при слишком высоких температурах; в этом случае они более активны ночью [Наумов и др., Ч.2., 1979].

Существование в таких условиях им обеспечивает жесткая, покрытая чешуей кожа – это их отличительный признак. Главная задача чешуи – защитить от высыхания. Они могут принимать разные формы: как мелкие черепицеобразные чешуи (ящерицы, змеи), так и цельные панцири (черепахи).

Главной отличительной чертой рептилий, как новой ступени эволюции после земноводных, стало формирование яйца с твердой скорлупой, а также появление зародышевых оболочек: серозная, амнион, аллантаис. Именно эти новообразования позволили пресмыкающимся и последующим классам размножаться на суше.

В классификации пресмыкающихся много неясных моментов, так как большая их часть вымерла, и из систематики выпало много фрагментов. Если говорить о

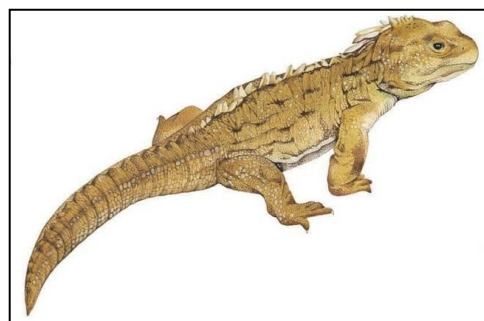
разнообразии этого класса, то стоит отметить тот факт, что современные рептилии – это ближайшие родственники динозавров, которые существовали сотни миллионов лет назад. Сейчас насчитывается свыше 10 000 видов, 77 из которых обитают в России [Банников и др., 2004].

Современная классификация рептилий выделяет 4 отряда:

- Клювоголовые *Rhynchocephalia*;
- Чешуйчатые *Squamata*;
- Черепахи *Testudines*;
- Крокодилы *Crocodylia*.

Клювоголовые – самый редкий, реликтовый отряд, который представлен всего одним видом. Этим представителем является гаттерия – редкий вид на грани исчезновения, обитающий на некоторых островах Новой Зеландии. По мнению ученых, этот вид уже не может существовать без помощи и охраны человека. Это древние пресмыкающиеся, которые жили задолго до динозавров и сохранили первозданные анатомические особенности.

Гаттерия, или **туатара** *Sphenodon punctatus* (Gray, 1842) – крупное ящероподобное животное, достигающее в длину 70-80 см и массы тела 1,3 кг. Некоторые особи могут жить до 100 лет. Имеет большую голову, мощные короткие пятипалые конечности, вооруженные когтями, а также мощный



хвост. Spина и бока имеют оливково-зеленый окрас с жёлтыми вкраплениями, брюхо серое. Между пальцами видны перепонки. На затылке, спине и хвосте есть гребень из роговых клиньев. Имеется «третий» глаз на темени, который выполняет функцию дополнительного органа зрения. Гаттерия проявляет активность при относительно низких температурах – диапазоне 6–18 °С. Ведет преимущественно ночной образ жизни. Рацион питания разнообразен: насекомые, черви, пауки, лягушки, мелкие млекопитающие.

На территории Средней Сибири также обитают некоторые виды пресмыкающихся – представители отряда Чешуйчатые: 5 видов ящериц и 4 вида змей.

Ящерицы – самая многочисленная группа из списка пресмыкающихся. Их тело, конечности, окрас всегда приспособлены к среде обитания, поэтому их очень сложно заметить. Отличительной особенностью ящериц является хорошая регенерация. В случае опасности для отвлечения нападающего ящерицы способны отбрасывать хвост, который потом со временем восстанавливается.



Ящерица живородящая *Lacerta vivipara*

(Von Jacquin, 1787) – некрупная ящерица длиной до 8 см. Самки крупнее самцов. Взрослые особи окрашены сверху в бурый, коричневый или зеленоватый цвет с характерным рисунком. Вдоль хребта темная, иногда прерывистая полоса,

две светлые полосы по сторонам спины и темные широкие – по бокам, которые ограничены светлой линией, иногда разбитой на пятнышки. Брюшко у самцов кирпично-красное, оранжевое с темными пятнами, у самок – светлое, кремово-желтое, зеленоватое, без пятен. Обитает в лесах, на болотах, торфяниках, берегах водоемов. Может занимать норы мелких грызунов. Ареал может заходить далеко на север. Активность проявляют днем. Питается разнообразными насекомыми, пауками и растительной пищей.

Змеи – это безногие пресмыкающиеся с длинным цилиндрическим телом, с помощью волнообразных движений которого они передвигаются. Эта группа рептилий, наряду с крокодилами, являются опасными животными. Опасность заключается в наличие ядовитых желез и зубов, с помощью которых змея может мгновенно убить свою добычу. Но ядом обладают не все змеи [Гуртовой, 1992].

Это очень разнообразная группа, представители которой могут различаться по размерам тела: есть змеи длиной всего 10 см, но встречаются особи, достигающие 14 м. Также змеи отличаются своей яркой окраской: от ярко красного до темно-синего.



Гадюка обыкновенная *Vipera berus*

(Linnaeus, 1758) – ядовитая змея средних размеров (до 75 см) с достаточно толстым телом. Голова крупная, округло-треугольная, с X-образным рисунком и покрыта многочисленными чешуйками

неправильной формы. Спина сероватая, буроватая или красно-бурая с характерной темной зигзагообразной полосой вдоль хребта. От глаза до угла рта проходит темная полоса. Брюхо серое, иногда черное. Обитает в на юге Сибири. Предпочитает таежно-болотные ландшафты, ближе к долинам рек. Оптимальная температура для жизни – 25-28 °С. Основа питания – мелкие грызуны, лягушки и птенцы.

Класс Птицы – теплокровные яйцекладущие позвоночные животные, которые приспособлены к полету. Одними из наиболее характерных признаков этого класса являются обтекаемая форма тела и перьевой покров, предохраняющий тело птиц от низких и высоких температур и играющий важную роль при полёте. Способность к полёту – это главная особенность птиц, однако есть виды, которые утратили эту способность (вторичное явление). В связи с приспособлением к полету, передние конечности преобразовались в крылья, также претерпели изменения и другие системы органов: дыхательная, пищеварительная и кровеносная. Ещё одним отличительным признаком является наличие клюва [Наумов, 1982].

Птицы – это очень устойчивые организмы, которые освоили все экосистемы Земли (включая Антарктиду). Благодаря этому, они являются одной из самых разнообразных групп позвоночных. Сейчас науке известно свыше 10 000 видов птиц, из которых около 780 обитают на территории России. Средняя Сибирь также богата разными видами птиц: здесь есть как гнездящиеся виды (прилетают в период размножения и гнездования), так и постоянно обитающие (круглый год).

Существует огромное количество отрядов птиц. Все отряды на территории Средней Сибири можно разделить на две группы Воробьинообразные (состоит из одного одноименного отряда и 22 семейства) и Неворобьиные (18 отрядов и 33 семейства) [Баранов, 1996].

В пример воробьинообразных (*Passeriformes*) можно привести такие рода, как *воробьи, ласточки, снегири, синицы, вороны, скворцы* и пр.



Большая синица *Parus major* (Linnaeus, 1758) – небольшая птица (до 14 см), самая крупная из синиц. Имеет достаточно длинный хвост. Голова черная с белыми щеками и затылком, спинная сторона зеленоватая (реже голубоватая), брюшко ярко-желтое

с черной продольной полосой. Крылья и хвост голубовато-серые. На трёх крайних рулевых перьях имеются белые вершины, вместе образующие поперечную светлую полосу. На крыле также заметна тонкая белая поперечная полоса. Обитает в лесах и парках. Часто селится рядом с человеком. Распространенный сибирский вид. Основу питания составляют мелкие насекомые, пауки и растительная пища (ягоды, зерна и семена).

К неворобьиным (*Non-Passeriformes*) относятся разнообразные *хищные* (совы, коршуны, ястребы), *водоплавающие* (гагары, утки, пеликаны и пр.) птицы, *аисты*, *дятлы*, *тетерева*, *кукушки* и т.д.



Черный коршун *Milvus migrans* (Boddaert, 1783) – достаточно крупная хищная птица из отряда Соколообразные. Общая длина тела 50-60 см при размахе крыльев 1,5 м. Крылья длинные и узкие. Самцы и самки имеют оперение одного цвета, но самки немного крупнее. Туловище имеет темно-бурую окраску, а верхняя часть головы светлая. Грудь и брюхо светлее спины. Хвост темно-бурый, клюв желтый, а его конец черный. Ноги желтого цвета. При полете хвост «вилочкой» (формирует букву V). Питается грызунами, пресмыкающимися и птенцами других птиц. Зимует в теплых странах. Обитают в лесах с высокими деревьями вблизи водоемов.

Млекопитающие признаны наиболее высокоорганизованным классом позвоночных животные. Науке на данный момент известно свыше 5500 видов (26 отрядов) данного класса [Очиров, 1975], которые расселились по всей территории Земли и заняли все среды жизни (исключая организменную): есть виды, освоившие *полет* (отряд Рукокрылых), тем самым стали подобны птицам; некоторые стали *жителями Мирового океана* (отряд Китообразные); немногие живут даже на льдах *Антарктиды* (Ластоногие) и можно перечислять еще долго.

Главными отличительными чертами млекопитающих являются:

- *истинное живорождение* (благодаря формированию плаценты);
- *вскармливание детенышей молоком* (наличие молочных желез);

- *волосяной покров.*

Внешний вид млекопитающих очень разнообразный. Если разные отряды и семейства рептилий или птиц очень похожи друг на друга, то подобное о млекопитающих можно сказать с трудом. Благодаря разнообразию условий на Земле, а также сильной конкуренции за территорию и пищу, мы можем наблюдать это разнообразие, хотя общепринятый предок млекопитающих ничем особо не выделялся. Многообразие млекопитающих, а также влияние окружающей среды на эволюцию данного класса, можно увидеть на рисунке 7.

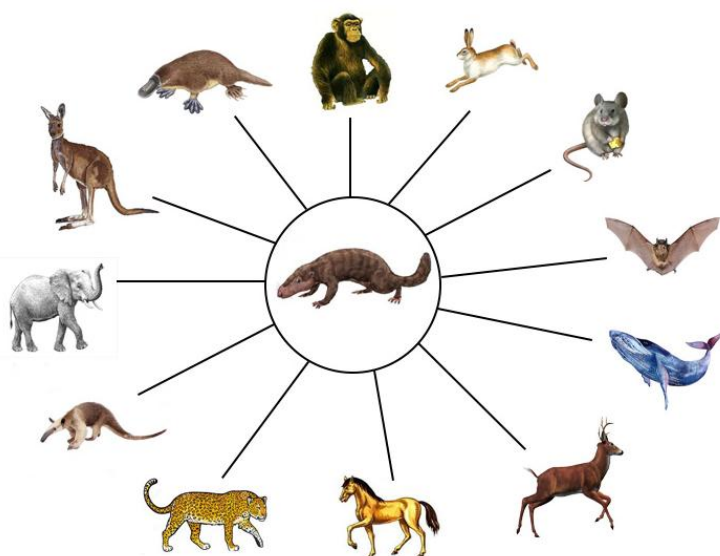


Рисунок 7 – Многообразие современных млекопитающих (в центре изображен предполагаемый предок - *цинодонты*)

Подробное изучение эволюции млекопитающих подтвердило, что их предками являются ящери- и звероподобные животные – цинодонты [Циммер, 2001]. В изучении предков и процесса становления современных млекопитающих помогает весьма необычный отряд животных – Однопроходные *Monotremata* (рисунок 8). Почему же он необычный? Да потому что его единственных два представителя – Утконос *Ornithorhynchus anatinus* и Австралийская ехидна *Tachyglossus aculeatus* (являющиеся реликтовыми животными, наравне с *гамтерией* и *латимерией*) соединили в своей



Рисунок 8 – Австралийская ехидна (вверху) и утконос (внизу)

морфофункциональной организации черты как рептилий, так и млекопитающих. От пресмыкающихся они сохранили такие черты, как:

- откладывание *яиц* (яйцeroждение);
- все протоки (мочеполовые) и прямая кишка открываются одним отверстием – *клоакой* и пр.

Черты млекопитающих:

- наличие *молочных желез*, секретом которых они вскармливают детенышей;
- *волосной покров* и пр.

И, конечно же, в классе Млекопитающих необходимо отметить вид Человек разумный *Homo sapiens*, к которому мы с вами относимся. Думаем, не стоит расписывать особенности этого вида, так как их вы подробно будете изучать в курсе биологии 8 класса, а также на уроках истории и обществознания, так как человек – это животное высокосоциальное, и таких взаимоотношений между особей нет больше в природе.



Соболь *Martes zibellina* (Linnaeus, 1758) – хищник, обитатель сибирской тайги.

Небольшой зверек с длиной тела до 55 см (хвост – 20 см). Тело вытянутое, гибкое и тонкое. Морда заостренная, уши крупные, шея длинная и тонкая. Лапы короткие, поэтому спина образует характерную дугу. Окрас меха

изменчив (от сезона года): варьирует от светло-бурого до черного. Обитает в глухих труднопроходимых хвойных лесах. Убежище: в расщелинах скал, дуплах поваленных деревьев, под корнями. Обладает ценным мехом. Занесен в Красную книгу России. Питается мелкими грызунами, и дикими курообразными – тетерева, куропатки и пр., а также потребляет растительную пищу (ягоды и плоды).

2.2. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции опорно-двигательной системы хордовых животных

2.2.1. Первичноводные позвоночные *Anatnia*

Движение – это жизнь. Вся живая природа находится в постоянном движении: двигаются стада и стаи разнообразных животных или отдельные организмы,

перемещаются бактерии и простейшие в капле воды, растения поворачивают свои листья к Солнцу, все живое растет. Поэтому **движение** является одним из немногих **свойств живого**.

Что же такое движение? Согласно Большой Советской Энциклопедии [БСЭ, 2002], **движение** - одно из проявлений жизнедеятельности, обеспечивающее организму возможность активного взаимодействия со средой, в частности перемещение с места на место, захват пищи и др.

Движение осуществляется специальными органами, строение которых напрямую зависит от среды обитания животных (*водной, наземно-воздушной, почвенной*). Все эти органы у позвоночных животных объединяются в одну целостную **опорно-двигательную систему**.

Опорно-двигательная система – одна из важнейших систем организма, состоящая из внутреннего скелета, мускулатуры, кожи и разнообразными соединительными элементами.

Функционально у позвоночных животных **скелет** подразделяется на четыре отдела (рисунок 9): *осевой скелет (череп и позвоночник), пояс конечностей* и сами *конечности* (впервые формируются у рыб).

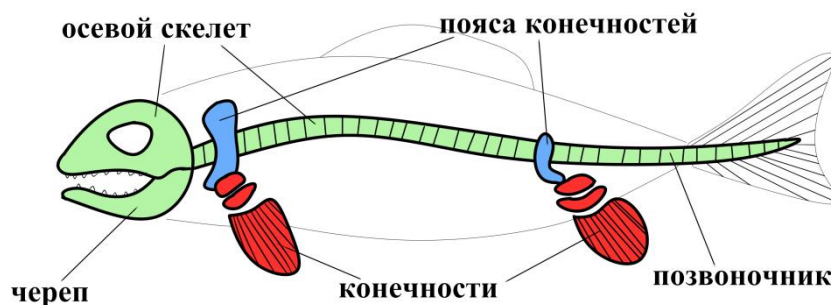


Рисунок 9 – Строение внутреннего скелета позвоночных животных (на примере первичноводных)

Исходно роль осевого опорного скелета позвоночных животных играет **хорда** (рисунок 10). Она заключена в оболочку из соединительной ткани, в которой уже у круглоротых формируются элементы **позвонков**, а также зачатки верхних **невральных дуг** (палочковидные хрящи) [Наумов и др., Ч.1., 1979]. Упругость хорды допускает боковые изгибы тела, что и лежит в основе движения в плотной водной среде.

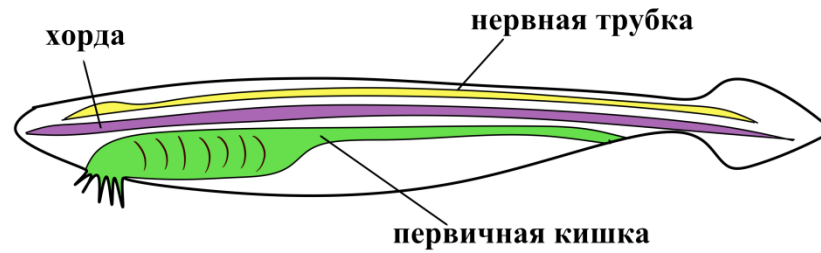


Рисунок 10 – Хорда в организации головохордовых животных (ланцетник)

Скелет не отличается особой прочностью, так как содержит много **хрящевых** элементов. У бесчелюстных и хрящевых рыб он построен разными типами хряща. У остальных позвоночных внутренний скелет в основном костный с некоторым участием хряща (обычно в местах сочленения костей).

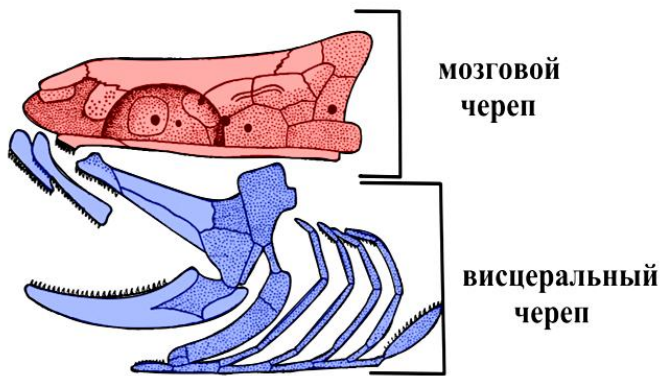


Рисунок 11 – Отделы черепа позвоночных животных
(на примере костных рыб)

Череп (рисунок 11)

подразделяется на **мозговой** (который окружает головной мозг) и **висцеральный** (формирующий челюсти) [Шмальгаузен, 1947].

Позвоночник состоит из большого числа позвонков, но слабо дифференцирован на отделы. У анамний можно выделить **туловищный** и **хвостовой** отделы.

Позвонки **амфицельные**

(рисунок 12) – имеют *двояковогнутую*

(спереди и сзади) форму, а в центре их тела есть канал, по которому проходит **хорда**, но опорную функцию она уже не выполняет. Имеют две пары отростков. [Наумов и др., Ч.1., 1979]

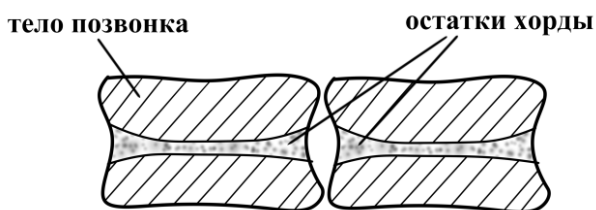


Рисунок 12 – Амфицельные позвонки первичноводных

Зачатки **парных** и **непарных конечностей** в виде примитивных стабилизаторов наметились еще и у бесчерепных. У водных позвоночных (рисунок 9) на их основе развились парные (грудные и брюшные) и непарные (хвостовой, спинной, анальный) **плавники** с их

собственным внутренним скелетом. Поэтому формируются **пояса конечностей** (*плечевой* и *пояс брюшных плавников - тазовый*), которые снабжены отдельной мускулатурой и служат опорой для плавников.

Скелет как парных, так и непарных плавников, состоит из **хрящевого** внутреннего скелета и наружного — **кожного** [Гуртовой, 1992]. Внутренний скелет образован палочковидными хрящами или костями, которые крепятся к мышцам, а наружный скелет необходим для поддержания этих хрящей и объединения их в единый плавник.

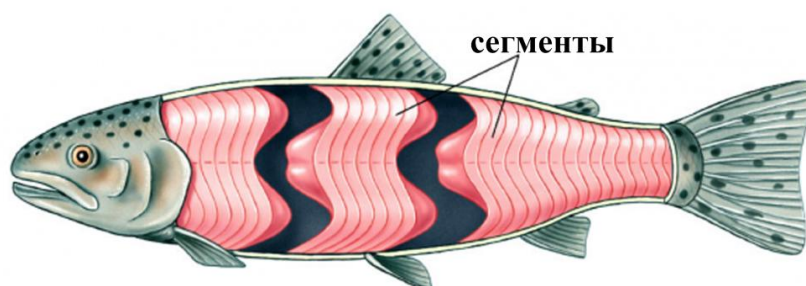


Рисунок 13 – Метамерное строение мускулатуры первичноводных

Неровная поверхность позвоночника, скелет конечностей и их поясов служат опорой и местом прикрепления **двигательной мускулатуры**. Осевая мускулатура имеет четко выраженное **метамерное** (сегментарное) строение (рисунок 13). Последовательное сокращение мускулатуры отдельных сегментов (**миомеров**) вызывает **боковые движения** тела и хвоста [Александр, 1970]. Из-за слабой дифференцировки мышц движения однообразны. Метамерность нарушается в тех местах, где получают специализацию: *глазные, жаберные и челюстные мышцы, мышцы парных плавников*.

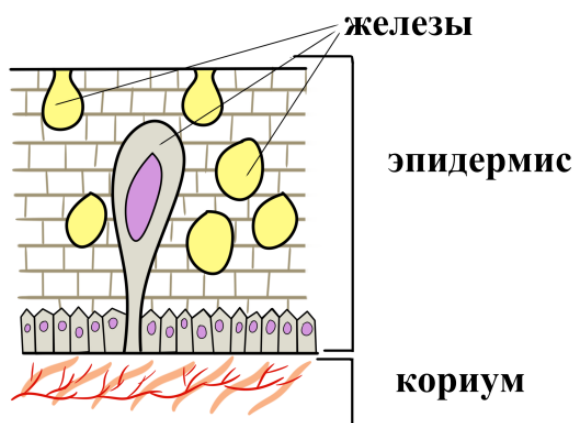


Рисунок 14 – Строение кожи первичноводных

Такое строение опорно-двигательного аппарата и **обтекаемая форма** тела обеспечивают эффективное перемещение в плотной среде. Эффективность движения дополнительно повышает особый **наружный покров**.

Кожа первичноводных, как и у всех позвоночных **двухслойная** (рисунок 14), состоящая из внешнего многорядного **эпидермиса** и внутреннего **кориума**

(собственно кожа). Эпидермис дают начало различным защитным образованиям, таким как **чешуя**, а у амниот этот список значительно пополняется. Также эпидермис и кориум содержат пигменты, которые могут формировать яркую и необычную окраску водных позвоночных. Вообще, кожа анимний *тонкая, легко проницаема для воды и газов*. Проницаемость обеспечивается выделением **слизи** большим количеством **кожных желез**. Поэтому кожа участвует в газовом, водном обмене и удалении метаболитов, так как к поверхности кожи близко подходят *кровеносные капилляры* [Вилли, 1975].

Функции опорно-двигательной системы

- *опорная* – является опорой всего тела; к костям прикрепляются мягкие ткани и органы;
- *двигательная* – совокупность костей, их соединений и мускулатуры позволяет организму перемещаться в пространстве с целью поиска пищи, атаки и защиты;
- *защитная* – образует полости для сохранения жизненно важных внутренних органов; защита от физических повреждений;
- *кожа является защитным барьером* для проникновения бактерий и прочих микроорганизмов;
- *участие кожи в водно-солевом обмене, осморегуляции*;
- *рецепторная* (благодаря рецепторам, расположенным в коже воспринимаются внешние раздражители).

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации опорно-двигательной системы позвоночных можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *упрочнение и увеличение подвижности, гибкости скелета*;
- *дифференцировка (специализация) внутреннего скелета*;
- *переход от метамерного строения к специализированной, дифференцированной мускулатуре*;
- *увеличение мышечной массы*.

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы

первичноводных

Ароморфозы и идиоадаптации. Важным ароморфозом в формировании опорно-двигательной системы всех позвоночных стало появление **жесткого внутреннего скелета**. Впервые он сформировался у *бесчерепных*, и был построен их разных **типов**

хрящей. В таком виде он сохранился до *хрящевых рыб*. Такой скелет не отличается особой *прочностью*, но его особенность – это *эластичность*, что все равно позволяло защищать внутренние органы (особенно мозг и сердце).

Замена хряща костью – весьма прогрессивное явление. Кость намного прочнее хряща (*сопротивляемость давлению в 7 раз больше*). Поэтому костные образования дают тот же результат (опора, защита, поддержка) при их меньшем объеме. Особенно большую роль это играет для наземных животных, но и для рыб значения не лишено.

Костные образования появляются впервые у *костных (костистых) рыб* (*откуда, в принципе, они и получили свое название класса*). Они представлены самым костным внутренним **скелетом**, а также костными образованиями кожи – **чешуи, покровные кости** черепа. Исходя из этого, имеется три пути формирования **костной** ткани:

- **хондральное окостенение** – происходит замещение хряща костной тканью (минерализация хряща и дальнейшее его затвердевание); *когда костное вещество из эктодермы перешло вглубь кожи, началось окостенение внутреннего скелета, и значение хряща стало уменьшаться;*
- **покровное (прямое) окостенение** – свойственно, в основном, мозговому черепу; проявляется в образовании и разрастании костных пластинок в коже рыб, с последующим их погружением вглубь соединительной ткани, где они связываются с соответствующими хрящами, тем самым формируя **покровные кости** [Держинский, 2005].

Вообще, впервые твердые кожные образования для защиты тела от механических повреждений появляются у *хрящевых рыб* – плакоидные чешуи [Шмальгаузен, 1947]. Они состоят из двух элементов (рисунок 15):

- округлая **пластинка**, лежащая в **кориуме**;
- **шип**, отходящий от пластинки, который через эпидермис выступает наружу.

Такая чешуя состоит из двух костеподобных веществ:

- **дентин** – плотное вещество, формирующее основное тело чешуи;

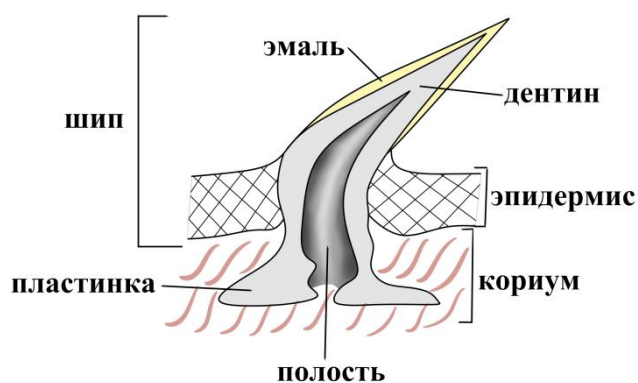


Рисунок 15 – Плакоидная чешуя хрящевых рыб

формируется из клеток кориума;

- **эмаль** – еще более плотное вещество, покрывающее шип чешуи; образовано клетками эпидермиса.

Именно эти вещества и именно этот тип чешуи стали основой для формирования не только **костной чешуи** современных *костистых рыб*, но и основой для образования **зубов** всех вышестоящих позвоночных, ведь они также состоят из дентина.

В свою очередь, костная чешуя *костистых рыб* представляет собой **костные пластинки** (формируются из клеток кориума), которые черепицеобразно накладываются друг на друга. Такие чешуи постоянно растут, образуя *годовые кольца*, по которым можно определить возраст рыб. Костные чешуи современных костистых рыб бывают двух видов (рисунок 16) [Лукин, 1989]:

- **ктеноидные чешуи** с шипиками по заднему краю (например, у *окуня*);
- **циклоидные** без зубчиков, с ровными краями (у *лососевых, карповых*).

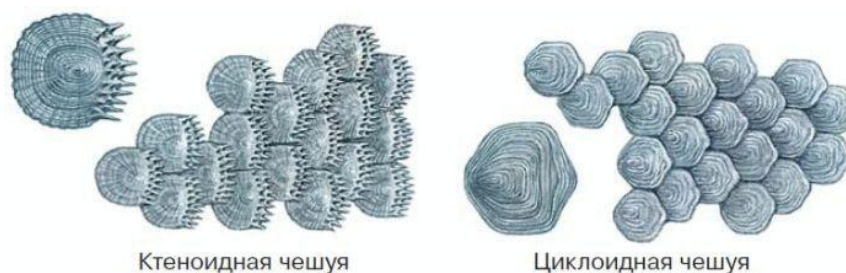


Рисунок 16 – Чешуя костных рыб: ктеноидная и циклоидная

Вторым ароморфозом стало появление **конечностей**, что многократно повысило *скорость передвижения* в воде и *маневренность* животных. В отличие от *круглоротых* и *головохордовых*, у *рыб* появляются **парные конечности** – грудные и брюшные **плавники**. Это новообразование повлекло за собой формирование **поясов конечностей** (плечевой и тазовый) для прикрепления плавников к осевому скелету, что и стало в дальнейшем одним из факторов *выхода животных на сушу*. Наибольшее развитие среди рыб конечности и их пояса получили у *кистеперых рыб*, которые, по мнению ученых, стали предками современных земноводных и всех амниот [Шмальгаузен, 1964].

Организация парных плавников и поясов конечностей *хрящевых* и *костных рыб* различаются. Но можно выделить общую структуру конечностей. В строении плавников можно выделить следующие элементы (рисунок 17):

- **структуры** поясов конечностей (лопатка, коракоид);
- **базалии**, связывающие плавники с поясами конечностей;

- **радиалии**;
- прикрепляющиеся к радиалиям **плавниковые лучи** – производные кожи (**эластотрихии** – хрящевые, **лепидотрихии** – костные лучи).

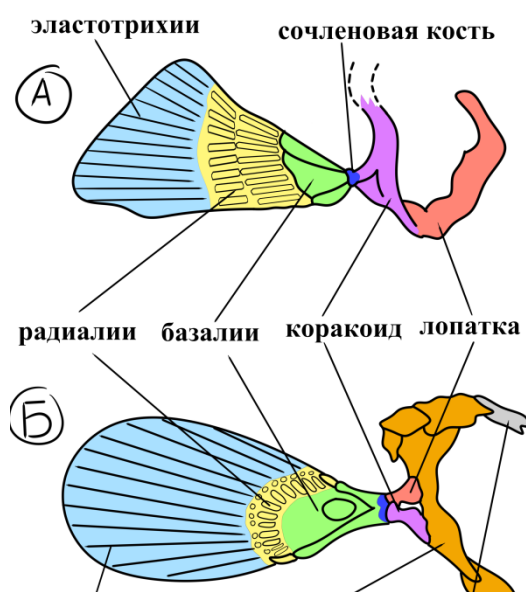


Рисунок 17 – Сравнение строения передних конечностей и их поясов у рыб:

А – хрящевые; Б - костные

У многих видов костных рыб **лепидотрихии** непарных плавников претерпевают некоторые изменения: они становятся более длинными, прочными и заостренными. Поэтому помимо улучшения маневренности, они начинают выполнять **защитную** функцию, в виде шипов, игл и колючек (*окунеобразные, колюшки* и пр.)

Стоит отметить особенности организации **поясов конечностей**. У хрящевых рыб они представлены хрящевой пластинкой, которая никак не связан с позвоночником (осевым скелетом), и поддерживается только мускулатурой. В **плечевом поясе** (рисунок 17)

выделяется два отдела: **лопаточный** и **коракоидный**. Эти элементы у *костных рыб* окостеневают и формируют **первичный пояс конечностей**, состоящий из лопатки и коракоида, которые перестают выполнять роль пояса. Эту функцию берут на себя **вторичные кости** (**клеитрум** и добавочные кости), сформировавшиеся путем покровного окостенения. Правый и левый клеитрум соединены друг с другом (снизу), а также присоединяются к черепу **заднетеменной костью** (затылочный отдел). Эти модификации обеспечили костным рыбам намного прочную фиксацию пояса передних плавников, что позволило совершать им сложные и разнообразные движения плавниками [Наумов и др., Ч.1., 1979].

Череп – важная структура в организации хордовых, по наличию которого это тип можно поделить на три подтипа – *головохордовые* (бесчерепные), *круглоротые* (бесчелюстные) и *собственно позвоночные* (челюстноротые). Череп принято рассматривать как единое образование, в котором выделяют **осевой** (мозговая коробка) и **висцеральный** отделы.

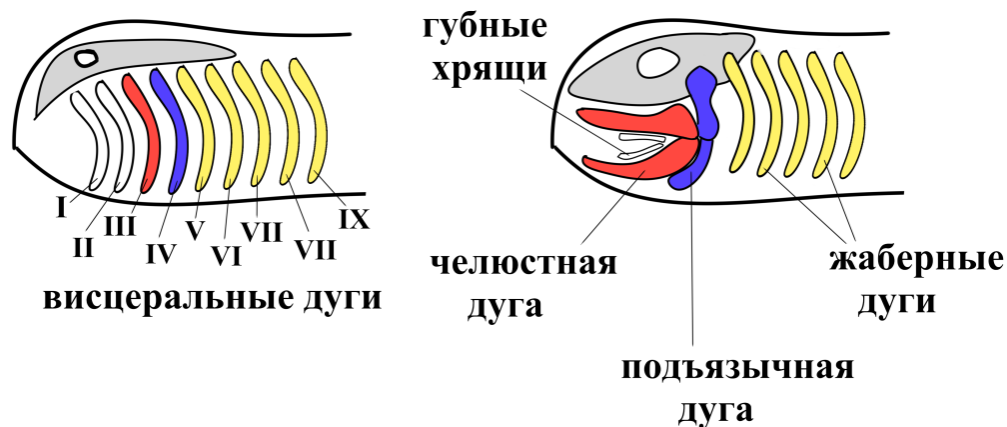


Рисунок 18 – Формирование черепа позвоночных: преобразование висцеральных дуг

Висцеральный череп (рисунок 18) закладывается в стенках переднего отдела кишечной трубки в виде нескольких **висцеральных дуг**. Его функции у анималий заключаются в поддержании и формировании **жаберного** и **ротового** аппарата. В его структуре (рисунок 19) можно выделить три отдела (на примере *хрящевых рыб*):

- **челюстная дуга** (формируется из **3 пары** висцеральных дуг) – состоит из небно-квадратного (верхняя челюсть) и меккелева хрящей (нижняя челюсть), которые при соединении образуют челюстной сустав; оснащены зубами;
- **губные хрящи** (формируются из 1 и 2 пары висцеральных дуг) – развиты у акул, поддерживают рот в открытом состоянии при плавании;
- **подъязычная дуга** (формируются из 4 пары висцеральных дуг) – состоит из **подвеска**, или гиомандибуляре (верхний хрящ) и **гиоида** (правый и левый гиоид соединяются между с собой с помощью **копулы**);
- **жаберные дуги** – формируются из оставшихся **пяти пар** висцеральных дуг, которые разделяются жаберными щелями. В отличие от хрящевых рыб, жабры костных рыб покрыты **жаберными крышками** (костные пластинки) [Ромер и др., Т.1., 1992].

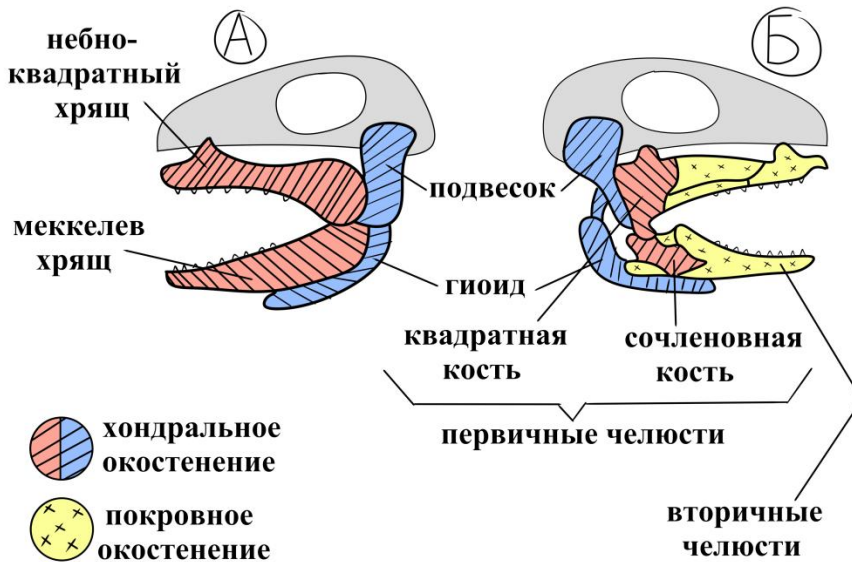


Рисунок 19 –
Строение черепа
первичноводных:
А – хрящевые рыбы, Б
– костные рыбы;
красным цветом
показана челюстная
дуга, а синим -
подъязычная

У анамний осевой и висцеральный отделы черепа выражены отчетливо и имеют несколько точек сочленения (что зависит от типа сочленения дна мозговой коробки и верхней челюсти).

У современных позвоночных выделяется два **типа сочленения** (рисунок 20):

- **гиостилия** – верхняя челюсть соединена с мозговым черепом с помощью **подвеска** (гиомандибуляре);
- **аутостилия (автостилия)** – верхняя челюсть срастается с мозговым черепом, а подвесок значительно уменьшается, так как утрачивает свою функцию (характерно для двоякодышащих рыб, амфибиям и всем амниотам) [Наумов, 1982].

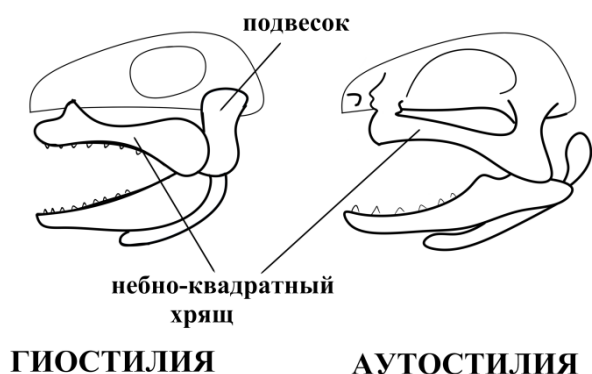


Рисунок 20 – Типы сочленения
мозгового и висцерального отделов
черепа позвоночных

Челюстной аппарат *костных рыб* в эволюционном плане устроен сложнее, чем у *хрящевых рыб*. Во-первых, губные хрящи полностью редуцированы. Висцеральные дуги претерпевают как **хондральное**, так и **покровное** окостенения: **челюстная** и **подъязычная** дуга, которые у хрящевых рыб состояли из хряща, у костных рыб твердеют и значительно уменьшаются, формируя **первичные челюсти**. За счет **покровных**

костей они укрепляются и образуются уже **вторичные челюсти**: небная кость (верхняя) и зубная (нижняя), которые снабжены зубами [Наумов и др., Ч.1., 1979].

Обычно, у *костных рыб* хрящ в черепе полностью замещается костью, исключением являются *осетровые*, у которых сохраняется еще много хряща, а вторичные челюсти получают меньшее развитие.

Так как 3 и 4 пары висцеральных дуг (челюстная и подъязычная) формируют **подвижные челюсти**, то этот отдел черепа активно участвует в захвате и удержании добычи. Хотя в этом процессе участвуют как первичные, так и вторичные челюсти.

Главная составляющая осевого скелета – **позвоночник**, который сформировался не только для поддержания всего тела, но и защиты части нервной трубки – **спинного мозга**. Позвоночник – это не цельная структура; он сегментирован большим количеством **позвонков**. Благодаря подвижному сочленению позвонков, рыбы могут совершать *волнообразные* движения всем телом для перемещения, но только в *горизонтальной плоскости* [Александр, 1970].

Позвонки состоят из трех частей (рисунок 21):

- **тело**;
- **верхние дуги**, которые заканчиваются длинными остистыми отростками;
- **нижние дуги**.

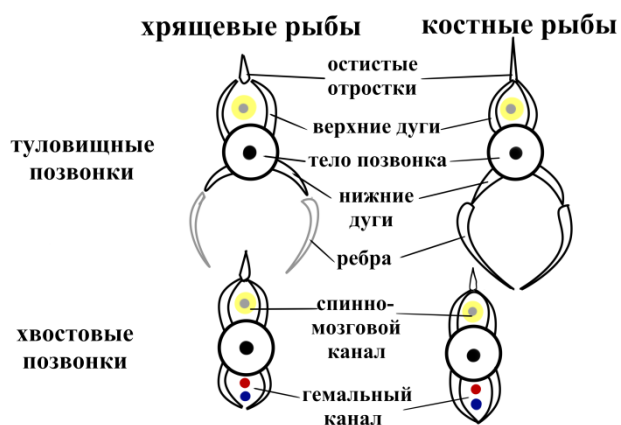


Рисунок 21 – Особенности строения туловищных и хвостовых позвонков первичноводных позвоночных

Верхние дуги образуют **спинномозговой канал**, в котором располагается **спинной мозг**. Нижние дуги у разных позвонков выполняют разные функции:

- нижние дуги **туловищных** позвонков отходят в стороны в виде двух отростков, к которым прикрепляются **ребра**;

- нижние дуги **хвостовых** позвонков, соединяясь, формируют **гемальный канал** (от греческого слова *гем* – «кровь»), по которому проходят хвостовые вены и артерии, что защищает их от сдавливания мышцами при изгибании тела.

У костных рыб помимо плавников, развитой мускулатуры и пр. при передвижении в воде помогает вспомогательная структура. **Плавательный пузырь** – особый заполненный воздухом орган, развивающийся как вырост пищевода. Он помогает рыбе оставаться на определённой глубине. *Когда плавательный пузырь и воздух в нем сжимается, рыба опускается глубже. Наоборот, при всплытии ближе к поверхности газ в плавательном пузыре расширяется, что делает рыбу относительно легче, что ещё больше выталкивает рыбу к поверхности* [Шмидт-Ниельсон, К.2., 1982].

Совсем иное строение имеет скелет конечностей у *кистеперых рыб*. Общее количество их костных элементов уменьшено, за счет их **слияния**, но они имеют более крупные размеры. Обратитесь к рисунку 22. Основание конечностей состоит только из одного крупного костного элемента, который соответствует *плечевой* или *бедренной* кости (на рисунке 22 под номером 1) амниот. Далее следуют две более мелкие косточки, которые гомологичны *локтевой* (2) и *лучевой* (3) или **большой** и **малой берцовым** костям наземных позвоночных. На них опираются 7—12 костных лучей (как у других рыб). В соединении с поясами конечностей у такого плавника участвуют только **гомологи плечевой или бедренной** костей, поэтому плавники кистеперых рыб очень подвижны и более сильные [Шмальгаузен, 1964]. Они могут использоваться не только для плавания, но и как опора для перемещения по суше. Вероятно, это было связано с началом высыхания мелких водоемов в девонском периоде. Выживали те особи, у которых конечности были более подвижными и прочными.



Рисунок 22 – Кистеперые рыбы (латимерия): внешний вид, строение плечевого пояса и плавника

У *хрящевых рыб* (в частности, у акул) имеется одна особенность мускулатуры: даже при разрыве связи с центральной нервной системой сохраняется способность сокращаться (**относительная автономность**). В этом заключается необычная «живучесть» этих рыб, механизм которой еще не изучен. Даже при удалении головного мозга акулы способны поддерживать способность к плаванию.

Опорно-двигательная система в онтогенезе позвоночных животных

В онтогенезе позвоночных скелетные элементы возникают в волокнистой соединительной ткани (**мезодермы**) в виде хрящей разных типов, которые затем могут замещаться костью. Другие кости формироваться сразу, не проходя хрящевой стадии (**покровные кости**) [Афанасьев и др., 2012].

В эволюционном ряду позвоночных животных **хорда** замещается **позвоночным столбом**, состоящим из хрящевых или костных позвонков. Они образуются из соединительной ткани хорды. Мышцы также как и костные образования являются производными **мезодермы**, т.е. происхождение у них одно.

2.2.2. *Земноводные Amphibia*

Воздух – это вам не вода. Пересыхание водоемов, конкуренция с другими первичноводными за пищу миллионы лет назад вынуждало *рыб* все чаще выходить на сушу (*либо для переселения в другой водоем, либо для поиска еды*), пока их тело не изменилось настолько, что они смогли относительно спокойно перемещаться по твердому субстрату наземно-воздушной среды, тем самым расширив свой ареал. Этому способствовали перестройки многих органов и их систем: *кровеносной, дыхательной* и, конечно же, *опорно-двигательной*.

Наземно-воздушная среда предъявила совершенно новые и непривычные для жителей водоемов природные условия: *резкие перепады температур, сильная испаряемость, очень низкая плотность среды, огромная сила земного притяжения (сила тяжести)* и т.д. **Сила тяжести** лишает любое водное животное возможности передвигаться, а сильная **испаряемость** приведет к высыханию клеток эпидермиса, что остановит их жизнедеятельность (в этих клетках без воды все процессы обмена веществ прекратятся) [Шмидт-Ниельсон, К.2., 1982].

Чтобы приспособиться и противостоять всем «вызовам» новой среды первым *амфибиям* было необходимо укрепить и усовершенствовать свою **опорно-**

двигательную систему. Поэтому для характеристики прогрессивной эволюции этой системы необходимо рассмотреть *класс Земноводных*, как переходное звено между водной и наземно-воздушной средами обитания.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации опорно-двигательной системы амфибий можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *увеличение подвижности и силы конечностей;*
- *изменение формы тела (плоскости обтекания);*
- *изменение покровов тела (во избежание высыхания);*
- *улучшение сочленения поясов конечностей и позвоночника;*
- *формирование специализированной мускулатуры и дифференцировка мышц;*
- *увеличение мышечной массы.*

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы первичноводных

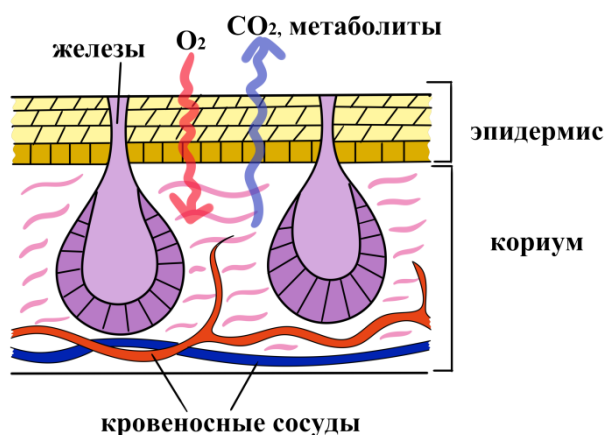


Рисунок 23 – Строение кожи земноводных

Что же нового можно выделить в морфофункциональной организации опорно-двигательной системы земноводных? Во-первых, стоит отметить **кожные покровы** (рисунок 23). Они **гладкие** (лишены любых костных образований), обильно насыщенные **сетью капилляров** (необходимо для осуществления обменных процессов: водно-солевой обмен, газообмен и пр.). Также кожа богата **железами**: выделяемая ими **слизь** покрывает все тело, увлажняя кожу и предохраняя ее от высыхания, что

обеспечивает участие кожи в газообмене. Около 65 % всего кислорода поступает через увлажненную кожу. У тех представителей, которые обитают в *засушливых зонах* (например, *жабы*), эта слизь способна при высыхании образовывать плотную пленку, уменьшающую потери воды из организма. У некоторых видов *лягушек* (например, *древесных лягушек*) и *саламандр* кожные железы могут превратиться в **ядовитые**, тем самым повышают защиту животных [Наумов и др., Ч.1., 1979].

В связи с перестройкой скелета значительно меняются **способы передвижения** амфибий, но из-за относительной простоты организации внутреннего скелета характер движения земноводных довольно однообразен для каждой группы и может быть сведен к трем основным типам:

- *хвостатые земноводные* сохранили тип движения, осуществляющийся при помощи сильных **боковых изгибов** всего тела – туловища и хвоста (как рыбы);
- *бесхвостые земноводные* по суше передвигаются **прыжками** (резкий толчок обеих задних конечностей);
- некоторые представители *бесхвостых* (например, *жабы*) способны делать **шагающие** движения.

Давайте посмотрим, почему же так все «скромно» с движениями?

В **скелете** земноводных меньше костей, чем у рыб, так как многие кости срастаются, другие же остаются хрящами. Таким образом, их скелет легче, что важно для обитания в воздушной среде.

Внутренний скелет состоит из тех же структурных элементов, что и у рыб, и включает:

- хорошо сформированный **осевой скелет** (череп и позвоночник);
- два **пояса конечностей** (которые уже прикреплены к позвоночнику);
- две пары **конечностей**, но уже сложных, рычажного типа.

В организации позвоночника можно выделить не два (как у рыб), а **четыре отдела** (рисунок 24):

- **шейный** (состоит из *одного* позвонка) – необходим для придания некоторой подвижности голове, однако подвижность небольшая, лягушки могут

только немного наклонять голову; хотя шейный позвонок есть, во внешнем

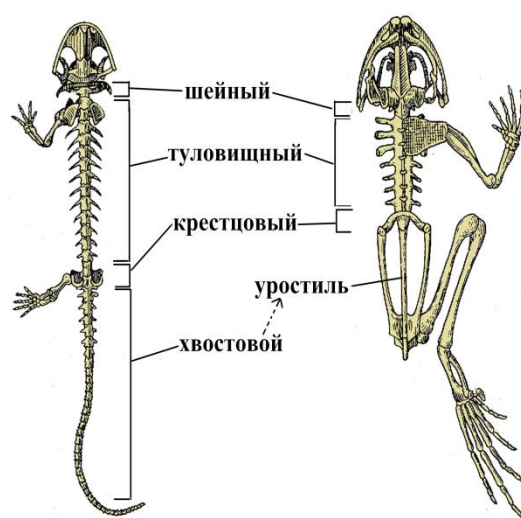


Рисунок 24 – Отделы позвоночника: сравнение хвостатых (слева) и бесхвостых (справа) амфибий

виде шея, как часть тела, не выделяется;

- **туловищный** – имеет разную длину у хвостатых и бесхвостых амфибий;
- **крестцовый** (состоит из *одного* позвонка) – служит место присоединения тазового пояса конечностей;
- **хвостовой** – у *хвостатых* сохраняется полноценный хвост, помогающий им при передвижении в воде; у *бесхвостых* в каком-то роде редуцируется, так как все позвонки этого отдела сливаются в одну кость - **уростиль**.

Хвост у бесхвостых земноводных функционирует только на **личиночной** стадии (рисунок 25), у **головастиков**, что облегчает им перемещение в толще воды. Хвост у них занимает больше половины длины тела.



Рисунок 25 – Головастик бесхвостых земноводных с хвостом

Позвонки земноводных (рисунок 26), в зависимости от группы и среды их обитания, различаются, и все это «многообразие» можно разделить на три типа [Ромер и др., 1992]:

- **амфицельные** – имеют двояковогнутую форму, свойственную позвонкам рыб; сохраняются у части хвостатых и безногих;
- **опистоцельные** – тела позвонков спереди выпуклые, сзади вогнутые (в основном, у саламандр); преимущественно волнообразные боковые движения;
- **процельные** – спереди вогнутые, сзади выпуклые (у большинства бесхвостых); увеличена подвижность межпозвонковых соединений.

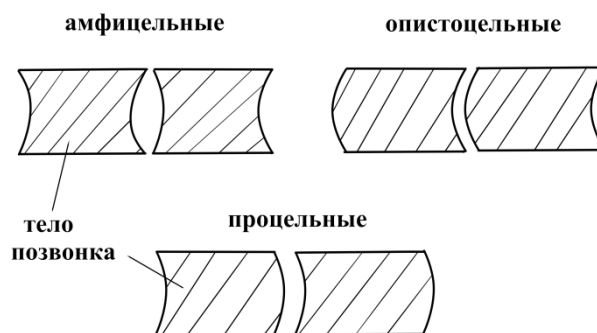


Рисунок 26 – Разные типы позвонков современных амфибий

Над телами позвонков хорошее развитие получают **верхние дуги**, которые, сливаясь, образуют **канал**, по которому проходит **спинной мозг**. У основания верхних дуг образуются **сочленовные отростки**, с помощью которых соседние позвонки сочленяются друг с другом. Развитие этих отростков, а также переход от амфицельных

позвоноков к описто- и процельным значительно *повышает прочность скелета* (за счет прочного сочленения позвонков), при этом *не уменьшая общей гибкости позвоночника*.

Позвонки туловищного отдела имеют хорошо развитые **боковые отростки**, к которым прикрепляются слаборазвитые, **короткие ребра**. Это означает, что грудной клетки не образуется, так как ребра не доходят до **грудины**, которая формируется **поясом передних конечностей** (см. ниже).

Голова приплюснута сверху и снизу, имеет большую пасть, что облегчает поимку мелкой и подвижной добычи, а также участвует в дыхательном цикле (см. раздел «Дыхательная система амфибий»). В **черепе** выделяется два отдела: **мозговой** и **висцеральный**, которые состоят из большого количества **хрящей**, которые не окостеневают в течение всей жизни. У молодых особей также закладываются **небно-квадратный** и **меккелев** хрящи, которые потом формируют **первичные челюсти**. Они сохраняются в виде хряща в течение всей жизни (у *хвостатых* небоно-квадратный хрящ *редуцируется*), лишь концевые (задние) их участки *окостеневают* для формирования **челюстного сустава**. Процессы *покровного окостенения* приводят к формированию **вторичных челюстей**: *предчелюстная* и *верхнечелюстная кости* (формируют *верхние челюсти*; снабжены мелкими **зубами**); *подбородочно-челюстные* и *зубные кости* (*нижние челюсти*) [Дзержинский, 2005].

С выходом на сушу висцеральный череп требовал дополнительной *поддержки*. Поэтому произошла *смена типов прикрепления* верхних челюстей: с гиостилического на **аутостилический** (рисунок 20). В черепе амфибий (бесхвостых) небоно-квадратный хрящ своими передним и задним концами **прирастает** ко дну мозгового черепа. Подвижной остается только нижняя челюсть. Такие изменения, а также редукция жаберных крышек привели к утрате подъязычной дуги ее функции (*прикрепление челюстей к мозговому черепу с помощью **подвеска***). Но это потеря произошла не зря: на месте *щели между челюстной и подъязычной дугами* сформировалась **полость среднего уха**, а подвесок преобразовался в первую слуховую косточку – **стремечко** [Гуртовой, 1992].

Обе **пары конечностей** построены по одной схеме, общей для всех наземных позвоночных (таблица 2). Они в корне отличаются от плавников рыб. Конечности земноводных сложные, обычно пятипалые, построены по типу **рычажной системы** (рисунок 27), обладающие собственной мышечной массой. Кости соединены между собой «шарнирами» - **суставами**. Формирование пятипалой конечности рычажного типа стало важным звеном для освоения и расселения по суше.

Эффективность работы таких конечностей определяется законами физики. *Удобно ли вам будет ходить, бегать или прыгать с прямыми ногами? Сможете ли залезть по лестнице, не сгибая при этом рук?* Можно предположить, что вы сами понимаете совершенство таких конечностей, хотя на уровне амфибий о совершенстве говорить еще рано. Но особенности таких конечностей легли в основу конечностей высших позвоночных. Подобное строение конечностей позволило наземным позвоночным удерживать тело над землей, сопротивляясь силе притяжения, тем самым разнообразить типы движения: земноводные не только хорошо плавают, но и прыгают, ходят, ползают.

В плане организации конечностей выделяются два отряда амфибий: *бесхвостые* и *безногие*. Название последнего отряда говорит само за себя: его представители лишены всех конечностей и, соответственно, пояса тоже редуцированы. Внешне эти животные могут напоминать либо дождевых червей, или небольших змей. Утрату конечностей можно объяснить специфичной *средой обитания*: лесная подстилка, корни деревьев, норы и пр. В таких труднопроходимых местах проще передвигаться, если ничего не мешает [Наумов, 1982].

Бесхвостые отличаются непропорциональными размерами передних и задних конечностей. *Длина и прочность костей, размеры и масса мышц задних конечностей* в разы превышает передние. Это объясняется активным использованием бесхвостыми

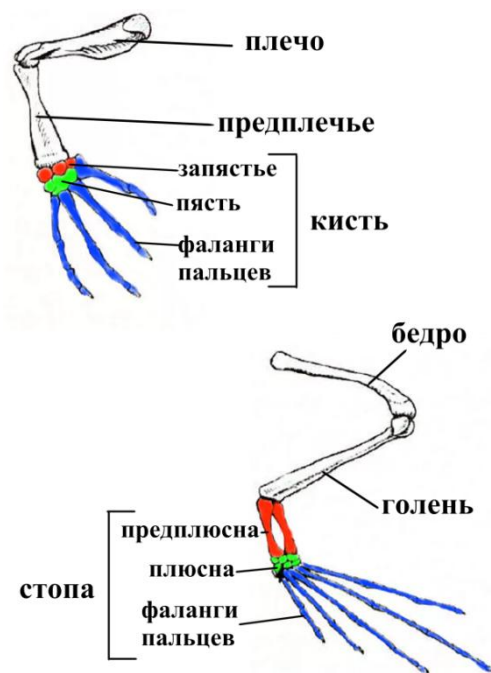


Рисунок 27 – Строение передних (вверху) и задних (внизу) конечностей бесхвостых земноводных

этой пары для осуществления длинных прыжков и при плавании. Соотношение этих конечностей можно увидеть на рисунке 28. Пальцы задних лап сильно удлинены, что формирует дополнительный рычаг при отталкивании от земли, а также фаланги соединены перепонкой, что формирует своеобразные «ласты».



Рисунок 28 – Лягушка в прыжке: соотношение размеров передних и задних конечностей

Таблица 2

Общая схема строения передних и задних конечностей наземных животных

	Передняя конечность	Задняя конечность
1	<i>Плечо</i> (плечевая кость)	<i>Бедро</i> (бедренная кость)
2	<i>Предплечье</i> (лучевая и локтевая кости)	<i>Голень</i> (большая и малая берцовые кости)
3	<i>Кисть</i>	<i>Стопа</i>
3.1	<i>Запястье</i> (три ряда из 9-10 косточек)	<i>Предплюсна</i> (три ряда из 9-10 косточек)
3.2	<i>Пясть</i> (один ряд из 5 удлинённых косточек)	<i>Плюсна</i> (один ряд из 5 удлинённых косточек)
3.3	<i>Фаланги пальцев</i> (несколько рядов, обычно, по 5 косточек)	<i>Фаланги пальцев</i> (несколько рядов, обычно, по 5 косточек)

Пояса конечностей служат опорой для скелета самих конечностей. **Пояс передней конечности** земноводного состоит из **лопатки, ключицы, коракоида**, общего для поясов обеих передних конечностей **грудины** (к ней прикреплены ключица и коракоид), тем самым формируя *полукольцо* (рисунок 29), которое *не соединено с позвоночником*, а лежит в толще туловищной мускулатуры. Мышцы спины прикрепляются к надлопаточному хрящу, который причленяется к лопатке [Вахрушев, 2013].

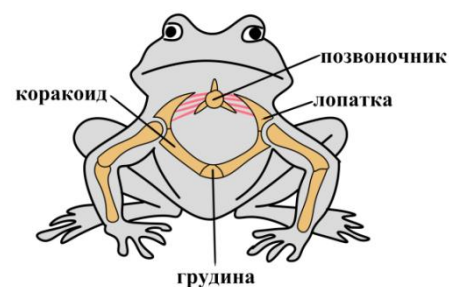
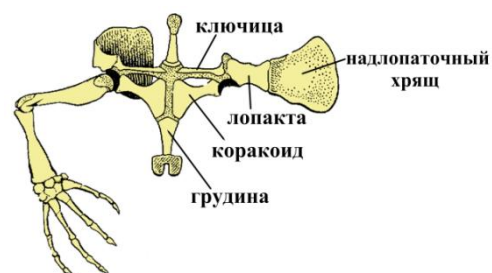


Рисунок 29 – Особенности организации плечевого пояса земноводных

Пояса задних конечностей (рисунок 30) состоят из **седалищных** и **подвздошных** (у *бесхвостых* они очень длинные) костей, при соединении которых с помощью **хряща** образуется **вертлужная впадина** – место для прикрепления сустава бедренной кости. Для прикрепления тазового пояса в структуре позвоночника есть **крестцовый позвонок**, к *боковым отросткам* которого присоединяются *подвздошные кости*.

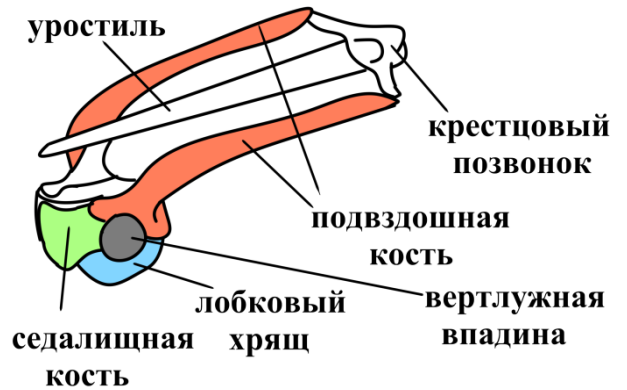


Рисунок 30 – Строение тазового пояса бесхвостых земноводных

Мышцы земноводных имеют более сложное строение. Появляются и развиваются специализированные мышцы для конечностей и головы. Мышечные пласты не *метамерные* (сохраняется лишь небольшая часть в *туловищном отделе*), а распадаются на отдельные пучкообразные, лентовидные мышцы [Шмальгаузен, 1964]. Особенно получают развитие мускулы конечностей (у *бесхвостых* сильно развиты *мышцы задних конечностей*), которые представлены так называемыми **антагонистами** (рисунок 31): выделяются мышцы **сгибающие** и **разгибающие** тот или иной сустав, тем самым приводя конечности в движение относительно тела.

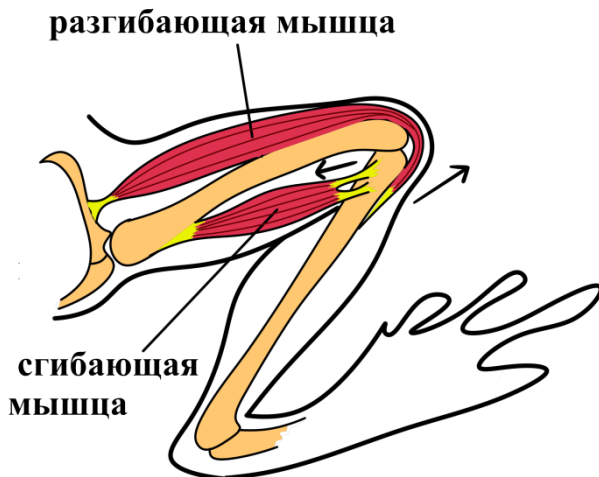


Рисунок 31 – Особенности прикрепления мышц-антагонистов

Также усложняются **мускулатура головы**, особенно, ротовой полости: **жевательная** мускулатура, **мышцы языка** (у *бесхвостых* язык способен «выстреливать» из ротовой полости для захвата добычи) и **дна ротовой полости**. С помощью последних у земноводных происходит вентиляция легких и ротовой полости, что связано с формированием легочного типа дыхания у большинства представителей класса (см. раздел «Дыхательная система Амфибий»).

2.2.3. Наземные позвоночные Amniota

Если посмотреть на все многообразие наземных позвоночных, у многих может возникнуть вопрос: *как вообще этих животных объединили в одну группу – Amniota?* Изучение морфофункциональной организации и эволюции наземных позвоночных наглядно демонстрирует правильность этого деления, ведь какими бы разными внешне не были эти животные, общий план их внутреннего строения будет един для всех, тем самым формируя общие закономерности организации. Стоит помнить такую фразу: *«одна среда – одно строение»*. Независимо от систематического положения животных, они ради выживания обязаны приспособиться к окружающей их среде (в данном случае, к наземно-воздушной).

Что же общего можно выделить в морфофункциональной организации опорно-двигательной системы амниот?

Опорно-двигательная система наземных позвоночных сохранила все лучшие черты этой системы земноводных, но в ходе приспособления и освоения среды они значительно усовершенствовались.

Как и у других позвоночных, внутренний скелет амниот включает знакомые нам отделы: хорошо сформированный и дифференцированный **осевой скелет** (череп и позвоночник), две пары **конечностей** с соответствующими им **поясами конечностей**.

Позвоночник состоит из 5 отделов:

- шейного;
- грудного;
- поясничного;
- крестцового;
- хвостового.

Наличие подвижных соединений **шейных** позвонков увеличивают подвижность головы относительно тела. К **грудным** и **поясничным** позвонкам прикреплены ребра, которые у наземных позвоночных соединяются с **грудиной**, образуя впервые **грудную клетку** (рисунок 32), которая защищает внутренние органы и участвует в процессе дыхания.

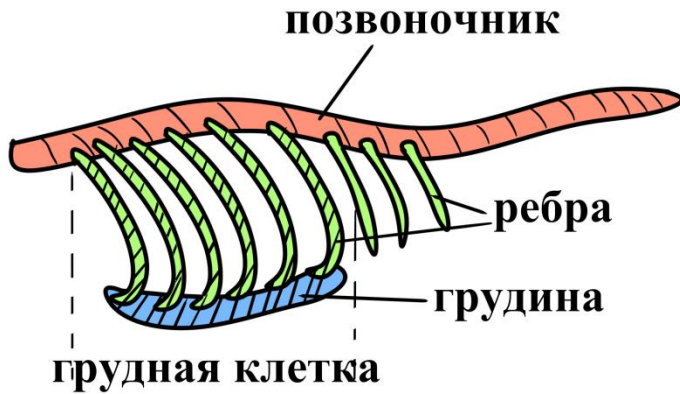


Рисунок 32 – Общая схема строения грудной клетки наземных позвоночных

Скелеты парных **конечностей** всех четвероногих животных имеют сходное строение:

- **передние конечности** состоят из плеча, предплечья и кисти;
- **задние конечности** состоят из бедра, голени и стопы.

Плечевая кость передней конечности прикрепляется к грудной клетке с помощью **пояса передних конечностей**. У некоторых животных он состоит из **ключицы** и **лопаток**. При помощи **пояса задних конечностей**, состоящего из **тазовых костей**, сросшихся с **крестцовым отделом** позвоночника, задние конечности прикрепляются к позвоночнику.

Череп состоит из **мозгового** (окружает головной мозг) и **висцерального** (формирующий челюсти) отделов. Особенность черепа наземных позвоночных – почти полное замещение хряща костной тканью, что увеличило защиту мозга от повреждений. Черепу амниот (рисунок 33) свойственна **аутостилия** (полное слияние верхней челюсти с мозговым черепом).

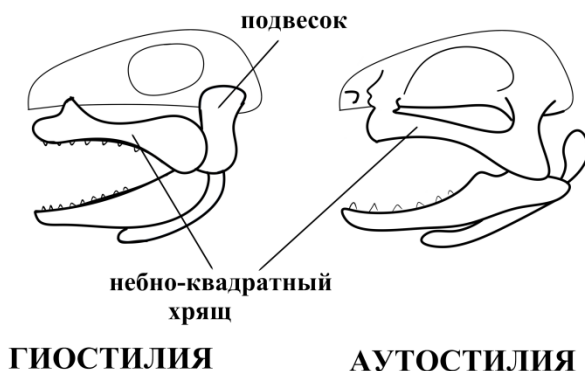


Рисунок 33 – Сравнение двух типов сочленения отделов черепа

Мускулатура достигает высокого уровня дифференциации и специализации, что связано с разнообразием движений наземных позвоночных. В связи с перестройками тела, развилась специализированная мускулатура: **шейная**, **жевательная**, **туловищная** и **межреберная**.

Кожные покровы амниот толстые, но, как и у других позвоночных, *двухслойные*, состоящие из эпидермиса и **кориума**. Для защиты от иссушения в условиях наземно-воздушной среды, благодаря постепенному **ороговеванию** и отмиранию клеток, **верхний слой эпидермиса** превращается в **роговой** (более прочный). Под ним всегда есть слой живых клеток, деление которых возобновляет эпидермис и роговой слой. Помимо рогового слоя, тела представителей классов данной группы защищены от воздействия окружающей среды, так как развиваются разнообразные **производные кожи** (эпидермиса): *волосяной покров, чешуи, перья, когти* и пр. [Лукин, 1989]

Функции опорно-двигательной системы

Перечень функций данной системы частично изменяется по сравнению с первичноводными позвоночными. Помимо **основных** (*опорная, двигательная, защитная, водно-солевой обмен*), добавляются новые функции:

- *кровообразование* (красный костный мозг является одним из источников эритроцитов);
- *терморегуляция* (благодаря наличию роговых образований, испарению воды с поверхности кожи, формирование подкожно жировой клетчатки и пр.);
- *осуществление процесса дыхания*, благодаря работе грудной клетки.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации опорно-двигательной системы амниот можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *повышение прочности костей скелета*;
- *увеличение подвижности позвоночника и гибкости тела* (увеличение количества позвонков);
- *формирование специализированной мускулатуры и дифференцировка мышц*;
- *формирование грудной клетки*;
- *повышение скорости и маневренности* при перемещении по твердой поверхности;
- *снижение проницаемости кожи* (ороговение), образование многочисленных производных кожи (роговые чешуи, перья, когти, волосяной покров);
- *увеличение мышечной массы*.

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы первичноводных

Амниота – как «*властители*» суши. В группе наземных позвоночных в ходе эволюции, которая сопровождалась их широким расселением, сложились типы движений по

Адаптация (приспособление) – устойчивое свойство организма, дающее преимущество в борьбе за существование в определенных условиях среды

твердому субстрату, в воде и даже воздухе, которые только наметились у земноводных. Адаптация к движению в разных средах жизни было важнейшим условием прогрессивного развития амниот. Основой этих приспособлений послужило развертывание потенциальных возможностей механической схемы, которая представлена внутренним скелетом и мускулатурой [Александр, 1970].

Одним из **ароморфозов** в эволюции **осевого скелета** является **преобразование черепа**. Во-первых, идет почти *полное замещение хряща костью*, а также *уменьшение количества костей* (особенно, в мозговом черепе) путем их слияния и увеличения (упрочнения). Особая перестройка коснулась висцерального черепа. В связи с утратой жаберного аппарата некоторые кости утратили свои функции и преобразовались в иные структуры. Так уже на уровне *земноводных* верхняя часть подъязычной дуги (так как он уже не участвует в сочленении челюстей с мозговым черепом) – **подвесок** – преобразовалась в слуховую косточку (**стремечко**) среднего уха, которое имеется у всех амниот. У *млекопитающих* редукция костей первичной челюсти продолжилась, и сформировались еще две слуховые косточки – **молоточек** (из **сочленовой кости**, которая сформировалась из меккелева хряща) и **наковальня** (образована уменьшенной **квадратной костью** (из небно-квадратного хряща)) [Наумов и др., Ч.2., 1979].

Высокая степень окостенения **черепа** значительно повысила его прочность. Нижняя и верхняя челюсти соединяются **суставом**, который вместе с развитой **жевательной мускулатурой** позволяет не только захватывать и удерживать пищу, но и совершать **жевательные движения** (особенно развито у *млекопитающих*).

Также сразу стоит отметить формирование сплошного, цельного **костного нёба** (рисунок) у рептилий и млекопитающих путем разрастания *верхнечелюстных* и *небных костей*. Костное нёбо необходимо для разделения всей ротовой полости на два отдела:

- носоглоточный;
- собственно ротовую полость.

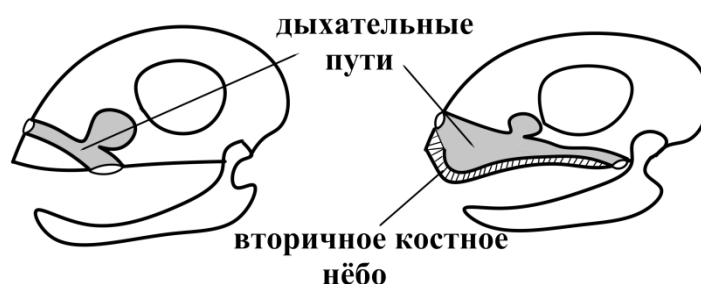


Рисунок 34 – Формирование вторичного костного неба у амниот

Костное небо отодвигает отверстия **хоан** к глотке, что позволяет *млекопитающим* дышать, когда ротовая полость занята пережевыванием пищи, а *рептилиям* – находиться и дышать под водой, если только ноздри находятся над поверхностью воды (*крокодилы*). У птиц также есть костное небо, но оно не цельное.

Во-вторых, серьезные изменения претерпел **позвоночник**. Во-первых, он подразделяется уже на **пять отделов**:

- **шейный** (который четко выделен у амниот и специализирован);
- **грудной** (впервые появляется у рептилий, ограничен **грудной клеткой**);
- **поясничные** (вместе с грудным раньше формировали туловищный отдел);
- **крестцовый** (значительно усложняется у амниот);
- **хвостовой** (его развитие зависит от выполняемой функции и типов движения).

В **шейном отделе** увеличивается количество позвонков: это, обычно, зависит от длины шеи (исключение – *млекопитающие*). У некоторых *рептилий* их количество достигает 8, у *птиц* — от 11 до 25, а вот современные *млекопитающие* абсолютно все виды имеют всего 7 шейных позвонков (будь то мышь или жираф). Все позвонки соединены **подвижно**, что обеспечивает большую подвижность головы относительно туловища – необходимое условие наземного существования (ориентирование, выслеживание добычи, наблюдение за врагами/хищниками и пр.). Подвижность самой головы (черепа) обеспечивается специализацией первых двух шейных позвонков – **атланта** (атласа) и **эпистрофея** (рисунок 35). Атлант имеет



Рисунок 35 – План строения первых шейных позвонков:

А – атланта, Б - эпистрофея

форму *кольца*, которое разделено поперек на две **половины** [Плавильщиков, 1955]:

- к **нижнему отверстию** с одной стороны причленяется череп специальной затылочной структурой – **мышцелком** (для перемещения головы в вертикальной плоскости – вверх и вниз), а с другой – присоединяется зубовидный **отросток** эпистрофея (повороты головы в сторону);
- через **верхнее отверстие** проходит **спинной мозг**.

Грудные позвонки (от 9 до 24, но чаще 12-13) несут длинные **ребра**, которые почти все с помощью хрящей соединяются с **грудиной**, тем самым формируя замкнутую **грудную клетку**. Она защищает важные внутренние органы (сердце, легкие) и избавляет легкие от лишнего давления. Среди амниот снова выделяются *змеи* – это животные, которые помимо отсутствия конечностей, *не имеют грудной клетки*, хотя ребра длинные и расположены по все протяжению позвоночника. *Это объясняется тем фактом, что змеи заглатывают добычу (во много раз крупнее их самих) целиком, а с грудной клеткой это было бы невозможно осуществить.*

Грудная клетка (а именно движение ребер и межреберных мышц) – это насос, который осуществляет процесс **вентиляции** легких амниот (подробнее см. в разделе «Дыхательная система наземных позвоночных»). У *млекопитающих* в этом процессе работает еще **диафрагма** – мышца, служащая для расширения легких (разделяет грудную и брюшную полости) [Шмидт-Ниельсон, 1982].

Поясничные позвонки также несут **ребра**, но короткие, которые не доходят до грудины, но их роль – *защита других внутренних органов*: печени, почек и пр.

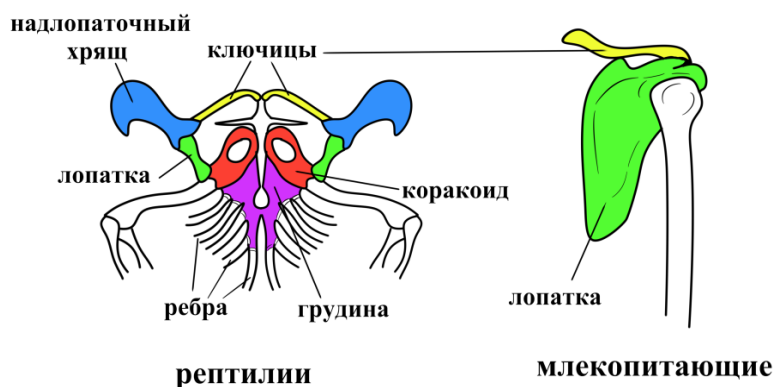


Рисунок 36 – Сравнение организации плечевого пояса рептилий и млекопитающих

Говоря о **грудном** и **крестцовом** отделах позвоночника, необходимо рассмотреть те изменения, которые претерпели **пояса конечностей** (хотя сами парные конечности не сильно отошли от общей схемы строения – таблица 2). Также есть представители амниот, которые вообще утратили конечности и их пояса – *змеи*, что диктовалось их

местом обитания: это позволило им быстро и незаметно передвигаться среди камней, в лесной подстилке, в пустыни по песку и т.д. [Хадорн, 1989]

Организация **плечевого пояса** у разных классов амниот (рисунок 36) немного различается. Хотя они и состоят из одних структурных элементов (**ключиц** (есть не у всех), **коракоидов**, **лопаток**), их пространственная организация и прикрепление к осевому скелету различны. Например, у *рептилий* плечевой пояс соединен с позвоночником, но опосредованно, через **грудину** (с которой соединяются **коракоиды**), а потом ребра. Лопатки небольшие, зато развиты **надлопаточные хрящи**. В остальном похоже на плечевой пояс земноводных. У *птиц* и *млекопитающих* этот пояс упрощен и с позвоночником связан только связками и **мышцами**. У млекопитающих сильно выделяются большие и плоские **лопатки**, что увеличивает площадь прикрепления мышц, а **ключицы** имеются только у тех представителей, которые могут двигать передние конечности *в разных направлениях* (*приматы, медведи, кошки, рукокрылые* и пр.). Редуцировались ключицы у млекопитающих, которые могут перемещать конечности *только в плоскости параллельной своему телу* (вперед/назад): *копытные, собаки* и т.д. [Александр, 1970]

Тазовый пояс конечностей претерпел более глобальные перестройки, чем плечевой. Ароморфозом здесь является формирование **замкнутого** (замкнутого) **пояса** (рисунок 37). Он состоит из двух полукруглых костей, которые образовались в ходе слияния известных нам трех элементов:

- **подвздошной** кости;
- **седалищной** кости;
- **лобковой** кости.

В месте слияния трех костей формируется как и у амфибий **вертлужная впадина**, входящая в **тазобедренный сустав**.

Две полукруглые кости соединяются друг с другом хрящами – **симфиз** – переходное соединение между костями скелета. **Закрытым** тазовый пояс является у *рептилий* и *млекопитающих*, а у *птиц*, для откладывания крупных яиц, симфизы отсутствуют, и в этом случае пояс называется **открытым** [Наумов и др., Ч.2., 1979].

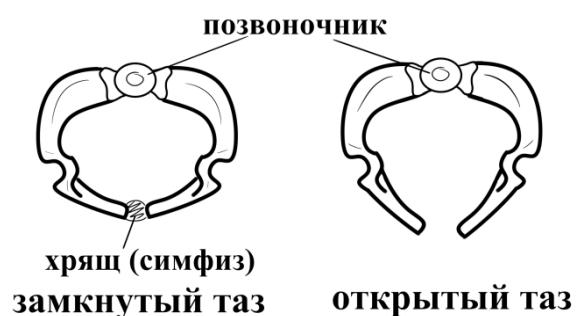


Рисунок 37 – Сравнение двух типов таза

Изменения коснулись также и **позвонков**. Амниотам свойственно три типа позвонков (рисунок 38) [Шмальгаузен, 1964]:

- **процельные** (рептилии) – спереди вогнутые, сзади выгнутые;
- **гетероцельные** (птицы) – имеют сложную седловидную форму;
- **платицельные** (млекопитающие) – позвонки спереди и сзади плоски, а между ними расположены **межпозвоночные** хрящевые **диски**.

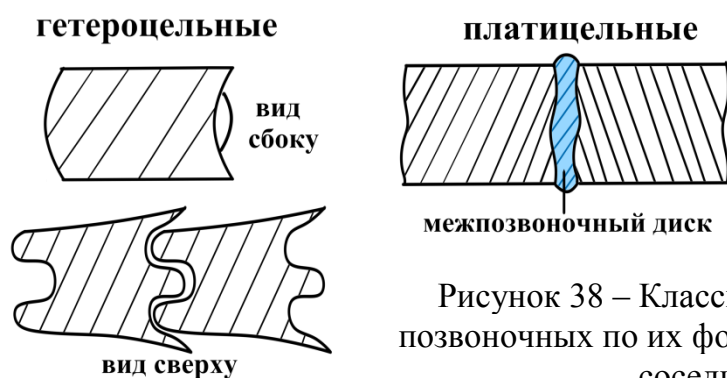


Рисунок 38 – Классификация позвонков позвоночных по их форме и типу сочленения соседних тел

Каждый тип **позвонков** определяет свою **степень гибкости** позвоночника и всего тела. Благодаря таким сочленениям наземные позвоночные способны поворачивать туловища в разные направления (у *птиц* подвижной является только шея).

Существенные перестройки претерпела **мышкулатура**, а именно продолжилась ее специализация и дифференцировка. В черепе сформировалась мощная **жевательная мышкулатура**, приводящая в движение челюсти. Появление подвижного шейного отдела сопровождалось развитием **шейной мышкулатуры**, особенно мощной у видов с длинной и гибкой шеей. Лентовидные мышцы **туловищной мышкулатуры** участвуют в изгибании тела и в движении конечностей. Непосредственно на последних размещена тоже мощная мышкулатура, особенно **парные сгибатели и разгибатели**. Их совокупная работа обеспечивает разнообразную и во многих случаях весьма сложную работу конечностей.

Рожденные летать. *Птицы* обособились от рептилий около 170 млн. лет назад. Когда они освоили полет, то открыли для себя ту пищу, которая почти не доступна с земли. Помимо этого полет позволил им быстро расселяться по планете, тем самым находить места, богатые пищей, или улетать от неблагоприятных условий и опасных явлений.

Все приспособления птиц к полету (независимо от системы органов) – это яркие примеры **идиоадаптаций**.

Освоить воздушную среду – это совсем непростая задача, так как необходимо преодолеть одно из условий (рисунок 39) – **отсутствие жесткой опоры**, так как воздух имеет очень низкую плотность. Чтобы птице взлететь, необходимы:

- **крылья**, чтобы «оттолкнуться» от воздуха;
- **легкое тело**, чтобы не перегружать организм и крылья;
- **жесткий скелет**, чтобы противостоять силе встречных потоков воздуха;
- **интенсивный обмен веществ**, чтобы была энергия для махания крыльев.

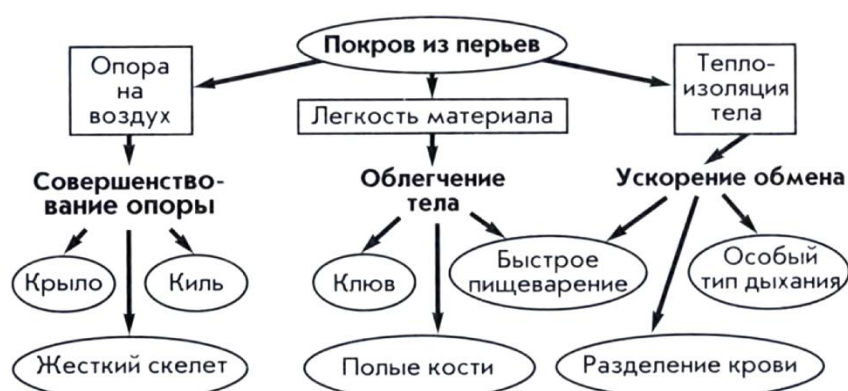


Рисунок 39 – Основные направления освоения воздушной среды (полета)

Но нам сейчас интересны изменения именно опорно-двигательной системы.

Перо – важнейшее приспособление птиц. У всех амниот есть тот или иной **роговой покров**, как производное кожи. У птиц он представлен **перьевым**, которые, как видно из названия, состоит из **перьев** (рисунок 40), которые можно поделить на несколько групп:

- **контурные** – формируют обтекаемую форму тела птиц, покрывают все тело; можно выделить несколько типов:
 - **маховые** – образуют плоскость крыла; на них опирается птица при взмахе и планировании;
 - **рулевые** – образуют плоскость хвоста, как понятно из названия, необходимы при поворотах и прочих маневрах;
- **пуховые перья** и **пух** – располагаются под контурными, обеспечивают теплоизоляцию.

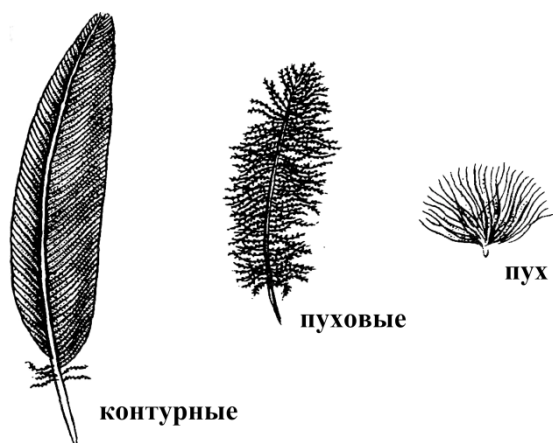


Рисунок 40 – Функциональные типы перьев птиц

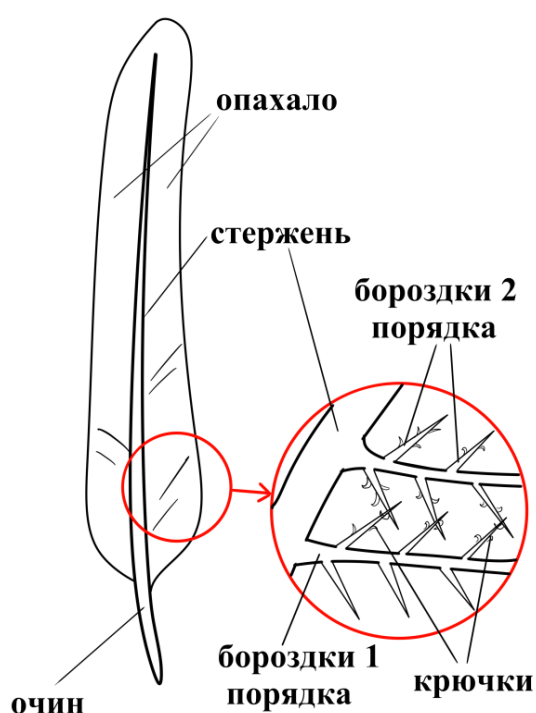


Рисунок 41 – Строение контурного пера

Строение у каждой группы перьев особое, но имеются и общие черты. Перо состоит из нескольких элементов:

- **ствола** – придает всему перу прочность и упругость;
- **опахала** – расположены по бокам ствола; та часть ствола, к которой примыкают опахала – **стержень**, другая часть без опахала – **очин** (крепит перо в коже).

Если присмотреться к опахалам, то можно заметить, что они не цельные, а состоят из тонких нитей, которые плотно прилегают друг к другу (рисунок 41). Эти нити называются **бородками первого порядка**, от которых отходят многочисленные **бородки второго порядка (бородочки)**. Благодаря **крючкам**, которые располагаются на бородочках, бородки сцепляются между собой, формируя опахало. *Даже если перо испортится при ударе или прочем воздействии, проведя по нему клювом, птица может восстановить опахало.* Если бы перо было цельное (как пленка или перепонка), это бы сильно утяжелило его и вообще всю птицу, чего птицам не надо при полете.

В противовес длинным и упругим контурным перьям есть пуховые. Их стержень короткий и не упругий, бородки очень пушистые и не имеют крючков. Пух формирует своеобразный **слой** (рисунок 42). Подобную «технологию» использует человек при создании зимней одежды: использование синтепона или прочих материалов, помогающих сохранять тепло между телом и одеждой.

Сам скелет также сильно изменяется. Во-первых, стоит отметить перестройки, которые привели к *снижению веса птицы* [Вахрушев, 2013]:

- все длинные кости (тенденция к **удлинению** костей) скелета **полые**, заполненные воздухом (**пневматизация**) одновременно прочность и легкость; **плоские** кости состоят из нескольких пластин, между которыми есть **распорки**, формирующие внутренний каркас;
- уменьшение количества костей путем их **срастания**, что придает дополнительную прочность ;
- замена тяжелых зубастых челюстей рептилий на легкий **клюв**, половинки которого (**надклювье** и **подклювье**) соединяются с черепом **подвижно**.

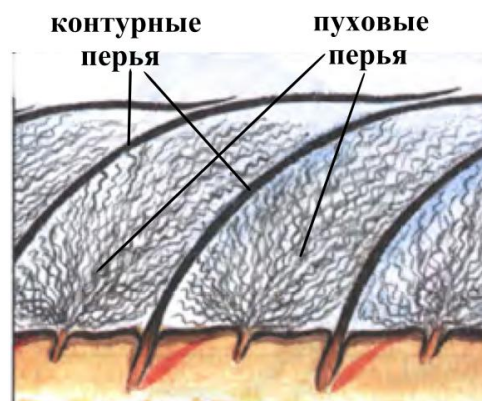


Рисунок 42 –
Взаиморасположение
контурных и пуховых перьев

Клюв – это универсальный инструмент птиц, очень подвижная шея позволяет орудовать им как дополнительной конечностью (взамен видоизмененным передним конечностям). Птицы используют клюв для чистки и выравнивания перьев, смазывания их специальным водоотталкивающим секретом, да и просто для раскалывания орехов и плодов (рисунок 43).



Рисунок 43 – Разнообразие
клювов: группы птиц по
типу питания

Слияние костей – это очень действенный механизм «снижения веса» птиц. Этот процесс особенно касается позвоночника. Подвижными в нем остаются только **шейный отдел** и несколько **позвонков хвостового отдела** (для поворачивания хвоста).

Позвонки, составляющие **шейные отдел**, можно разделить на две группы: 1) **атлас с эпистрофеем** и 2) **остальные позвонки**, которые не похожи на позвонки ни земноводных, ни рептилий, а объединили в себе черты и тех, и тех. Такие позвонки называются **гетероцельными** – спереди и сзади они имеют сложную седлообразную форму. Такое сочленение позволяет птица изгибать и поворачивать шею во всех возможных направлениях. А вместе с развитыми шейными мышцами птицы способны поворачивать голову на 180° , а некоторые виды (*совы* и *попугаи*) на все 270° . Все это позволяет птицам совершать быстрые и сложные движение головой как при поимке добычи, так и чистке перьев.

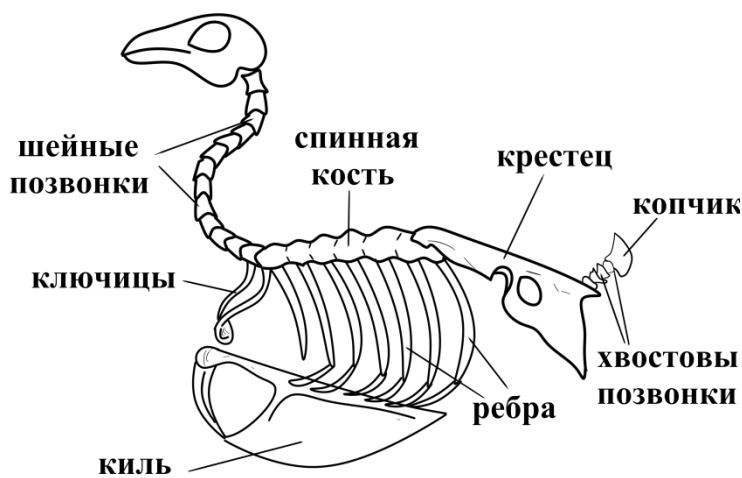


Рисунок 44 – Особенности осевого скелета птиц

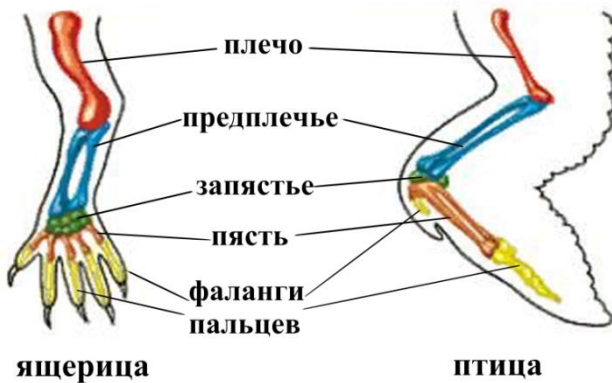


Рисунок 45 – Доказательство гомологичности крыла птицы и пятипалой конечности наземных позвоночных

Что касается других отделов (грудной, поясничной, крестцовой и большая часть хвостовой), то их позвонки **сливаются** (рисунок 44) в соответствующие **неподвижные** (монокостные) кости: грудные позвонки формируют **спинную кость**; поясничной, крестцовой и хвостовой – **сложный крестец**, часть хвостовых позвонков остаются подвижными, а оставшиеся – сливаются в **копчиковую кость**, к

которой крепятся рулевые перья. Подобная монолитность в разы повышают **прочность тела**, хотя сильно уменьшают гибкость тела [Наумов и др., Ч.2., 1979].

Изменяется и **ключица**: она сливается во всем известную **вилочку**, которая берет на себя роль *амортизатора* и *смягчает* толчки при движении крыла.

Чем же птица «опирается» на воздух? В связи с приспособлением к полету, а также формированием перьевого покрова, передние конечности птиц сильно видоизменяются и превращаются в **крылья** (рисунок 45). Помимо формирования длинных **трубчатых** костей (плечо и предплечье), которые составляют основу скелета крыла, происходит слияние костей **кисти**: косточки нижнего ряда запястья и все кости пясти сливаются в одну **пястно-запястную (пряжку)** кость, так как именно на эту часть крыла приходится наибольшее давление потоков воздуха. К этой кости, а также к оставшимся фалангам 2 пальца прикрепляются главные (первостепенные) **маховые перья**.

Но что приводит крыло в движение? За это отвечает специальная группа мышц – **грудные** (рисунок 46), состоящие из двух типов. Эти мышцы крепятся *одним концом к плечевой кости крыла, а другим – к особому выросту грудины – килью*. Увеличение площади грудины (в виде килья)

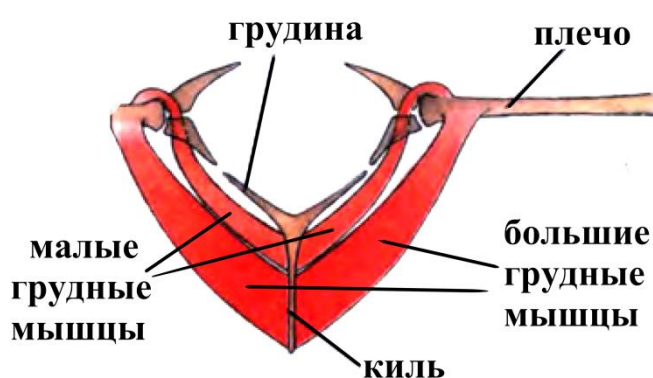


Рисунок 46 – Организация и расположение грудных мышц птиц

необходимо для увеличения поверхности прикрепления грудных мышц, а также киль вместе с грудными мышцами является одним из *центров тяжести*, что не дает птице перевернуться и дестабилизироваться во время полета. *Сразу необходимо сказать, что киль – это достояние только летающих птиц; у таких представителей, как страусы, пингвины, дрофа, киль сильно редуцирован (уменьшен или отсутствует), как, в принципе, и сами крылья* [Александр, 1970].

Не трудно догадаться, что из двух пар грудных мышц самыми мощными большими будут те мышцы, которые опускают крыло (так как птице надо отталкиваться от воздуха). Они называются **большими грудными мышцами**. *Эти мышцы могут развиваться у некоторых птиц настолько, что составляют до 25 % от общей массы тела*. Противодействие им оказывают **малые грудные (или подклюичные)** мышцы,

которые, наоборот, поднимают крыло. Их масса в десятки раз меньше массы больших грудных мышц.

Как бы передние конечности и их пояс не были хорошо развиты у птиц, это не обеспечивает им постоянный полет. Каждая птица вынуждена спускаться на землю или ветки деревьев для разных целей: размножение, поиск пищи и воды, отдых и сон, выкармливание потомства и т.д. Для перемещения по твердому субстрату птицам приходится использовать только одну пару конечностей – **задние** (так как передние уже заняты). Поэтому и в этих конечностях многие кости **срослись** для прочности (рисунок 47), чтобы выдерживать вес тела.

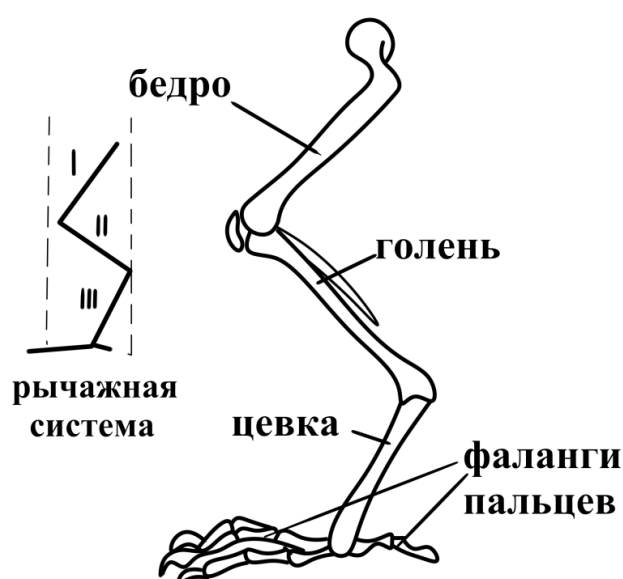


Рисунок 47 – Особенности задних конечностей птиц

Чтобы приблизить опору к центру тяжести (**килю**), колени птиц постоянно **прижаты к телу** (не дает птицы перевернуться при ходьбе под тяжестью головы или хвоста). Поэтому ноги и, соответственно, шаг удлинены за счет дополнительного рычага – **цевки** (результат слияния и вытягивания костей плюсны и предплюсны).

Каждому животному нужен свой «панцирь». Мы уже говорили, что у каждого класса амниот есть свои роговые

образования, которые защищают их тело от повреждений. Достояние птиц – это перьевой покров. *А чем могут удивить рептилии и пресмыкающиеся?*

Ороговение кожи – это, в первую очередь, защита организма от иссушения. Мы бы с вами странно выглядели, если бы наша кожа выделяла слизь, как у рыб или амфибий (да и в засушливом климате это неэффективно).

Особенностью рогового слоя *рептилий* (рисунок 48) является его прочность, а также разрастание, что приводит к образованию **щитков** (*крокодилы* и *черепахи*), **чешуек** (*ящерицы* и *змеи*), **шипов** и острых **когтей**. У *черепах* отдельные щитки сливаются в цельный **панцирь**, обладающий высокой прочностью. К этому панцирю прирастает позвоночник и ребра, что делает его неотъемлемой частью тела животного. А у *змей* движения чешуек приводит в движение все тело.



Рисунок 48 – Особенности рогового слоя у пресмыкающихся

С одной стороны такая «броня» хорошо защищает от природных врагов, бактерий, но делает невозможными процессы *газообмена, выделения воды и метаболитов*. Поэтому кожа амфибий почти полностью лишена желез (остались только **пахучие железы** возле клоаки и на морде, которые нужны для привлечения противоположного пола и мечения территории).

У *млекопитающих* список роговых производных кожи намного длиннее, чем у птиц и рептилий: **волосы, когти, ногти, копыта, рога и чешуи**.

Отличительная особенность всех *млекопитающих* – **волосяной покров** (аналог пухового перьевого покрова птиц), который выполняет функции *термоизоляции* (сохранение тепла), защиты, служит *рецептором* осязания, а также формирует уникальную для каждого вида *окраску*.

Волосяной покров состоит из **волос** двух типов (рисунок 49):

- **остевые** – длинные и жесткие, создающие структуру покрова (меха); они имеют **ворс** – это наклон остевых волос, облегчающий движение животного, скатывание воды и пыли;
- **пуховые** – нитевидные, часто спирально закрученные; формируют **подшерсток**, играющий особенно важную роль в теплоизоляции.

Остевые волосы способны *двигаться*, благодаря тонкой прослойке *мышц* в коже. Это спасает животное от перепадов температур: *на холоде эти мышцы сокращаются и поднимают волосы, а мех набирает воздух и становится толще*.

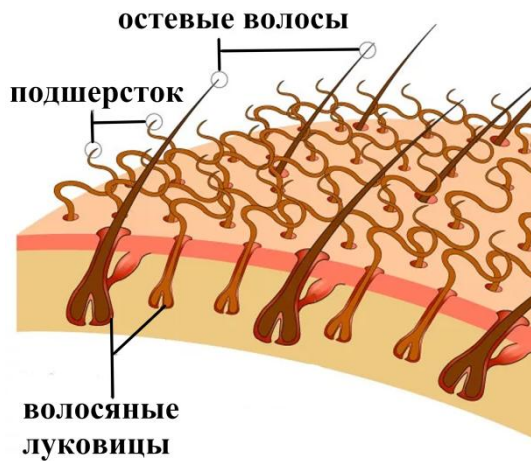


Рисунок 49 – Волосяной покров млекопитающих

Есть группа волосков, которые сильно выдаются из общего волосяного покрова. Их называют **вибриссами** (например, привычные нам усы у кошек) – служат органами **осязания** и располагаются на тех частях тела, которые чаще контактируют с окружающей средой (*нос, брюхо, лапы* и т.д.). Это возможно благодаря большому количеству *нервных окончаний*, которые присоединяются к основанию этих волосков. Также может происходить *видоизменение остевых волос*: например, формирование **игл** у *ежей, дикобразов* и *ехидн* [Наумов и др., Ч.2., 1979].

Роговые производные кожи – это не вечные структуры, и подвержены разрушению/изнашиванию. Для того чтобы заменить эти элементы, в ходе эволюции позвоночные выработали механизм **линьки**. У каждого класса амниот она проходит по-разному (но суть одна и та же):

- у *рептилий* линька представлена удалением всего верхнего слоя эпидермиса (рисунок 50);



Рисунок 50 – Процесс линьки у змей

- у *птиц* это происходит путем выпадения перьев и развитие новых на их месте;
- у *млекопитающих* может проявляться (как и у птиц) выпадением волос и ростом новых, а также в форме слущивания верхнего слоя эпидермиса – перхоть.

Если рассматривать *млекопитающих* умеренных широт (большинство обитателей территории России), то **линька** у них происходит два раза в год – *весной* и *осенью*, что знаменуется подготовкой к лету или зиме, соответственно. *Зимний* и *летний мех* значительно (почти в два раза) отличается по количеству и длине волос: *например, белка летом на 1 см² кожи имеет в среднем 4200 волос (остевые длиной 17 мм), а зимой – 8100 волос (длиной 9 мм)*. Поэтому роль зимнего меха в защите от низких температур резко повышается [Наумов и др., Ч.2., 1979].

Рожденные бегать, прыгать и летать... Говоря о *птицах*, первое, что приходит на ум – это *полет*, а остальные движения (ходьба, бег) у них отходят на второй план. А *млекопитающие...*Разнообразие способов передвижения (локомоций) просто поражает!

Особенно в этом плане интересны две группы – *рукокрылые* (летучие мыши) и *вторичноводные* (дельфины, киты, моржи и пр.). Эти животные освоили несвойственные млекопитающим среды жизни (см. раздел «Морфофункциональная организация вторичноводных животных»). Хотя многие из *наземных млекопитающих* хорошие пловцы (например, медведь), но со скоростью *дельфина* никто из них и рядом не стоял. А полет *рукокрылых* это вообще другая история: они стали подобны *птицам*.

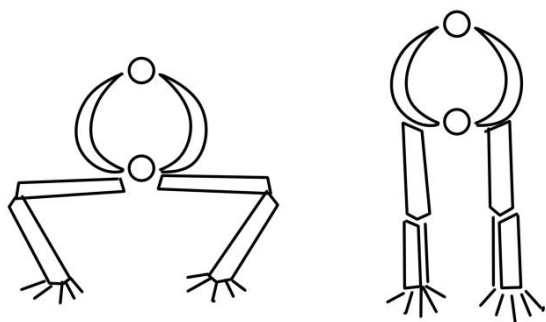


Рисунок 51 – Расположение конечностей относительно тела у рептилий (слева) и млекопитающих (справа)

А какие особенности строения конечностей млекопитающих позволили им стать самыми быстрыми животными на земле?

Во-первых, если сравнивать с *рептилиями*, конечности *млекопитающих* значительно **удлинены** и располагаются **параллельно телу**, а не расставлены по бокам (рисунок 51). Положение конечностей под телом (у *четвероногих млекопитающих*)

позволяет приподнять его высоко над землей, тем самым дать пространство для свободного широкого шага, что рептилии сделать не могли. Чтобы представить себе, что чувствуют рептилии при ходьбе, примите «положение лежа» (как при отжимании) и попробуйте передвинуть руку вперед. *Сложно?* Получается, что у млекопитающих, тело как бы «лежит» на конечностях, а у рептилий оно «подвешено» на них.

На простом удлинении изменения конечностей млекопитающих не остановились. Одна из главных тенденций при повышении скорости передвижения – увеличение количества «рычагов» в самой конечности. Мы уже отмечали, что конечности амниот представлены рычажной системой. Чем больше рычагов, тем длиннее конечность, следовательно, шире шаг. **Рычагом** в конечности можно считать *отрезок* (кость или совокупность костей) *между двумя крупными суставами*. Увеличение количества рычагов осуществлялось в ходе удлинения костей стопы и кисти. По особенностям организации конечностей млекопитающих делят на три группы (рисунок 52) [Держинский, 2005]:

- **стопходящие** (на рисунке под буквой А) – при ходьбе или беге опираются на всю **стопу** целиком (в системе выделяется два рычага); свойственно **прямоходящим** видам – *приматы, медведи, слоны*;
- **пальцеходящие** (Б)– при движении опираются на все **пальцы** (все фаланги); удлиняются кости плюсны и пясти (выделяется три рычага) – *кошачьи, собачьи, грызуны* и др.;
- **фалангоходящие** (В) – разновидность пальцехождения; путем срастания и редукции костей остается только **одна фаланга**; кости пясти и плюсны сильно удлинены (можно выделить четыре рычага) – все *копытные*.

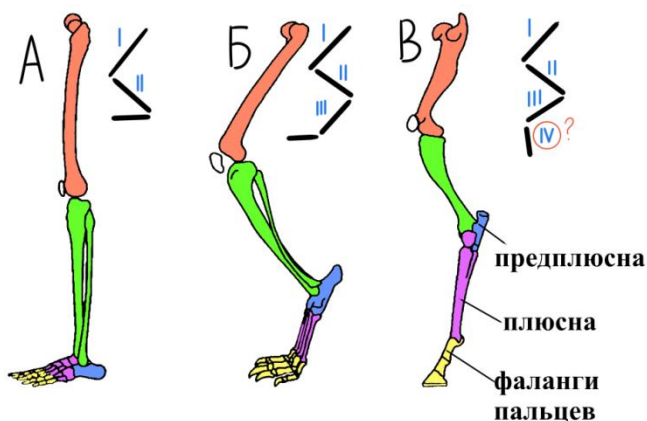


Рисунок 52 –
Видоизменение
конечностей
млекопитающих
(количество рычагов):
А – стопходящие,
Б – пальцеходящие,
В - фалангоходящие

Благодаря *рычажной системе* [Александр, 1970], которая при беге ли прыжке работает как пружина, *положению суставов* (локтевой сгибается назад, а коленный – вперед), увеличивается скорость передвижения животных, а также уменьшаются затраты энергии как при движении, так при стоянии.

Вообще разнообразие **конечностей** *млекопитающих* поражает (рисунок 53):

- ✓ это могут быть и *крылья* (летучие мыши);

- ✓ *роющие, мощные и очень короткие лапы* крота;
- ✓ *ласты и плавники* (моржи, тюлени, киты);
- ✓ *рука приматов*, в кисти которой *большой палец противопоставлен* остальным для лучшего хватания за ветки и прочих предметов.



приматы рукокрылые киты копытные

Рисунок 53 –
Разнообразие передних
конечностей
млекопитающих

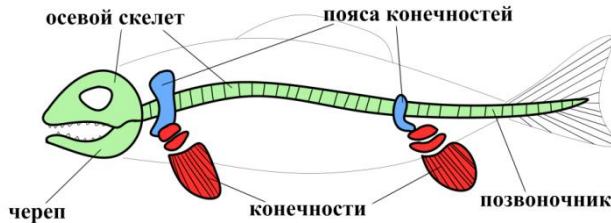
Все эти приспособления (идиоадаптации) формировали многообразие форм млекопитающих, позволяли им осваивать все новые и новые места.

И последнее, о чем хотелось сказать – это особенности кожи млекопитающих. В отличие от птиц и рептилий, кожа которых почти полностью лишена разных **желез**, кожа млекопитающих богата ими. Все кожные железы млекопитающих можно поделить на несколько типов:

- **сальные** – выделяют **жирный секрет**, который смазывает кожу и волосы для сохранения их эластичности;
- **потовые** – секретируют **пот** – водный раствор солей, мочевины и жирных кислот (в основном, удаляются с мочой); участвует в **терморегуляции** – при испарении пота поверхность кожи охлаждается;
- **пахучие** – видоизмененные сальные или потовые железы; выделяют **пахучий секрет**, который используется для распознавания особей своего вида и мечения территории; некоторые представители используют его для защиты (скунсы);
- **млечные** – отличительный признак млекопитающих (из-за них класс получил свое название), видоизмененные потовые железы, свойственны только **самкам**; секретируют **молоко**, которым выкармливается потомство; протоки желез открываются на **сосках**.

Опорно-двигательная система. Первичноводные позвоночные

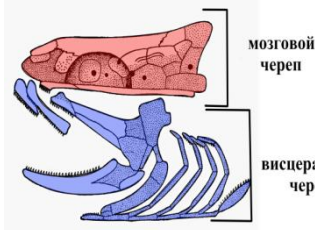
Внутренний скелет



Основные функции:

- опорная;
- двигательная – перемещение в пространстве;
- защита внутренних органов
- участие кожи в водно-солевом обмене;
- рецепторная

Дифференцировка черепа



Парные конечности

Передние –
плечевой
пояс

нет связи с
осевым
скелетом

Задние –
тазовый
пояс

функция
опоры, связан
со скелетом

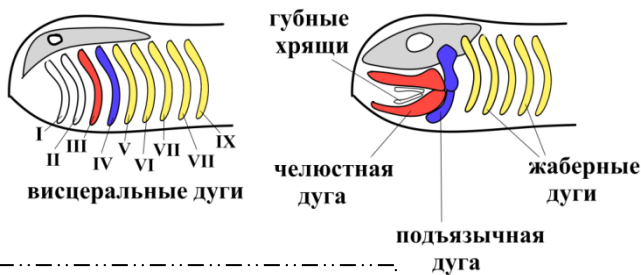
Мускулатура метамерная =>
только боковые движения

Основные направления совершенствования системы:

- упрочнение и увеличение подвижности, гибкости скелета;
- дифференцировка (специализация) внутреннего скелета;
- дифференцировка мускулатуры;
- увеличение мышечной массы

Позвоночник поделен на отделы:
- туловищный,
- крестцовый

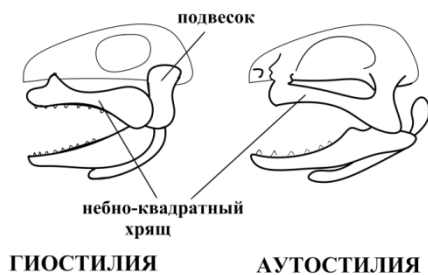
Формирование черепа – преобразование висцеральных дуг



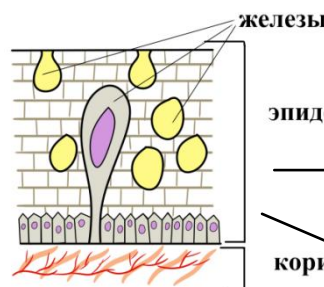
Ароморфозы

- хорда;
- хрящевой и костный внутренний скелет;
- 2 пары конечностей и их пояса;
- череп и позвоночник;
- метамерная мускулатура

Типы висцерального черепа



Строение покровов



Идиоадаптации

- шипы на плавниках;
- покровные чешуи: плакоидная и костная (циклоидная и ктеноидная);

Ценогенезы

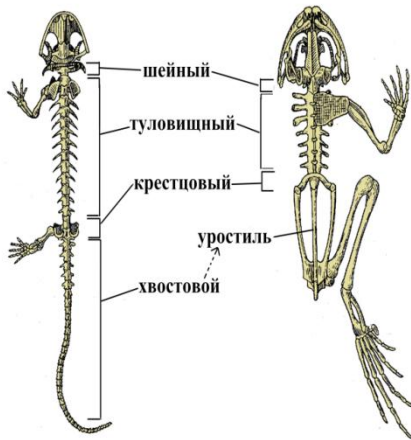
- хорда

Костная
чешуя

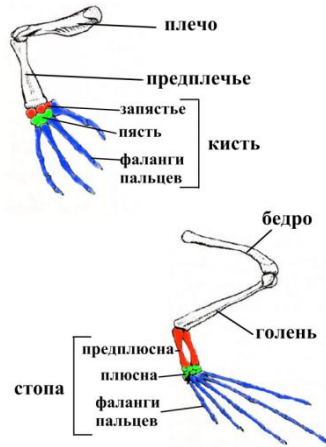
Плакоидная
чешуя

Земноводные

Внутренний скелет



5-палая конечность



Основные направления совершенствования системы:

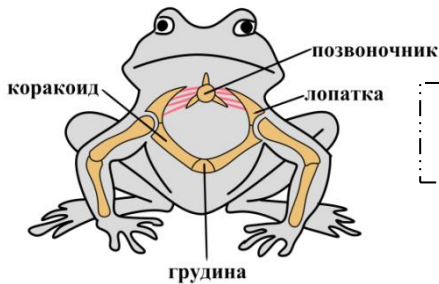
- увеличение подвижности и силы, прочности конечностей;
- изменение формы тела;
- улучшение сочленения поясов конечностей и позвоночника;
- формирование специализированной мускулатуры;
- увеличение мышечной массы

Пояса конечностей прочно соединены с позвоночником: мышцами (плечевой) или сочленением (тазовый присоединяется к крестцовому позвонку)

Кости конечностей – рычаги => увеличение силы; соединены подвижно суставами

Ароморфозы

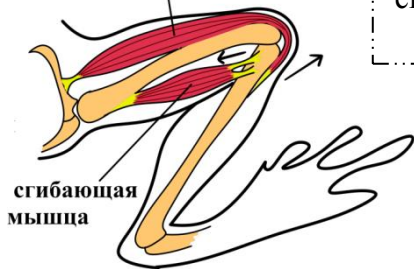
- 5-палая конечность рычажного типа;
- суставы;
- шейный и крестцовый отдел позвоночника;
- описто- и процельные позвонки;
- грудина; тазовый пояс;



Боковое положение конечностей

разгибающая мышца

Мышцы антагонисты – сгибатели и разгибатели



Позвонки по типу сочленения и форме тел

Идиоадаптации

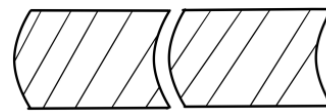
- удлиняющийся язык;
- слизистые железы и гладкая кожа;
- перепонки на лапах;
- удлинённые задние конечности и редукция хвоста у бесхвостых;
- ядовитые кожные железы

Ценогенезы

- хвостовой плавник;
- хорда

амфицельные

опистоцельные



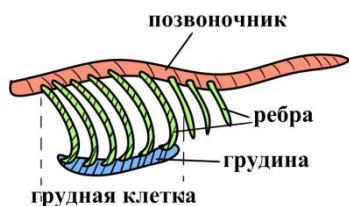
тело позвонка

процельные



Наземные позвоночные

Грудная клетка – защита внутренних органов

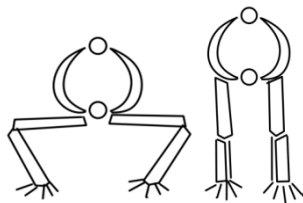


У рептилий конечности расположены по бокам тела => слабая опора; у птиц и млек.-их расположен под телом

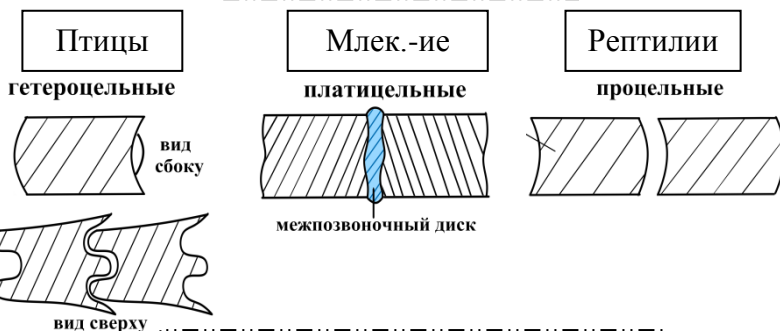
Основные направления совершенствования системы:

- повышение прочности костей скелета;
- увеличение подвижности позвоночника и гибкости тела;
- специализация и дифференцировка мускулатуры
- повышение скорости и маневренности;
- снижение проницаемости кожи;
- увеличение мышечной массы

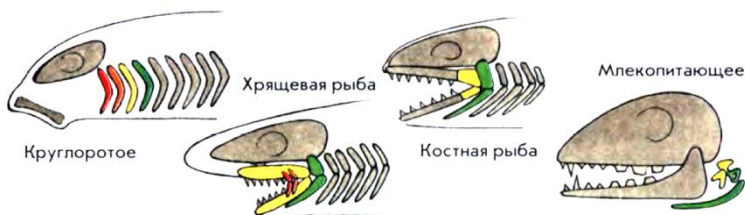
2 костное небо – разделение ротовой и носоглоточной полостей



Позвонки амниот



Формирование черепа амниот



- ### Ароморфозы
- костный, прочный череп;
 - роговой покров кожи;
 - грудной и поясничный отделы позвоночника;
 - крестец;
 - грудная клетка;
 - костное небо;
 - шейная и жевательная мускулатура;
 - млечные железы млек.-их

- ### Идиоадаптации
- крыло, перья, клюв птиц;
 - уменьшение веса птиц (срастание костей, полые кости, редукция зубов);
 - гетероцельные позвонки птиц и платицельные млекопитающих;
 - роговые чешуи рептилий (панцири);
 - волосяной покров и кожные железы млек.-их;
 - видоизменение конечностей млек.-их;

Конечности амниот



улучшенная амортизация => высокая скорость и безопасное приземление

- ### Ценогенезы
- хорда

стопоходящие, рептилии птицы, пальце- и фалангоходящие

2.3. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции транспортной системы хордовых животных

2.3.1. Первичноводные позвоночные *Anatnia*

Организм как сложная транспортная магистраль. Одной из особенностей многоклеточных животных является слаженная непрерывная работа миллионов различных клеток, которым для осуществления процессов жизнедеятельности (обмена веществ) необходимо постоянное **снабжение** разными веществами (кислородом, питательными веществами и пр.), а также постоянное «очищение их рабочего места» (**удаление** ядовитых веществ, например, углекислого газа). Становится понятно, что простой диффузии недостаточно для перемещения этих веществ внутри организма. Следовательно, нужна более сложная механическая **транспортная система**. Все крупные животные имеют распределительную систему, основанную на механическом круговороте внутри организма специфической жидкости – **крови**, которая вместе со специальными структурами формируют сложную транспортную систему, способную доставить и обеспечить абсолютно все клетки организма необходимыми веществами.

Водная среда – единые условия, «единое» строение. Как же с этой функцией справились обитатели водной среды? Транспортная система всех первичноводных животных имеет схожую схему строения (рисунок 54):

- **замкнутость** – кровь течёт по сосудам (артерии, вены и капилляры), нигде не изливаясь в ткани или в полости тела;
- **один** круг кровообращения;
- движение крови осуществляется между **двумя** элементами: органы дыхания (в основном, жабры) и другие органы/ткани тела;

*Кровь направляется к органам по **спинной аорте** (артериальная кровь), по **венам** (брюшной, подкишечной) возвращается в сердце, откуда по **брюшной аорте** (венозная кровь) попадает в органы дыхания.*

- в движение кровь приводят пульсирующие органы - **насосы** (пульсирующая брюшная аорта у ланцетников или сердца у других хордовых);
- **сердце двухкамерное**, состоящее из предсердия и желудочка;
- через сердце проходит только венозная кровь.

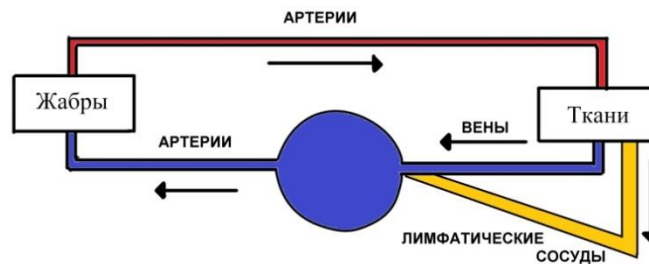


Рисунок 54 – Общая схема организации транспортной системы первичноводных позвоночных животных

Появляется вопрос: *как такие крупные сосуды (артерии и вены) способны доставить тот же самый кислород к каждой клетке?* Ответ на него довольно прост. Когда крупные сосуды подходят к органам и тканям, они распадаются на очень плотную **капиллярную сеть**. Поэтому даже при небольшой царапине на коже из нее может выступить кровь. Капилляры, в отличие от артерий и вен, имеют стенки, состоящие из одного слоя клеток. Толщина этого слоя настолько мала, что позволяет проходить обмену веществ между тканевой жидкостью и плазмой крови через стенки капилляров с помощью простых, но очень важных, физических процессов – осмос, диффузия и активный транспорт (рисунок 55) [Шмидт-Ниельсон, 1982].

Диффузия – процесс, функционирующий **без затрат энергии**. Заключается в движении различных **веществ** (газов, гормонов и пр.) согласно градиенту концентраций: движение осуществляется из области высокой концентрации растворенных веществ, в область их низкой концентрации.

Осмос – частный случай диффузии. Отвечает за движение молекул **воды** через **полупроницаемые** мембраны (например, клеточная оболочка) по градиенту концентраций: движение в область большей концентрации растворенного вещества из области с меньшей концентрацией. Этот процесс также **не требует затрат энергии** и будет идти до тех пор, пока концентрация в обеих областях не станет одинаковой.

Активный транспорт – реализует перенос веществ против градиента их концентраций (обратно диффузии) с помощью специализированных белков, что сопровождается колоссальными **затратами энергии**; необходим для контроля диффузии.

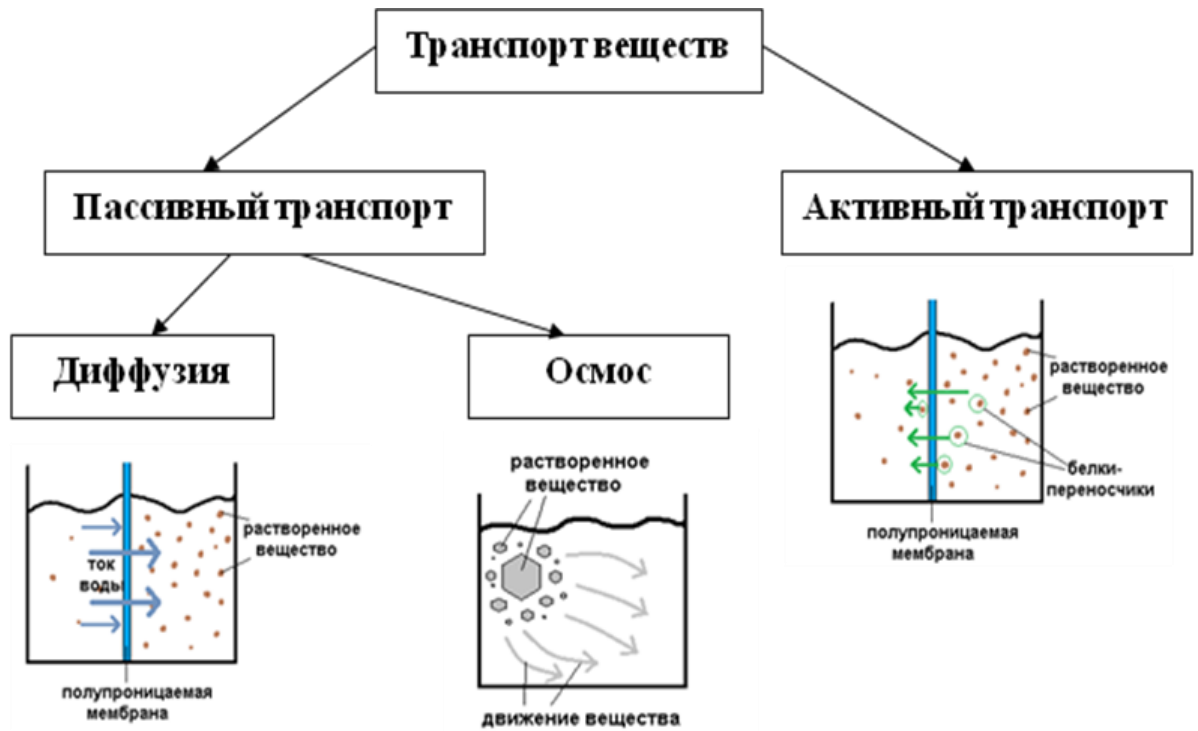
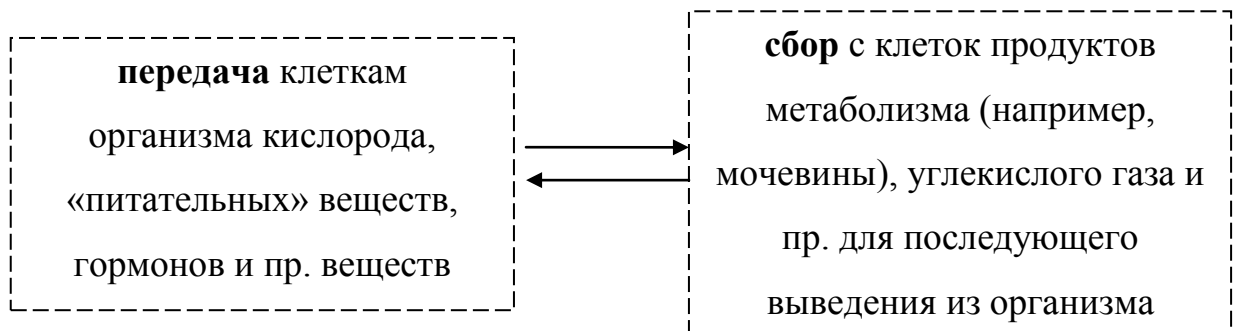


Рисунок 55 – Виды транспорта веществ

Этот **обмен** заключается в нескольких *процессах*:



После того, как обмен с помощью капилляров произошел, они снова собираются и сливаются в один крупный сосуд. По такой же схеме функционирует капиллярная сеть в органах дыхания (жабрах).

Параллельно работе кровеносной системы у всех хордовых животных функционирует **лимфатическая система** (рисунок 56). Эта система осуществляет сбор межклеточной жидкости из тканей (вода, растворы белков, растворенные в воде соли, продукты распада клеток и пр.), образование лимфы и отведение ее по лимфатическим сосудам в венозную систему. Это означает, что формируется связь между тканевой жидкости и кровеносной системой. Благодаря этой связи функционирует целостная транспортная система, как интеграция кровеносной и лимфатической систем [Ноздрачев, 1991].

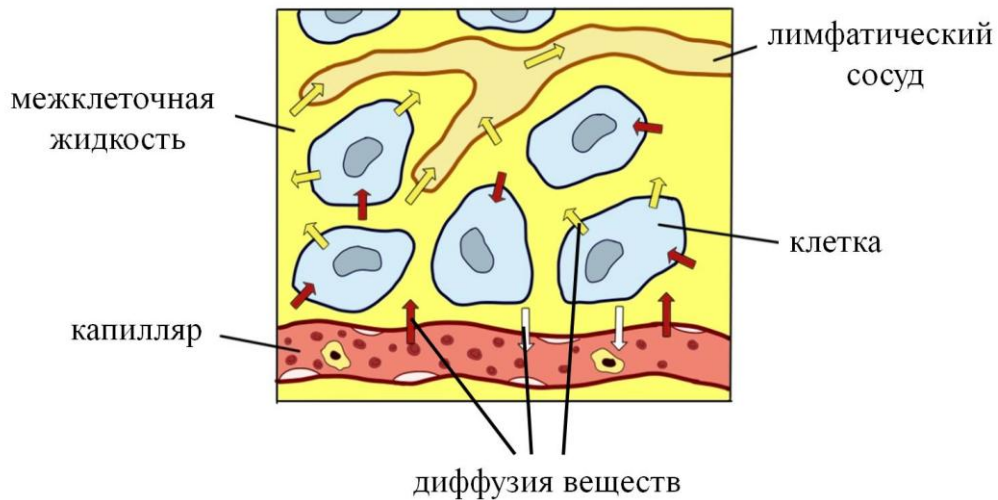


Рисунок 56 – Взаимосвязь кровеносной и лимфатической систем

Функции транспортной системы

Транспортная система выполняет ряд важнейших для организма **функций**:

- *транспортная* (перенос питательных веществ, газов, гормонов, метаболитов и пр.);
- *перенос тепла*;
- *передача силы* (ультрафильтрация в почках, кровяное давление);
- *свертывание крови*;
- *гомеостаз* (поддержание внутренней среды, подходящей для клеток в отношении pH, ионного состава) и пр.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации транспортной системы можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *увеличение скорости кровотока*;
- *увеличение поверхности капиллярной сети в жаберном аппарате*;
- *совершенствование капиллярной системы в почках, печени – появление воротных систем*;
- *увеличение поверхности всасывания в кишечнике (развитие капиллярной сети)*.

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы

первичноводных

Ароморфозы. В процессе эволюции транспортная система прошла через ряд прогрессивных изменений. Именно эти перестройки подняли животных на более высокую степень жизнедеятельности и обмена веществ.

Среди ароморфозов стоит выделить появление **двухкамерного сердца**. Обособление сердца и его дифференцировка на камеры (**предсердие и желудочек**) значительно повысило скорость кровотока, за счет большего нагнетания крови, а в вместе с формированием капиллярной сети (увеличение дыхательной поверхности) и противоточной системы в жаберном аппарате, позволило увеличить метаболизм, благодаря повышению, например, концентрации кислорода в крови, т.е. увеличение скорости всех обменных процессов в организме [Ноздрачев, 1991].

Функционирование **противоточной системы** (рисунок 57)– является важной частью существования водных хордовых в условиях недостатка кислорода в окружающей их среде. Противоточная система – структура в некоторых органах животных, состоящая из двух соприкасающихся сосудов или каналов, по которым жидкости движутся в *противоположных направлениях*. Взаимодействие между этими двумя жидкостями осуществляется с помощью **диффузии**.

Благодаря противотоку, кровь взаимодействует с водой по всей длине жабр и кровеносных сосудов. Когда кровь уже готова покинуть жаберную пластинку, она встречает воду, из которой кислород еще не извлекался. Следовательно, по закону диффузии эта кровь будет поглощать кислород из воды, в которой содержание кислорода значительно выше. По мере дальнейшего прохождения между жаберными пластинками вода встречает кровь с все более и более низким содержанием кислорода, и поэтому она будет все время отдавать и отдавать кислород. Таким образом, вода, пройдя жабру, может потерять до 80—90% исходного количества кислорода, что обеспечивает полное насыщение крови кислородом [Наумов, 1982].

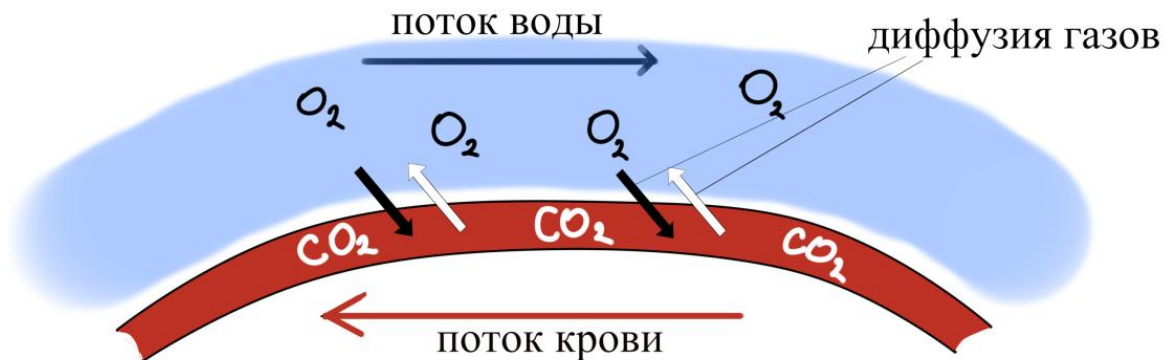


Рисунок 57 – Принцип работы противоточной системы в жаберном аппарате

Повышению эффективности кровообращения способствуют другие ароморфозы – формирование **воротных систем** печени и почек. Воротные системы — капиллярные системы, в которых, в отличие от обычных, кровь проходит по капиллярам не между артерией и веной, а между двумя венами. Воротная система **печени** обеспечивает *отложение* питательных веществ (гликоген и др.) и *обезвреживание* (детоксикация, нейтрализация) ядовитых продуктов обмена, которые образуются в процессе переваривания пищи, т.е. в печени идет превращение ядовитых веществ в неядовитые (например, мочевины). Воротная система почек обеспечивает протекание через капиллярный «фильтр» почек венозной крови от главных органов движения животного (у первичноводных это хвост), при этом разнообразные ядовитые метаболиты задерживаются в почках и удаляются из организма.

Но где же образуются основные клетки крови? Стоит отметить формирование **органов кроветворения**, которые осуществляют *гемопоз* – процесс создания клеток крови. У анамний, в отличие от высших позвоночных, отсутствует красный костный мозг – главный орган кроветворения наземных позвоночных. У них эту функцию выполняют почки, сердце, жабры, **селезенка** (главный кроветворный орган), образования лимфоидной ткани. Селезенка как самостоятельный орган впервые появляется у хрящевых рыб.

Идиоадаптации. Помимо глобальных изменений, которые характерны всей группе Анамния, у некоторых классов этой группы в процессе эволюции выработались свои **частные приспособления (идиоадаптации)**. В основном, их можно выделить в эволюции костных рыб.

Наиболее своеобразны особенности кровеносной системы **двоякодышащих рыб**, что обусловлено формированием у них как дополнения легочного дыхания. Это привело к возникновению легочного круга кровообращения и, следовательно, к разделению предсердия перегородкой почти полностью на две половины. Такая кровеносная система напоминает систему земноводных.

Основные показатели крови (кислородная емкость, количество гемоглобина и эритроцитов) также являются индивидуальными для разных групп. Обычно они заметно выше у **более подвижных** видов, которые обитают в толще воды, и меньше – у малоподвижных донных форм. В пределах класса костных рыб **общее количество крови** варьирует от 1,1 до 7,3% от массы тела, **число эритроцитов** – от 580

тыс. до 4,1 млн. в 1 мм³, содержание **гемоглобина** изменяется в пределах 1,1 – 17,4 г и 0,5 – 3,4 г на 1 кг массы. Верхняя граница этих показателей у костных рыб заметно выше, чем у хрящевых рыб [Коржуев, 1964].

Живущие в водах Антарктиды *белокровные рыбы* в отличие от других рыб не имеют эритроцитов и гемоглобина. Кровь у них бесцветная. Органами дыхания служат не столько жабры, сколько обильно снабженная капиллярами кожа (кожное дыхание). Живут эти рыбы в воде с высоким содержанием кислорода, поэтому кровеносная система как транспорт кислорода им почти не нужна.

Транспортная система в онтогенезе позвоночных животных

Кровеносная система животных прошла долгий путь формирования в ходе эволюционного развития мира. Она образовалась на месте рудиментарных частей **первичной полости тела**, которая у хордовых животных была вытеснена целомом, или вторичной полостью тела.

Закладывается кровеносная система из **мезенхимы**, которая дифференцируется на гладкую мышечную ткань (стенки кровеносных сосудов), поперечно-полосатую мышечную ткань (стенки сердца), жидкую соединительную ткань (кровь и лимфа) и прочие ткани [Гилберт, 1993].

В эмбриональном периоде у всех классов позвоночных животных закладываются гомологичные **жаберные артерии** в области глотки (рисунок 58). Их формирование идет по единой схеме: от сердца вперед отходит непарный сосуд – **брюшная аорта**, а от нее к жаберным перегородкам отходят 5 пар крупных сосудов, охватывающих глотку и соединяющихся в спинную аорту. В процессе эволюции позвоночных животных, часть артерий редуцировалась, часть видоизменялась, что и формировало кровеносную систему классов типа Хордовые. Этот факт доказывает гомологичность кровеносных систем позвоночных животных.

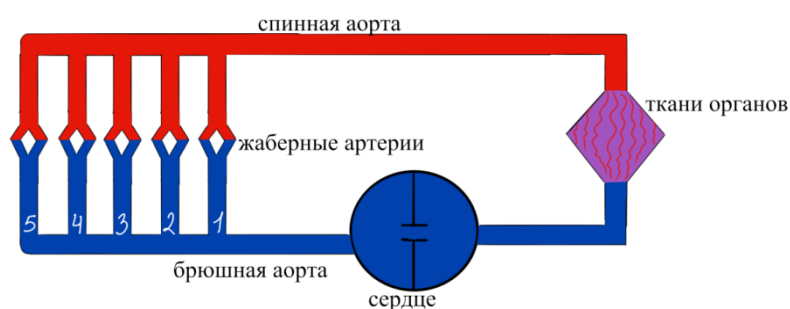


Рисунок 58 – Функционирование жаберных артерий в круге кровообращения первичноводных животных

Эти парные жаберные артерии в эмбриогенезе соответствуют **висцеральных дугам** черепа - парные дугообразные хрящевые пластинки низших позвоночных и зародышей высших позвоночных, развивающиеся в стенке глотки. У рыб они являются «фундаментом» для формирования жабр, а у высших позвоночных (пресмыкающихся или млекопитающих) они превращаются в кости черепа, хрящи гортани и трахеи. В связи с тем, что две первые пары висцеральных дуг включаются в состав черепа, первые артериальные жаберные дуги также быстро редуцируются. Оставшиеся четыре пары функционируют у рыб как артерии жаберного аппарата, которые участвуют в газообмене [Держинский, 2005].

2.3.2. Земноводные *Amphibia*

Рыбы и амфибии относятся к разным надклассам позвоночных животных, что подчеркивает принципиальные отличия между ними. Но, будучи переходным классом, земноводные сохранили еще многие черты сходства с первичноводными позвоночными животными.

Смена органов дыхания (с жаберного аппарата на легкие) привело к формированию **второго круга кровообращения** (рисунок 59) – малого (или легочного). Поэтому сердце современных земноводных **трехкамерное** (два предсердия и желудочек). В правое предсердие поступает венозная кровь от органов тела, а также артериальная от кожи (развито кожное дыхание). В левое предсердие поступает артериальная кровь от легких. Оба предсердия открываются в желудочек **общим отверстием** (имеется один клапан).

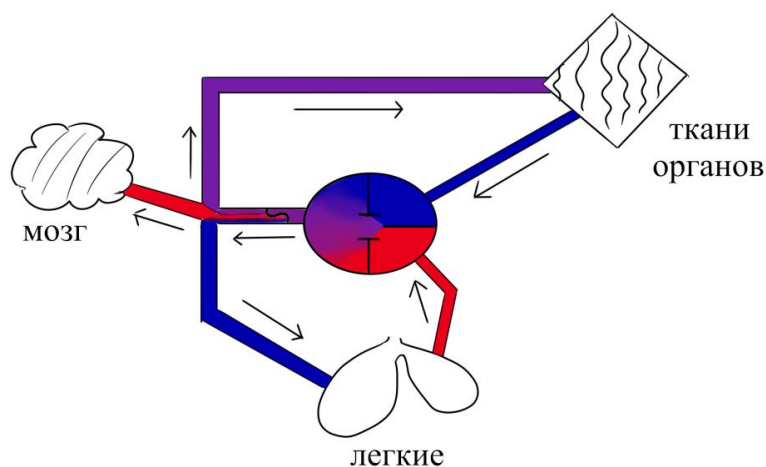


Рисунок 59 – Общая схема организации транспортной системы земноводных (взрослой особи)

Получается, что в одной камере (желудочке) находится одновременно и артериальная, и венозная кровь, которые должны смешиваться, но так как стенки желудочка имеют **ячеистое строение**, смешивание крови ограничено. Благодаря этому и наличию **спирального** (распределительного) клапана в аорте (на рисунке обозначен буквой **S**), кровяной поток из желудочка распределяется по *трем направлениям* – по трем парам сосудов (рисунок 60) [Наумов и др., К.1., 1979]:

- в **легочные артерии** (легочная пара), несущие венозную кровь к легким;
- в **две дуги аорты** (системная пара), несущие смешанную кровь ко всем органам и тканям тела животного (кроме головы);
- в **сонные артерии** (сонная пара), несущие артериальную кровь к голове и головному мозгу.

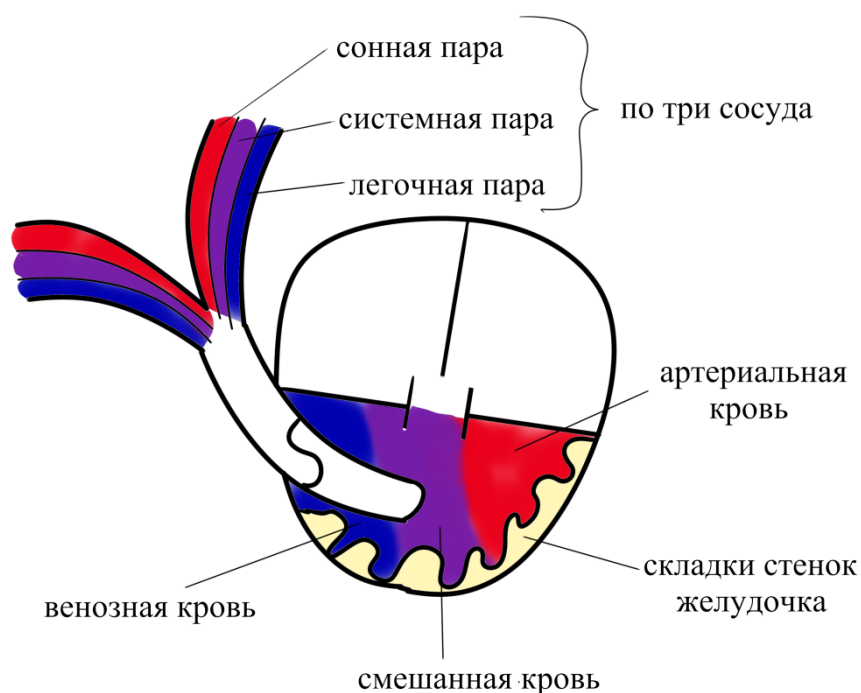


Рисунок 60 – Строение сердца земноводных (взрослой особи)

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации транспортной системы можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *увеличение скорости кровотока;*
- *разделение кровяного русла на малый (легочный) и большой (системный) круги кровообращения;*

- *повышение показателей крови* (объем крови, количество гемоглобина, размер эритроцитов).

Смена среды обитания как фактор прогрессивной эволюции. Главным событием, которое определило глобальную перестройку всего организма, стал переход животных в качественно и количественно новую среду обитания – **наземно-воздушную**. Изменения условий (снижение давления, увеличение концентрации кислорода, резкие колебания температур, низкая плотность, почти полное отсутствие воды, сила тяжести и пр.) среды требовало кардинально новых приспособлений, чтобы поддерживать новый, более высокоорганизованный организм наземных животных, требовался высокий уровень метаболизма, что и обеспечивается усложнением как транспортной системы, так и всего организма в целом.

Ароморфозы. Одним из главных ароморфозов в транспортной системе земноводных является разделение кровяного русла на **два круга кровообращения** и, следовательно, разделение предсердия на левое и правое, т.е. формирование **трехкамерного сердца**. Это положило начало разделению артериальной и венозной крови. Благодаря тому, что кровь по телу начинается двигаться от сердца (мышечная масса которого тоже выросла), а не от жабр как у рыб, повышается скорость кровотока, но из-за одного желудочка и *двойственности* дыхания (кожное и легочное) по артериям движется смешанная кровь (кроме сонных артерий), что соответствует *наземно-водному образу жизни*.

Появление **красного костного мозга**, как главного органа кроветворения, увеличило общий объем крови (за счет клеток крови) и, соответственно, уровень гемоглобина, тем самым повысив кислородную емкость крови. Увеличение концентрации кислорода в крови способствовало росту энергетического уровня метаболизма, что необходимо для наземного образа жизни при преодолении сил гравитации [Ноздрачев, 1991].

Ценогенезы. Особое строение кровеносной системы у головастика. Земноводные, в силу особенностей организации и развития, в своем жизненном цикле проходят стадию **метаморфоза** (превращения). Головастики по своему внешнему, так и внутреннему строению очень *похожи на рыб*. Сердце у личинок **двухкамерное** (одно предсердие и один желудочек), и, следовательно, **один круг кровообращения**. Это является результатом того, что головастики в качестве органов дыхания используют

жабры. Следовательно, у головастиков функционируют также **пять пар** жаберных артерий. Но с метаморфозом ситуация меняется [Гилберт, 1993].

Вообще, по сравнению с рыбами у амфибий происходит значительная перестройка жаберных артерий (рисунок 61). Пятая пара жаберных артерий теряет связь со спинной аортой и начинает доставлять кровь только голове, формируя **сонными артериями**. Четвертая пара полностью **редуцируется**. Сосуды третьей пары артерий становятся **системными дугами** аорты – основными сосудами большого круга кровообращения, которые несут кровь ко всем органам и тканям. Вторая пара жаберных артерий **исчезает** полностью, а первая преобразуется в **кожно-легочные артерии** (несут венозную кровь от сердца к легким и коже для газообмена).

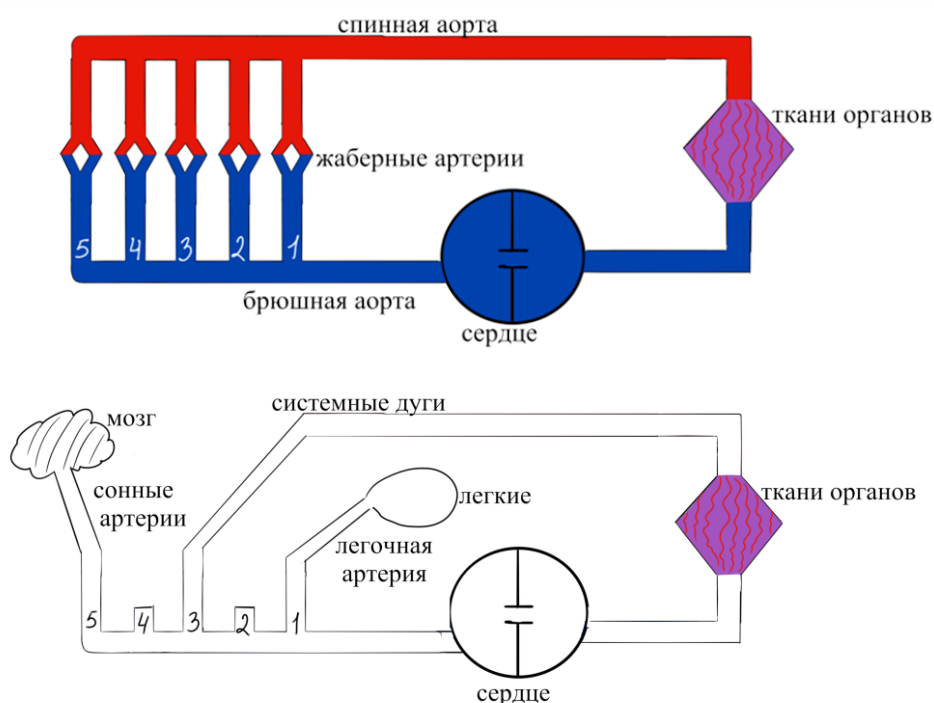


Рисунок 61 – Преобразование жаберных артерий в процессе метаморфоза земноводных (вверху – до метаморфоза)

Закладка и развитие легких у головастиков сопровождается перестройкой всей кровеносной системы, не только жаберных дуг. Изменяется также и сердце: образуется **продольная перегородка**, которая разделяет предсердие на правое и левое, превращая сердце в трехкамерное, что и соответствует взрослому организму земноводных.

2.3.3. Наземные позвоночные Amniota

Освоив **наземно-воздушную** среду обитания, в морфофункциональной организации представителей группы *Amniota* произошли кардинальные перестройки в большинстве систем органов. Для поддержания метаболизма на достаточном уровне необходимо снабжение клеток тела *большим количеством кислорода*. Транспортная система такой же организации, как у *амфибий*, в которой по телу бежит, в основном, *смешанная кровь*, с такими требованиями бы не справилась. В связи с особенностями наземно-воздушной среды (низкая влажность, сильное испарение), *кожа* тоже не может уже играть роль дополнительного органа дыхания, как это было у амфибий и других анамний.

Несмотря на то, что *пресмыкающиеся*, *птицы* и *млекопитающие* относятся к абсолютно разным классам хордовых животных и стоят на совершенно разных эволюционных ступенях, в морфофункциональной организации их транспортной системы можно выделить **общие закономерности** организации.

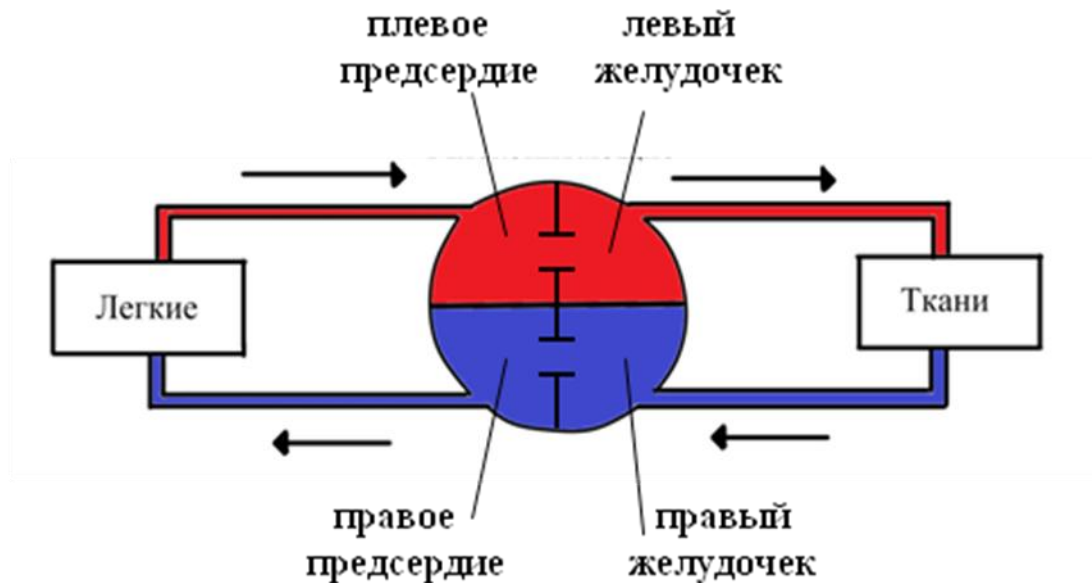


Рисунок 62 – Общая схема организации транспортной системы позвоночных наземно-воздушной среды

Так что же общего можно выделить в организации транспортной системы?
Транспортная система амниот, как и у всех позвоночных, **замкнутая**. В ее структуре выделяется **два круга кровообращения** (рисунок 62): малый (легочный) и большой (организменный). Это означает, что сердце перекачивает как венозную, так и артериальную кровь (у рыб только венозную). *Это разделение передалось от амфибий.*

Степень разобщения этих двух кругов у классов отличается. В связи приобретением **легочного круга** кровообращения, сердце амниот стало **четырёхкамерным** (рисунок 63).

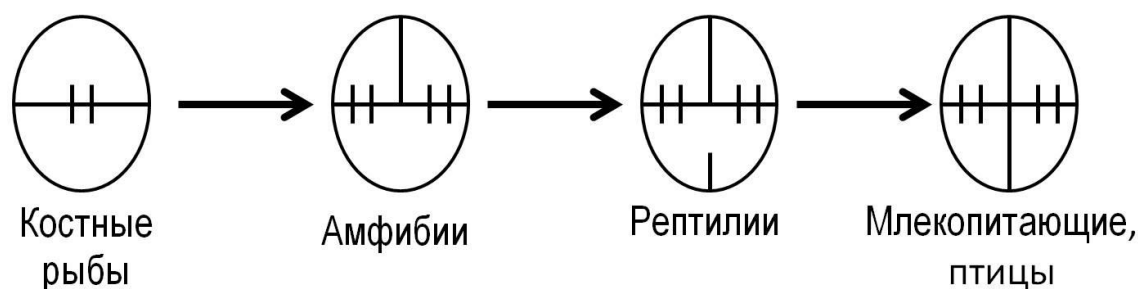


Рисунок 63 – Эволюция камерного сердца позвоночных животных

В эту закономерность не включается большая часть пресмыкающихся, так как их сердце внешне является **трехкамерным** (как и у амфибий – два предсердия и один желудочек), но благодаря наличию **неполной перегородки в желудочке** (рисунок 64), при сокращении, когда эта перегородка прижимается к противоположной стенке, сердце функционально становится четырехкамерным [Гуртовой и др., 1992].

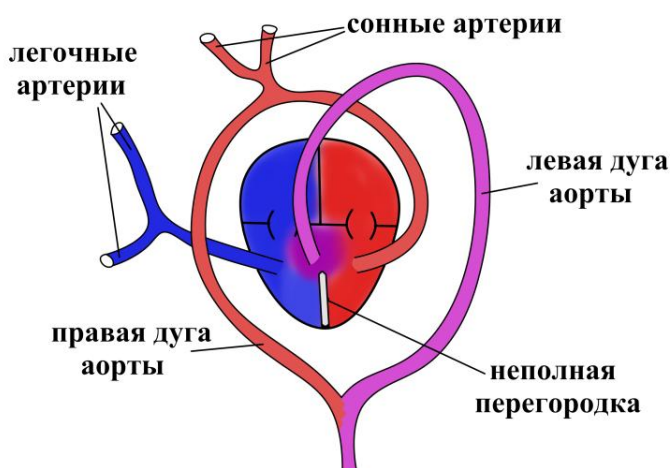


Рисунок 64 – Строение сердца и система артерий в кровеносной системе рептилий

Особенностью сердца амниот является наличие **двух клапанов** (рисунок 62), соединяющих желудочек, или каждый желудочек (у птиц и млекопитающих) с каждым предсердием (левым и правым), а у амфибий предсердия открывались в желудочек *одним общим отверстием* с одним клапаном.

Главным органом кроветворения является очень развитый **красный костный мозг**, который расположен, в основном, внутри *тазовых костей, ребер, костей черепа, длинных трубчатых костей* и пр. Эта ткань содержит в себе зачатки таких кровяных клеток, как эритроцитов, лейкоцитов разных видов, тромбоцитов и других клеток. Активное участие в кроветворении участвуют такие структуры как селезенка и

лимфатические железы, которые продуцируют лимфоциты (главные «защитные» клетки организма).

Сердце амниот отличается большими размерами: значительно увеличивается **объем мышечной ткани** сердца, что увеличивает общую массу сердца относительно массы тела (у рыб масса сердца составляет 0,2 % от массы тела, у амфибий – 0,46 %, у рептилий – 0,51%, у млекопитающих – 0,2-1,3%, а у птиц – 1-2 %, что связано с интенсификацией кровообращения для полета) [Наумов и др., Ч.2., 1979].

Функции транспортной системы

Функции транспортной системы остаются прежними (*транспортная, защитная, гомеостатическая* и пр.), но появляются и специфические функции. В частности, птицы и млекопитающие являются **теплокровными** животными благодаря высокой эффективности работы кровеносной системы.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации транспортной системы можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *разделение желудочка на две камеры с образованием четырехкамерного сердца;*
- *полное разделение кругов кровообращения (разведение венозного и артериального кровотоков);*
- *увеличение скорости кровотока и давления;*
- *увеличение относительной массы сердца;*
- *совершенствование капиллярной системы в почках, печени (воротные системы), в легких (улучшение газообмена) и кишечнике (увеличение поверхности всасывания);*
- *преобразование артериальных дуг с последующим уменьшением их числа;*
- *увеличение кислородной емкости крови;*
- *появление теплокровности.*

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы

первичноводных

Сравнивая транспортную систему анамний и амниот, и опираясь на сформулированные тенденции, можно выделить ряд фундаментальных ароморфозов, которые подняли наземных позвоночных вверх по эволюционной лестнице.

Ароморфозы и идиоадаптации. Во-первых, стоит отметить появление **перегородки**, разделяющей желудочек, с последующим формированием **четырёхкамерного сердца**. Разделение желудочка на две половины позволило **отделить** в сердце **артериальную кровь от венозной**. Как уже говорилось, у рептилий полная перегородка отсутствует, что способствует частичному *смешению крови*. Но благодаря даже неполной перегородке, которая при сокращении желудочка прижимается к противоположной его стенке, происходит дифференцировка крови. У рептилий (рисунок 64) от желудочка самостоятельно отходит **три больших сосуда** (у амфибий, в связи с наличием артериального конуса, система отходящих от желудочка сосудов сложнее) [Шмальгаузен, 1947]:

- **от правой половины** желудочка по **легочным артериям** к *легким* движется кровь более насыщенная углекислым газом;
- **от левой половины** начинается **правая дуга аорты**, которая несет кровь, насыщенную больше кислородом, к *органам и тканям* (от этой дуги отходят **сонные артерии**, которые снабжают *головной мозг*);
- **от средней части** желудочка отходит **левая дуга аорты**, которая несет смешанную кровь.

Из-за того, что левая и правая дуга **сливаются в одну спинную аорту**, органы и ткани получают смешанную кровь, но с преобладанием артериальной. Этот факт, хоть и является ароморфозом, является отличительной чертой рептилий от вышестоящих птиц и млекопитающих.

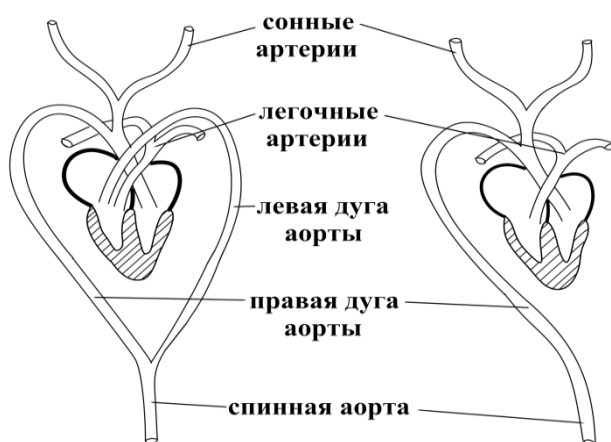


Рисунок 65 – Сравнение организации сердца и системы артерий крокодилов (слева) и птиц (справа)

В классе Рептилии, в плане организации транспортной системы, выделяется *отряд Крокодилы*. В отличие от других пресмыкающихся, в их сердце сформировалась **полная перегородка** (рисунок 65) между желудочками, но факт наличия в ней **отверстия** (Паницциево отверстие) и **слияние правой и левой дуг аорты** не позволяет разобщить два кровотока (венозный и артериальный). Но это

стало важным моментом в эволюции этих организмов.

Но как млекопитающие и птицы достигли разобщения кровотока? В плане разделения желудочка (образование четырехкамерного сердца) и преобразования дуг аорты, птицы и млекопитающие, как высшие позвоночные, вышли на новую ступень эволюции. У представителей этих классов сердце является как морфологически, так и функционально **четырёхкамерным**, т.е. между правым и левым желудочком располагается полная перегородка, а из дуг аорты **осталась только одна** (рисунок 66): у птиц – правая, у млекопитающих – левая. То, что осталось правая или левая дуга аорты, никакой функциональной нагрузки не несет. Это только говорит о том, что кровеносная система птиц и млекопитающих шла *параллельно от какого-то общего предка*, у которого было две дуги аорты (древняя рептилия или амфибия). Здесь самым важным является тот факт, что **осталась только одна дуга**, что вместе с разделением желудочков привело к *полному разобщению кругов кровообращения и, следовательно, разделению артериального и венозного кровотоков*. Правая половина сердца содержит только венозную кровь, левая – артериальную, т.е. к тканям и органам *смешанная кровь больше не поступает*.

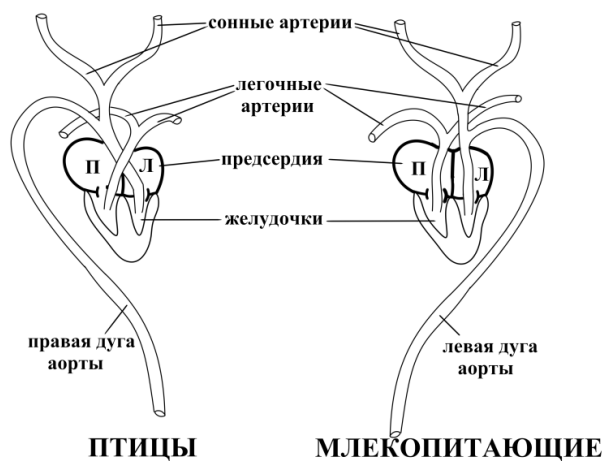


Рисунок 66 – Сравнение организации сердца и системы артерий птиц (слева) и млекопитающих (справа): редукция дуги аорты

Однако, теплокровность – это «дорогое» приспособление, так как она требует значительных затрат энергии. С этим справляется эффективная работа пищеварительной системы [Шмидт-Ниельсон, 1982].

Разделение кровотоков и снабжение тканей чисто артериальной кровью у птиц и млекопитающих привело к появлению **теплокровности** (гомойотермия). Это загадочное явление в эволюции позвоночных животных стало возможным только благодаря очень **высокому уровню метаболизма**, который поддерживается постоянным снабжением клеток организма большим количеством кислорода, что и обеспечивается особенностями организации кровеносной системы птиц и

Вообще, зачатки **теплокровности** начали появляться уже на эволюционном уровне *пресмыкающихся*, так как важную роль в условиях наземно-воздушной среды играла стабилизация **метаболизма** – уменьшение зависимости от температуры окружающей среды и появление элементов **терморегуляции**. В отличие от *амфибии* температура тела *пресмыкающихся* во время активности относительно постоянна и не сильно колеблется, чем температура окружающей среды. Для эффективной терморегуляции рептилии выработали свои *механизмы*. Во-первых, *приспособительный поведенческий* аспект: *пресмыкающиеся широко используют солнечное тепло для обогрева*, когда особи активны в поиске и выборе «мест комфорта» (прогретые камни, пни, стволы деревьев и пр.) Во-вторых, может осуществляться *химическая терморегуляция*: при охлаждении организма наличие сахара (**глюкоза** как источник энергии в организме) в крови позволяет, усиливая теплообразование, поддерживать относительно постоянную температуру тела в течение определенного промежутка времени [Ноздрачев, К.2., 1991].

У организмов с четырехкамерным сердцем существует одна **особенность кровотока**. У птиц и млекопитающих *левый и правый желудочек сокращается одновременно*, что оказывает влияние на **частоту сердечных сокращений** (пульса). Это означает, что объем крови, выходящий из сердца, **равномерно** распределяется между малым и большим кругами кровообращения (рисунок 62). Это приводит к равновесию в кровеносном русле и значительному увеличению скорости кровотока и, естественно, повышению **кровеняного давления**. Этот показатель в основном, определяется объемом перекачиваемой сердцем крови, и в ходе эволюции позвоночных животных увеличивается, что говорит о повышении эффективности работы кровеносной системы [Наумов и др., Ч.2., 1979].

В связи с особенностями строения и поведения (основа движения – полет), *птицы* обладают очень высокими значениями **кровеняного давления** и **частоты пульса**, что можно объяснить относительно большим размером сердца (1-2% от массы тела), так как это необходимо для поддержания метаболизма на высоком уровне. Для сравнения, значения этих показателей представлены в *таблице 3*. Большой объем сердца и частый пульс создают быструю циркуляцию крови по организму, что наряду с особенностями крови (высокая кислородная емкость, большое количество сахаров – глюкозы),

обеспечивает непрерывное и интенсивное насыщение всех органов и тканей кислородом и питательными веществами и удаление из них продуктов метаболизма.

Таблица 3

Показатели кровяного давления и частоты пульса у разных классов позвоночных животных

Класс позвоночных животных	Кровяное давление, мм рт. ст.	Частота пульса, уд. в мин.
Земноводные	40	30
Пресмыкающиеся	30-50	65
Птицы	120-200	200-1000
Млекопитающие	60-70	24-600

Значительно повышаются у наземных позвоночных и другие показатели крови (таблица 4) [Коржуев, 1964]: *кислородная емкость, количество и размеры эритроцитов (красных кровяных клеток), общий объем крови.*

Таблица 4

Изменение отдельных показателей крови в разных классах позвоночных животных

Класс позвоночных животных	Объем крови, % от массы тела	Количество эритроцитов, тыс. в 1 мм ³	Кислородная ёмкость, мл кислорода в 100 мл крови	Количество гемоглобина, в г на 1 кг массы тела
Земноводные	1,2-7	20-730	10-11	0,5-3,4
Пресмыкающиеся	4-8	260-1400	11,5-12	2,1-4,9
Птицы	6,5-15	2800-3500	18,5-19	4,6-17,8
Млекопитающие	5-16	5000-10000	19-20	4,9-21,1

Увеличение показателей, представленных в таблице, показывает повышение эффективности работы транспортной системы: *чем больше гемоглобина содержат эритроциты (и чем больше самих эритроцитов), тем больше кислорода они могут связать (кислородная емкость) и доставить клеткам организма, следовательно, тем больше энергии и других веществ может произвести эти клетки.*

Кислородная емкость крови – количество кислорода, которое может быть связано кровью (гемоглобином) при её полном насыщении

У млекопитающих, в отличие от других амниот, для повышения кислородной емкости крови (помимо увеличения общего объема крови и количества красных кровяных клеток) произошло преобразования самих эритроцитов. Чтобы увеличить

концентрацию гемоглобина, в эритроцитах **ядро** и основная масса прочих **органелл редуцируется** (рисунок 67), а сами клетки имеют **форму двояковогнутого диска**. Это позволяет увеличить общую площадь поверхности клеток без увеличения их размеров. Это значительно повышает эффективность переноса ими кислорода.

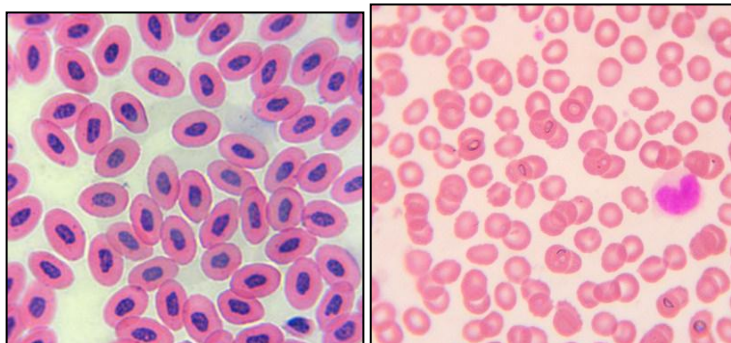


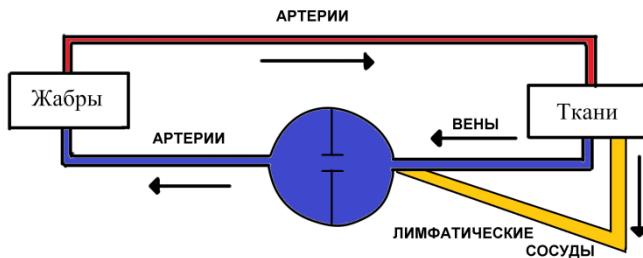
Рисунок 67 – Эритроциты птиц (слева) и млекопитающих (справа) под микроскопом (ядра окрашены в фиолетовый цвет)

Ценогенезы. Стоит отметить формирование и организацию системы кровообращения у зародыша амниот. Как и у всех позвоночных, почти все структуры кровеносной системы формируются из **мезодермы** (кровь, кровеносные сосуды, сердце и пр.). На ранних этапах развития зародыша главным органом кроветворения является **желточный мешок** [Афанасьев, 2012], где формируются первые кровяные клетки – эритроциты, которые участвуют в формировании крови зародыша (т.е. сначала кровяные клетки формируются вне зародыша), а потом эту функцию на себя берет **печень, селезенка** и прочие структуры.

Но в данном аспекте нас больше интересуют *млекопитающие* (**плацентарные** животные), при развитии зародыша (плода) которых формируется и долгое время функционирует **плацента** (данная структура будет подробно рассмотрена в разделе «Половая система»). Одной из составляющей плаценты является **пуповина** – трубка, благодаря которой зародыш связывается с телом матери. Эта трубка – это видоизмененный **аллантоис**. Как раз в пуповине формируются те кровеносные сосуды, которые и формируется эта связь: по ним осуществляется обмен между зародышем и телом матери газами, питательными веществами и метаболитами. Можно сказать, что пуповина (аллантоис) и плацента являются важными составляющими транспортной системы зародыша (плода), без которых его процессы жизнедеятельности осуществляться не смогут.

Транспортная система. Первичноводные позвоночные

Общие закономерности организации:



Морфо-физиологические изменения
в системе:

Ароморфозы

- двухкамерное сердце;
- противоточная система;
- воротные системы почек и печени;
- селезенка как кроветворный орган

Идиоадаптации

- легочный круг кровообращения у двоякодышащих рыб;
- капиллярные сети в дополнительных органах дыхания (кожа, плавательный пузырь)

Ценогенезы

- капиллярная сеть во внешних жабрах мальков хрящевых рыб

Основные функции:

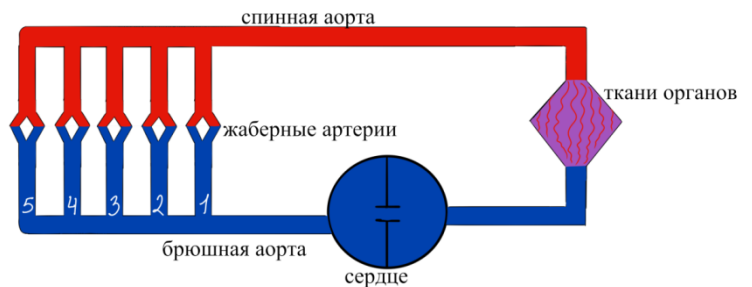
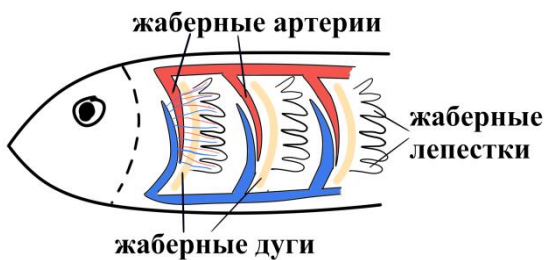
- транспортная (питательные вещества, газы, гормоны, метаболиты и пр.);
- перенос тепла;
- передача силы (ультрафильтрация, кровяное давление);
- свертывание крови;
- гомеостаз;
- защитная, барьерная (лимфоциты, лейкоциты; воротные системы)

Основные направления совершенствования системы:

- увеличение скорости кровотока;
- увеличение поверхности капиллярной сети в жаберном аппарате;
- совершенствование капиллярной системы в почках, печени – появление воротных систем;
- увеличение поверхности всасывания в кишечнике (развитие капиллярной сети)

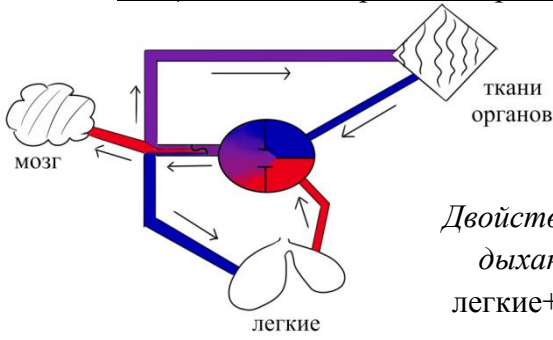
Гомология органа в аспекте онтогенеза:

- Формируется из **мезодермы**;
- В области глотки у всех хордовых закладываются **жаберные артерии**, с последующим преобразованием



Земноводные

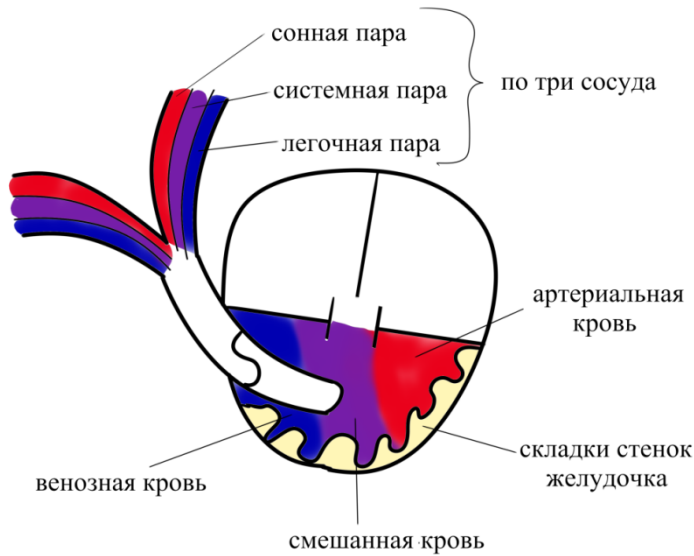
Общие закономерности организации:



Двойственное дыхание:
легкие+кожа

Основные направления совершенствования системы:

- увеличение скорости кровотока;
- увеличение массы сердца;
- разделение кровяного русла на малый и большой круги кровообращения;
- повышение показателей крови



Ароморфозы

- трехкамерное сердце;
- малый (легочный) круг кровообращения;
- красный костный мозг как

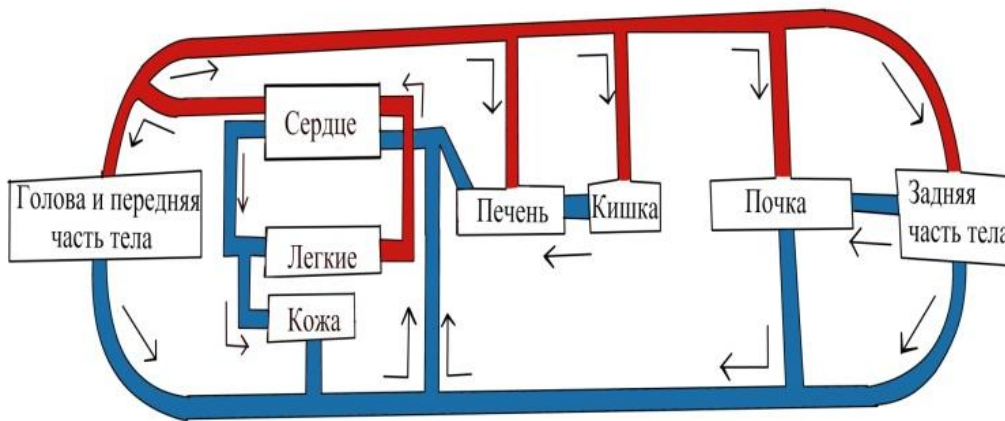
Идиоадаптации

- густая капиллярная сеть в коже

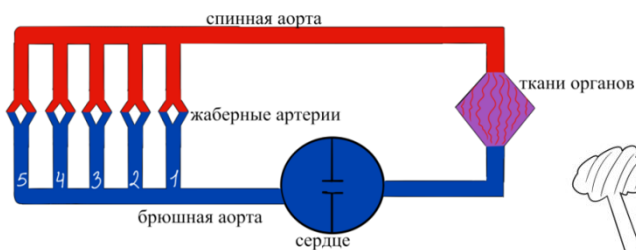
Ценогенезы

У головастика:

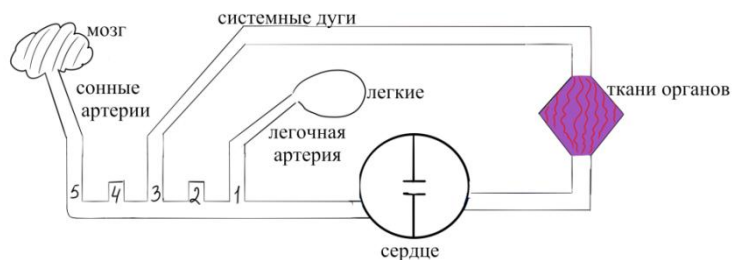
- двухкамерное сердце;
- капиллярная сеть в жабрах;
- наличие жаберных дуг



Жаберные дуги взрослой особи

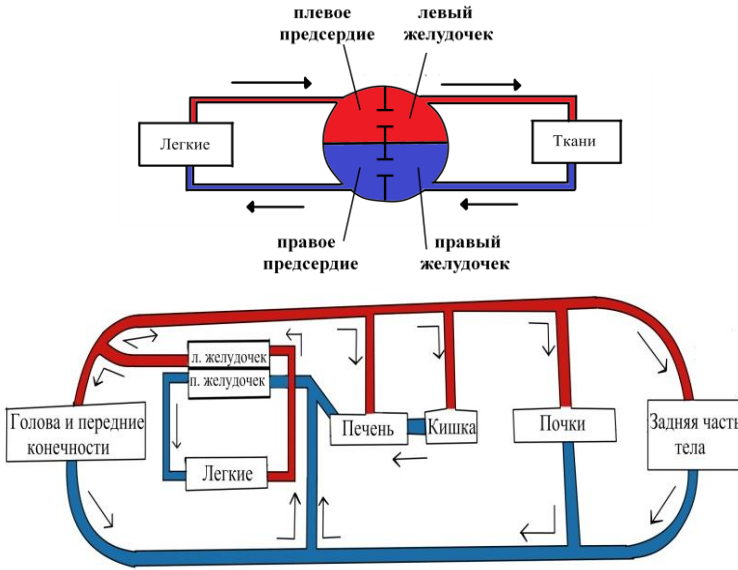


Жаберные дуги головастика



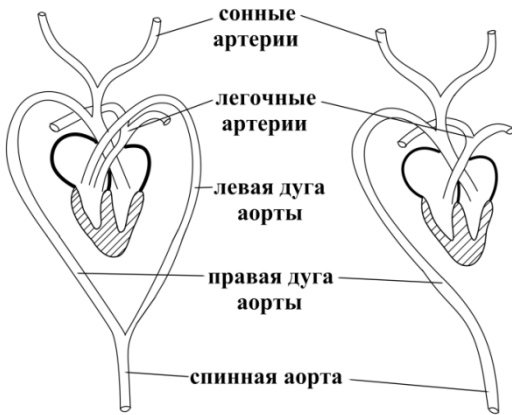
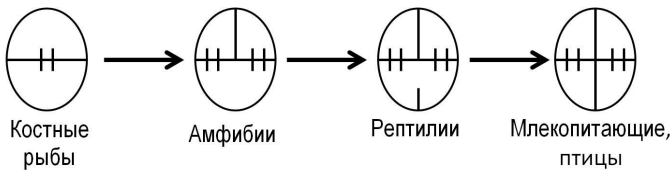
Наземные позвоночные

Общие закономерности организации:



Морфо-физиологические изменения в системе:

Разделение кровотока



Крокодил

Птицы

Увеличение артериального давления

Класс позвоночных животных	Кровяное давление, мм рт. ст.
Земноводные	40
Пресмыкающиеся	30-50
Птицы	120-200
Млекопитающие	60-70

Основные направления совершенствования системы:

- образование четырехкамерного сердца;
- полное разделение кругов кровообращения;
- увеличение скорости кровотока и давления;
- увеличение относительной массы сердца;
- совершенствование капиллярной системы в почках, печени, в легких и кишечнике;
- преобразование артериальных дуг;
- увеличение кислородной емкости крови
- появление теплокровности

Ароморфозы

- четырехкамерное сердце;
- два клапана в сердце;
- два самостоятельных круга кровообращения;
- редукция дуг аорты;
- теплокровность

Идиоадаптации

- противоточная система птиц;
- отсутствие ядра в эритроцитах млекопитающих;
- Панициево отверстие в сердце крокодилов

Ценогенезы

- закладка 6 пар жаберных артерий;
- желточный мешок как орган кроветворения зародыша

- В 4-камерном сердце количество крови через легкие = ткани
- Оба желудочка сокращаются одновременно

2.4. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции дыхательной системы хордовых животных

2.4.1. Первичноводные позвоночные *Anatnia*

Энергия как главный компонент жизнедеятельности организма.

Жизнедеятельность любого организма связана с энерготратами. Животные используют энергию химических соединений, которые они получают с пищей и удовлетворяют свои энергетические потребности путем окисления кислородом компонентов пищи (белки, жиры и углеводы). Процессы поглощения кислорода (O_2) из окружающей среды и выделения углекислого газа (CO_2), в ходе окислительно-восстановительных реакций, называют **дыханием**, причем этот термин может относиться как к **газообмену** всего организма, так и к химическим процессам, происходящим в клетках (клеточное дыхание). Газообмен идет по градиенту концентраций и обеспечивается простым физическим явлением – **диффузией**, т.е. движение растворенного в жидкости газа из объема с высокой его концентрацией в объем с низкой концентрацией.

Диффузия – процесс движения различных растворенных в жидкости веществ из области высокой их концентрации, в область низкой, согласно градиенту концентраций

На этом этапе могут возникнуть два вопроса:

1) *Почему из всего воздуха поглощается именно **кислород**, хотя азота в нем намного больше?*

2) *Зачем необходимо удалять **углекислый газ**?*

Отвечая на первый вопрос, стоит отметить тот факт, что кислород это очень сильный **окислитель**. Когда он взаимодействует с определенными веществами, в ходе этой химической реакции (называются окислительно-восстановительными) выделяется колоссальное количество тепла и **энергии**, которая запасается в форме молекул АТФ (универсальная энергетическая молекула, которая нужна для работы клеток как бензин для машин). Эти процессы можно сравнить с реакцией **горения**, ведь огонь (а это чистая энергия и тепло) может возникать и поддерживаться только в присутствии кислорода. В организме вся совокупность реакций по выработке и запасанию энергии можно назвать одним словом – **катаболизм** (энергетический обмен). Конечным продуктом этого комплекса химических реакций является **углекислый газ** [Ноздрачев, К.2., 1991].

Сейчас плавно переходим ко второму вопросу. Одна из задач дыхательной системы – удаление из организма **углекислого газа**. Это вещество в больших количествах выделяется в ходе метаболизма. Углекислый газ – это своего рода **яд**. Чтобы выяснить, в чем *опасность* этого газа, необходимо вспомнить **гемоглобин** – это белок, который содержится в эритроцитах, способный обратимо связываться с кислородом (*оксигемоглобин*), что и обеспечивает его транспорт к клеткам организма. Так вот, гемоглобин может связываться не только с кислородом, но и с углекислым газом, с которым он связывается даже лучше, и связь намного *прочнее* [Шмидт-Ниельсон, К.2., 1982]. Следовательно, если большая часть гемоглобина будет занята углекислым газом, то кислорода к клеткам будет поступать очень мало, что приведет к *кислородному голоданию*. Поэтому опасно дышать воздухом, в котором много углекислого, или (сходного с ним) **угарного газа** (СО).

Водная среда – колыбель жизни. Вода, как самая первая среда жизни, обладает специфичностью, что сказывается на водных животных и, в частности, их **дыхательной системе**.

Особенности водной среды [Баранов, 2012]:

- Во-первых, *низкая и непостоянная концентрация кислорода*. Средняя концентрация O_2 в воде составляет 10 мл на 1 литр в пресной воде и 8 мл на 1 л в морской (при температуре 0-4° С). Эти показатели могут снижаться с глубиной, повышением температуры и т.д. Поэтому, сравнивая **водную** среду с **наземно-воздушной** (концентрация O_2 210 мл на 1 л воздуха), можно сказать, что водные организмы обитают почти в условиях *гипоксии* (пониженное содержание кислорода в организме).
- Во-вторых, *высокое содержание углекислого газа*. Концентрация CO_2 в воде в 35 раз больше чем O_2 .
- В-третьих, *скорость диффузии* кислорода в воде в 10000 раз *ниже*, чем в воздухе при таком же парциальном давлении, что сказывается на особенностях строения дыхательной системы.

Одна среда – единое строение. Чем же представлена дыхательная система первичноводных животных? **Небольшое содержание** кислорода в воде способствовало формированию разнообразных органов дыхания – *кожа, лабиринтовый орган, плавательный пузырь* и др. Но основным является **жаберный аппарат** (жабры) –

специализированная жаберная система, пронизанная большим количеством капилляров, а также **кожа**. Кожа анемний снабжена густой **капиллярной сетью**, которая подходит очень близко к ее поверхности, что способствует **диффузии** газов. *У некоторых видов рыб (угорь, сом), особенно живущих в мутной и бедной кислородом воде, кожное дыхание бывает очень интенсивным (до 85% от всего поглощаемого кислорода).*

Общий принцип функционирования дыхательной системы заключается в создании **постоянного контакта крови с газовой средой** (вода с растворенными газами), т.е. осуществляется связь кровообращения в капиллярах органов дыхания с прокачиванием через эти органы воды (вентиляция). Ввиду активного кровообращения жабры имеют ярко-розовый цвет

Для эффективного поглощения или удаления газов из организма в ходе эволюции сформировались уникальные для позвоночных **механизмы дыхания**, которые складываются из нескольких простых этапов. Механизм дыхания является единым для всех позвоночных, но в некоторых аспектах может различаться в связи с особенностями среды обитания.

Этапы газотранспортной системы (рисунок 67):

- **вентиляция** - животные набирают воду в ротовую полость, откуда она доставляется к жабрам;
- **диффузия газов** через дыхательную поверхность (газообмен) в просвет кровеносных сосудов;
- **циркуляция 1 (Ц1)** – транспортировка кислорода кровью (гемоглобином) к клеткам организма;
- последующая **диффузия** кислорода из капилляра в клетку, а углекислого газа – из клетки в капилляры;
- **циркуляция 2 (Ц2)** – транспортировка углекислого газа от клеток организма к дыхательной поверхности;
- **диффузия газов** через дыхательную поверхность – удаление углекислого газа.

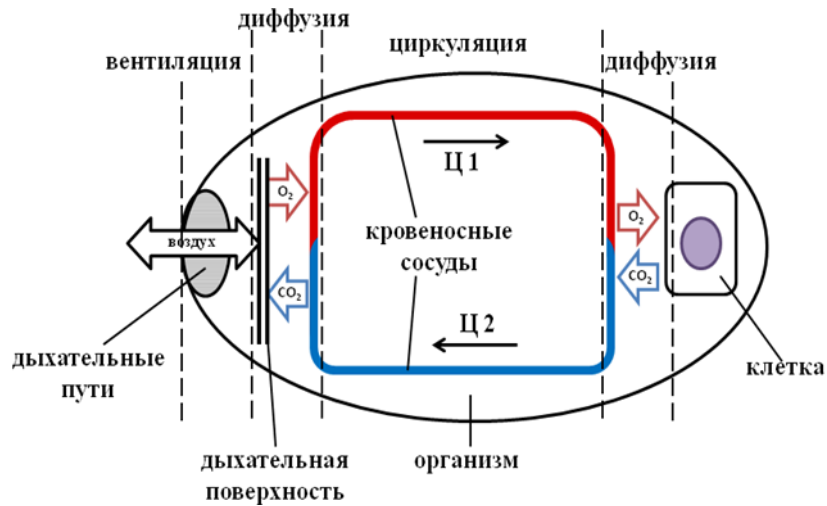


Рисунок 67 – Этапы газотранспортной системы

В общих чертах, вся эта совокупность физических и физиологических процессов является **общей закономерностью газотранспортной системы** позвоночных животных.

Для эффективного и максимального (до 80 %) извлечения кислорода из воды реализуется **принцип противоточной системы** (рисунок 68). *Кровь в жаберных капиллярах течет навстречу воде, омывающей жаберные листки, чему способствует перемещение рыбы в пространстве.*

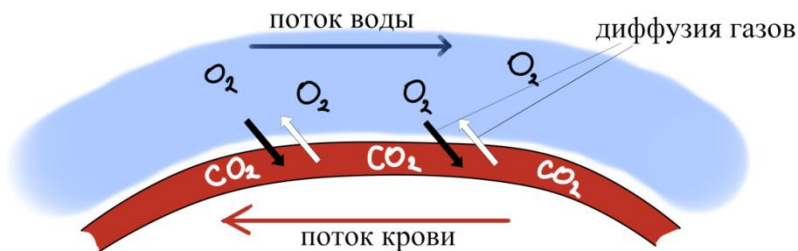


Рисунок 68 – Принцип работы противоточной системы в жаберном аппарате

Функции дыхательной системы

Дыхательная система выполняет очень важные для организма **функции**:

- *газообмен и водно-солевой обмен*: из воды через жабры в кровь попадает кислород, а выделяются углекислый газ, аммиак и мочевины.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации дыхательной системы можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *увеличение площади дыхательной поверхности*;

- *совершенствование механизмов дыхания.*

Морфофизиологические изменения в организации дыхательной системы
первичноводных

Все совершенствование дыхательной системы направлено на **поддержание метаболизма** на высоком уровне, что возможно благодаря увеличенному поступлению кислорода в клетки организма. Осуществляется это за счет увеличения контактов крови с газовой средой, т.е. **разрастания капиллярной сети дыхательной поверхности**. Данные прогрессивные изменения хорошо просматриваются в ряду Anamnia: ланцетник – минога – хрящевые рыбы – костные рыбы – земноводные (рисунок 69).

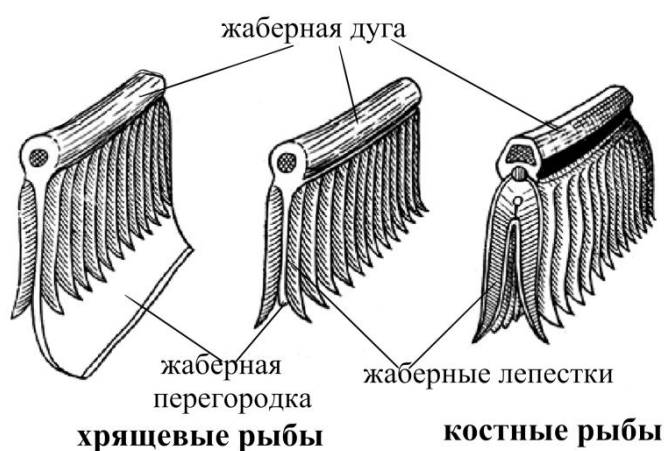


Рисунок 69 – Увеличение дыхательной поверхности у представителей надкласса Рыбы за счет редукции жаберной перегородки

Ароморфозы. Если говорить об ароморфозах, то стоит отметить формирование **жабр** как специфического органа дыхания водных животных, а также появление **противоточной системы** в жаберном аппарате, которая дала возможность водным организмам существовать в условиях недостатка кислорода.

Стоит отметить и частные приспособления водных животных – идиоадаптации и ценогенезы.

Ценогенезы. Одним из ценогенезов является формирование **наружных жабр**. Имеются они только в зародышевом состоянии в виде ветвистых придатков жаберных лепестков, выходящих из жаберных щелей. В виде жаберных нитей наружные жабры имеются у *акул*, по вылуплении из яйца они исчезают. На рисунке 70 наружные жабры у эмбриона акул обведены красным цветом. Служат они, вероятно, не только для дыхания, но и для поглощения питательного материала из белковой жидкости внутри яйца. Настоящие наружные жабры имеются у *двоякодышащих рыб* (на личиночной

стадии), но развиваются они отдельно от внутренних жабр (закладываются раньше) и имеют эктодермальное происхождение [Гилберт, 1993].

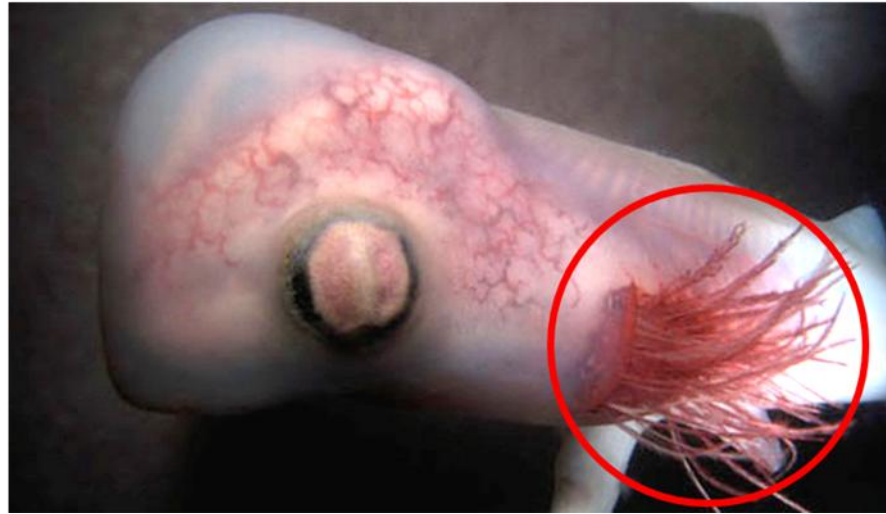


Рисунок 70 – Эмбрион акулы с наружными жабрами

Идиоадаптации. Стоит отметить процесс **вентиляции** органов дыхания. Этот процесс является *уникальным* для каждого класса позвоночных. Даже у хрящевых и костных рыб механизм вентиляции различается. Вентиляция у хрящевых рыб достаточно проста. Здесь действует одно правило: если хрящевая рыба (например, акула) остановится, то она «задохнется». *Почему же это так?* Вентиляция у любых организмов осуществляется за счет **разницы давления** – вещество (газ или жидкость) всегда движется из области **высокого** давления в область **низкого**. **Вдох** осуществляется в тот момент, когда давление внутри ротовой (жаберной) полости ниже, чем во внешней среде.

У **хрящевых рыб** нет специальных приспособлений для создания таких условий, поэтому они постоянно находятся *в движении с открытым ртом*, тем самым прогоняя воду через ротовую полость и жаберные щели.

У **костных рыб** этот механизм сложнее. В вентиляции принимают совместное участие **ротовая полость и жаберные крышки**.

Жаберные крышки – плоские костные образования, снаружи прикрывающие жаберные щели

Образование у костных рыб жаберных крышек и специализированной мускулатуры повысило эффективность вентиляции жабр. Она происходит следующим образом (рисунок 71) [Шмидт-Ниельсон, К.1., 1982]:

- при вдохе открывается ротовое отверстие, жаберные дуги отходят в стороны, жаберные крышки наружным давлением воды плотно **прижимаются** к голове и **закрывают** жаберные щели;
- в ротоглоточной полости создается **пониженное** давление; из-за разницы в давлении вода **всасывается** в **жаберную полость**, омывая жаберные лепестки;
- при выдохе ротовое отверстие рыбы **закрывается**, давление в жаберной полости **увеличивается**, жаберные щели **открываются**, и вода выходит наружу.

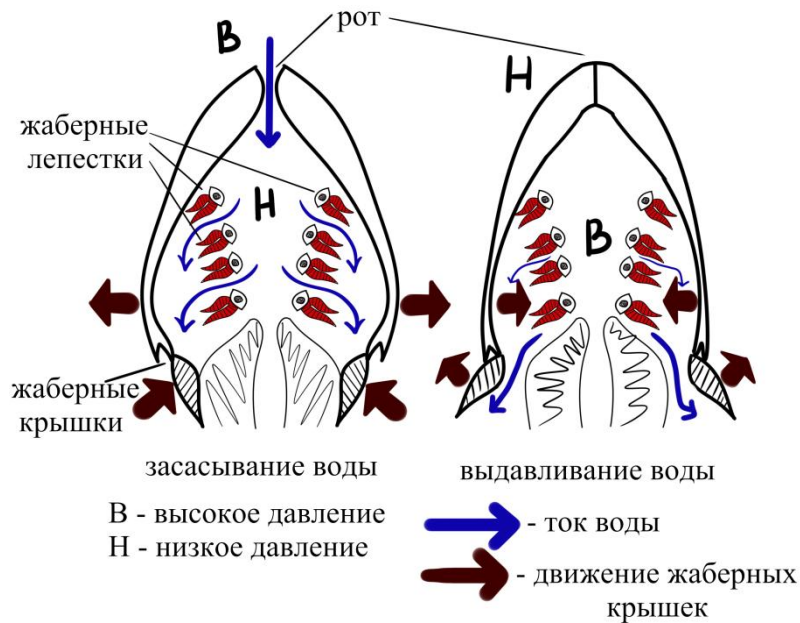


Рисунок 71 – Процесс вентиляции у костных рыб

Водная масса движется только *в одном направлении*. В отличие от не имеющих жаберные крышки хрящевых рыб данная особенность позволяет костным рыбам дышать, стоя на одном месте.

Помимо **жабр** рыбы имеют и **дополнительные органы дыхания**, помогающие им переносить неблагоприятные кислородные условия [Ромер и др., Т.2., 1992]:

- **плавательный пузырь** – заполненный газом вырост передней части кишки; развивается у костных рыб, особенно у двоякодышащих; оказавшись вне воды, рыба может начать поглощать кислород из плавательного пузыря, так как он опутан густой сетью капилляров; вообще, по особенностям организации плавательного пузыря (ПП) всех рыб можно разделить на две группы (рисунок 72).

- **лабиринтовые системы** – у некоторых рыб есть лабиринт — расширенный карманообразный отдел жаберной полости, стенки которого пронизаны плотной сетью капилляров, в которых и происходит газообмен. *Лабиринтовые рыбы* дышат кислородом атмосферы, заглатывая его с поверхности воды, и могут обходиться без воды в течение нескольких дней;

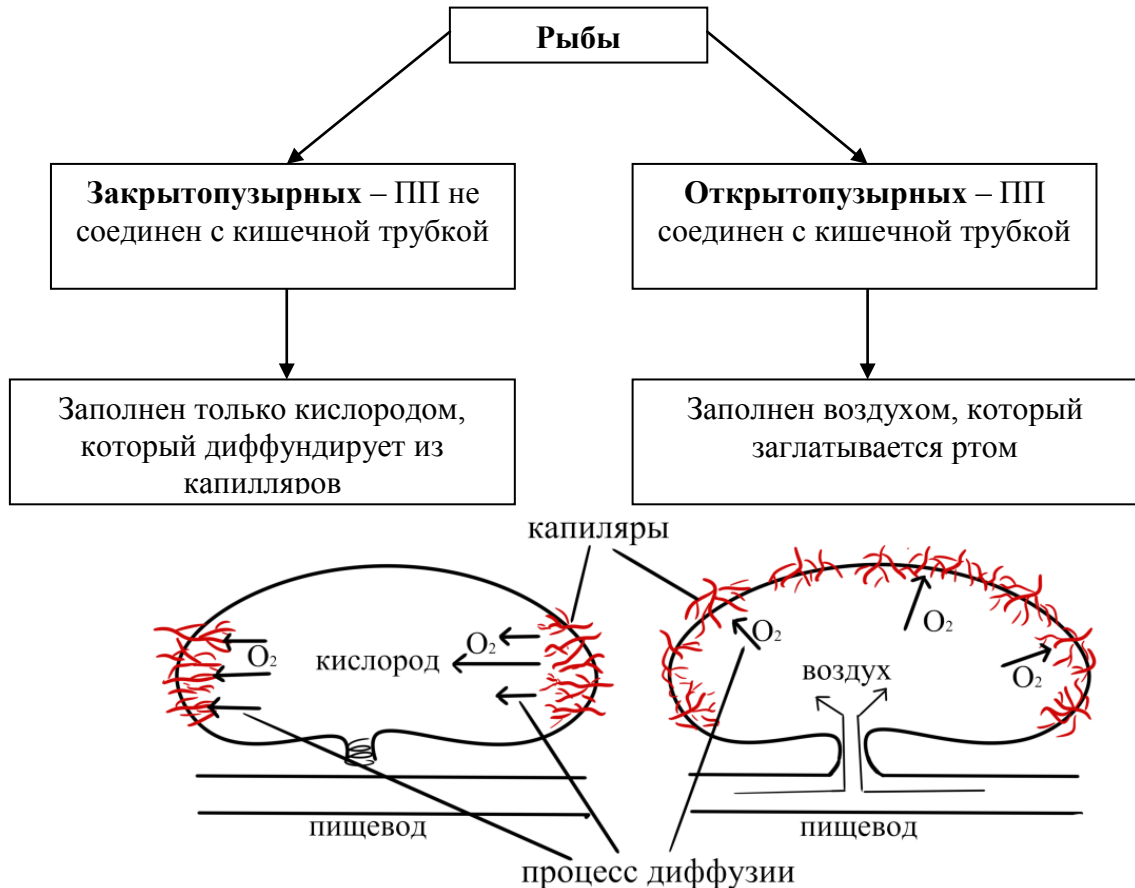
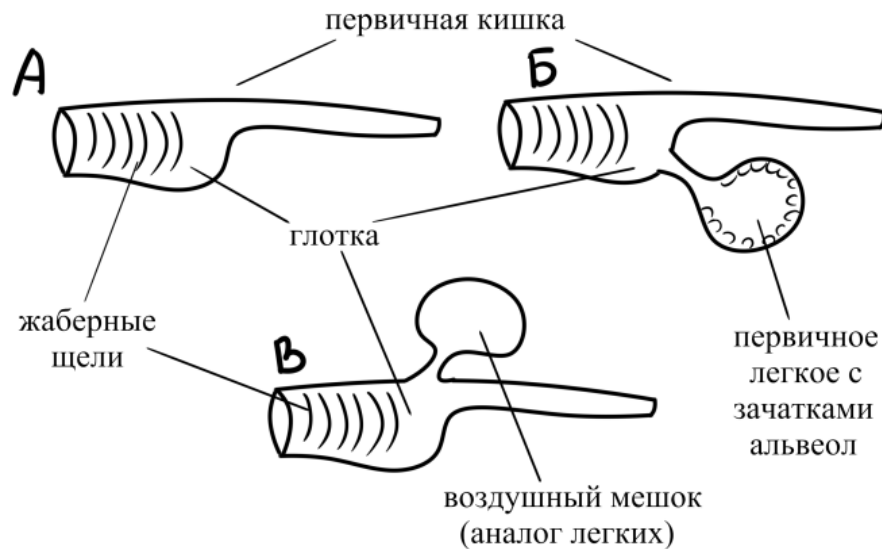


Рисунок 72 – Классификация рыб по особенностям плавательного пузыря. Газообмен в плавательном пузыре

- **кишечник** – воздух, заглоченный ротовой полостью, пропускается через кишечник, откуда всасывается в кровь (сомики, пескари); в газообмен осуществляется только определенным участком кишки.

Рыбы как покорители наземной среды. Среди рыб особенно выделяется группа **двоякодышащих**. Они отличаются тем, что наравне с жабрами и кожей как орган дыхания у них функционируют **парные «легкие»**. Их не стоит путать с легкими земноводных: хоть они и выполняют функцию газообмена, по своему происхождению это видоизмененные **плавательные пузыри** (рисунок 73), оплетенные густой **капиллярной сетью**, которые расположены со *спинной стороны* кишечной трубки. Стенки «легких» имеют *ячеистое строение*, что увеличивает дыхательную поверхность.

Данное приспособление позволило двоякодышащим дышать *атмосферным кислородом* (в моменты низкого содержания кислорода в воде или пересыхания водоемов), но если посмотреть на современных представителей и их очень низкую численность, то можно сказать, что эти «легкие» стали тупиком в развитии данных организмов.



А - большинство Anamniota; **Б** - кистеперые рыбы;
В - двоякодышащие рыбы

Рисунок 73 – Двойственность дыхания представителей группы Anamniota.
Происхождение легких

В этом плане больших успехов добились **кистеперые рыбы**, которые считаются **предками земноводных**, хотя их современная численность также крайне мала. У них наблюдается **двойственность** органов дыхания (есть жабры и легкие), но «легкие» расположены на *брюшной стороне* глотки, а их стенки оснащены **зачатками альвеол**. Роль «легких» возрастает, так как, благодаря мощным плавникам, древние кистеперые могли эффективнее передвигаться по твердому субстрату из одного водоема в другой, что предопределило дыхание преимущественно *атмосферным кислородом*. Это новообразование можно по праву считать важным ароморфозом.

Дыхательная система в онтогенезе позвоночных животных

Во многих группах животного царства органы дыхания тесно связаны с **кишечной трубкой** и представляют своеобразно измененные части или ее производные. Так у позвоночных органы дыхания представляют видоизмененный передний отдел (**выпячивание**) кишечной трубки - **глотки**. Значит органы дыхания (внутренние жабры рыб, плавательный пузырь и легкие) всех позвоночных являются производными **энтодермы** [Шмальгаузен, 1964].

2.4.2. Земноводные *Amphibia*

Амфибии как первые жители суши. Успешная эволюционная адаптация к воздушному дыханию и **наземной** жизни осуществилась у наземных позвоночных (*Amniota*) и частично у амфибий.

В чем же разница водной и наземно-воздушной сред обитания? Атмосфера обеспечивает **высокую и постоянную концентрацию кислорода**, доступного для использования почти везде. Легкая доступность кислорода делает возможными высокую интенсивность обмена веществ и высокий уровень общей организации, как структурной, так и физиологической.

Особенности наземно-воздушной среды обитания. Давайте сравним две кардинально разные среды жизни – **водную** и **наземно-воздушную** [Баранов, 2012]:

- во-первых, **концентрация кислорода** в последней постоянна и высокая: в одном литре воздуха содержится 210 мл O_2 , что в 20 раз превышает водные показатели
- во-вторых, **скорость диффузии** в воздушной среде в 10000 раз выше, чем в водной, поэтому усвоение кислорода не требует дополнительных приспособлений;
- в-третьих, **плотность воздуха** более чем в 700 раз ниже, чем воды, поэтому его вентиляция через органы дыхания требует соответственно меньших энергозатрат.

У земноводных, как у первых позвоночных, вышедших в воздушную среду из водной, в качестве органов дыхания появляются настоящие **легкие**. При этом большинство видов во взрослом состоянии утрачивает **жабры** (у некоторых хвостатых амфибий они остаются). Однако легкие амфибий развиты еще **слабо**: *газообменная поверхность невелика* (легкие представлены просто гладкими «мешками»), *потоки венозной и артериальной крови в системе циркуляции разведены не полностью* (кровь смешанная). Поэтому амфибии сохранили одну черту гидробионтов: часть поглощаемого O_2 и большая часть выделяемого CO_2 диффундирует не через легкие, а через **увлажненную** кожу [Наумов и др., Ч.2., 1979].

Почему же легкие располагаются внутри организма, а не снаружи как жабры? Дыхательная поверхность – это активный обменник не только газов, но и воды, т.е. через эту поверхность удаляется лишняя **влага** из организма. В водной среде это не имеет значения, зато в наземно-воздушной среде играет огромную роль. Следовательно, наружный воздух не должен иметь к дыхательной поверхности свободного доступа.

Именно поэтому дыхательные поверхности располагаются в специализированных органах – легких, и это сильно *ограничивает доступ воздуха*. Обновление воздуха в такой полости очень точно контролируется и регулируется и не бывает более интенсивным, чем это диктуется потребностью в кислороде [Ноздрачев, К.2., 1991].

Давайте посмотрим, что представляют собой легкие. Легкие земноводных представляют пару продолговатых **тонкостенных мешков**. Их стенки пронизаны густой сетью **капилляров**. Открываются легкие в гортанно-трахейную камеру, ограниченную гортанными хрящами и открывающуюся щелью в ротовую полость; щель открывается и закрывается под действием мускулатуры гортани.

Этапы работы газотранспортной системы у амфибий схожи с таковыми у водных животных, но отличается **процесс вентиляции** органов дыхания.

Для вентиляции дыхательной системы земноводные используют не ротовое отверстие, как рыбы, а короткие **носовые ходы**, открывающиеся наружными ноздрями во внешнюю среду, и внутренними ноздрями, или **хоанами**, — в передней части крыши ротовой полости – функционирует **нагнетательный тип дыхания**.

Рассмотрим **этапы вентиляции** (рисунок 74) [Шмидт-Ниельсон, К.2., 1982]:

- **А** – вдох происходит при *опускании* дна рта, что ведет за собой *понижение давления* (на рисунке обозначено буквой Н) в ротовой полости;
- из-за разницы давления воздух *засасывается* через ноздри и попадает в *ротоглоточную* полость;
- **Б** – ноздри *закрываются*, дно рта *поднимается* и «проталкивает» воздух в легкие.

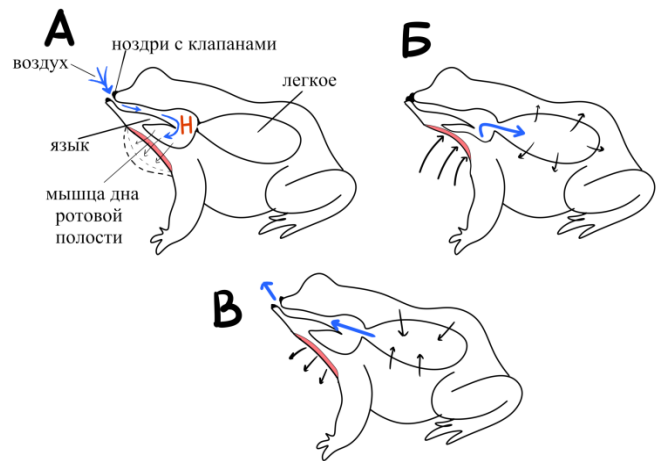


Рисунок 74 – Дыхательный цикл лягушки (нагнетательный тип дыхания):

А, Б – вдох; В - выдох

Для осуществления **выдоха (В)** дно рта снова *опускается*, ноздри *открываются*, и воздух *выходит* из легких. У земноводных нет диафрагмы, межреберных мышц, как у млекопитающих, поэтому ведущую роль в засасывании и выбрасывании воздуха из легких играет **дно глотки** (мышца на *рисунке* обозначена розовым цветом).

В отличие от рыб, у которых водные массы двигаются в *одном* направлении, у земноводных формируется **двунаправленность** – привычные нам **вдох** и **выдох**.

Функции дыхательной системы

Основной **функцией** дыхательной системы у амфибий также остается **газообмен** – поглощение кислорода из газовой среды и выделение углекислого газа, но появляется и второстепенная (косвенная) функция.

На стенках гортанно-трахейной камеры расположены **голосовые связки**, вибрация которых под током воздуха обеспечивает производство видоспецифических криков (кваканье). Следовательно, начиная с земноводных, дыхательная система начинает реализовывать функцию **звукообразования**.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации дыхательной системы можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *смена органов дыхания (с жабр на легкие);*
- *увеличение площади дыхательной поверхности;*
- *совершенствование механизмов дыхания;*
- *появление дыхательных путей;*
- *разделение воздухоносных и респираторных отделов легких;*
- *повышение уровня метаболизма.*

Морфофизиологические изменения в организации дыхательной системы

первичноводных

В процессе прогрессивной эволюции дыхательная система прошла через ряд ароморфозов и идиоадаптаций. Именно эти перестройки подняли животных на более высокую ступень жизнедеятельности и обмена веществ.

Ароморфозы. Главным ароморфозом является смена органов дыхания – **с жабр на легкие**, которая полностью прошла у *бесхвостых* земноводных. У определенных *хвостатых* амфибий еще остаются жабры, но у некоторых не просто остаются, но наравне с **кожей** являются единственными органами дыхания (например, безлегочная саламандра, дальневосточный тритон).

Легкие, как специализированный орган дыхания, за счет большего контакта с кровеносной системой (т.е. *увеличение дыхательной поверхности*) повышает эффективность газообмена.

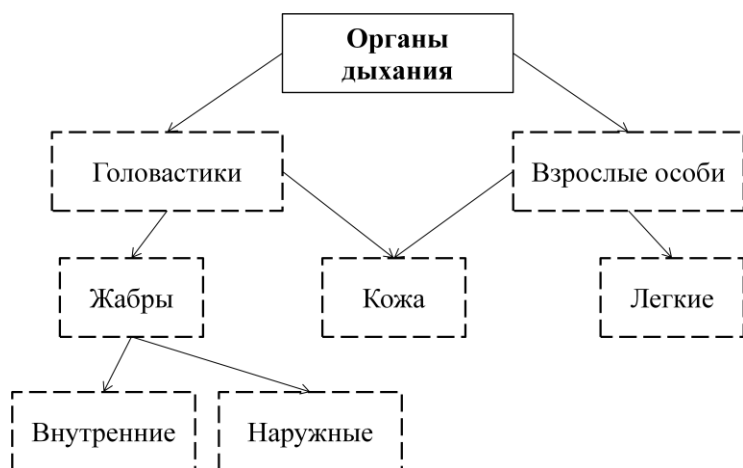


Рисунок 75 – Органы дыхания земноводных

Характерная особенность земноводных - **множественность** органов дыхания (рисунок 75). В поглощении кислорода и выделении углекислого газа участвуют: у *личинок* - **кожа**, наружные (рисунок 76) и внутренние **жабры** (примеры ценогенезов, которые были описаны в разделе *Anamnia*); у взрослых - **легкие, кожа и слизистая оболочка** ротоглоточной полости. У разных видов земноводных через кожу поступает 15-55%, через легкие - 35-75% и через слизистую ротоглоточной полости - 10-15% потребляемого кислорода [Лукин, 1989].



Рисунок 76 – Аксолотль (личинка хвостатых земноводных) с наружными жабрами

Идиоадаптации. Примером идиоадаптации может служить особенное строение **кожи** земноводных. Кожа амфибий **гладкая**: на ней нет чешуи или других плотных образований, поэтому через нее легко проникают газы. Кроме того кожа постоянно **увлажнена** (для диффузии газов необходима вода). Второй особенностью кожи является близкое расположение **капилляров** к поверхности кожи (отделяются несколькими слоями клеток эпителия) – подобное расположение они имеют в легких.

В ряду представителей класса Земноводные структура легких различается. Хотя они представлены почти гладкими мешками, в зависимости от среды обитания легкие преобразуются и усложняются.

Если говорить о *хвостатых земноводных* (например, тритон), то их легкие имеют наиболее *упрощенное строение*, так как эти животные обитают, в основном, в *водной*

среде, в которой большая часть кислорода диффундирует через кожу. Обращая внимание на *бесхвостых амфибий*, то их легкие имеют более сложное *ячеистое строение*, так как они обитают примерно одинаково как в *водной*, так и *воздушной* (но самое главное во **влажной** среде), а доля кожи в газообмене снижается. *Жабы* – это амфибии, которые отличаются от собратьев *сухой кожей*, что позволяет данным видам расселяться далеко от водоемов (но икринки все равно развиваются только в воде). Так как кожа сухая, следовательно, процесс *диффузии через нее идти не может*, поэтому весь кислород попадает в организм через *легкие*. [Шмидт-Ниельсон, К.2., 1982] Значит, они должны иметь сложную структуру, чтобы полностью удовлетворить потребности организма в кислороде. Что мы и можем наблюдать (рисунок 77).

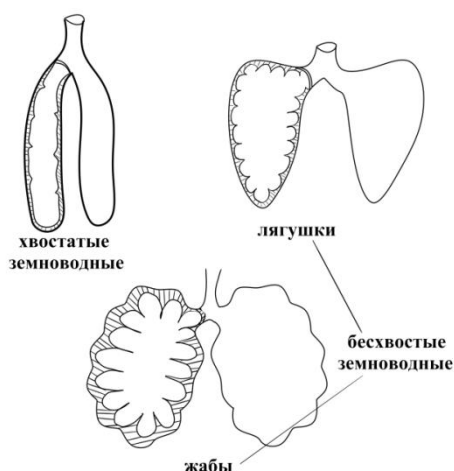


Рисунок 77 – Схема строения легких у земноводных

Ценогенезы. Смена органов дыхания после **метаморфоза** (превращение из головастика во взрослую особь) говорит нам о том, что жабры и легкие имеют одно *энтодермальное* происхождение. Все эти органы являются производными *глотки*. Такая постепенная смена органов дыхания (наружные жабры – внутренние жабры – легкие) компенсирует быстрое развитие головастика в икринке и малое содержание желтка в ней.

В связи с появлением легких, выделением второго (легочного) круга кровообращения и разделением предсердия на две камеры привело в ходе эволюции к сильному видоизменению **жаберных артерий** (рисунок 12). Процесс перехода от жаберных артерий (от жаберного аппарата) к дугам аорты и прочим артериям хорошо прослеживается в онтогенезе земноводных, сравнивая строение головастиков и взрослых особей. Как уже говорилось, у головастиков одним из органов дыхания являются **жабры**, которым соответствуют **5 пар** жаберных артерий.

Изменение этих артерий наглядно показано на рисунке [Гуртовой, 1992]:

- после метаморфоза **2 и 4 пары** артерий **редуцируются**;
- **5 пара** преобразуется в **сонные артерии**, снабжающие кровью мозг;
- **3 пара** формируют системные **дуги аорты**;

- **1 пара** превращаются в **кожно-легочные артерии**, тем самым образуя легочный (малый) круг кровообращения.

Из написанного выше видно, что смена органов дыхания приводит к перестройке не только дыхательной, но и транспортной системы. Именно эти преобразования позволили амфибиям выйти на сушу, и в свою эпоху стать «правителями» суши.

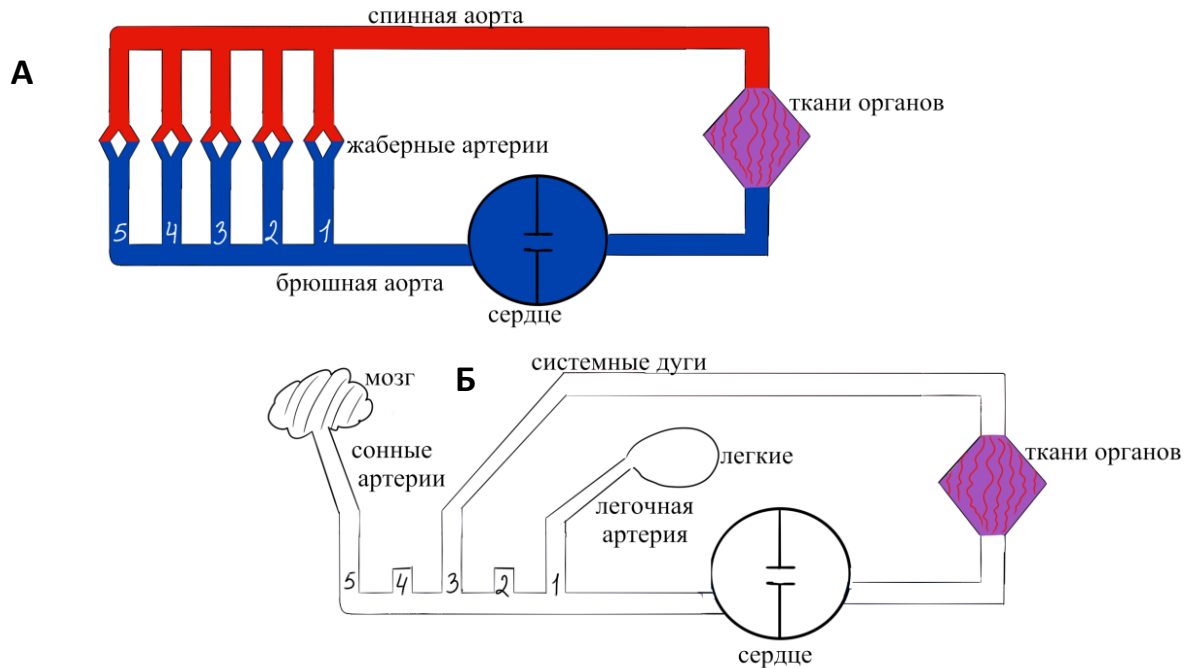


Рисунок 78 – Преобразование жаберных артерий у головастиков земноводных после метаморфоза: А – головастик; Б – взрослая особь

2.4.3. Наземные позвоночные Amniota

Освоив сушу полностью и став независимыми от *воды*, как одного из главных условий водного и кожного дыхания, **истинно наземные** позвоночные поднялись на *новую ступень эволюции*, что ознаменовалось усовершенствованием дыхательной системы.

Органом дыхания у наземных позвоночных, как и у амфибий, являются **парные легкие**. Путь, который проходит вдыхаемый и выдыхаемый воздух идентичен: *парные ноздри – носовая полость – хоаны (отверстие, соединяющее носовую полость с глоткой) – ротоглотка – гортанная щель – гортань – трахея – два бронха – лёгкие*.

Функции дыхательной системы

Говоря о **функциях** дыхательной системы, стоит добавить к общему перечню (**газообмен, звукообразование**) функцию **терморегуляции**. Органы дыхания

млекопитающих и *птиц* обеспечивают такую интенсивность газообмена, которая достаточна для достижения высокого уровня метаболизма, позволяющего возникновение **теплокровности**. Это также стало возможно благодаря полному разделению двух кругов кровообращения.

Направления прогрессивной эволюции

Принципы дыхания (вентиляционный тип), этапы остались такими же, но продолжили совершенствоваться механизмы дыхания. Поэтому в прогрессивной эволюции дыхательной системы наземных позвоночных животных выделяются следующие основные **тенденции** (созвучны с таковыми у амфибий):

- *увеличение площади дыхательной поверхности;*
- *совершенствование механизмов дыхания (развитие всасывающего дыхательного насоса грудной клетки);*
- *удлинение и дифференцировка дыхательных путей (ротоглотка, гортань, трахеи, бронхи);*
- *разделение воздухоносных (дыхательные пути) и респираторных (дыхательная поверхность) отделов легких;*
- *повышение уровня метаболизма.*

Морфофизиологические изменения в организации дыхательной системы первичноводных

Ароморфозы. У рептилий, птиц и млекопитающих — механизмом дыхания стали **циклические** (повторяющиеся) **изменения объема** (расширение и сжатие) *грудной* части туловища, где расположены легкие. Появился так называемый **дыхательный цикл**, состоящий из *вдоха* и *выдоха*. Этот способ вентиляции, обеспечивающий изменения объема самих легких и по принципу действия соответствующий **всасывающему насосу**, гораздо эффективнее, чем *нагнетательный насос* подъязычного аппарата амфибий.

Следовательно, стоит отметить, что общим для амниот явилось формирование **грудной клетки** (ароморфоз) – скелетного комплекса, включающего грудные позвонки, ребра и грудину. Сокращение разных групп мышц изменяет положение грудины и ребер, сжимая и расправляя грудную клетку.

Дыхательный цикл работает на основе закона **градиента давления**, при котором воздух движется из области *высокого* давления в область *низкого*, с целью

выравнивания давления. Когда грудная клетка **расширяется**, давление внутри нее, а, следовательно, и в легких становится *ниже*, чем в окружающей среде, поэтому воздух начинает как бы **засасывать** внутрь. Так осуществляется вдох. При выдохе, межреберные мышцы **сжимают** грудную клетку и, соответственно, легкие. Воздух **вытесняется**, так как давление внутри грудной клетки сильно **возрастает**.

Рассматривая циклы дыхания, стоит отметить класс **млекопитающих**. Для осуществления вдоха и выдоха у них, помимо грудной клетки и соответствующих ей мышц, сформировался дополнительный механизм – **диафрагма** (рисунок 79) – непарная мышца, которая отделяет грудную полость от брюшной. Работает она по принципу **поршня**. В расслабленном состоянии она имеет форму *купола*, сжимая легкие снизу, и выталкивает воздух – выдох. Во время вдоха диафрагма *напрягается*, опуская свой купол, тем самым *увеличивая* объем грудной полости и легких.

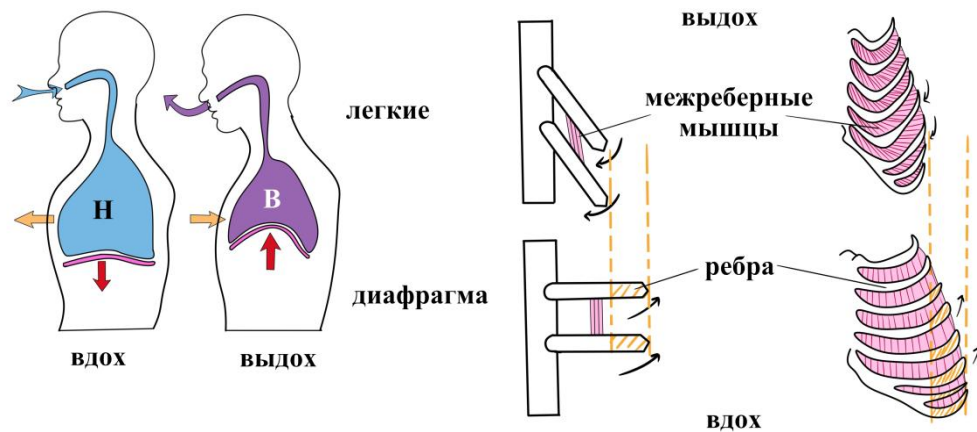


Рисунок 79 – Дыхательный цикл млекопитающих: слева – движение диафрагмы при вдохе и выдохе, справа – движение ребер и межреберных мышц (Н – область низкого давления, В – высокого давления)

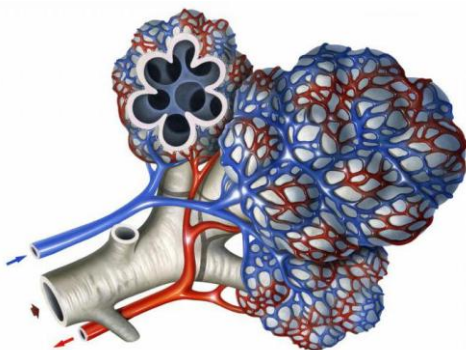


Рисунок 80 – Альвеолы, опутанные сетью капилляров

В ряду легочных животных (амфибии – рептилии – птицы, млекопитающие) хорошо просматривается тенденция **увеличения площади дыхательной поверхности** в легких. Она достигается путем усложнения **складчатой** структуры внутренней поверхности легких. В строении лёгких наземных позвоночных животных (включая амфибий) можно наблюдать все переходы от *мешковидных гладкостенных лёгких* к лёгким, стенки которых

имеют сложное *ячеистое и губчатое строение* благодаря наличию в лёгких многочисленных перегородок и выростов [Ромер и др., Т.2., 1992]. Это похоже на увеличение поверхности мозга, за счет появления складок и извилин в коре больших полушарий высших позвоночных (млекопитающих). Чем больше будет дыхательная поверхность, тем больше будет капилляров; чем больше капилляров будут взаимодействовать с воздухом внутри легких, тем больше кислорода кровь сможет поглотить.

Можно ли считать дыхательную систему млекопитающих самой совершенной? Легкие **млекопитающих** имеют совсем другую структуру. В ходе эмбрионального развития бронхи млекопитающих ветвятся, образуя сложное **бронхолёгочное «дерево»**, а у других амниот (кроме птиц) бронх в каждом легком только один неветвящийся. Самые тонкие из бронхов называются **бронхиолы**. На концах бронхиол находятся тонкостенные пузырьки – **альвеолы**, которые густо оплетены **капиллярами** (рисунок 80). Каждая альвеола представляет собой как бы миниатюрное мешковидное легкое земноводных (рисунок 81). Они имеют **гофрированную** структуру, что позволяет им расширяться при наполнении воздухом, тем самым еще больше *увеличивая дыхательную поверхность*.

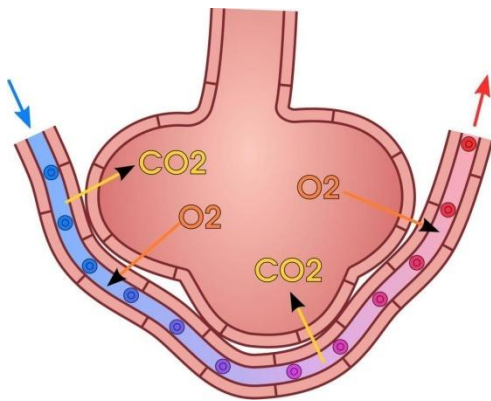


Рисунок 81 – Процесс газообмена в альвеолах

Каким бы сложным не казалось строение легкого у млекопитающих, дыхательная система птиц ещё более совершенна и считается одной из самых сложных среди всех групп животных (таблица 5). Данное утверждение можно рассмотреть, опираясь на проблемный вопрос: почему птицы прекрасно себя чувствуют на больших высотах, где другие амниоты впадают в коматозное состояние? Это связано с глобальными перестройками тела птиц

для приспособления к **полёту**, во время которого организм нуждается в интенсивном газообмене.

Но чем же отличаются условия воздушной среды у земной поверхности и на высоте? Ведь это одна и та же атмосфера. В плане химического состава и концентрации тех или иных газов, воздух

Атмосферное давление – это давление атмосферного воздуха на предметы, которые в нем находятся, и на поверхность Земли

может и не отличается. Различия будут выражаться в физических характеристиках — **атмосферное** давление и **парциальное** давления кислорода.

По законам физики, *атмосферное давление с высотой уменьшается*, а если меняется величина давления атмосферного воздуха (как смеси газов), то вслед за ним будет *уменьшаться и парциальное давление кислорода* (исходя из определения).

Парциальное давление любого газа в газовой смеси (воздухе) — это часть общего давления газовой смеси, приходящаяся на долю этого газа в соответствии с его процентным содержанием

Получается, что на высоте при той же концентрации, кислород сильно *разрежен* и не будет оказывать должного давления на стенки легких, капилляров и клеток. Это приведет к тому, что процесс **диффузии** будет сильно замедлен, так как **градиент давления**, благодаря которому и осуществляется диффузия, соблюдаться не будет.

Но как же птицы преодолели эти суровые условия? Верхние дыхательные пути не отличаются от таковых у рептилий и млекопитающих. Легкие птиц небольшие по объёму, **слабозластичные**.

А вот, начиная с нижних дыхательных путей (рисунок 82) — **бронхов**, появляются первые отличия. Бронхов также два, но, попадая в легкие, они начинают дихотомически (т.е. на два) разделяются на несколько **вторичных бронхов**, которые соединяются между собой **парабронхами**. Большая часть вторичных бронхов заканчиваются слепо. От парабронхов отходят небольшие, густо оплетенные капиллярами **бронхиоли**, функцией которых является **газообмен**.

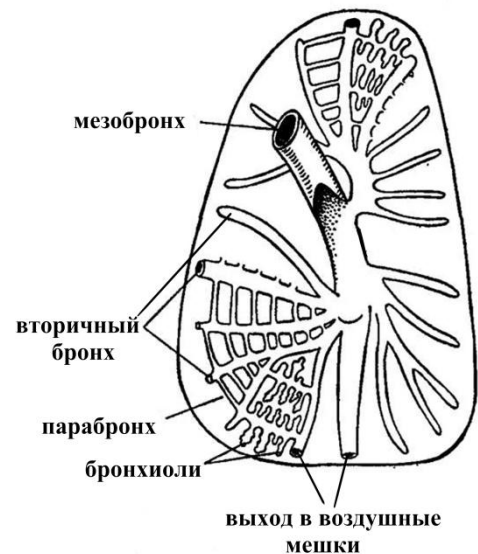


Рисунок 82 – Нижние дыхательные пути в легких ПТИЦ

С первого взгляда, нет ничего необычного, но самое интересное расположено за пределами легких.

С лёгкими с помощью **вторичных бронхов** и **мезобронхов** (главный бронх) связана система из **пяти пар воздушных мешков** — тонкостенных, легко растяжимых (в отличие от самих легких) выростов крупных бронхов (рисунок 83) [Наумов и др., Ч.2.,1979].

Воздушные мешки можно разделить на две группы:

- **передние** (шейные, межключичные и передние грудные);
- **задние** (задние грудные и брюшные).

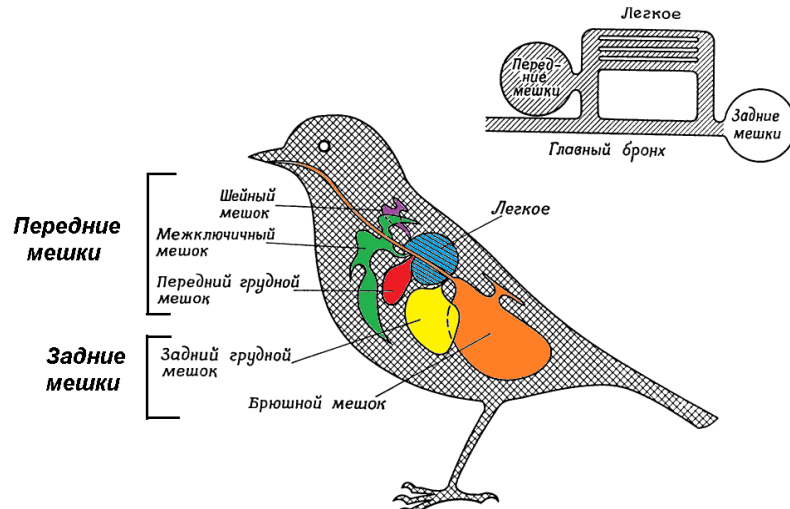


Рисунок 83 – Система воздушных мешков в дыхательной системе птиц

При дыхании **одновременно** работают обе группы воздушных мешков.

Дыхательный цикл птиц сложен и уникален (рисунок 84).

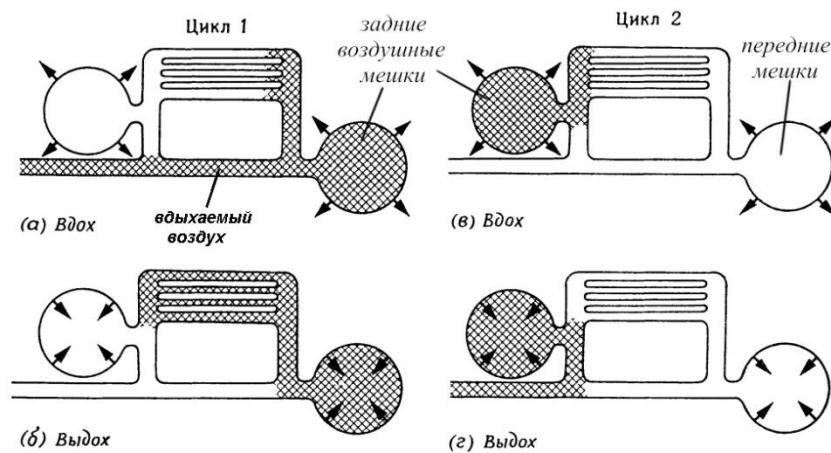


Рисунок 84 - Дыхательный цикл птиц

Лёгкие устроены таким образом, что воздух из внешней среды при вдохе, в большей мере, проходит через них **насквозь** по **мезобронхам** в **задние воздушные мешки**. А тот воздух, который уже был в легких, двигается и заполняет **передние мешки**. При выдохе воздух из **передних** воздушных мешков удаляется, а из **задних** опять проходит через лёгкие и двигается в **передние мешки** [Шмидт-Ниельсон, К.2., 1982]. Осуществляется так называемое **двойное дыхание**, т.е. лёгкие постоянно насыщаются кислородом *как во время вдоха, так и выдоха*. Прохождение газа по всему пути занимает два полных цикла дыхания.

Поэтому птицы могут существовать на больших высотах благодаря **двойному, однонаправленному** интенсивному дыханию, а также **противоточной кровеносной системе**. Принцип ее действия схож с противоточной системой рыб.

В легких птиц воздухоносные пути располагаются параллельно капиллярам, но воздух по ним движется в противоположном направлении тока крови, что и реализует **противоточную систему**

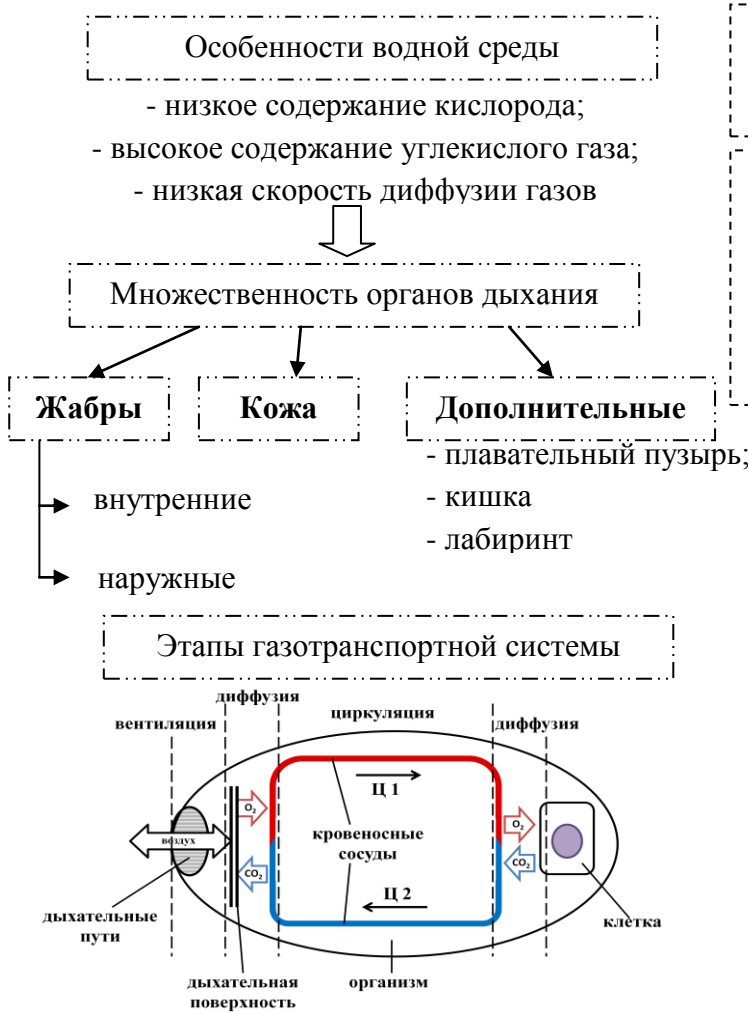
Идиоадаптации. Помимо таких крупных преобразований, у некоторых представителей разных классов амниот есть свои **идиоадаптации**. Например, у *хамелеонов, некоторых ящериц и змей* в легких имеются тонкостенные **пальцевидные выросты** – аналоги воздушных мешков птиц. Они не выполняют функцию газообмена, а, являясь **резервуарами** воздуха, поддерживают газообмен при длительном *прохождении пищи по пищеводу (у змей) и при нырянии* [Наумов, 1982]. А у *водных черепах* выработались дополнительные органы дыхания – пронизанные густой капиллярной сетью **выросты глотки и клоаки (анальные пузыри)**, как подобие внешних жабр земноводных и хрящевых рыб.

Но независимо от класса амниот, дыхание **зародыша** всегда происходит одинаково. Органом дыхания на ранних стадиях развития организма служит одна из зародышевых оболочек – **аллантоис**. Этот орган, который существует только в эмбриональный период, является поставщиком кислорода для зародыша, т.е. это главный **орган газообмена**. Это возможно, благодаря густой сети капилляров на его поверхности, которая примыкает к серозной оболочке, в которой кровь насыщается атмосферным кислородом, проникающим через *поры скорлупы*. У *млекопитающих*, у которых зародыш не окружен скорлупой, аллантоис также принимает участие в газообмене, но в иной форме: аллантоис на определенных этапах развития зародыша формирует **пуповину**, в которой появляются кровеносные сосуды. Когда пуповина соединяется с **плацентой**, формируется связь между телом зародыша и организмом матери. Благодаря этой связи зародыш получает весь необходимый для его жизнедеятельности кислород, а также этим путем удаляется углекислый газ.

Сравнение морфофункциональной организации дыхательной системы птиц и млекопитающих

Птицы	Млекопитающие
1) Легочная ткань малорастяжимая	1) Легкие хорошо растягиваются благодаря гофрированной структуре альвеол
2) Наличие мезобронха (главного бронха)	2) Мезобронх отсутствует. Формируется сложное бронхиальное дерево
3) Функционирует система воздушных мешков	3) Воздушных мешков нет
4) Газообмен осуществляется в парабронхах и бронхиолях (дихотомическое ветвление)	4) Газообмен в альвеолах
5) Однонаправленный поток воздуха через легочную паренхиму	5) Двухнаправленный поток
6) Функционирование противоточной системы	6) Не функционирует

Дыхательная система. Первичноводные позвоночные



Основные функции:

- газообмен;
- водно-солевой обмен

Основные направления совершенствования системы:

- увеличение площади дыхательной поверхности;
- совершенствование механизмов дыхания

Ароморфозы

- формирования жабр;
- противоточная система

Идиоадаптации

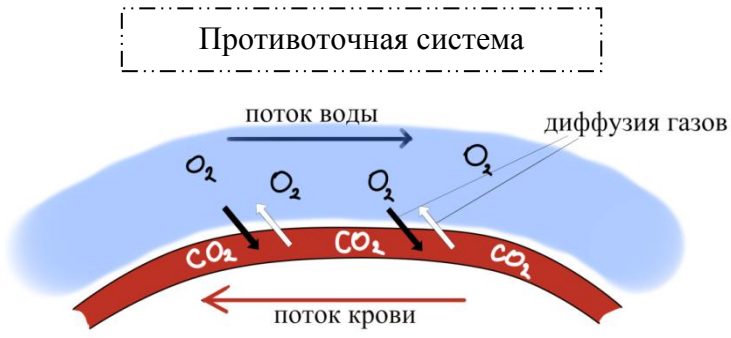
- легкие у двоякодышащих рыб;
- жаберные крышки у костных рыб;
- дополнительные органы дыхания (плавательный пузырь, кожа и пр.)

Ценогенезы

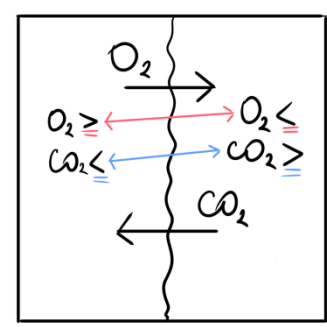
- наружные жабры
- анальный плавник

Диффузия – основной процесс газообмена

Диффузия – процесс движения различных растворенных в жидкости веществ из области высокой их концентрации, в область низкой, согласно градиенту концентраций



- Образуется из **энтодермы**;
- Жаберные щели – парные отверстия **глотки** (передний отдел первичной кишки);
- Дыхательная система – производное *пищеварительной системы*



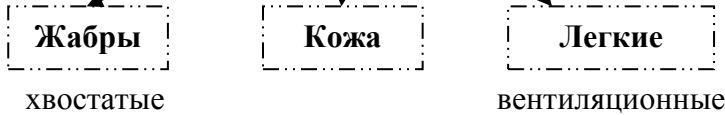
внешняя среда

Земноводные

Особенности наземно-воздушной среды

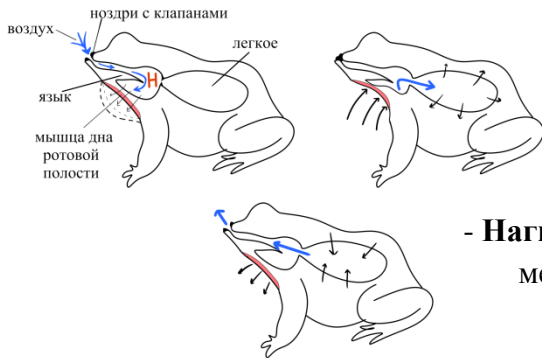
- высокое содержание кислорода;
- низкое содержание углекислого газа;
- высокая скорость диффузии газов;
- сильное испарение воды с поверхности

Множественность органов дыхания



- Из-за сильного испарения легкие скрыты внутри тела (жабры бы на воздухе высохли, диффузия идет только в водной среде)
- Дыхание через **ноздри** и **хоаны**

Дыхательный цикл земноводных



Основные функции:

- газообмен;
- водно-солевой обмен;
- звукообразование

Основные направления

совершенствования системы:

- смена органов дыхания (с жабр на легкие);
- увеличение площади дыхательной поверхности;
- совершенствование механизмов дыхания;
- появление и дифференцировка дыхательных путей;
- повышение уровня метаболизма, интенсификация дыхания

Ароморфозы

- появление легких;
- формирование дыхательных путей;
- двунаправленность дыхания (вдох, выдох);
- нагнетательный тип дыхания

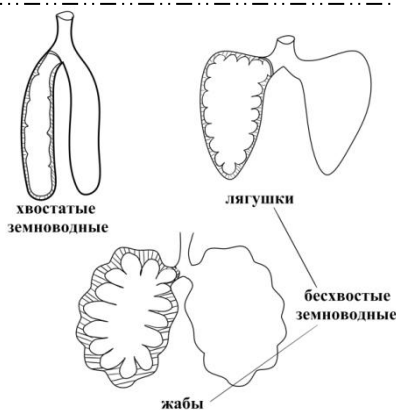
Идиоадаптации

- густая капиллярная сеть в коже
- кожа как орган дыхания

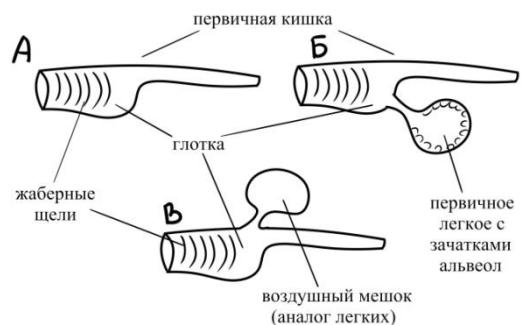
Ценогенезы

- У головастиков:
- наружные и внутренние жабры

Увеличение дыхательной поверхности в классе Земноводные



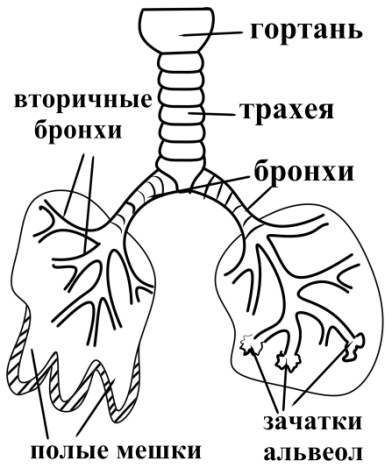
Происхождение легких в филогенезе и их формирование в онтогенезе



A - большинство Anamnia; Б - кистеперые рыбы; В - двоякодышащие рыбы

Наземные позвоночные

Легкие амниот (на примере рептилий)



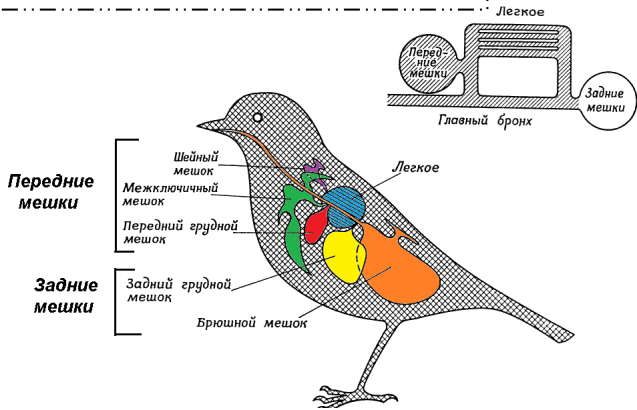
- Основные направления совершенствования системы:
- увеличение площади дыхательной поверхности;
 - совершенствование механизмов дыхания;
 - удлинение и дифференцировка дыхательных путей;
 - интенсификация дыхания;
 - терморегуляция

Механизмы дыхания

- | | | |
|--|---|----------------------------------|
| Рептилии | Птицы | Млекоп-ие |
| - грудная клетка;
- межреберные мышцы | - грудная клетка;
- межреберные мышцы
- апоневроз | - грудная клетка;
- диафрагма |

- ### Ароморфозы
- грудная клетка с соответствующими мышцами;
 - всасывающий тип дыхания;
 - губчатый и альвеолярный тип легких

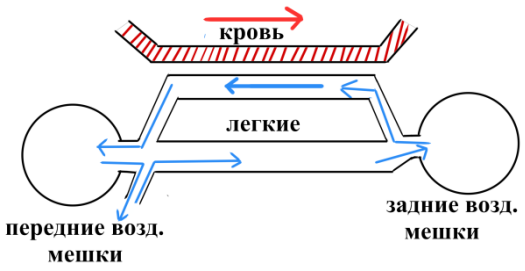
Дыхательная система птиц



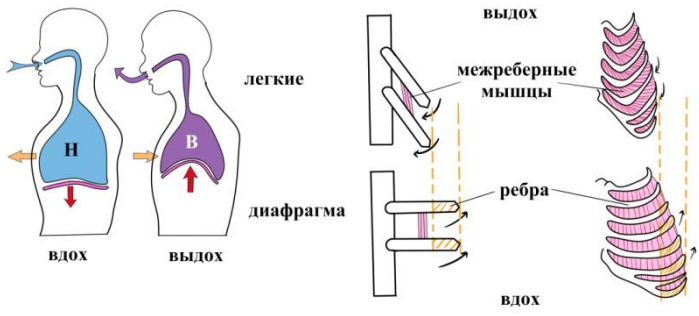
- ### Идиоадаптации
- диафрагма млекопитающих;
 - воздушные мешки у птиц;
 - мезобронхи птиц;
 - резервуарные выросты легких ныряющих рептилий;
 - дополнительные органы дыхания у водных черепах

- ### Ценогенезы
- аллантоис и серозная оболочка как органы газообмена;
 - плацента у млекопитающих как орган газообмена

Противоточная система птиц



Работа грудной клетки и диафрагмы при дыхании



2.5. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции пищеварительной системы хордовых животных

2.5.1. Первичноводные позвоночные *Anatnia*

Организм – это машина, которой постоянно необходимо топливо. Организм животных не способен синтезировать питательные вещества из неорганических веществ (как растения), поэтому он вынужден периодически **потреблять их из внешней среды**. Единственным источником получения питательных веществ является пища.

В составе пищи в организм поступают органические вещества (белки, жиры и углеводы), которые содержат питательные вещества, но не в готовом для усвоения виде.

Органические вещества используются в двух направлениях [Ноздрачев, 1991]:

- **катаболизм (энергетический обмен)** – для удовлетворения **энергетических** (как «топливо») потребностей;
- **анаболизм (пластический обмен)** – для удовлетворения **пластических** (как «строительный» материал) потребностей клеток.

А это возможно только после их *физической и химической обработки*. Большие молекулы пищи вначале дробятся на более простые компоненты; последние затем всасываются и либо включаются в состав тела, либо расщепляются для получения **энергии**.

Главная **задача пищеварения** — *расщепить большие и сложные молекулы, имеющиеся в пище, таким образом, чтобы их фрагменты могли всосаться, и были пригодны для использования в организме*. Дробление достигается в пищеварительном тракте с помощью **ферментов**. Такой тип пищеварения называется **внеклеточным** (дистантным) [Ноздрачев, 1991].

Ферменты – биологически активные белковые вещества, являющиеся катализаторами, т.е. способствуют и ускоряют ход химических реакций в живых организмах

Что же представляет собой пищеварительная система? Пищеварительная система хордовых животных представлена неравномерно извитой трубкой, начинающуюся **ротовым** и заканчивающуюся **анальным** отверстием с примыкающими к ней компактными **железистыми образованиями** (*печень, поджелудочная железа*).

Пищеварительный тракт (трубчатая часть пищеварительной системы) хордовых животных (рисунок 85), в том числе и первичноводных, разделяется на:

- *ротовую полость* (на дне имеется **язык**, в слизистой которого размещены **вкусовые** и **осязательные анализаторы**; язык не имеет собственной мускулатуры; вооружена зубами для удержания добычи);
- *глотку* (у первичноводных пронизана **жаберными щелями**);
- *пищевод* (тонкая растяжимая трубка, переходящая в желудок);
- *желудок* (расширение кишечной трубки);
- *кишечник* (у многих организмов подразделяется на 3 отдела: тонкая, толстая и прямая кишка).

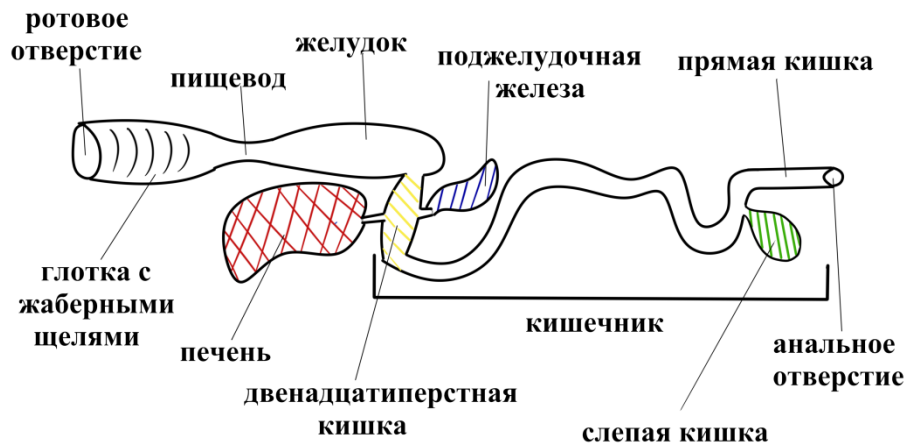


Рисунок 85 – Общая схема организации пищеварительной системы позвоночных (жаберные щели только у первичноводных)

В слизистой **желудка** расположены трубчатые **пищеварительные железы**, выделяющие **желудочный сок**, состоящий из соляной кислоты и ферментов. Слизистая кишечника содержит железы, выделяющие **муцин** (предотвращает самопереваривание стенок кишечника), комплекс пищеварительных ферментов и гормоны, регулирующие процесс переваривания. Хорошо развита **мускульная оболочка**, осуществляющая **перистальтику** (волнообразные сокращения) кишечника и движение пищевых масс.

Тонкая кишка – это одно из важных звеньев пищеварительного тракта, так как там происходит и продолжается переваривание белков и жиров, а также всасывание питательных веществ в кровь. В начальный отдел тонкого кишечника (**двенадцатиперстную кишку**) открываются **протоки** печени и поджелудочной железы, и по ним поступают **желчь** (из печени) и **ферменты** (от поджелудочной железы).

Двенадцатиперстная кишка получила название из-за своей длины, так как она равна длине двенадцати пальцев в поперечнике

В толстой кишке происходит преимущественно **всасывание воды** (реабсорбция) и формирование **каловых масс**. С помощью **прямой кишки** конечные продукты пищеварения удаляются из организма.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации пищеварительной системы первичноводных можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *совершенствование и усложнение желудочно-кишечного тракта* (дифференцировка на отделы и образование пищеварительных желез);
- *формирование и совершенствование челюстного аппарата;*
- *увеличение поверхности всасывания.*

Морфофизиологические изменения в организации пищеварительной системы первичноводных

Прогрессивное развитие пищеварительной системы хордовых животных было направлено на получение большего количества питательных веществ из окружающей среды и, тем самым, снабжение организма энергией и строительным материалом.

Ароморфозы и идиоадаптации. Начиная с хрящевых рыб, одним из важных ароморфозов стало образование вооруженных **зубами челюстей**, что обеспечило возможность *захвата, удержания добычи*. Преобразования зубов и челюстного аппарата (включая жевательную мускулатуру) сопровождалось расширением спектра питания.



Рисунок 86 – Зубы тигровой акулы

Зубы хрящевых рыб - это производное **плакоидной чешуи**, которая состоит из дентинной пластинки (с полостью внутри) с шипом, покрытым эмалевым чехликом. Такие зубы имеют форму **конусов**. Зубы простые **однотипные** (рисунок 86) конические мелкие многосменные. У костных рыб зубы имеют иное происхождение: это костные образования [Дзержинский, 2005].

Дифференцировка кишечника, появление пищеварительных желез и общее удлинение пищеварительной трубки позволило организму более эффективно переваривать пищу и извлекать из нее большее количество питательных веществ. Такое важное образование, как

двенадцатиперстная кишка, впервые выделяется у *хрящевых рыб*. Внутренняя поверхность кишечника **увеличивается** за счет развития **складки** (спиральный клапан круглоротых и хрящевых рыб – рисунок 87), либо удлинением **кишечника**, образующего **петли** [Шмальгаузен, 1947]. Помимо этого, увеличение всасывательной поверхности достигается развитием **мелкой складчатости слизистой** кишечника.

Также для увеличения поверхности кишечника, у костных рыб развивается система **пилорических придатков (выростов)** – пальцевидные выросты кишечника, которые увеличивают общую всасывающую поверхность кишечника (рисунок 87). Их количество у разных групп рыб различается (от 3 у окуня до 400 у лосося). Например, у форели общая длина пилорических придатков в 6 раз превышает длину кишечника, а площадь их всасывающей поверхности более чем в 3 раза превышает таковую в тонком кишечнике [Наумов и др., Ч.1., 1979]. В этих образованиях активно осуществляется переваривание белков. Всасывание происходит благодаря развитой капиллярной сети вокруг выростов.

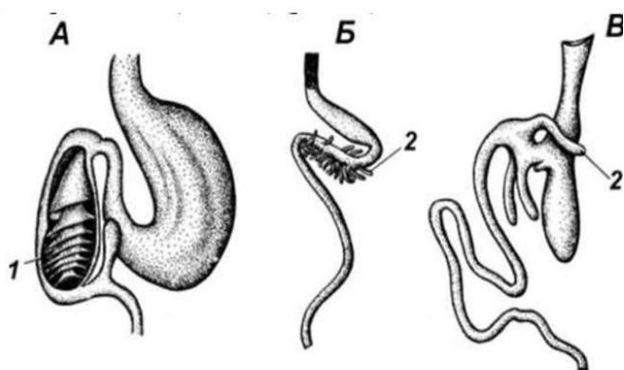


Рисунок 87 – Строение кишечника рыб: увеличение всасывающей поверхности:

А – ска́т; Б – лосось; В – окунь;
1 – спиральный клапан; 2 – пилорические придатки

Такие железы, как **поджелудочная** и **печень** впервые появляются у хордовых животных. В эмбриогенезе **печень** развивается как *слепой вырост, отщипывающийся от кишечника*. В печени вырабатывается **желчь**, которая эмульгирует жиры и активизирует фермент, их расщепляющий. Кроме того, **печень** — важный *кровоочистительный орган (воротная система)*: в ней нейтрализуются поступающие в кровь вредные для тканей вещества. Наконец, в печени синтезируется **гликоген** («животный крахмал», главное запасное вещество) и некоторые **витамины (К)**. Запасы гликогена служат **энергетическим резервом** организма, а витамин К играет важную роль в механизмах свертывания крови.

Поджелудочная железа развивается из нескольких мелких *выпячиваний кишки* в области печеночного выроста и располагается в начальной части тонкой кишки.

Поджелудочная железа выделяет *пищеварительные ферменты*, которые расщепляет белки, жиры и углеводы (крахмал).

Всасывание питательных веществ в кровь происходит, как и у всех позвоночных, у амфибий в **кишечнике**, особенно в **задних** (в тонком и толстом) его участках. Это происходит благодаря складчатому строению стенок кишечника, складки которого пронизаны густой **сетью капилляров**.



Рисунок 88 – Ротовой аппарат круглоротых

Своеобразный ротовой аппарат имеется у *круглоротых* (рисунок 88). Он начинается предротовой воронкой, по краям которой расположены облегчающие присасывание **складочки кожи**. Внутри воронки образуются **зубчики** и **зубные пластинки**. А также имеется мощный **язык**, который вооружен 1-3 крепкими «зубами». Присосавшись к добыче, круглоротые языком *пробуравливают ее кожу*, проникая в тело жертвы. В питании им помогают *слюнные железы*, выделяющие вещества, которые препятствуют свертыванию крови (**антикоагулянты**) и переваривают белки [Баранов, 2018].

Пищеварительная система в онтогенезе позвоночных животных

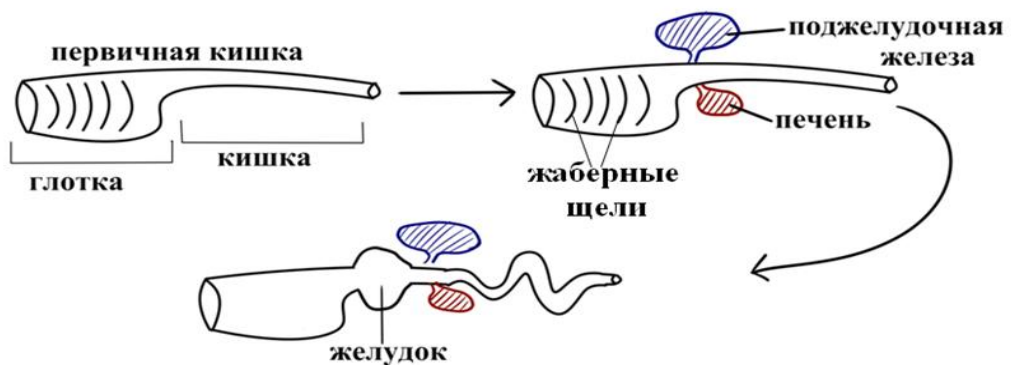


Рисунок 89 – Развитие пищеварительной системы в онтогенезе и филогенезе позвоночных животных (на примере первичноводных)

В формировании пищеварительной системы участвуют *все три зародышевых листка*. Эпителий пищеварительного тракта в своей большей части развивается из энтодермы, но в образовании конечных его отделов принимает участие эктодерма. Мышечные и соединительнотканые образования происходят из мезенхимы (мезодермы) [Гилберт, 1993].

Вообще, все органы пищеварительной системы – это **выпячивания или расширения первичной кишки** (рисунок 89), поэтому пищеварительная система всех позвоночных имеет единое строение.

2.5.2. Земноводные *Amphibia*

Пищеварительная система у *земноводных* осталась приблизительно на том же уровне развития, что и у рыб: **ротоглоточная полость** (где рот вооружен мелкими зубами) переходит в **пищевод** небольших размеров, за которым следует **желудок** (слабо отграничен от пищевода, но имеющий более толстые *мышечные стенки*), после чего пища попадает в **кишечник**. Кишечник оканчивается **прямой кишкой** и переходит в **клоаку**. Пищеварительными железами являются **печень** и **поджелудочная железа**, протоки которых впадают **двенадцатиперстную кишку**.

Все современные земноводные во взрослом состоянии **зоофаги**, т.е. питаются другими животными: *мелкими беспозвоночными (насекомых, червей, пауков)*; *водные виды могут ловить мальков, других земноводных, мелких грызунов и т.д.*

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации пищеварительной системы земноводных **тенденции** остаются такими же:

- *совершенствование и усложнение желудочно-кишечного тракта* (дифференцировка на отделы и образование пищеварительных желез);
- *увеличение поверхности всасывания.*

Морфофизиологические изменения в организации дыхательной системы первичноводных

Но пищеварительная система земноводных имеет ряд особенностей в сравнении с позвоночными животными других классов. Во многом её строение определяется способом добывания пищи, ведь кормовую базу обычно составляют подвижные беспозвоночные.

Представители данного класса хордовых животных выделяется разнообразными **идеоадаптациями** и **ароморфозов**.

У большинства видов имеется **язык**, который, в отличие от рыб, имеет **самостоятельную мускулатуру** и используется для захвата добычи. **Клейкое вещество** на поверхности языка помогает удерживать насекомых. Но этим могут

похвастаться не все земноводные. Так, например, у *хвостатых амфибий* язык, обычно, рудиментарен или его совсем нет.

Выход хордовых животных на сушу осложнил процесс потребления пищи. Поэтому в ротоглоточной полости появляются **слюнные железы**, как главный ароморфоз. Их секрет – **слюна** – *увлажняет слизистую рта*, предохраняя ее от высыхания, и *смачивает пищу*, облегчая ее проглатывание, формируя **пищевой комок (болюс)**.

Слюнные железы способствуют смачиванию пищевого комка, **но пока не содержат пищеварительных ферментов**.

Проглатывание пищи облегчается сокращениями **глазной мускулатуры** и движениями глазных яблок, которые при *моргании проталкивают пищевой комок в пищевод*.

Кишечник у амфибий более длинный, по сравнению с рыбами (больше дифференцирован, удлинён и превышает длину тела в 2—4 раза), но без чёткой границы между тонким и толстым отделами. Напротив, **прямая кишка** хорошо обособлена и открывается анальным отверстием в **клоаку**.

Важным новообразованием стало **фиксирование кишечника** во внутренней полости. Кишечник прикреплен на особых складках брюшины – **брыжейке**.

Ценогенезы. Личинки (**головастики**) *хвостатых земноводных* по строению пищеварительной системы существенно не отличаются от взрослых. Сходен со взрослыми и характер их питания: они подкарауливают и ловят мелких водных беспозвоночных.

Питание личинок *бесхвостых земноводных* иное. После вылупления они питаются преимущественно *растительной пищей*. На челюстях расположены **роговые пластинки**, при помощи которых головастик, как скребком, собирает водоросли, сгрызает пласты клеток мягких водных растений вместе с покрывающими их одноклеточными организмами. Лишь к концу личиночного развития они переходят на питание мелкими водными беспозвоночными.

2.5.3. Наземные позвоночные Amniota

Пищеварительная система **амниот** слабо изменилась по сравнению с таковой у амфибий. Дальнейшее развитие и совершенствование пищеварительной системы

позволило наземным позвоночным *расширить спектр потребляемой пищи и повысить степень их усвоения.*

В чем же особенности пищеварительной системы наземных позвоночных?

- пищеварительная **трубка** длиннее, чем у земноводных;
- **желудок** хорошо выражен, мускулистый;
- **кишечник** более извилист и дифференцирован (появляется **слепая кишка**);
- усложняется структура кишечника – появляются кишечные всасывательные **ворсинки**;
- **слюнные железы** вырабатывают секреты с пищеварительными ферментами;
- дифференциация зубов – **гетеродонтная система**.

Тенденция *увеличения всасывательной поверхности* также сохраняется и значительно развивается у амниот. В этом большую роль играет не только общее удлинение кишечника, но появление **всасывательных ворсинок** на его стенках (рисунок 90).

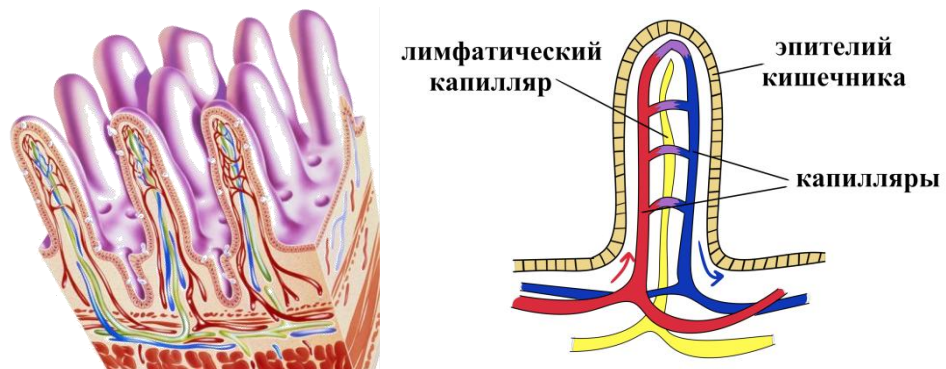


Рисунок 90 – Строение всасывательной ворсинки (поперечный разрез)

Увеличение поверхности всасывания с помощью этих ворсинок можно пронаблюдать на примере человека:

- *общая площадь внутренней поверхности слизистой оболочки кишечника у человека равна приблизительно $0,65 \text{ м}^2$, благодаря ворсинкам она увеличивается до 5 м^2 (приблизительно в 3 раза больше наружной поверхности тела).*

Всасывание возможно благодаря наличию большого количества **капилляров** в каждой **ворсинке**.

Морфофизиологические изменения в организации дыхательной системы
первичноводных

Ароморфозы на данной ступени развития пищеварительной системы сложно выделить, но частные приспособления классов наземных хордовых позволяют в полной мере освоить их среду обитания.

Главная причина в развитии и усложнении пищеварительной системы амниот в процессе эволюции – *необходимость интенсификации питания из-за возросшей подвижности в сравнении с амфибиями*. Основной тенденцией осталось *удлинение и дифференцировка кишечника*. Длина кишечника у амниот стала зависеть от типа питания, т.е. **типа пищи** (растительная или животная). Даже в классе Млекопитающие длина кишечника сильно варьируется (таблица 6) [Держинский, 2005]. Работает правило: **чем быстрее переваривается пища, тем длиннее будет кишечник**. Следовательно, растительноядные животные будут обладать более длинным кишечником, а также хорошо развитой **слепой кишкой**.

Таблица 6
Длина кишечника у
разных представителей
млекопитающих

Млекопитающие	Длина кишечника, в метрах
Кошка	1,5 -2
Собака	5-6
Овца	30
Свинья	17
Человек	3-4

Слепая кишка – важный отдел кишечника, который у разных животных получается развитие разного уровня. Основная его **функция** – эта переработка с участием **бактерий** (которые в ней располагаются) **трудноперевариваемых** веществ обычно растительного происхождения.

Как же приспособились разные классы наземных позвоночных животных к разнообразию пищи и условий в наземно-воздушной среде?

У **пресмыкающихся** можно выделить следующие **идиоадаптации**:

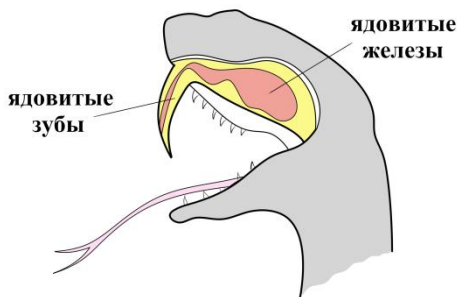


Рисунок 91 – Расположение ядовитых желез у змей

- слюнные железы, служащие для смачивания и лёгкого проглатывания пищи, содержат мало пищеварительных ферментов, но могут видоизменяться в **ядовитые железы** (например, у змей – рисунок 91);
- захват и удержание пищи осуществляется с помощью челюсти с не дифференцированными зубами (они одинаковые, **конические**);
- у змей развиваются **ядовитые зубы**, в связи с развитием ядовитых желез;

- змеи способны заглатывать пищу во много раз больше самой змеи в связи с **редукцией височных дуг** (нижняя и верхняя челюсти слабо соединены между собой, а нижняя челюсть состоит из двух костей – рисунок 92) и отсутствием грудной клетки; переваривание может длиться несколько недель;



- *черепахи* – единственные рептилии, которые **не имеют зубов**, вместо них есть острые края рогового покрова челюстей.

Рисунок 92 - Особенности челюстного аппарата змей

Птицы, в связи с освоением полета, выработали много приспособлений, которые также отразились и в пищеварительной системе [Вахрушев, 2013]:

- для облегчения тела **зубы отсутствуют**. Для удержания и захвата пищи используется **клюв**, форма и размеры которого зависят от пищи и способов её добычи (у зерноядных – конический, у гусиных – уплощённый с роговыми пластинками для фильтрации и т.д.);
- в связи с отсутствием зубов (как инструмент измельчения пищи) у птиц перестраивается пищеварительная система. Желудок разделяется на два отдела: **железистый** (небольшой по размерам; осуществляет химическую обработку пищи) и **мышечный** (крупный; имеет очень толстые мышечные стенки).

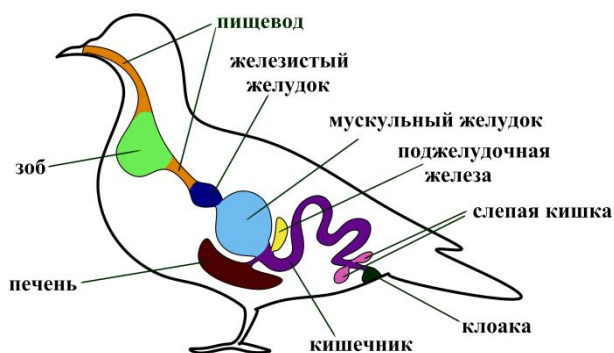


Рисунок 93 – Строение пищеварительной системы птиц

Заглатывая **гастролиты** (мелкие камни и прочие твердые мелкие объекты), в мышечном отделе желудка осуществляется механическая обработка пищи (**перетирание**);

- в связи с интенсивным пищеварением у многих птиц развивается **зоб** (рисунок 93) – расширение пищевода, который служит временным резервуаром пищи, пока ею заполнен желудок. Иногда в нем также осуществляется перетирание пищи;

- у *растительных* кишечник длиннее тела в 10 и более раз, а у *хищных и насекомоядных* – в 4–6 раз [Шмальгаузен, 1947], что вызвано разной длительностью переваривания растительной и животной пищи, а также имеется **парная слепая кишка**).

Высокая подвижность, высокий уровень обмена веществ и теплокровность птиц обеспечиваются потреблением большого количества пищи и её интенсивным перевариванием. *Птицы* обладают **самым быстрым метаболизмом** среди позвоночных: по времени он может занимать от 10 минут (переваривание ягод у воробьинообразных) до 3 часов (переваривание мышей у сов). *Такая скорость необходима для освобождения тела от лишних грузов в связи с полетом.*

Самой совершенной пищеварительной системой обладают *млекопитающие*. Эволюционно сложившаяся пищевая специализация (точнее ее разнообразие у разных представителей) сказалась не только на строении и функциях организма млекопитающих, но определила особенности их *поведения, способ использования территории, группировок (стада, колонии) и общую подвижность*. У млекопитающих, как и у птиц, теплокровность предопределила большую потребность в пище. И в ее добычании и обработке выработались разнообразные приспособления.

Только для добычи пищи у разных млекопитающих появилось несколько приспособлений ротового аппарата – **мускулистые, очень подвижные губы и язык, мощные челюсти и зубы**. Что касается зубов, то млекопитающие обладают **гетеродонтной зубной системой**, что является важным приспособлением [Ромер и др., 1992]. Это означает, что зубы *дифференцированы* на **резцы, клыки и коренные**, где каждая группа выполняет свои функции (например, клыки нужны для удержания добычи, коренные – для механического измельчения и т.д.). Хотя дифференцировка зубов – это частный процесс, так как зависит от типа пищи: *наиболее развита у хищников, наименее – у травоядных*. Например, для грызунов характерно развитие одной пары **резцов**, отсутствие **клыков** и плоская жевательная поверхность **коренных зубов**. Такое строение связано с характером питания: резцами сгрызается растительность, а коренными зубами пища перетирается. Для хищников важны **клыки** для захвата и удержания пищи, а **остроконечные коренные зубы** необходимы для пережевывания мяса, костей и пр.

Для описания зубов у разных представителей млекопитающих разработана **зубная формула** – записанное в виде специальных обозначений краткое описание зубной системы. При записи зубной формулы используют сокращенные названия **типов зубов** гетеродонтной зубной системы (рисунок 94):

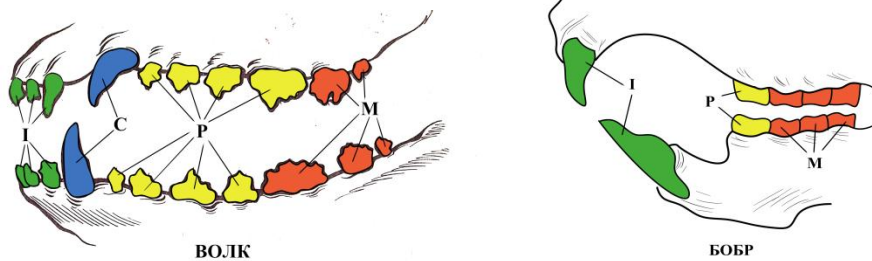
- **I** – резцы;
- **C** – клыки;
- **P** – предкоренные, или малые коренные;
- **M** – коренные, или большие коренные.

$$I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} P \frac{2}{2} M \frac{3}{3} = 32$$

Рисунок 94 – Запись зубной формулы на примере человека

За сокращенным названием типа зубов следует указание количества **пар зубов** данной группы: в числителе – **верхней**, а в знаменателе – **нижней** челюсти. Формула составляется для одной половины челюсти: левой или правой.

В зависимости от типа питания (хищник или травоядный) зубная формула будет различаться. Рассмотрим примеры зубных формул на рисунке 95. На рисунке представлены зубные формулы **волка** (как представителя *хищников*) и **зайца-беляка** (как *растительноядное животное*).



$$I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{4}{4} M \frac{2}{3} \quad I \frac{1}{1} C \frac{0}{0} P \frac{1}{1} M \frac{3}{3}$$

Рисунок 95 - Зубная формула хищника (слева) и грызуна (справа)

Желудок сильно различен внутри этого класса, что также зависит от *типа питания*. У большинства млекопитающих желудок обычный **однокамерный**, только его стенки снабжены огромным количеством **желез**, которые вырабатывают **пищеварительный сок**. Но желудок *копытных жвачных животных* (коровы, козы, олени и пр.) сильно отличается, так как состоит из **4 отделов**. Также эти животные способны отрывать пищу, которая уже начала перевариваться в желудке, в ротовую

полость для повторного ее пережевывания. Это необходимо для полного *переваривания*

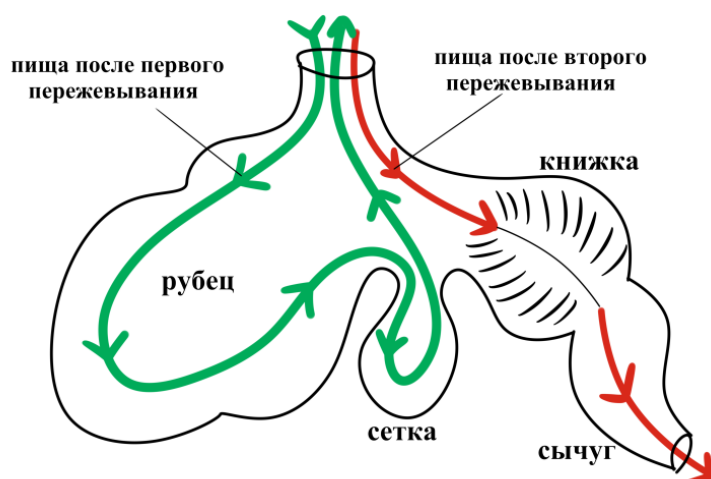


Рисунок 96 - Строение желудка жвачных парнокопытных животных

растительной пищи, ведь в растениях присутствуют вещества, на которые животные ферменты воздействуют слабо, следовательно, перевариваются они очень долго. Строение желудка копытных жвачных животных и путь пищи в нем можно рассмотреть на рисунке 96.

Стоит отметить тот факт, что млекопитающие активно

используют в своей пищеварительной системе **симбиоз** с полезными **бактериями**. Их функции могут быть разнообразны: *синтез витаминов и аминокислот* (которые организм сам создавать не может), *переваривание пищи, защита от чужеродных бактерий* и т.д. Также такие бактерии обитают в **слепой кишке** (или **аппендиксе**) – это выпячивание тонкого кишечника, в котором накапливаются и под действием бактерий перерабатываются трудно перевариваемые вещества растительного происхождения (обычно, **клетчатка**) [Хадорн и др., 1989].

Наземные позвоночные также нашли выход при сезонных изменениях доступности кормовой базы. К таким приспособлениям можно отнести **накопление запасов веществ** (жира, гликогена) в благоприятные сезоны и их расходование в неблагоприятные периоды (обычно, в зимний или засушливый сезоны). Особенно развито у *мелких грызунов* и *медведей*. С этим процессом связано другое явление – **оцепенение**, или **спячка**. В этот период, животное *резко снижает уровень метаболизма*, *максимально сокращает расходы энергии* и *использует те жировые запасы*, которые были накоплены в благоприятный период (летом и осенью).

Приложение Г

**Пищеварительная система.
Первичноводные позвоночные**

Пищеварение – расщепление БЖУ на более простые соединения с помощью ферментов

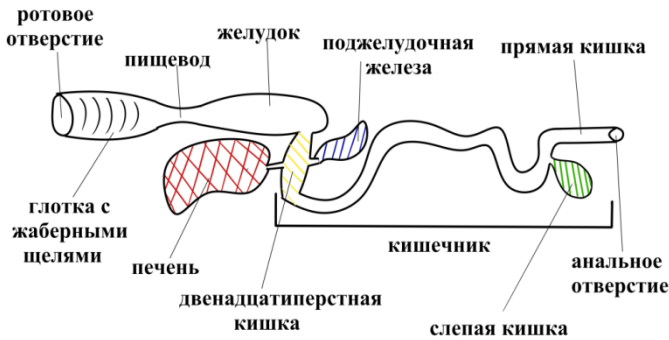
Пища – источник энергии и материал для построения клеточных структур

Основные функции:

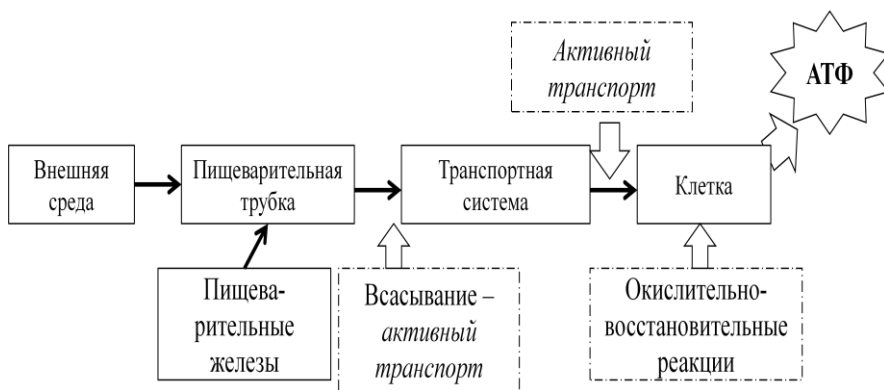
- потребление питательных веществ из вне (белки, жиры и углеводы – БЖУ);
- обработка поступающей пищи;
- всасывание простых веществ

Основные направления совершенствования системы:

- совершенствование и усложнение желудочно-кишечного тракта;
- формирование и совершенствование челюстного аппарата;
- увеличение поверхности всасывания
- интенсификация переваривания и всасывания



Общий принцип работы П/В системы



Ароморфозы

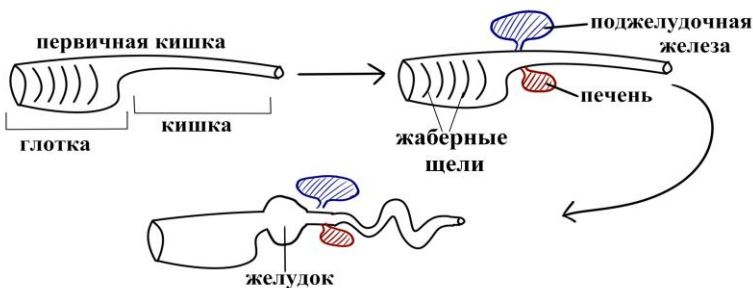
- челюсти с зубами;
- пищеварительные железы (печень, поджелудочная железа);
- дифференцировка кишечника (пищевод, желудок, тонкая и 12-перстная кишка, слепая кишка);
- язык

Идиоадаптации

- несколько рядов зубных пластинок и зубчики на языке круглоротых;
- пилорические придатки кишечника рыб

Гомология органа в аспекте онтогенеза:

Эволюция П/В системы

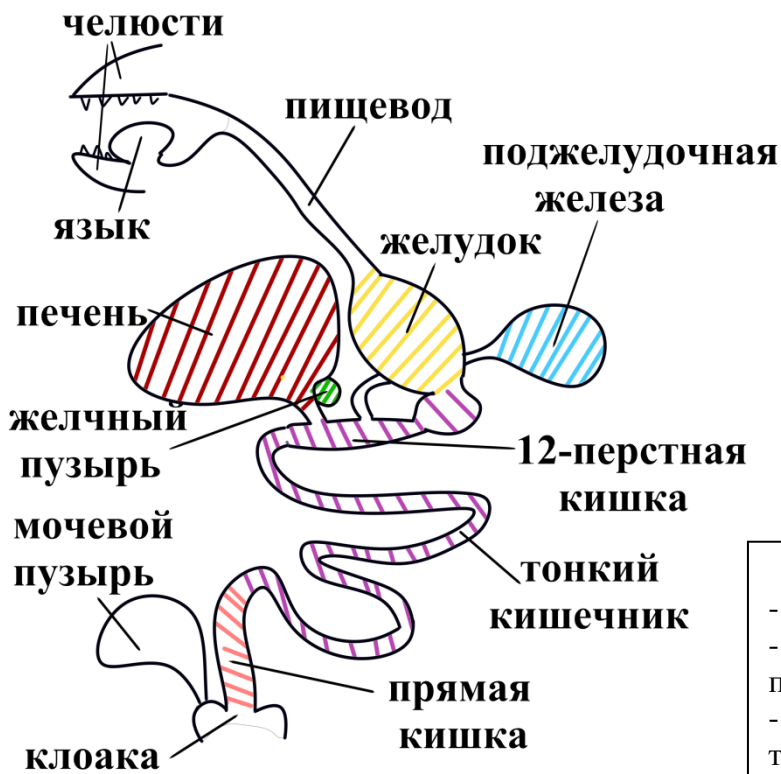


- Развивается из энтодермы;
- Первичная кишка закладывается в онтогенезе всех хордовых животных

Земноводные

Основные направления совершенствования системы:

- совершенствование и усложнение желудочно-кишечного тракта;
- увеличение поверхности всасывания



Ароморфозы

- язык с собственной мускулатурой;
- слюнные железы (только для смачивания);
- фиксирование кишечника во внутренней полости

Ценогенезы

- У головастиков:
- роговые пластинки в ротовом аппарате у бесхвостых

Идиоадаптации

- липкий удлиняющийся язык;
- участие глазных яблок в проталкивании пищи;
- активность питания зависит от температуры;
- состояние анабиоза зимой (запас питательных веществ);
- реакция надвигающийся кормовой объект (ловят подвижных насекомых);
- заглатывание пищи целиком

Наземные позвоночные

Рептилии

- Ротовая полость отграничена от глотки;
- Вторичное костное небо (крокодилы и черепахи);
- Развитый мускулистый язык
- Слюнные железы вырабатывают ферменты;

Основные функции:

- к основным функциям добавляется:
- захват и удержание пищи;
- механическая обработка пищи зубами/клювом

Птицы

- Не имеют зубов (клюв);
- Формируется зоб;
- Железистый (хим. обработка) и мускульный (мех.обр.) отделы желудка;
- Заглатывание гастролитов;
- Увеличена длина кишечника;
- Кишечник не дифференцирован

Млекопитающие

- Предротовая полоса (защечные мешки);
- Мясистые губы;
- Развитые слюнные железы (4 пары);
- Гетеродонтная зубная система;
- Дифференцирован желудок у травоядных (4 камеры, симбиоз с бактериями);
- Удлинение кишечника;
- Состояние спячки и запасание питательных веществ;
- Мощные челюсти у млекопитающих для захвата пищи

Основные направления

совершенствования системы:

- удлинение и дифференцировка пищеварительной трубки;
- специализация отделов пищеварительной трубки;
- увеличение поверхности всасывания;
- дифференциация зубов – гетеродонтная система

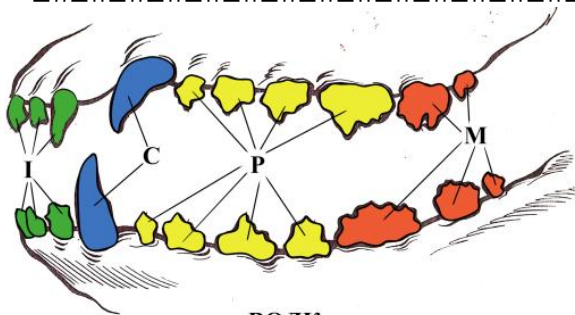
Ароморфозы

- всасывательные ворсинки в кишечнике;
- гетеродонтная зубная система;
- слюнные железы с ферментами

Длина кишечника млекопитающих

Млекопитающие	Длина кишечника, в метрах
Кошка	1,5 -2
Собака	5-6
Овца	30
Свинья	17
Человек	3-4

**Гетеродонтная зубная система.
Зубная формула**



$$I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{4}{4} M \frac{2}{3}$$

ВОЛК

2.6. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции

выделительной системы хордовых животных

2.6.1. Первичноводные позвоночные Anaptia

Организм как большой «завод». Организм любого животного – это огромный «завод» по переработке и созданию разнообразных веществ. Основные «материалы» поставляются с помощью пищеварительной системы, за их передвижение по организму отвечает транспортная система. Но, как и на любом другом производстве, помимо полезных продуктов всегда образуются ненужные вещества, которые в организме, обычно, являются **токсичными** (ядовитыми). У примитивных животных все эти вещества с помощью диффузии из кровеносных сосудов попадают прямо в полость тела (целом) [Ноздрачев, 1991]. Как удаляются эти вещества из полости мы рассмотрим чуть ниже.

Если подобные метаболиты будут накапливаться в теле животных, то это очень быстро приведет к отравлению и смерти. Следовательно, необходимы специализированные органы для их выведения.

Органом выделения позвоночных служат парные **почки**. В эволюции хордовых животных выделяется и постепенно сменяются три типа почек:

1) Предпочка – **пронефрос**:

- ~ 10 нефронов (пронефридий);
- в онтогенезе закладывается у всех классов, но функционирует у личинок рыб и амфибий.

2) Первичная – **мезонефрос**:

- ~ 100 нефронов;
- функционирует: у группы Anamnia (круглоротые, рыбы и амфибии).

3) Вторичная – **метанефрос**:

- ~ 1 млн. нефронов;
- функционирует у Amniota.

Эти органы у всех позвоночных состоят из множества структурных элементов — **нефронов**, которые представлены **гломерулярной системой**. Их общее количество достигает нескольких миллионов в каждой почке.

Строение нефрона (рисунок 97), как и этапы процесса фильтрации для каждого класса хордовых животных сходно. Каждый нефрон начинается **гломерулой**, в котором происходит процесс **ультрафильтрации** плазмы крови. *В чем же заключается этот процесс?* В эту структуру входит небольшая артерия, которая там распадается на пучок или клубок капилляров — **почечный (мальпигиев) клубочек**. Так как диаметр

просвета сосуда резко уменьшаются, в клубочке многократно увеличивается кровяное давление. Благодаря этому через стенки клубочковых капилляров жидкость из них начинает вытесняться под давлением крови согласно градиенту концентраций (диффузия). Со всех сторон это клубок закрывает **боуменова капсула**, через клетки которой выделенная жидкость (по составу схожая с плазмой крови, т.е. содержит как вредные, так и полезные организму вещества) – фильтрат или **первичная моча** — собирается и поступает в **извитой каналец**. Фильтрат, пока движется по каналцу, изменяется в ходе процессов **реабсорбции** (обратное всасывание полезных веществ в кровь) и **секреции** (выделение вредных метаболитов из крови) с образованием **вторичной** (окончательной) **мочи** [Шмидт-Ниельсон, К.2., 1982], которая по собирательному каналу доставляется в мочеточник, а далее в мочевой пузырь.

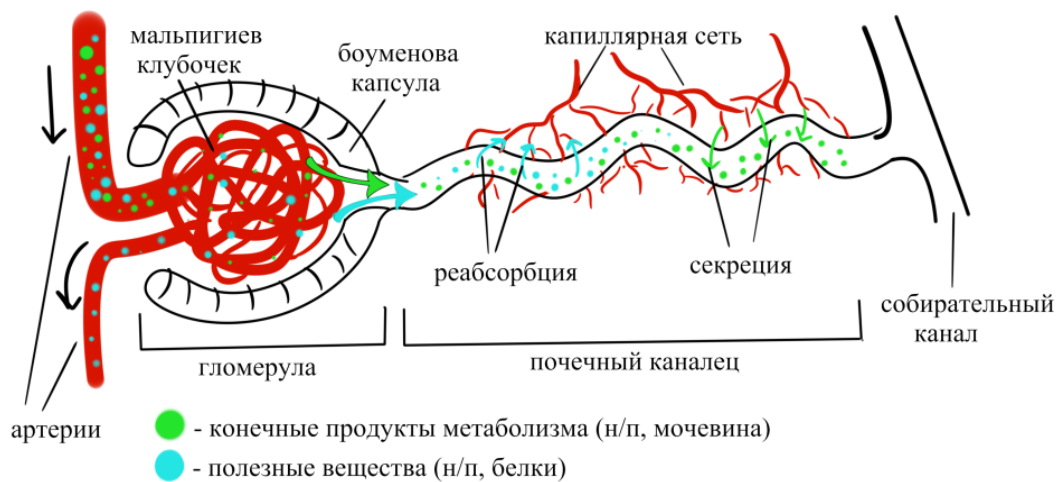


Рисунок 97 – Строение нефрона и этапы образования мочи

Основным метаболитом (продуктом выделения) у амфибий является *аммиак*, а у амфибий – *мочевина*.

Также важная роль в выделении продуктов метаболизма отводится **коже, жабрам** (у круглоротых и рыб), так как они пронизана плотной сетью капилляров. Следовательно, из-за разницы концентраций метаболитов в организме и окружающей среде будет идти процесс диффузии этих веществ.

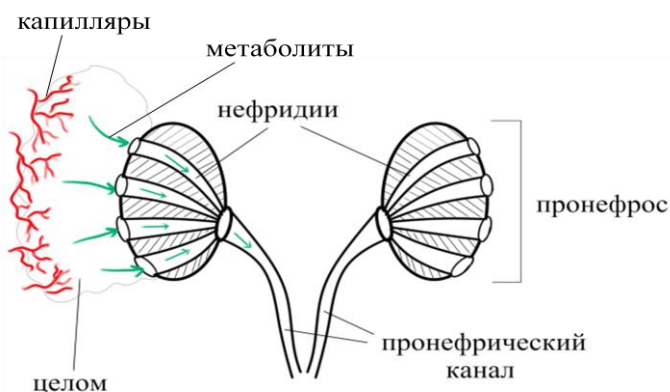


Рисунок 98 – Строение пронефрической почки

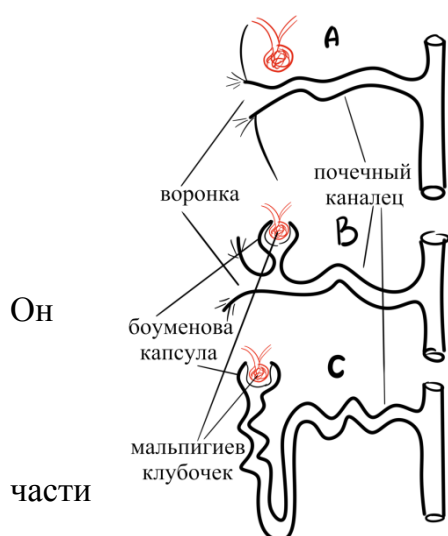


Рисунок 99 – Эволюция
нефрона

С чего же все начиналось? Самой примитивной почкой является **пронефрос** (рисунок 98), который закладывается в виде 6-7 выделительных канальцев (**нефридиев**). Нефридий – это один из основных органов выделения примитивных животных (например, червей). Нефридий представляет собой **трубку**, которая одним концом открывается в полость тела (целом), а другим концом в мочеточник [Ноздрачев, 1991]. У позвоночных к верхней воронки примыкает сосудистый клубочек, который в дальнейшем станет составной частью гломерулы. Такая почка функционирует у круглоротых и рыб **только** в личиночной стадии.

У взрослых анамний позади пронефроса развивается **мезонефрос** (рисунок 99). Часть почечных канальцев мезонефроса представлены нефридиями (рисунок 99, А), как остаточная черта пронефроса, часть содержат как воронку, так и боуменову капсулу (рисунок 99, В), но большинство все же теряет воронки, имея только хорошо развитую гломерулу (рисунок 99, С).

Функции выделительной системы

Функции выделительной системы для всех хордовых схожи:

- *гомеостаз* – поддержание постоянства внутренней среды (определенный объем воды и концентрацию ионов);
- *экскреторная* (выделительная) – выведение из организма избытков воды, солей и метаболитов;
- *поддержание осмотического давления* (осморегуляция).

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации выделительной системы можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *переход от нефридий ланцетника к почке;*
- *увеличение выделительной поверхности за счет увеличения количества нефронов;*
- *совершенствование и усложнение строения нефрона;*

- *удлинение и дифференцировка почечных канальцев (увеличение площади секреции и реабсорбции);*
- *интеграция выделительной и кровеносной системы;*
- *дифференцировка выделительной и половой системы;*
- *повышение уровня (качества) фильтрации.*

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы
первичноводных

Стоит отметить примитивное строение выделительной системы *ланцетника* как низшего представителя хордовых животных. Органы выделения представлены только **нефридиями** (похожи на нефридии круглых червей), которых около ста пар. Лежат они над глоткой, по одному нефридию на две жаберные щели. Одним отверстием они открываются в околожаберную полость, а на противоположном конце обращены в полость тела. По этим трубочкам продукты метаболизма из полости тела выводятся в околожаберную полость, откуда с током воды удаляются из организма.

Ароморфозы. Для организмов вышестоящих позвоночных этот механизм не подходит, так как не справился бы со сложной структурной организацией этих животных. Поэтому формирование почки является главным ароморфозом в эволюции хордовых животных. В филогенезе позвоночных последовательно сменяются три поколения почек: **пронефрос**, **мезонефрос** и **метанефрос**. С каждым этапом процесс фильтрации проходит эффективнее.

Мезонефрическая почка (рисунок 100) большинства представителей группы *Ampibia* стала важным звеном в эволюции выделительной системы. Более глубокая фильтрация крови стала возможна благодаря появлению гломерулярной системы, что навсегда интегрировало (соединило) кровеносную систему и выделительную. На данном этапе метаболиты стали удаляться из крови двумя путями:

- **первый путь** - из полости тела (целома) через воронку «нефридия» в каналец почки;
- **второй путь** – из капилляров клубочков непосредственно в каналец (появляется собственно процесс **фильтрации**).

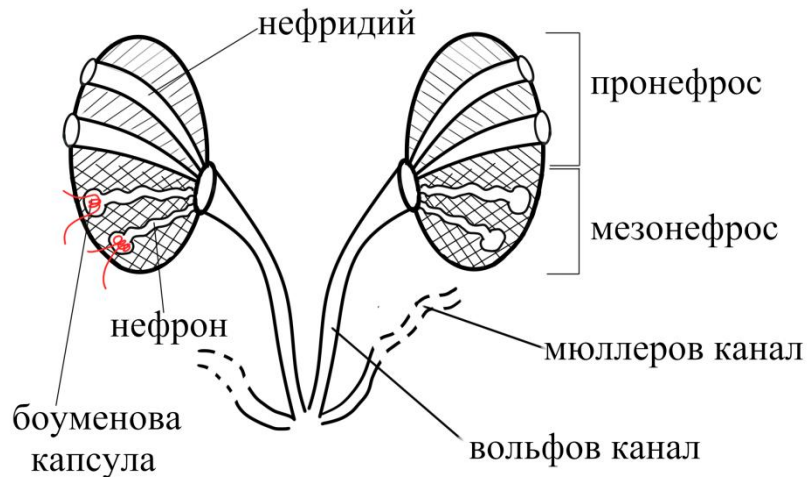


Рисунок 100 – Строение мезонефрической почки

Оба этих механизма функционируют только у некоторых представителей анамний (обычно, у круглоротых и некоторых хрящевых рыб).

Прогрессивным изменением является **удлинение канальцев** и их **дифференцировка**. Это привело к тому, что мезонефрос имеет большую выделительную поверхность и тесную связь с кровеносной системой, что обеспечивает более интенсивное выделение продуктов распада.

В своем развитии выделительная система хордовых связана с **половой системой**, так как развиваются они *параллельно* (рисунок 101). У позвоночных закладка половых желез происходит непосредственно за счет эпителия мезонефрической почки. Ко времени образования мезонефроса проток pronephros у хрящевых рыб *расщепляется* на два канала: **вольфов** и **мюллеров** (у других позвоночных мюллеров канал возникает как новообразование).

Функции вольфова и мюллерова каналов [Наумов, 1982]:

- **самки:** вольфов канал – мочеточник;
мюллеров – яйцевод.
- **самцы:** вольфов – мочеточник и семяпровод;
мюллеров – редуцируется, с образованием семенных пузырьков для накопления половых продуктов.

А что изменилось в выделительной системе анамний с выходом на сушу?
Выделительная система **земноводных** мало чем отличается от выделительной системы других анамний: также функционирует **мезонефрическая почка**, в которой работают процессы фильтрации (в мальпигиевых клубочках) и, наиболее активно, **реабсорбции** (обратное всасывание). Процесс реабсорбции (особенно воды) играет важную роль в

жизнедеятельности амфибий, так как в условиях наземной среды **сохранение воды** (для осуществления процессов обмена веществ) в организме очень важно. Поэтому вторичная моча амфибий очень концентрирована в связи с высоким содержанием мочевины (ведь большая часть воды в ходе реабсорбции удалена) [Шмальгаузен, 1947].

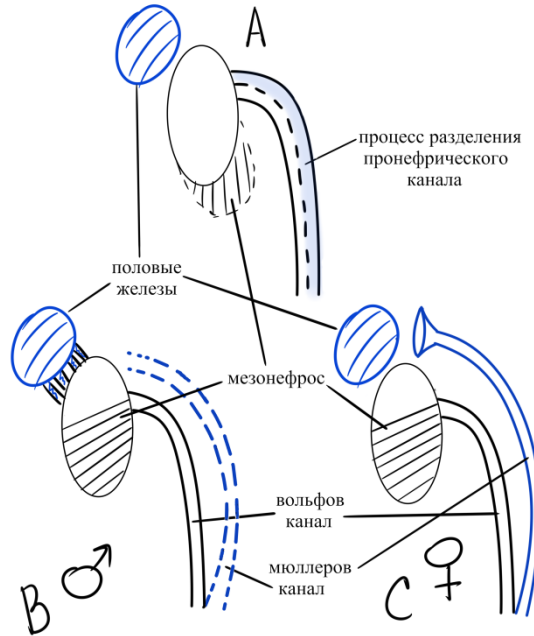


Рисунок 101 – Процесс дифференцировки выделительной и половой систем:

А – пронефрос; В – мезонефрос мужской особи;

С – мезонефрос женской особи

Одной из особенностей, которая отличает амфибий от других первичноводных позвоночных (кроме хрящевых и двоякодышащих рыб), является наличие **клоаки** - расширенная конечная часть кишки, куда открываются *выделительные* и *половые протоки*, т.е. конечные продукты пищеварения, моча и половые продукты выводятся через **одно** отверстие. Данная особенность сохранилась и у высших позвоночных, даже млекопитающих, но только у **яйцекладущих**, или **клоакальных** (утконос и ехидна).

2.6.2. Наземные позвоночные Amniota

Специфика выделительных процессов наземных позвоночных животных определяется тем, что у всех трех классов во взрослом состоянии функционирует третий тип почек - **метанефрическая почка** (рисунок 102). В ее структуре полностью отсутствуют воронки, открывающиеся в полость тела; все нефроны начинаются **боуменовою капсулой**. Это обеспечивает ультрафильтрацию жидкости **только** из кровяного русла через мальпигиевые клубочки; почка уже не связана с полостью тела.

Боуменова капсула - чашеобразный конец почечного канальца, который окружает мальпигиевый клубочек

Следовательно, токсичные метаболиты не выделяются в полость тела, тем самым отравление организма сильно минимизировано.

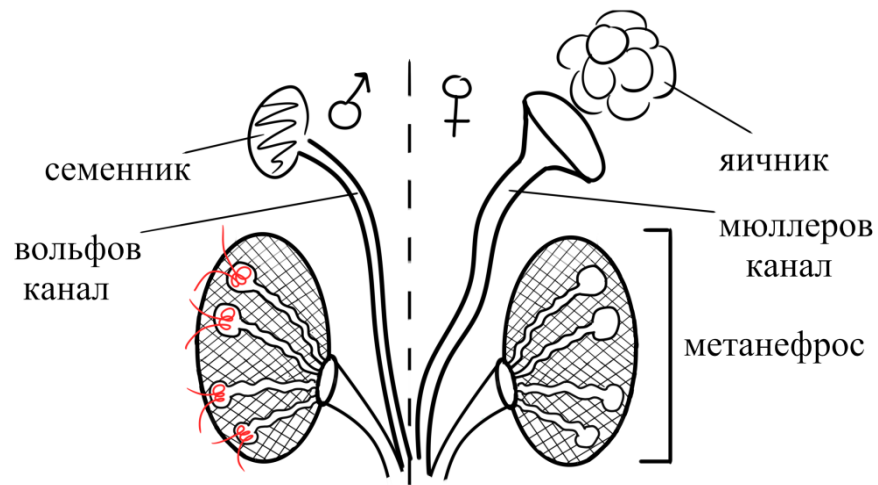


Рисунок 102 – Строение метанефрической почки: слева – мужская особь, справа - женская

Особенностью метанефрической почки является наличие **собственного** самостоятельного мочеточника, который не выполняет функции семявыводящего канала, как у анамний.

Особенность строения нефрона в почках амниот заключается в том, что почечный каналец **дифференцирован** (рисунок 103): выделяются **проксимальный** (начальный), **дистальный** (конечный) отделы и **петля** нефрона (петля Генле) [Ромер и др., Т.2., 1991]. Каждый этот отдел выполняет свою **функцию**:

- в **проксимальном отделе** из первичной мочи обратно в кровь всасываются оставшиеся полезные вещества (**реабсорбция**), благодаря *активному транспорту* (с затратой энергии);
- в **петле Генле** происходит обратное всасывание воды (осуществляется концентрация, которая может сократить объем мочи, например, у взрослого человека в 100 раз за сутки); данный процесс **реабсорбции** осуществляется уже за счет **диффузии** и функционированию **противоточной системы**, т.е. движение мочи по канальцу и крови по капиллярам идет в противоположных направлениях;

Диффузия – процесс движения различных растворенных в жидкости веществ из области высокой их концентрации, в область низкой, согласно градиенту концентраций

- в *дистальном отделе* осуществляется канальцевая **секреция**, т.е. из крови некоторые метаболиты (мочевина или мочевая кислота) выделяются прямо почечный каналец.

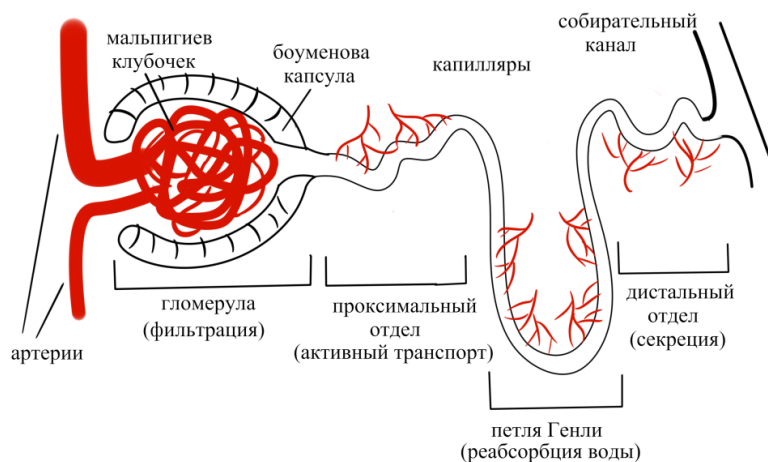


Рисунок 103 – Строение нефрона метанефрической почки и этапы образования мочи

После прохождения через почечный каналец образуется **вторичная моча**, которая собирается в мочеточники (рептилии и птицы) или сначала в почечную лоханку (млекопитающие), а потом в мочеточники и мочевого пузыря.

В обоих случаях мочеточники представляют собой новое образование, не связанное с выводными каналами про- и мезонефроса. Эти каналы — **мюллеров** у самок и **вольфов** у самцов — выполняют только функции выведения **половых продуктов** (осталось от предков). У самок амниот из частей пронефроса и мочеточника мезонефроса (мюллеров канал) развивается яйцевод, который дифференцируется на отделы (маточные трубы, матку и влагалище). У самцов пронефрос и его мочеточник полностью редуцируются. Канальцы верхней части мезонефроса сохраняются и преобразуются в придатки семенника, а мочеточник мезонефрической почки превращается в семяпровод.

Отсюда следует, что половая и выделительная системы хоть и развиваются параллельно, но во взрослых организмах они достаточно разделены между собой.

Направления прогрессивной эволюции

В совершенствовании организации выделительной системы высших позвоночных можно выделить несколько **направлений** (тенденций):

- *увеличения более тесной связи с кровеносной системой* (за счет развития мальпигиева клубочка и дифференцировки почечного канальца нефрона);

- *увеличения выделительной поверхности за счет увеличения числа нефронов;*
- *совершенствование строения нефрона (потеря связи с целомом, удлинение почечного канальца и совершенствование механизма обратного всасывания – реабсорбция).*

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы
первичноводных

Ароморфозы. Важным ароморфозом в совершенствовании выделительной системы является появление **метанефрической почки**, в которой выделительная система потеряла связь с целомом, что обеспечило защиту организма от самоотравления метаболитами. Также принцип строения и функционирования метанефрических почек определяет высокий уровень сохранения влаги в организме за счет активной **реабсорбции** воды, что позволило представителям трех классов амниот широко распространиться по суше и заселить самые различные ландшафты, в том числе и сильно засушливые.

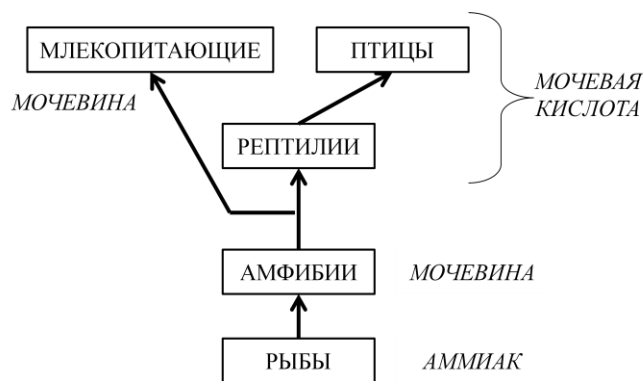


Рисунок 104 – Эволюция конечных продуктов метаболизма

Смена среды обитания повлекла за собой изменение конечных продуктов обмена веществ (рисунок 104). Их бывает несколько, и некоторые мы уже упоминали: **аммиак, мочеви́на, мочева́я кислота** и пр. Но какое-либо из них в определенных классах преобладает. Это связано с растворимостью этих веществ, например, мочева́я кислота не

растворяется в воде, следовательно на ее выведение затрат воды почти не требуется, что важно для наземных животных [Ноздрачев, 1991]. На схеме представлена эволюция метаболитов в ряду позвоночных животных.

Также по **конечным продуктам метаболизма** можно предположить ход эволюции. Из-за того, что мочеви́на является общим признаком амфибий и млекопитающих, можно предположить, что предки млекопитающих – это организмы, которые являлись переходным звеном между амфибиями и рептилиями.

Одним из главных направлений в эволюции выделительной системы амниот можно считать **увеличение выделительной поверхности**. Эту тенденцию диктовало

усложнение организации всех систем органов и повышение уровня метаболизма. Чтобы увеличить фильтрацию крови, следовало повысить взаимодействие (число контактов крови и почки – мальпигиевы клубочки и почечные каналы), а это можно было осуществить чрез увеличение количества нефронов (таблица 7). На всем протяжении эволюции хордовых животных количество нефронов многократно увеличивалось.

Таблица 7

Количество нефронов в почке у разных групп позвоночных животных

Класс позвоночных животных	Количество нефронов
Рыбы	100-200
Хвостатые земноводные	500
Бесхвостые земноводные	2 000
Рептилии	5 000
Птицы	50 000 – 80 000
Млекопитающие	20 000 – 280 000

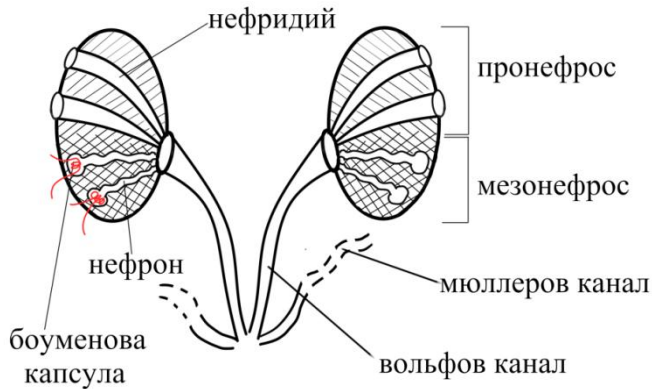
Ценогенезы. Как и в других классах позвоночных животных, в индивидуальном развитии амниот последовательно функционируют **несколько поколений** почек (у анамний два, у амниот добавляется третье – метанефрос), которые все были расписаны выше. Вначале закладывается пронефрос, который затем сменяется мезонефрической почкой. Последняя в отличие от первичноводных позвоночных тоже функционирует лишь на определенных стадиях онтогенеза, и во взрослом состоянии ее части функционируют в роли половые протоки, как уже было отмечено.

Также в эмбриональном развитии в выведении из организма продуктов метаболизма велика роль **аллантаоиса** – общая черта для всех наземных позвоночных, в котором на протяжении всего эмбрионального развития накапливаются все продукты жизнедеятельности организма [Наумов, 1982]. У **млекопитающих**, так как они являются **плацентарными** животными и все необходимые вещества (кислород, углекислый газ, метаболиты и пр.) доставляются и удаляются с помощью плаценты, необходимость в аллантаоисе отпадает, и он развивается слабо. Его главная задача – участие в формировании **пуповины** (большой ее части), которая соединяет эмбрион (потом плод) с плацентой. Когда в стенках аллантаоиса формируются кровеносные сосуды, все продукты жизнедеятельности удаляются через них.

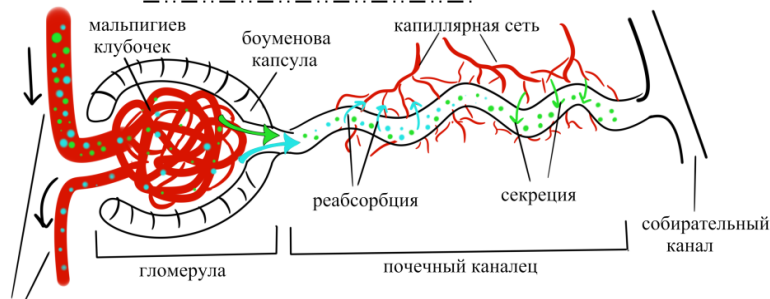
Выделительная система.

Первичноводные позвоночные

Мезонефрическая почка



Строение нефрона



● - конечные продукты метаболизма (н/п, мочевины)
 ● - полезные вещества (н/п, белки)

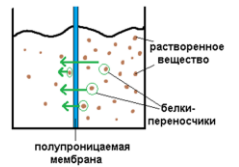
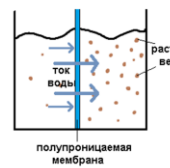
Транспорт веществ

Пассивный транспорт

Активный транспорт

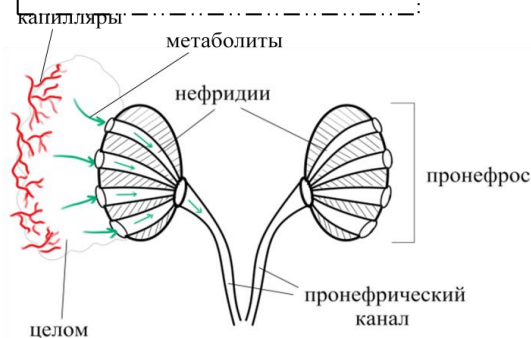
Диффузия

Омос

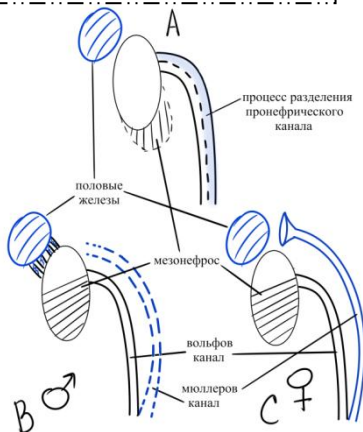


- Развивается из **мезодермы**;
- Первым образуется **пронефрос**

Пронефрическая почка



Разделение половой и выделительной систем



Эволюция нефрона



Основные функции:

- гомеостаз;
- экскреторная (выделительная);
- поддержание осмотического давления (осморегуляция)

Основные направления совершенствования системы:

- переход от нефридия к почке;
- увеличение выделительной поверхности;
- интеграция выделительной и кровеносной системы;
- дифференцировка выделительной и половой системы;
- образование гломерулярной системы и ее совершенствование

Ароморфозы

- про- и мезонефрическая почка;
- мальпигиевы клубочки;
- вольфов и мюллеров каналы;
- процессы фильтрации и реабсорбции;
- мочевого пузыря

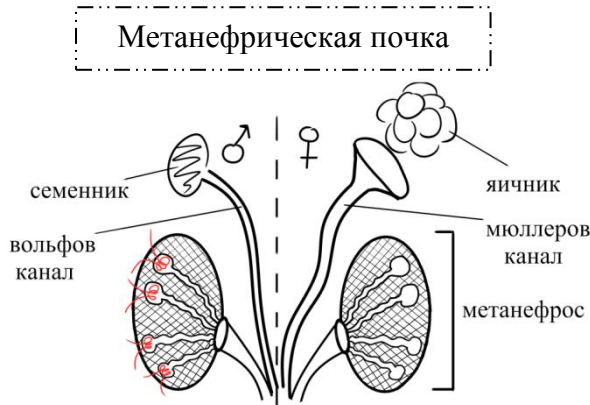
Идиоадаптации

- выделение метаболитов через жабры (у рыб) и кожу

Ценогенезы

- пронефрическая почка

Наземные позвоночные



Основные функции:

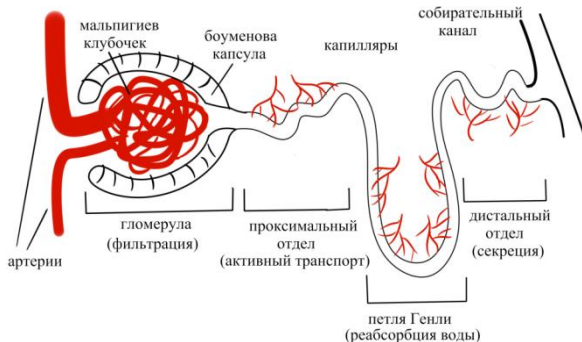
- гомеостаз – поддержание постоянства внутренней среды;
- экскреторная (выделительная);
- осморегуляция

Основные направления совершенствования системы:

- формирование тесной связи с кровеносной системой;
- увеличения выделительной поверхности за счет увеличения числа нефронов;
- совершенствование строения нефрона

Строение нефрона

- 2 процесса:
- ультрафильтрация
 - активный транспорт



Количество нефронов

Класс позвоночных животных	Количество нефронов
Земноводные	500 - 2000
Рептилии	5 000
Птицы	50 000 – 80 000
Млекопитающие	20 000 – 280 000

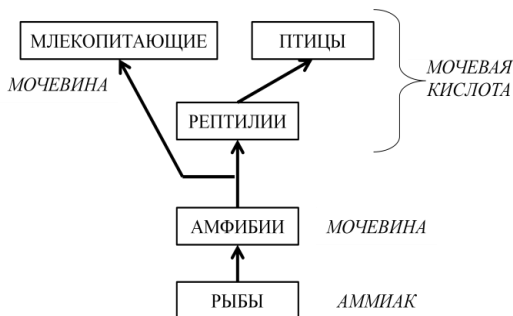
Ароморфозы

- метанефрическая почка;
- разделение почечных канальцев на три отдела;
- смена преобладающих конечных продуктов метаболизма

Ценогенезы

- аллантоис как резервуар для продуктов метаболизма у зародыша;
- про- и мезонефрическая почки

Эволюция продуктов метаболизма



Принцип работы почек



В онтогенезе амниот формируются все три вида почек, которые сменяют друг друга:
 пронефрос – мезонефрос – метанефрос

2.7. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции половой системы хордовых животных

2.7.1. Первичноводные позвоночные *Anamnia*

Все позвоночные животные, как правило, являются **раздельнополыми**. Их половая система представлена **парными половыми железами** (гонады):

- **яичники** (у женских особей) имеют более или менее заметное зернистое строение;
- **семенники** (у мужских особей) отличаются гладкой поверхностью.

Как уже говорилось выше, половая система развивается *параллельно выделительной*, поэтому выводные протоки обычно впадают **в клоаку**.

Для анамний характерно **наружное оплодотворение**. Яйца способны развиваться **только в водной** (или, в редких случаях, в очень влажной) среде. Яйца имеют наружную **белковую оболочку**, которая обеспечивает защиту от механических и химических повреждений. Внутри содержится умеренное количество **желтка**, которого достаточно для вылупления личинок, ведущих водный образ жизни и более или менее похожих на взрослый организм.

Как же формируются гонады? Половые железы позвоночных закладываются в виде парных складок. Сначала мужские и женские половые железы имеют одинаковое строение, затем происходит дифференцировка и специализация [Гилберт, 1993]. В ходе этого процесса возникает связь половых желез с различными для женского и мужского пола частями выделительной системы, которые становятся половыми протоками.

Общий план строения половой системы женской особи [Наумов, 1982]. У самок анамний, после появления мезонефроса, пронефрическая почка освобождается от функции выведения мочи и редуцируется. Обычно остается лишь воронка (**мюллеров канал**), которая сильно увеличивается и вместе с пронефрическим мочеточником преобразуется в **яйцевод**. *Яйцеклетки выходят из яичника в полость тела, попадают в воронку, а затем в яйцевод*. Это означает, что связи между яичником и яйцеводом у самок нет. Метаболиты у самок анамний выводятся через мезонефрическую почку и ее мочеточник – **вольфов канал**.

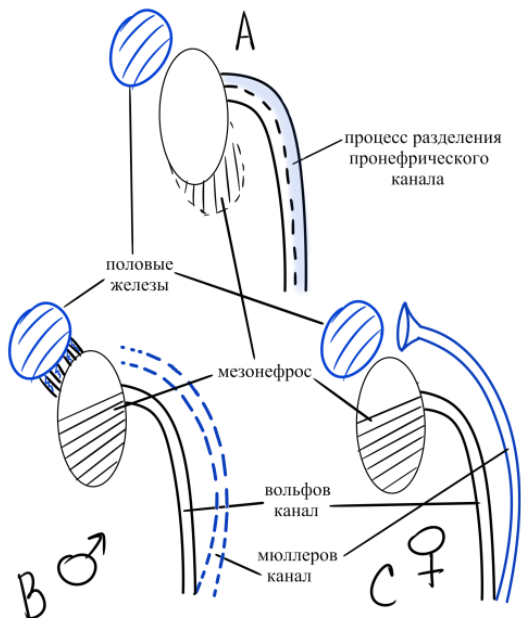


Рисунок 105 – Формирование половых протоков на месте proneфрического мочеточника: А – proneфрос; В – самец; С - самка

Общий план строения половой системы мужской особи. У самцов анэмбриональный в эмбриональном периоде происходит полная **редукция proneфроса** (его мочеточник также редуцируется). Одновременно возникает **связь между семенником и верхней половиной мезонефрической почки (придаток семенника)**. Семявыносящие каналы образуются из эпителия полости тела и соединяются с почкой. Созревшие сперматозоиды во внешнюю среду выделяются через **мочеточник мезонефрической почки** и, далее, клоаку.

Функции половой системы

Функций у половой системы не так много, но их роль в развитии жизни на Земле велика. Роль половой системы заключается в:

- *производство половых гамет* (яйцеклетки и сперматозоиды), которые участвуют в воспроизводстве живых организмов;
- *синтез половых гормонов* (андрогены и эстрогены).

Направления прогрессивной эволюции

В ходе прогрессивной эволюции половой системы анэмбриональный можно выделить несколько **тенденций**:

- *специализация желез (половых) и установление связи с различными частями выделительной системы;*
- *появление и дифференцировка половых путей* (яйцеводов и семявыносящие каналы).

Морфофизиологические изменения в организации дыхательной системы первичноводных

Ароморфозы. Главным ароморфозом в становлении половой системы хордовых животных (в частности, группы анэмбриональный) стало появление **собственных протоков половых желез** (мюллеров канал у самок, вольфов канал у самцов). Данные изменения

стали ключевыми в дальнейшем становлении половой системы, а именно в появлении и развитии **яйцеживорождения** и **живорождения**.

Идиоадаптации. Половая система анангий в некоторых случаях не придерживается общих закономерностей, описанных выше. Существует много примеров идиоадаптаций, показывающих уникальность строения половой системы у некоторых классов первичноводных хордовых животных.

В этом аспекте интересен класс Хрящевые рыбы. У особей этого класса и некоторых костных рыб (еще встречается у хвостатых и безногих амфибий) возникает **внутреннее оплодотворение**, что предопределяет развитие **яйцеживорождения** (задержка развивающегося яйца с последующим вылуплением личинок в нижних частях яйцеводов) и **живорождения** [Лукин, 1989] (когда устанавливается связь между развивающимся зародышем и материнским организмом), которое свойственно *акулам*.

Появлению внутреннего оплодотворения у таких примитивных (с точки зрения эволюции) организмов способствовало образованию **копулятивных органов** (*птеригоподий* – видоизмененные лучи брюшных плавников), с помощью которых сперматозоиды вводятся в клоаку самки [Шмальгаузен, 1947]. Развитие зародыша отличается от такого у млекопитающих, которые имеют *истинное живорождение*. Развитие идет за счёт энергетических запасов яйца (**желтка**). После откладки яиц из них выходят зрелые, способные к самостоятельной жизни акулята.

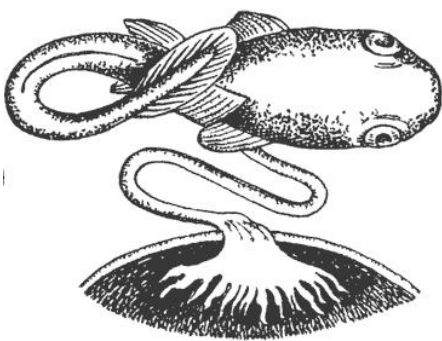


Рисунок 106 - Формирование псевдоплаценты у некоторых видов акул

При живорождении между зародышем и материнским организмом возникают **тесные связи**. Образующийся вокруг желтка и снабженный кровеносными сосудами зародыша желточный мешок после исчерпания запасов желтка **прирастает к стенке «матки»** (рисунок 106) [Ромер и др., 1992]. Возникает своеобразная *«плацента»*: кровеносные сосуды зародыша и матери лежат близко друг от друга. *Путем осмоса и диффузии кислород и питательные вещества из кровотока матери попадают в кровоток зародыша,*

а продукты распада – в кровь матери. Не стоит сравнивать «псевдоплаценту» акул и плаценту млекопитающих, так их происхождение различается.

У немногих представителей класса Костные рыбы также может развиваться

внутреннее оплодотворение. При этом семя вводится в половые протоки самки при помощи **генитального сосочка** (*бычки подкаменщики*), или при помощи **гоноподия** – измененного участка анального плавника (многие *карпозубообразные*). Но, в отличие от акул, у них может формироваться максимум (в редких случаях) **яйцеживорождение** (например, меченосцы).

Появление яйцеживорождения или живорождения позволяет анамниям увеличить выживаемость свое потомства, хотя многократно уменьшается плодовитость, т.е. количество потомства. Выживаемость повышается за счет того, что икра не подвержена агрессивным условиям окружающей среды.

2.7.2. Земноводные *Amphibia*

Половая система земноводных мало чем отличается от половой системы остальных первичноводных хордовых животных. По своей организации эта система находит больше сходств с половой системой хрящевых и двоякодышащих рыб.

Земноводные **раздельнополые**, как и все представители типа Хордовые. Половые железы парные. Оплодотворение наружное, так как отсутствуют копулятивные органы.

Общий план строения половой системы мужской особи [Наумов, Ч.1., 1979]. У самцов половые железы представлены парой *округлых беловатых семенников*, которые прилегают к почкам. Над семенниками лежит по характерному для земноводных **жировому телу** неправильной формы (рисунок 107): его роль – *питание семенника и развивающихся в нем сперматозоидов.* Его запасы расходуются в период зимы, когда земноводные (как хладнокровные) неактивны. От семенников отходят многочисленные семявыносящие каналы, проходящие через верхнюю часть мезонефрической почки и впадающие в мочеточник (**вольфов канал**). Перед клоакой

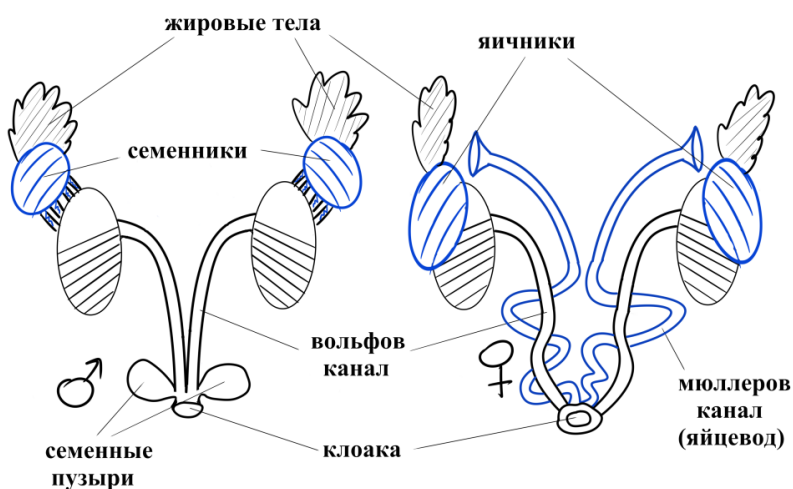


Рисунок 107 – Общий план организации половой системы земноводных:
слева – мужская особь, справа - женская

развивающихся в нем сперматозоидов. Его запасы расходуются в период зимы, когда земноводные (как хладнокровные) неактивны. От семенников отходят многочисленные семявыносящие каналы, проходящие через верхнюю часть мезонефрической почки и впадающие в мочеточник (**вольфов канал**). Перед клоакой

из него образуется **семенной пузырек**, служащий резервуаром для сперматозоидов.

Общий план строения половой системы женской особи (рисунок 107). Половые органы самок представлены парными **яичниками**, имеющими зернистое строение. Они также снабжены по **жировому телу**. **Яйцеводы (мюллеровы каналы)** представляют собой парные сильно извитые трубки, открывающиеся самостоятельно в клоаку. Воронки яйцеводов прирастают к сердечной сумке, и при сокращении сердца они попеременно сжимаются и расправляются, насасывая яйца из полости тела.

Особенность развития амфибий как первых наземных организмов. Главной особенностью и чертой, отличающей земноводных от других представителей группы Анамния, является развитие **личинок с метаморфозом** (превращением), этапы которого представлены на рисунке 108. В связи с небольшим количеством желтка (питательных веществ) в икринке, зародыш не может сразу развиваться до организма, похожего на взрослую особь (как в других классах хордовых животных). Поэтому из икринок выводятся **головастики** – личинки, похожие больше на рыб, так как *не имеют конечностей, но обладают хвостом, похожим на рыбий*. Дышат *жабрами*, кровеносная система представлена *двухкамерным сердцем* и, соответственно, *одним кругом кровообращения*. Головастик, до метаморфоза, ведет полностью **водный образ жизни**, питаясь и набирая массу и энергию для превращения во взрослую особь. Этот путь развития является аналогом внутриутробного развития организмов с живорождением.

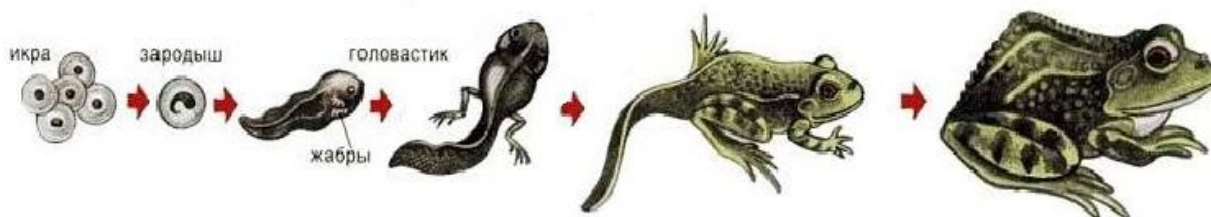


Рисунок 108 – Этапы непрямого (с метаморфозом) развития земноводных

Направления прогрессивной эволюции

В эволюции половой системы земноводных необходимо выделить важную **тенденцию**:

- *удлинение и начало дифференциации яйцеводов на отделы*, которая окажет в дальнейшем большое положительное влияние на освоение наземной среды обитания, а именно формирование собственно **яйца** (со скорлупой) и копулятивных органов женских особей.

Морфофизиологические изменения в организации дыхательной системы
первичноводных

Идиоадаптации. В данном классе хордовых животных также есть виды, которые мало соответствуют общим закономерностям. У большинства *хвостатых земноводных оплодотворение внутреннее*. Например, у *тритонов* самец откладывает **сперматофор** [Шмальгаузен, 1947], а самка захватывает его краями клоаки, где его оболочка растворяется и сперматозоиды, проникая в нижние участки яйцеводов, оплодотворяют находящиеся там яйцеклетки.

У некоторых *саламандр* самец, обвиваясь вокруг самки, прижимает отверстие своей клоаки к клоаке самки, тем самым оплодотворяя яйцеклетки. Похожий принцип действует и у *безногих амфибий*. Далее самка метает уже оплодотворенные икринки.

У земноводных имеют место быть явление **яйцеживорождения**, которое соответствует обычно видам, обитающим на территориях с теплым климатом (Западная Европа, Африка). У них яйца *развиваются в нижних частях яйцеводов*, при этом рождаются уже завершившие метаморфоз маленькие особи. Примером таких земноводных могут служить: *африканская жаба, огненная саламандра, горная саламандра* и пр.

Некоторые виды бесхвостых земноводных могут транспортировать икру на своем теле. Например, самка *типы суринамской* после оплодотворения помещает икринки в специальные ячейки на своей спине, где находятся до вылупления. А самцы *ринодермы Дарвина* заглатывают оплодотворенную икру в специальный глоточный мешок [Гуртовой, 1992], где и проходит период инкубации.

2.7.3. Наземные позвоночные Amniota

Для освоения наземно-воздушной среды и разрыва всех связей с водной средой, представители группы Амниота должны были претерпеть глобальные перестройки всех систем органов, а особенно половой системы, что определило основные принципы их размножения.

По своей организации, половая система наземных позвоночных животных сходна с половой системой первичноводных.

Все представители хордовых животных, как уже говорилось, **раздельнополые**. Половые органы, в основном, **парные**: две половые железы и два соответствующих им половых протока (яйцеводы или семявыносящие каналы).

У самок амниот, как и у анамний, яйцевод развивается из остатков **пронефроса** и из мочеточника (**мюллеров канал**). У самцов амниот мюллеров канал полностью редуцируется (рисунок 109). Канальцы верхней части мезонефроса (**вольфов канал**) превращается в **семяпровод**. Функцию выделения мочи он в связи с образованием метанефрической почки утрачивает, в отличие от самцов анамний. У самцов **мезонефрическая почка** работает как выделительный орган только в эмбриональный период, а во взрослом состоянии служит **придатком семенника**, накапливая и выделяя семя.

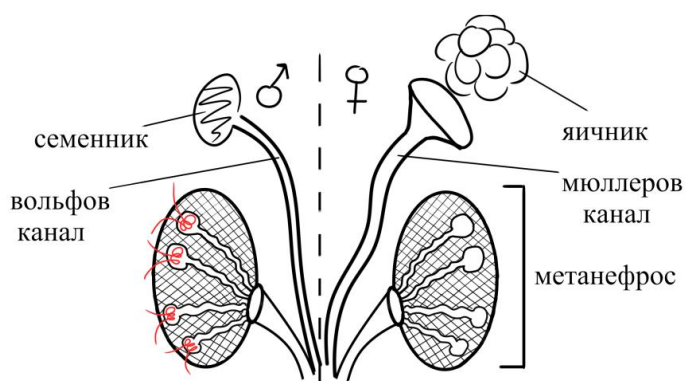


Рисунок 109 – Строение мочеполовой системы амниот

Если не брать во внимание млекопитающих, то протоки половой и выделительной систем ведут в **клоаку**.

Почти всем амниотам характерно наличие развитых **копулятивных органов**, так как основной для них тип оплодотворения – **внутренний**. Но внутреннее оплодотворение возможно и без специальных органов, благодаря **сложным формам поведения** при спаривании, которое свойственно некоторым рептилиям и почти всем птицам (*плотное прижатие клоак самки и самца*).

В связи с внутренним оплодотворением, представлены все типы рождения потомства: **яйцерождение**, **яйцеживорождение** и **живорождение**. Все эти типы мы рассматривали в группе Анамния, но у наземных позвоночных они имеют свои особенности, на которые мы укажем ниже.

Направления прогрессивной эволюции

В процессе прогрессивной эволюции половой системы наземных позвоночных животных можно выделить следующие **направления**:

- *усложнение строения и процесса формирования яйца;*
- *формирование зародышевых оболочек при развитии яйца;*
- *дифференцировка яйцевода на отделы;*
- *формирование и усовершенствование копулятивных органов;*
- *переход от яйцерождения к живорождению (появление плаценты);*
- *снижение плодовитости в пользу повышения выживаемости.*

Морфофизиологические изменения в организации половой системы наземных
позвоночных

Эволюция половой системы данной группы хордовых животных отличается большим количеством перестроек, часть которых является глобальными (ароморфозы).

Ароморфозы и идиоадаптации. Во-первых, в связи с освоением среды, в которой вода в больших количествах отсутствует, для амниот характерно усложнение строения **яйца**: увеличение количества **желтка** и **белка**, образование плотных наружных оболочек (**скорлупа**). Зародыша в яйце окружают специальные **зародышевые оболочки** (рисунок 110) [Афанасьев, 2012] – провизорные (временные) органы, которые действуют только на этапе эмбрионального развития. Их выделяется три:

- Внутренняя из них – **амнион** – обеспечивает водную среду для зародыша, так как мы знаем, что зародыши всех хордовых животных похожи и имеют органы водных организмов (жабры и пр.). Главные **функции** этой оболочки: *защита от механических повреждений, поддержание необходимой концентрации и состава солей, защита от попадания чужеродных веществ* (бактерии, вирусы и т.д.).

- Как вырост задней части первичной кишки зародыша развивается **аллантоис**, или зародышевый «*мочевой пузырь*», служащий зародышевым органом *дыхания*, так как пронизан плотной сетью кровеносных сосудов, и для *выделения жидких отходов*.

- Третья оболочка – **серозная** – выстилает яйцо изнутри (прилегает к скорлупе) и участвует в *газообмене*, т.е. *снабжает зародыш кислородом и выделяет углекислый газ*.

- Также к провизорным органам относится **желточный мешок**, который содержит все необходимые *питательные вещества* для развития организма, а также на ранних этапах является первым **кровообразующим органом**.

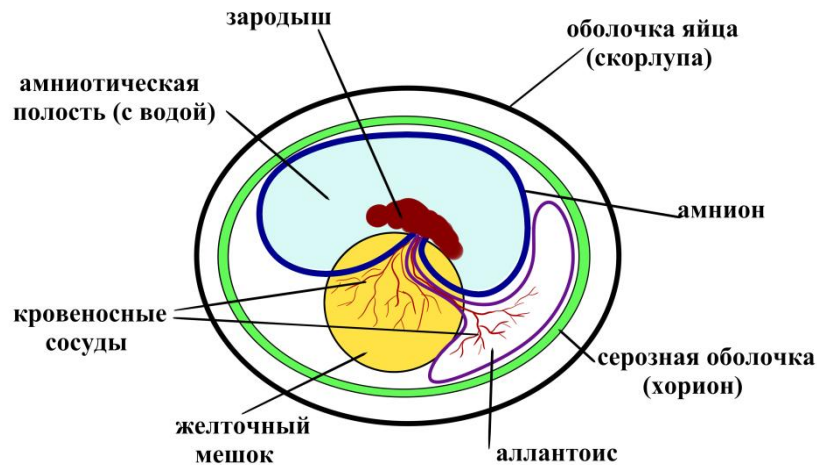


Рисунок 110 – Строение яйца амниот: система зародышевых оболочек

Как уже отмечалось, у амниот начинается **разделение яйцевода** самок на отделы. Это было связано с развитием **яйцерождения** (у большинства рептилий и птиц), **яйцеживорождения** (у рептилий, например, живородящей ящерицы, обыкновенной гадюки и пр.) и, особенно, **живорождения** (в основном, у млекопитающих) [Гилберт, 1993]. Формирование амниотического яйца сложный процесс за счет его «многослойности». У *рептилий* и *птиц* в яйцеводах **передняя** часть формирует **белок**, а **задняя** – создает кожистую (у рептилий) или укрепленную кальцием (у птиц) **скорлупу**. Поэтому яйцеводы у этих классов достаточно длинные.

Благодаря чему же возможно яйцеживорождение? У таких рептилий скорлупа очень тонкая кожистая, а аллантоис богат кровеносными сосудами. В связи с этим через скорлупу возможен *газообмен между кровью матери и зародыша (между капиллярами аллантоиса и стенок яйцевода)*. У живородящей ящерицы формируется **подобие плаценты**, когда через разрушившиеся участки скорлупы **серозная оболочка непосредственно контактирует со слизистой яйцевода**. Но зародыш все равно питается желтком, а «плацента» участвует только в **газообмене**. Это максимальное развитие плаценты у рептилий.

Млекопитающие в плане дифференцировки яйцевода вышли на новый уровень. В связи с развитием живорождения дифференцировка становится более четкой. Яйцеводы подразделяются на **3 отдела**:

- *фаллопиевы трубы;*
- *матку;*
- *вагалище.*

Так как яйцевод обычно является **парным** (левый и правый), как и все элементы половой системы, он сохраняет **парность** у некоторых млекопитающих (рисунок 111):

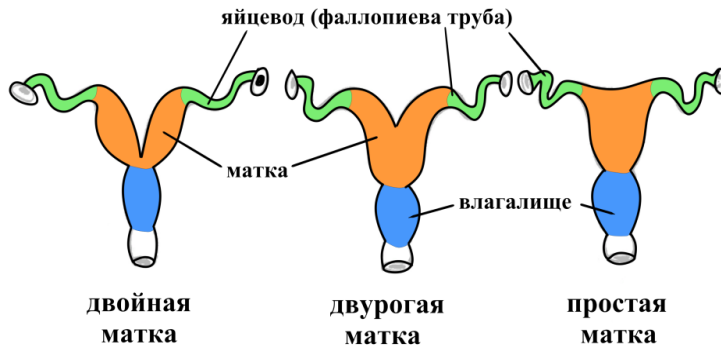


Рисунок 111 – Основные типы матки у млекопитающих

яйцекладущих, сумчатых, грызунов и слонов, у которых имеется две матки и два яйцевода, но единое влагалище (**двойная матка**) [Наумов, 1982].

У остальных млекопитающих матка является непарной (**двурогая матка** – у *копытных, хищных* и пр.;

простая – у *приматов и рукокрылых*).

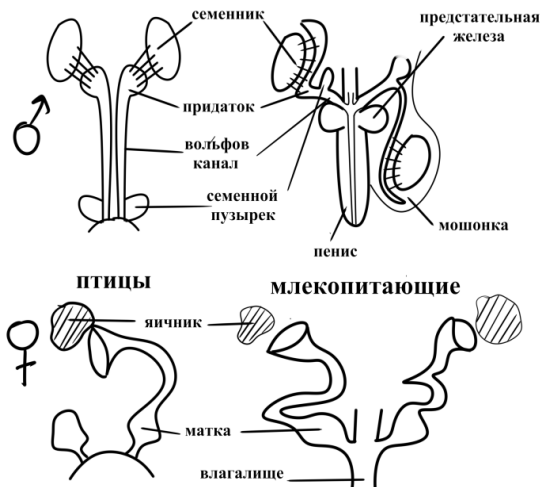


Рисунок 112 – Сравнение половой системы птиц и млекопитающих

Вместе с дифференцировкой яйцевода самок у самцов амниот (у птиц они имеются только у страусов и уток) развиваются **копулятивные органы**. У большинства *пресмыкающихся*, а также у *сумчатых млекопитающих* они парные. Непарными они являются только у плацентарных животных (т.е. у большинства млекопитающих) с одним влагалищем, но в его развитии обнаруживается срастание парных зачатков.

Птицы – эта та группа позвоночных, в организации половой системы которых копулятивные мужские органы отсутствуют (рисунок 112). Но стоит отметить *гусеобразных*, так как это почти единственный отряд, самцы которого обладают копулятивными органами (пенис).

Стоит особое внимание обратить на **живорождение**, которое стало важным эволюционным приобретением представителей группы амниот. Снижение плодовитости в несколько раз в пользу повышения выживаемости потомства, позволило некоторым

наземным позвоночным обеспечить сохранение своих видов. Так как, находясь в теле матери, зародыш защищен от агрессивного воздействия окружающей среды, значительно уменьшая шанс его гибели, что не свойственно большинству яйцекладущих позвоночных.

Живорождение развито у **всех млекопитающих** (кроме *яйцекладущих*: *утконос и ехидна*) и некоторым видам *ящериц* (*сцинковые*). Этот тип рождения подразумевает прохождение полного развития плода **внутри тела матери**. Для связи зародыша и матери формируется специфический орган – **плацента** (рисунок 113) [Шмальгаузен, 1947]. Она образована из ворсинок **хориона** (серозной оболочки млекопитающих) зародыша и рыхлого участка **стенки матки**, в который внедряются ворсинки хориона. При функционировании осмоса и диффузии кровь зародыша получает из материнской крови *питательные вещества, витамины и кислород* и отдает ей *углекислый газ и разные метаболиты*. Активное участие в формировании плаценты принимает **аллantoис**, который в связи с формированием плаценты утрачивает свою значимость, как резервуара продуктов жизнедеятельности. Аллantoис – это главный компонент **пуповины**, благодаря которой зародыш и соединяется с **плацентой**.

В таком состоянии зародыш развивается на протяжении определенного промежутка времени, который у каждого рода класса Млекопитающие свой.

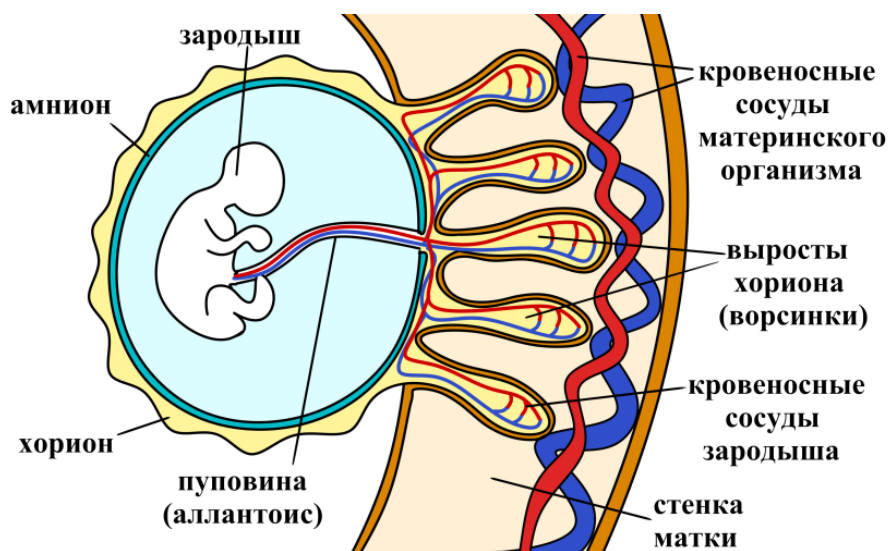
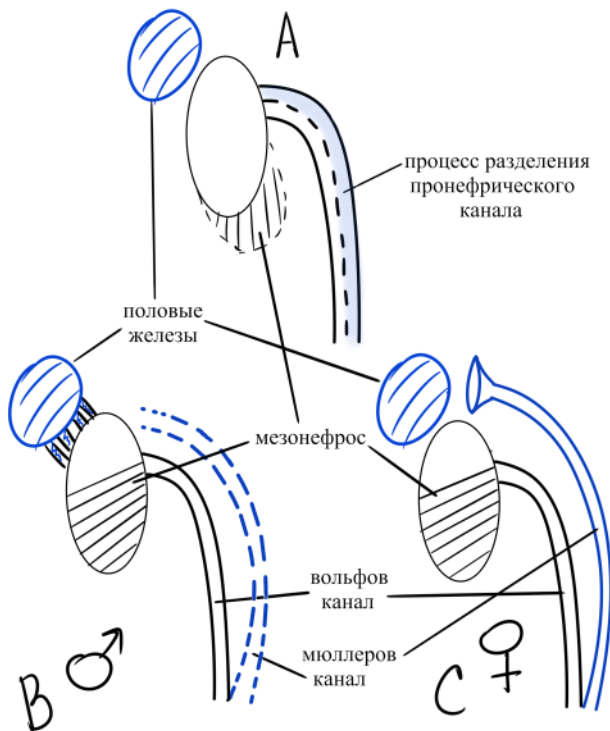


Рисунок 113 – Принцип формирования плаценты млекопитающих

Половая система. Первичноводных позвоночных

Оплодотворение преимущественно
наружное;
для многих характерно не прямое
развитие (есть личиночная стадия)

Формирование половой системы
первичноводных:
А – пронефрос; В – самец; С - самка



Плодовитость первичноводных
позвоночных

Анатомия	Группы	Плодовитость, количество икринок
Многочленики	ручьевая	1,5-3 тыс.
	речная	20-125 тыс.
	морская	240 тыс.
Акулы	яйцекладущая	1-12
	яйцеживородящая	2-80
	живородящая	1-12
Костные рыбы		до 300 млн.

Основные функции:

- производство половых гамет (яйцеклетки и сперматозоиды);
- воспроизводство живых организмов;
- синтез половых гормонов (андрогены и эстрогены)

Основные направления совершенствования системы:

- специализация желез (половых) и установление связи с различными частями выделительной системы;
- появление и дифференцировка половых путей (яйцеводов и семявыносящие каналы)

Ароморфозы

- парные половые железы с собственными протоками;
- яйцерождение

Идиоадаптации

- внутренне оплодотворение и яйцеживорождение, живорождение хрящевых рыб;
- «псевдоплацента» акул;

Ценогенезы

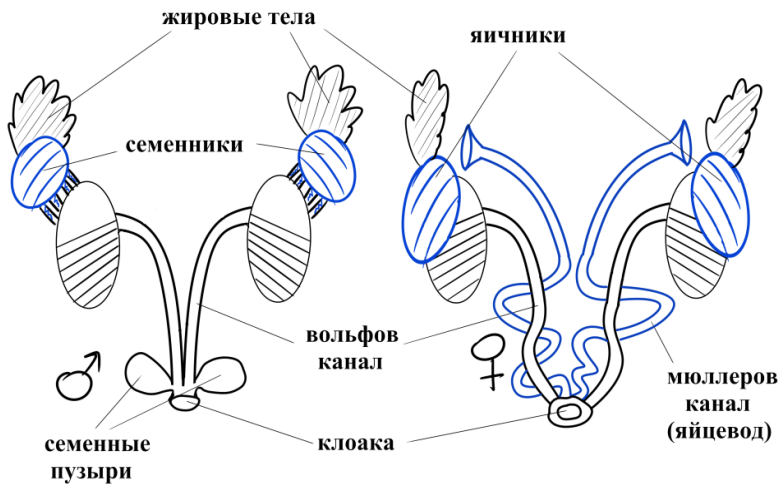
- плотная скорлупоподобная оболочка яиц;
- желточная плацента хрящевых рыб;
- развитие наружных жабр у зародышей яйцекладущих акул

- Половая система формируется из **энтодермы**;
- Формируется на месте про- и мезонефроса;
- развивается параллельно выделительной системе

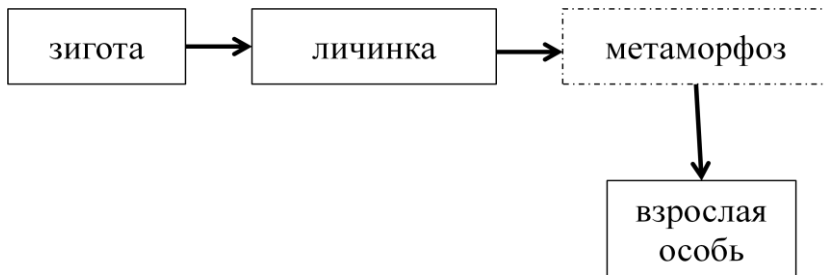
Земноводные

- Преимущественно оплодотворение наружное
- Внутреннее у хвостатых и безногих

Общий план строения половой системы



Развитие земноводных



Основные функции:

- производство половых гамет;
- воспроизводство живых организмов;
- синтез половых гормонов

Основные направления совершенствования системы:

- развитие половых желез;
- совершенствование, удлинение и дифференцировка половых путей

Ароморфозы

- дифференцировка и удлинение яйцевода;
- копулятивные органы

Идиоадаптации

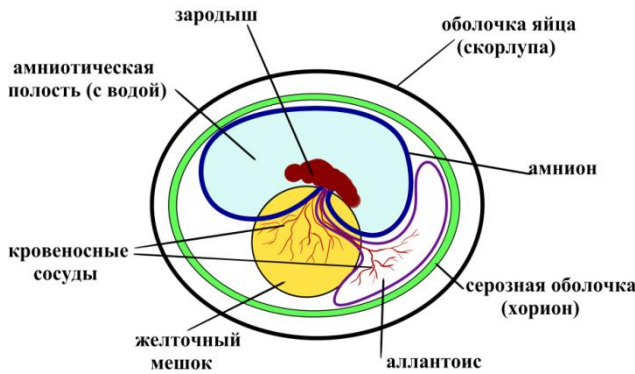
- жировые тела над половыми железами;
- семенной пузырек у самцов;
- метаморфоз в онтогенезе;
- внутреннее оплодотворение хвостатых земноводных;
- развитие яйцеклеток в специальных органах (ячейки в коже, глоточный мешок)

Ценогенезы

- личиночная стадия в жизненном цикле

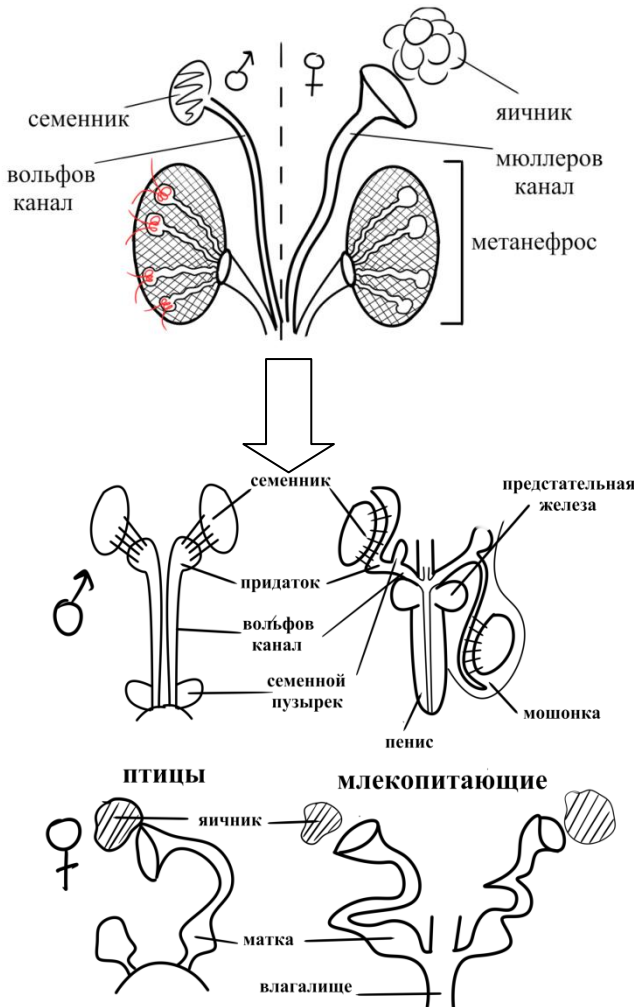
Наземные позвоночные

Размножение на суше: формирование зародышевых оболочек



- Только внутренне оплодотворение;
- Яйцо содержит очень много желтка => развитие прямое (без метаморфоза)

Общий план строения половой системы



Основные функции:

- производство половых гамет;
- воспроизводство;
- синтез половых гормонов;
- вынашивание и забота о потомстве (особенно, млекопитающие)

Основные направления

совершенствования системы:

- дифференцировка яйцевода на отделы;
- усложнение строения яйца;
- усовершенствование копулятивных органов;
- переход от яйцерождения к живорождению;
- снижение плодовитости в пользу повышения выживаемости

Ароморфозы

- яйцо с твердой скорлупой;
- зародышевые оболочки;
- 3 отдела яйцевода (фаллопиева труба, матка, влагалище);
- живорождение;
- плацента млекопитающих;
- копулятивные органы

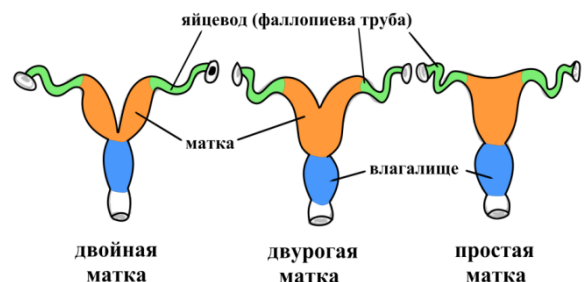
Идиоадаптации

- яйцеживорождение и живорождение у рептилий;
- непарная половая система самок птиц (одна половина редуцируется)

Ценогенезы

- провизорные органы (зародышевые оболочки)

Типы матки млекопитающих



2.8. Закономерности морфофункциональной организации и эволюции нервной системы хордовых животных

2.8.1. Первичноводные позвоночные *Anatnia*

Организм как государство – без органов власти никуда. Одноклеточные организмы являются одними из самых простых по своей организации представителями живых организмов. Реагируя на все вызовы (свет, температура, давление и пр.) окружающей среды, их клетка выступает одновременно в роли как рецептора (принимает сигнал), так и эффектора (отвечает на сигнал). С появлением многоклеточности такое существование затруднилось, так как произошла дифференциация клеток по функциям и их строению. Каждая клетка не может своими силами уже дать достойный ответ, так как у них уже есть своя специализация. Чтобы в минуты определенного сигнала со стороны окружающей среды сформировать эффективный ответ всего организма, как единого целого, необходима сложная интегрирующая (объединяющая) структура, которой и является **нервная система**.

Организм как сложный «суперкомпьютер». Одна из основных характеристик организации всех позвоночных животных — это наличие **трубчатой нервной системы**, которая располагается со спиной стороны организма.

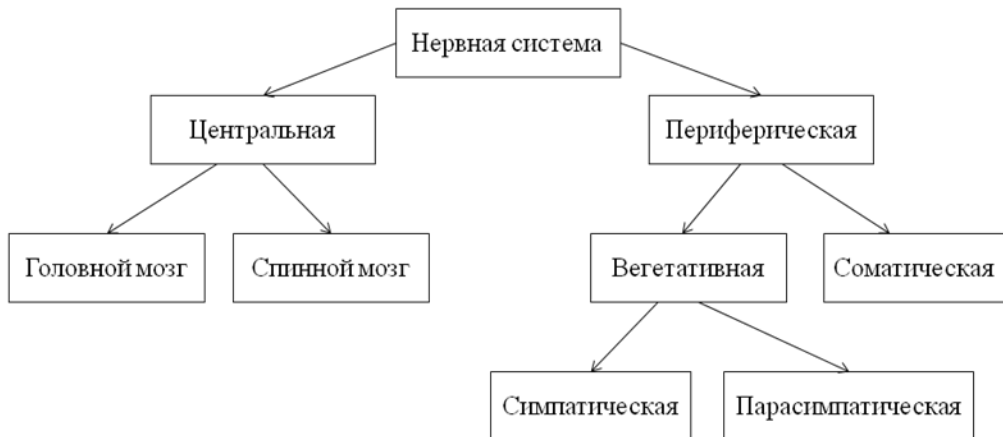


Рисунок 114 – Структура нервной системы позвоночных животных

Общий план строения нервной системы у всех хордовых одинаков — это **нервная трубка**, от которой отходят **парные нервы**. Передний конец трубки обыкновенно расширен и образует **головной мозг**, между тем как задняя цилиндрическая часть трубки является **спинным мозгом**.

Условно нервную систему хордовых животных разделяют на **центральную**, которая делится на *головной* и *спинной* мозг, и **периферическую**, состоящую из

разнообразных *нервов*, служащих для соединения центральной нервной системы с органами тела (рисунок 114).

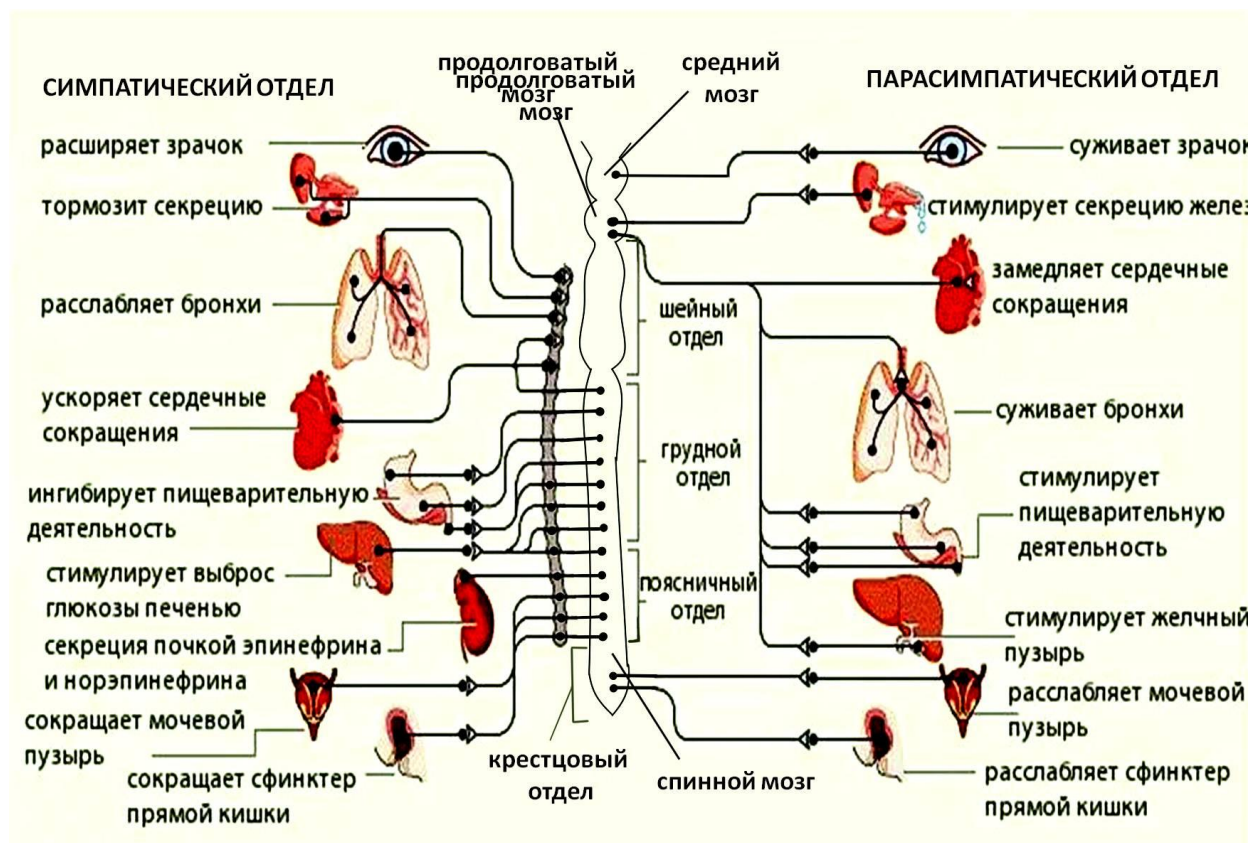


Рисунок 115 – Вегетативная нервная система и иннервируемые органы

Периферическая нервная система по функциональному признаку делится на: **соматическую** и **вегетативную**. **Соматическая иннервирует** (органы и ткани пронизаны нервами, что обеспечивает их связь с центральной нервной системой, т.е. контроль и управление) *скелетную мускулатуру*, а **вегетативная** – *внутренние органы* и делится на **симпатическую** и **парасимпатическую**. Симпатическая иннервирует *мышечные оболочки кровеносных сосудов и внутренних органов*. Парасимпатическая иннервирует *гладкую мускулатуру внутренних органов и железы* (рисунок 115).

Нервная система образована **нервной тканью**, которая состоит из нервных клеток — **нейронов** и мелких **клеток-спутников** (глиальных клеток, или *нейроглия*). **Нейрон** — это основная структурно-функциональная единица нервной ткани. Эти клетки способны принимать, обрабатывать, кодировать, передавать и хранить информацию, устанавливать контакты с другими клетками (рисунок 116).

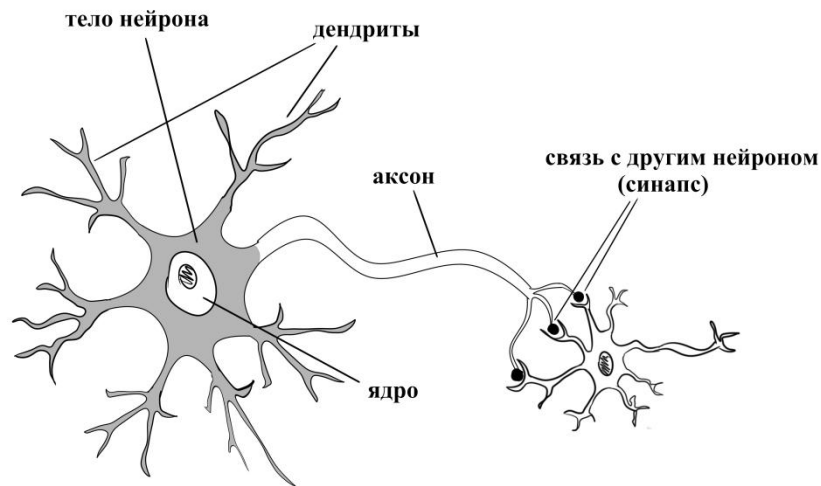


Рисунок 116 – Общий план строения нейрона

Для всех позвоночных строение нейрона одинаково. Он состоит из двух отделов: **тело нейрона** и **отростки** (аксон и дендриты). **Тело** – основная часть нервной клетки, которая содержит ядро и прочие органеллы. **Аксон** (он один) – это длинный отросток, с помощью которого нейрон передает сигнал (импульс) другому нейрону, а с помощью **дендритов**, которых может быть много (причем каждый дендрит многократно дихотомически делится), нейрон принимает сигналы от других клеток.

Благодаря данному строению нейронов, центральная нервная система состоит из **серого** и **белого** вещества. *Серое вещество* представлено *телами нейронов и дендритами*, а *белое вещество* — многочисленными *аксонами и клетками нейроглии* (совокупность вспомогательных клеток центральной нервной системы). Положение этих слоев в ЦНС различно: в спинном мозге серое вещество находится *внутри*, а в головном мозге оно может располагаться как *внутри*, так и *снаружи*.

Если серое вещество располагается на периферии головного мозга, то оно формирует **кору полушарий** переднего мозга (представлено у *млекопитающих*), а если внутри головного мозга, то формируются **полосатые тела** (у всех амниот), которые обеспечивают сложные формы нервной деятельности (аналог коры полушарий). Эту полосатую исчерченность им придает *чередование белого и, в большей степени, серого мозговых веществ*.

Все нейроны делятся на три группы [Ноздрачев, 1991]:

- **Сенсорные (чувствительные)** – *принимают и передают импульсы от рецепторов в центральную нервную систему, т.е. сигналы идут от периферии к центру;*

- **Моторные (двигательные)** – несут сигналы от центральной нервной системы к исполнительным органам – эффекторам (мышцы, железы и пр.), т.е. сигналы идут от центра к периферии;
- **Промежуточные (вставочные)** – своеобразные «удлинители», т.е. передают сигналы от сенсорных нейронов к другим промежуточным, ну или сразу к моторным нейронам.

У всех классов позвоночных животных головной мозг состоит из **5 отделов**:

- *передний* (разделенный на два отдела);
- *промежуточный*;
- *средний*;
- *мозжечок*;
- *продолговатый*.

Степень развития этих отделов неодинакова у животных разных классов типа Хордовые. От головного мозга отходит **10 пар головных нервов** (см. таблицу 10, стр. 224) [Шмальгаузен, 1947].

Так как основой центральной нервной системы позвоночных является нервная **трубка**, то внутри головного мозга имеется **полость**, которая дифференцирована на отделы – **мозговые желудочки** (рисунок 117). Имеется 4 желудочка:

- 1 и 2 – внутри переднего мозга;
- 3 – занимает промежуточный мозг;
- 4 – средний мозг.

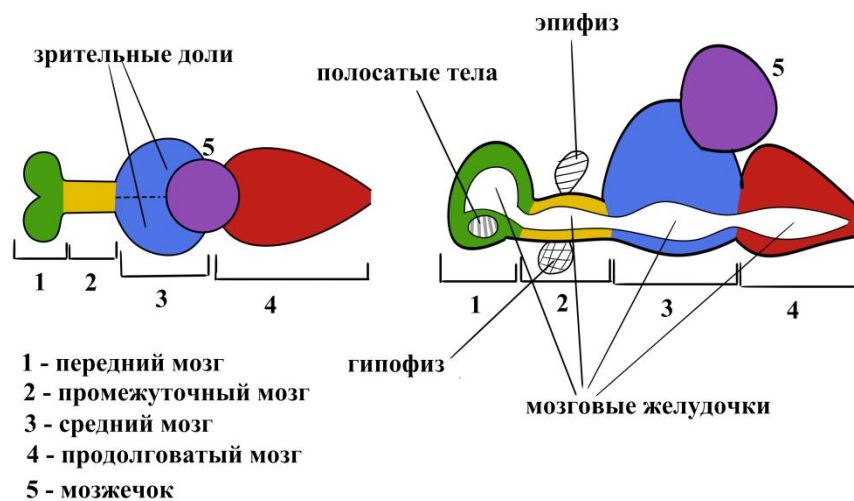


Рисунок 117 – Общая схема организации головного мозга позвоночных: слева – вид сверху, справа – продольный разрез

Все желудочки соединены между собой и заполнены **церебральной (спинномозговой) жидкостью**, которая защищает головной и спинной мозг от механических воздействий, поддерживает постоянное внутричерепное давления, способствует обменным процессам между кровью и мозгом.

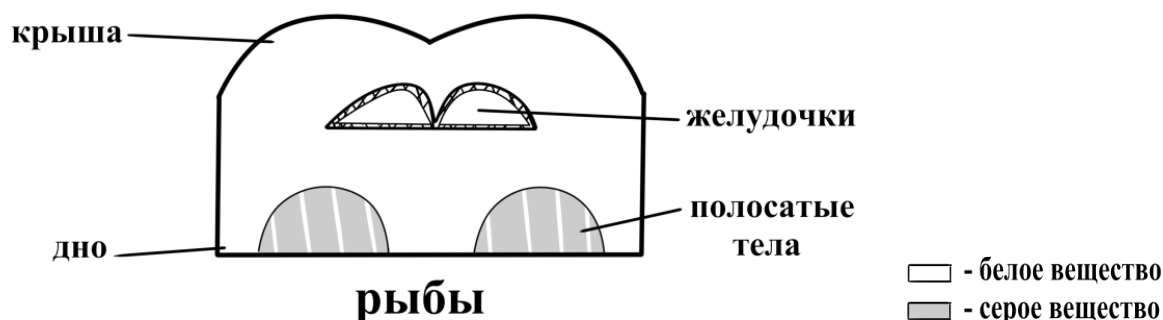


Рисунок 118 – Поперечный разрез переднего мозга первичноводных позвоночных

Передний мозг анамний, в отличие от переднего мозга амниот, относительно не велик. Основную его массу составляют **полосатые тела**, которые расположены на дне переднего мозга (рисунок 118).

В **промежуточном мозге**, с которым связан **эпифиз** и **гипофиз**, расположен **гипоталамус**, являющийся центром эндокринной системы.

Мозжечок развит хорошо в связи со сложностью движения первичноводных позвоночных животных (кроме амфибий). Он представляет собой *центр координации движения, и его размер варьирует в зависимости от активности движения разных видов.*

Продолговатый мозг является связующим звеном *между спинным и головным мозгом.* Обеспечивает связь высших отделов головной мозга со спинным и содержит центры дыхания и кровообращения.

Спинной мозг проходит внутри **спинномозгового канала**, *сформированного дугами позвонков*, по всей длине позвоночника. Аналогично самому позвоночнику, в строении спинного мозга наблюдается **сегментация** (отделы соответствуют отделам позвоночника, а сегменты, обычно, каждому позвонку). Сегменты спинного мозга посредством нервных волокон соединяются с определенным участком в организме (см. рисунок 115).

Для анамний, в связи с особенностями строения и функционирования отделов головного мозга, сформировался свой тип этого важного органа – **ихтиопсидный тип**.

Этот тип головного мозга выражается в незначительных размерах в целом и **слабом развитии переднего отдела**. Передний мозг относительно мал; разделен на два отдела (полушария). От переднего мозга вперед отходят две **обонятельные доли**. По существу, передний мозг анамний – *только обонятельный центр*. Промежуточный мозг сверху прикрыт передним и средним. От него отходят эпифиз, воронка с прилегающим к ней гипофизом и зрительные нервы.

Отличительной особенностью данного типа мозга – это **развитый средний отдел**. Он выполняет несколько **функций**:

- с одной стороны, это **зрительный центр**, который состоит из двух зрительных долей.
- с другой – **высший отдел** мозга анамний, поскольку сюда приходят сигналы от всех частей тела и здесь вырабатываются ответные импульсы.

Функции нервной системы

Нервная система, как одна из главных **интегрирующих** (объединение всех органов и тканей в единое целое) систем организма, обеспечивает:

- *регуляцию всех жизненных процессов организма;*
- *взаимодействие организма с внешней средой.*

Взаимодействие организма с окружающей средой. Приспосабливая организм к меняющимся условиям среды, данная система принимает раздражения, производит их анализ и синтезирует полученную информацию, вырабатывая наиболее своевременные и целесообразные реакции организма как единого целого.

Но как же осуществляется взаимодействие организма с внешней средой?

Раздражимость – это основное свойство живых организмов, и с дифференцировкой клеток сложного организма позвоночных в этом отношении наступает специализация этих клеток. В распознавании и анализе всех внешних и внутренних стимулов (раздражителей, таких как свет, вкус, звук, механическое, химическое воздействия и пр.) участвуют специализированные структуры – **органы чувств (анализаторы)**.

В организации взаимодействия позвоночных животных с внешней и внутренней средой участвует несколько **органов чувств**:

- органы восприятия механического раздражения, т.е. *органы осязания* (кожные органы);
- *органы слуха*;

- органы равновесия (вестибулярный аппарат);
- органы зрения;
- органы вкуса;
- двигательный анализатор;
- висцеральный анализатор;
- органы обоняния.

Анализаторы - это, по сути, естественные мощные "компьютеры" с прямой и обратной связью.

Каждая система органов чувств работает по одной общей схеме (таблица 8), по которой осуществляется связь организма с внешней средой. Они имеют в своей периферии специализированные структуры – **рецепторы** (аппараты, воспринимающие внешние раздражители и превращающие их в нервный импульс; например, рецепторы зрительного анализатора – это колбочки и палочки) [Шмидт-Ниельсон, К.1. 1982]. Чтобы какой-либо стимул из окружающей среды (звук, цвет, удар и пр.) достиг рецептора, необходимы **вспомогательные органы**: для зрительного анализатора – веки, хрусталик, стекловидное тело; слуховой анализатор – наружное ухо (у млекопитающих), барабанная перепонка, слуховые косточки и т.д.; для обонятельного анализатора – ноздри, нос и пр.

Вспомогательные органы позволяют наиболее эффективно доставлять стимул до рецепторов. Как раз *усложнение и модификация вспомогательных органов является одной из важных тенденций эволюции как нервной, так и системы органов чувств.*

Таблица 8

Принцип работы некоторых анализаторов позвоночных

Схема анализатора	Стимул	Вспомогательные структуры	Рецепторы	Нерв	ЦНС
Зрение	Свет	Глаз (склера, хрусталик, стекловидное тело)	Сетчатка (колбочки и палочки)	Зрительный нерв	Зрительная кора
Слух	Звук	Внутреннее/среднее/наружное ухо	Волосковые клетки	Слуховой нерв	Слуховая кора
Обоняние	Запах	Ноздри, обонятельные мешки, хоаны, носовая полость	Обонятельные клетки	Обонятельный нерв	Обонятельная кора

Наравне со сложными реакциями, существуют простые (стереотипные) ответы животного на раздражители с участием рецепторов и под управлением нервной системы, которые называются **рефлексами** (например, сгибание и разгибание руки, мигание и пр.). А тот путь, который проходит нервный импульс от рецептора до ЦНС и

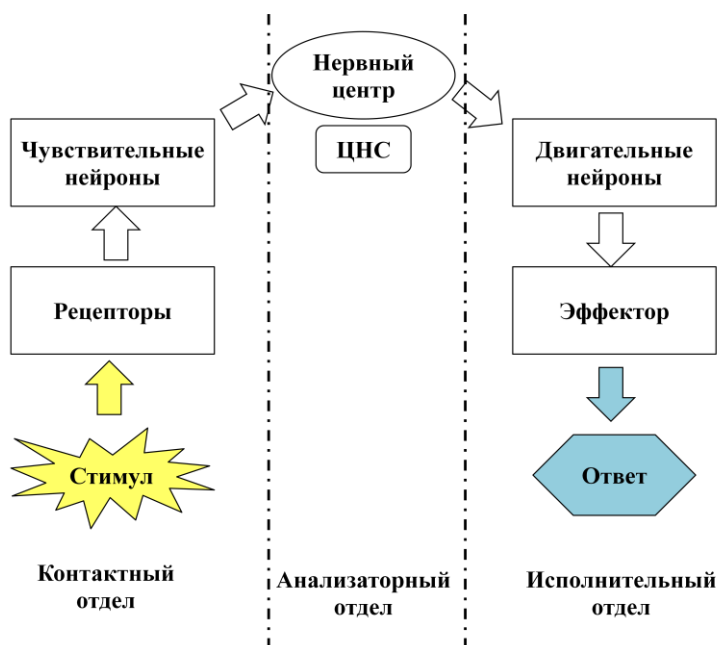


Рисунок 119 – Принцип работы рефлекторной дуги и анализаторов

обратно, называется **рефлекторной дугой** (состоит из разных типов нейронов).

Как раз схема действия рефлекторной дуги и является общей для всех анализаторов (рисунок 119).

Как же работает рефлекторная дуга? В ее работе, а также в формировании ответа на раздражение, можно выделить следующие этапы:

- 1) От **рецепторов** по **чувствительным нейронам** импульсы поступают в **ЦНС**, в частности, в соответствующие участки головного или спинного мозга;
- 2) В **ЦНС** информация **обрабатывается** и там же **формируется ответ** на раздражение;
- 3) Ответный импульс от **ЦНС** по **двигательным нейронам** возвращается в тот орган, рецепторы которого первоначально подали сигнал (например, *коленный рефлекс*), и организм отвечает на раздражитель, либо импульс направляется в другой орган, который эффективно ответит на раздражение (например, *при вспышке света закрываются глаза*). Таким образом, рефлекторная дуга замыкается.

В ориентации и общении водных животных, в связи с особенностями **водной среды** (сниженная видимость), особенно важную роль играют органы **обоняния** и **вкуса**, дополняя друг друга. Обонятельные мешки, расположенные на **переднем мозге**, имеют внутри хорошо развитые складки обонятельного эпителия. Кожистый клапан разделяет ноздрю на два отверстия: вода заходит в обонятельный мешок через переднее

и выходит через заднее носовое отверстие. Те молекулы, которые формируют запах, воздействуя на **обонятельные клетки**, провоцируют формирование соответствующего сигнала в мозг.

При поисках и распознавании пищи важную роль играет **вкус**. Вкусовые почки расположены в **слизистой оболочке ротовой полости** или по всей поверхности тела.

Зрение – важное средство ближней ориентации. Глаза имеют более или менее круглую форму, уплощенную роговицу и шаровидный хрусталик. Подвижных век нет. Размеры и положение глаз в зависимости от образа жизни у разных классов Анамния различны. У большинства представителей глаза размещены по бокам головы, что значительно увеличивает кругозор (рисунок 120). Зрение преимущественно **монокулярное** (каждый глаз воспринимает изображение самостоятельно), в основном, **цветное**. Оно позволяет использовать особенности окраски для распознавания особей своего вида.

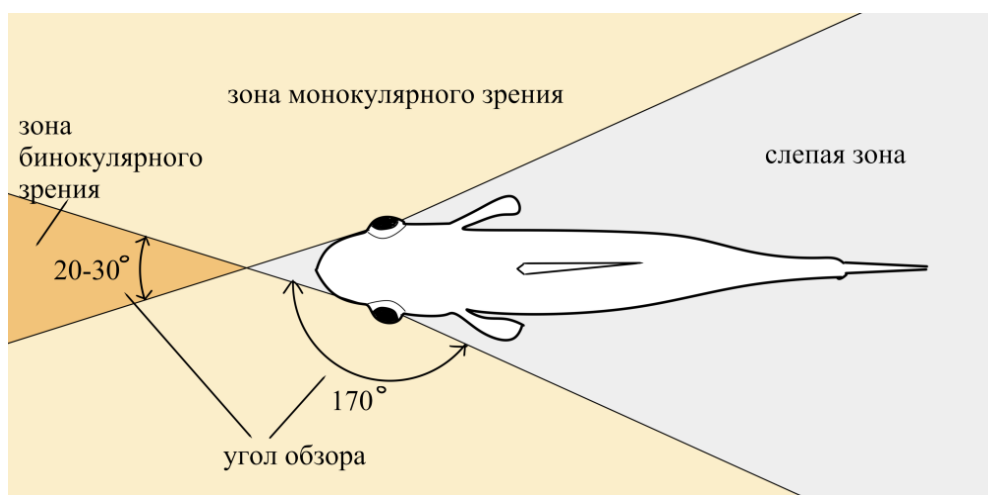


Рисунок 120 – Монокулярное зрение рыб

Орган слуха является единым целым с органом **равновесия**, и представлен только **внутренним ухом**. Анамниям не нужны ушные раковины и барабанные перепонки, так как из-за высокой плотности вода в 4 раза быстрее и на более дальние расстояния проводит звук. **Перепончатый лабиринт** (внутреннее ухо) образован *тремя полукружными каналами*, отходящими от *овального мешочка* (вестибулярный аппарат). Лежащий ниже *круглый мешочек*, который имеет полый вырост – **лагену**, служит собственно органом слуха (рисунок 121). В полости лагены, круглого и овального мешочков, которые заполнены жидкостью, лежат **отолиты**, или слуховые камешки

[Ромер и др., 1992]. Колебания отолитов и жидкости воспринимаются рецепторами на стенках мешочков, которые передают сигнал по слуховым нервом.

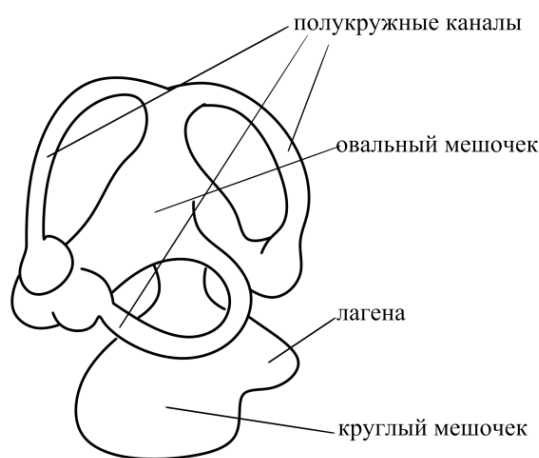


Рисунок 121 – Строение внутреннего уха первичноводных позвоночных животных

Направления прогрессивной эволюции

Совершенствование нервной системы – одно из главных направлений эволюции животного мира. Поэтому в эволюции нервной системы первичноводных позвоночных животных можно выделить следующие **тенденции**:

- *формирование нервной системы трубчатого типа;*
- *дифференцировка нервной трубки на головной и спинной мозг;*
- *увеличение объема и усложнение строения головного мозга (особенно переднего отдела мозга);*
- *совершенствование и усложнение органов чувств.*

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы первичноводных

Эволюция нервной системы сопровождалась рядом ароморфозов, которые выводили нервную деятельность каждого класса позвоночных животных на новый уровень.

Ароморфозы и идиоадаптации. На всех этапах развития животных большую роль играла опорно-двигательная система, от совершенства которой зависело питание (*передвижение в поисках пищи, захватывание и ее поглощение*). У низших многоклеточных развился перистальтический способ передвижения, что связано с непроизвольной мускулатурой и ее местной нервной системой. На более высокой ступени этот способ сменяется **скелетной моторикой**, т. е. передвижением с помощью системы жестких **рычагов** мышцы. Следствием этого явилось образование

произвольной (**скелетной**) мускулатуры и центральной нервной системы, которой было необходимо координировать перемещение отдельных многочисленных рычагов моторного скелета. Такая центральная нервная система у хордовых (ланцетник) возникла в виде **сегментарной нервной трубки** с отходящими от нее нервами ко всем сегментам тела. Таким образом, появление **трубчатой нервной системы** связано с усовершенствованием, в первую очередь, сегментированной сложной мышечной мускулатуры.

Дальнейшее развитие нервной системы и возникновение головного мозга обусловлены преимущественно усовершенствованием всех рецепторов (органы чувств). Уже у *ланцетника* имеются простые рецепторы (обонятельный, световой). Так как большинство органов чувств возникает на том конце тела животного, который обращен в сторону движения (т.е. вперед), то для восприятия поступающих через них внешних сигналов особо развивается передний конец нервной трубки, и образуется головной мозг (совпадает с обособлением переднего конца тела в виде головы и образованием черепа с целью защиты мозга).

С усложнением организации организма (его систем органов) становилось сложнее интегрировать и контролировать его работу. Можно провести аналогию: *страной управлять проще тогда, когда, помимо центрального органа власти, существуют органы местной или региональной власти*. Подобное происходило и в становлении нервной системы. Как уже было описано выше, для регуляции работы всего организма (а особенно органов чувств) началась дифференцировка **головного мозга**. Развитие задней части мозга рыб происходит под влиянием рецепторов акустики (слуха) и вестибулярного аппарата, имеющих ведущее значение для ориентации в водной среде. В дальнейшем происходит обособление **продолговатого мозга** (центры дыхания, кровообращения), моста и **мозжечка** (как главный центр координации движений). Развитие **среднего мозга** связано с развитием органов зрения, а **переднего мозга** – с появлением обонятельных и осязательных анализаторов.

Сразу стоит отметить появление специфического для рыб органа чувств – **боковой линии**. Ее канал проходит в толще кожи вдоль средней линии тела, а на голове сильно ветвится. Органы боковой линии воспринимают даже слабые перемещения частиц воды и инфразвуковые колебания. С помощью этих органов рыбы ориентируются в потоках воды, воспринимают приближение или удаление добычи и т.д.

Появление **внутреннего уха**, как ароморфоза, у хрящевых рыб было описано выше. Но у некоторых представителей первичноводных есть дополнительные вспомогательные органы слуха. У части костных рыб возникает **связь плавательного пузыря с перепончатым лабиринтом** внутреннего уха [Наумов и др., Ч.1, 1979]: слепые отростки плавательного пузыря либо просто примыкают к этой полости (некоторые окунеобразные, трескообразные) или образуется «**веберов аппарат**» – система косточек, соединяющих стенку плавательного пузыря с полостью внутреннего уха (карпообразные, сомообразные). Благодаря этому перепончатый лабиринт служит рецептором, улавливающим изменение давления в плавательном пузыре, а плавательный пузырь выполняет функцию резонатора и тем самым увеличивает остроту слуха.

У *ланцетника*, в связи с примитивной организацией нервной системы (нервная трубка не разделена на головной и спинной мозг), органы чувств также примитивны. Весь мозг этого организма является светочувствительным, так как по всей нервной трубке расположены многочисленные светочувствительные клетки (**глазки Гессе**). На передней части нервной трубки находится обонятельный анализатор - **обонятельная ямка Келликера** [Наумов и др., Ч.1, 1979].

Следует отметить, что развитие нервной системы шло в направлении от примитивных животных форм с преимущественно **гуморальным** (управление посредством активных биологических веществ – **гормонов**) способом регуляции (одноклеточные организмы), в направлении **нервного** способа регуляции (многоклеточные организмы). По мере развития нервной системы нервная регуляция все больше подчиняла себе гуморальную регуляцию, поэтому образовалась единая **нейрогуморальная система** регуляции, в которой **нервная** и **эндокринная** система сформировали неразрывную связь. Именно поэтому в головном мозге находится такой элемент, как **гипоталамус**, который управляет выделением гормонов **гипофиза** и является центральным связующим звеном между нервной и эндокринной системами.

Эндокринная система как неотъемлемая часть регуляции и контроля жизнедеятельности организма позвоночных животных

Эндокринную систему образует совокупность желез внутренней секреции и группы эндокринных клеток, которые размещены по разным органам и тканям. Они синтезируют и выделяют в кровь высокоактивные биологические вещества – **гормоны**,

оказывающие *стимулирующее* или *подавляющее* действие на функции организма: обмен веществ и энергии, рост и развитие, репродуктивные функции и т.д.

Эндокринные железы (железы внутренней секреции) – это *железы*, не имеющие выводных протоков (в отличие от, например, потовых или слюнных желез) и выделяющие **секрет** (гормоны) за счет диффузии во внутреннюю среду организма (**кровь, лимфу**), так как оплетены густой сетью кровеносных и лимфатический капилляров.

Эндокринная система, вместе с нервной, осуществляет **нейрогуморальную регуляцию** и координацию функций организма. В этой сложной системе гуморальная регуляция *первична*. Эта система формировалась параллельно с развитием клеточной мембраны, т. е. эта система регуляции имеется уже у одноклеточных животных.

Эндокринная система не только *эволюционно стала первой*, но и в *онтогенезе всех многоклеточных животных она возникает первой*. Ряд гормонов появляются уже в первые часы и дни развития зародыша, где они контролируют клеточное деление (дробление) зиготы [Ноздрачев, 1991].

Главные роли в гуморальной регуляции, как уже было сказано, принадлежат гормонам, вырабатываемые специализированными клетками, которые могут:

- входить в состав слизистых оболочек (*одноклеточные железы*);
- концентрироваться *группами* ("тельца"), т.е. функционировать **диффузно**;
- образовывать *самостоятельные органы* (печень, щитовидная железа, гипоталамус и пр.).

У каждого гормона всегда свое строго **специфическое действие**: разные гормоны действуют на разные органы (мишени), вызывая определенные изменения в их функционировании (контролируют метаболизм).

У **анамний** истинных желез внутренней секреции, кроме **гипофиза** и **эпифиза**, нет. Тем не менее, гуморальная система анамний имеет много общего с эндокринной системой высших позвоночных. Эта общность затрагивает гормоны, многие из которых, например *инсулин, тироксин, адреналин* и др., не имеют видовой принадлежности, *так как клетки, выделяющие эти гормоны, уже сформировались* (клетки *поджелудочной, щитовидной железы и надпочечников*).

Структура эндокринной системы **высших позвоночных** мало чем отличается от эндокринной системы анамний. Главное отличие – это *усовершенствование строения и*

формирование самостоятельных компактных желез. У них кроме шести обособленных желез внутренней секреции (*гипофиз, надпочечники, щитовидная железа, паращитовидные железы, тимус, эпифиз*), гормоны вырабатываются в ряде органов, выполняющих другие функции: *половые железы, поджелудочная железа, некоторые клетки желудочно-кишечного тракта* и др.

Все основные железы эндокринной системы и их гормоны представлены в таблице 9 [Ноздрачев, 1991].

Таблица 9

Основные гормоны хордовых животных, и железы, их секретирующие

Железы	Выделяемые гормоны	Функции гормонов
Гипоталамус	Либерины и статины	Регуляция образования гормонов гипофиза (либерины – стимуляция, статины – торможение)
Гипофиз	Тропные гормоны	Регуляция деятельности щитовидной, половых желез и надпочечников
	Гормон роста	Регуляция роста организма, стимуляция синтеза белка (как главного «строительного материала»)
	Вазопрессин	Влияет на интенсивность мочеиспускания, регулируя количество выделяемой организмом воды
Щитовидная железа	Тиреоидные (йодосодержащие) гормоны — тироксин, трийодтиронин	Повышают интенсивность энергетического обмена и роста организма, стимулируют рефлексы
	Кальцитонин	Контролирует обмен кальция в организме, сохраняют его в костях
Паращитовидная железа	Паратгормон	Регулирует концентрацию в крови кальция (при необходимости понижает его количество)
Поджелудочная железа (островки Лангерганса)	Инсулин	Снижение уровня глюкозы в крови, стимуляция печени на превращение глюкозы в гликоген для запасаения, ускорение транспорта глюкозы в клетки
	Глюкагон	Повышение уровня глюкозы в крови, стимулирует быстрое расщепление гликогена до глюкозы в печени и превращение белков и жиров в глюкозу
Надпочечники	Мозговой спой: Адреналин Норадреналин	Повышение уровня глюкозы в крови (поступление из печени для покрытия энергетических затрат); стимуляция сердцебиения, ускорение дыхания и

		повышение кровяного давления
	Корковый слой Глюкокортикоиды (например, кортизон)	Стимулирует синтез углеводов из белков; повышает устойчивость к стрессу, противовоспалительное действие
	Альдостерон	Увеличение натрия в крови, задержка жидкости в организме, увеличение кровяного давления
Половые железы	Эстрогены (женские половые гормоны), андрогены (мужские половые гормоны)	Обеспечивают половую функцию организма, развитие вторичных половых признаков

Взаимосвязь нервной и эндокринной систем, которая проявляется в **нервно-гуморальной регуляции** жизнедеятельности организма, очень важна, так как многие железы в таких сложных организмах, как позвоночные, не способны секретировать гормоны без «приказа» ЦНС. Гормоны участвуют в формировании ответного действия на стимул из внешней или внутренней среды, а воспринимать и обрабатывать эти стимулы может только нервная система. Поэтому формируется тандем – **нервно-гуморальная система** организма.

Нервно-гуморальная система, если упростить, состоит из четырех элементов (рисунок 122) [Грин и др., Т.1, 2004]:

- **гипоталамус** – как составная часть центральной нервной системы (промежуточный мозг) позвоночных животных;
- **гипофиз** – одна из желез эндокринной системы, расположенная на нижней стороне головного мозга;
- **железа эндокринной системы** – объект воздействия гормонов гипофиза;
- **орган/клетка-мишень** – объект воздействия гормонов железы.

Давайте рассмотрим взаимодействие этих двух систем на примере регуляции **менструального цикла** человека.

- **Менструальный цикл** – сложный, ритмически повторяющийся биологический процесс, который подготавливает женский организм к беременности.

В этой регуляции, согласно выше представленной

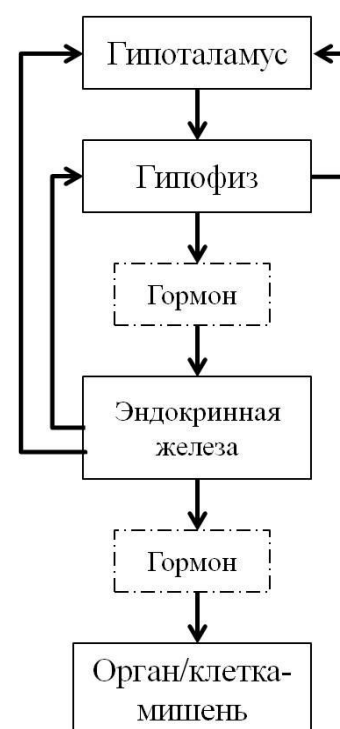


Рисунок 122 – Нервно-гуморальная регуляция

схеме, участвуют следующие органы (рисунок 123):

- **гипоталамус;**
- **гипофиз;**
- половые железы – **яичники;**
- **периферийные органы** – матка, влагалище, молочные железы.

Так как гипоталамус – это составная часть ЦНС, то он участвует в принятии импульса от коры больших полушарий, которые способствуют активизации его работы. Гипоталамус и гипофиз (**гипоталамо-гипофизарная система**) располагаются рядом и объединены одной капиллярной системой, по которой вещества, выделяемые гипоталамусом (**релизинг-факторы**), доставляются в **гипофиз**. Под действием этих факторов в начале менструального цикла гипофиз начинает секрецию двух гормонов – **фолликулостимулирующего (ФСГ)** и **лютеинизирующего (ЛГ)** [Грин и др., Т.1, 2004].

ФСГ, в свою очередь действуя на яичники, *стимулирует развитие фолликулов*.

- **Фолликул яичника** – составная часть яичника, состоящий из яйцеклетки (как ядро), окружённой слоем эпителиальных клеток и соединительной ткани.

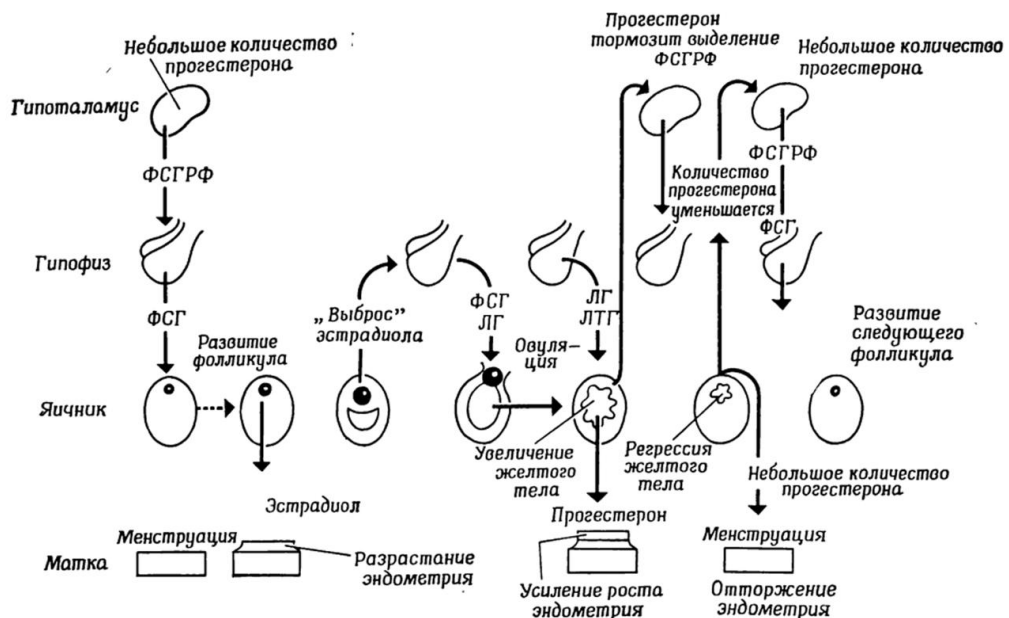


Рисунок 123 – Взаимоотношение гормонов гипоталамуса, гипофиза и яичников в процессе регуляции менструального цикла: ФСГ – фолликулостимулирующий гормон,

ЛГ – лютеинизирующий гормон,

ФСГРФ – релизингфактор гипоталамуса

ЛГ продолжает *стимуляцию роста фолликула*. Если секреция ФСГ и ЛГ усиливается, то происходит **овуляция** – разрыв фолликула и выход яйцеклетки из яичника в яйцевод. *Повышение секреции ФСГ и ЛГ вызывается увеличением секреции эстрадиола фолликулом (обратное воздействие на гипофиз)*. Оставшиеся клетки фолликула преобразуются в **желтое тело**, которое вырабатывает два гормона:

- **эстрадиол** – вызывает развитие вторичных половых признаков у женщин, а в менструальный цикл стимулирует рост слизистой стенки матки (**эндометрия**);
- **прогестерон** – подготавливает эндометрий к прикреплению к нему яйцеклетки; способствует развитию молочной железы и секреции молока.

На время менструального цикла *концентрация в крови прогестерона высокая*, что обеспечивает *торможение функций гипоталамуса и гипофиза* по секреции ФСГ, чтобы фолликулы больше не образовывались на этот период. Новый менструальный цикл начинается тогда, когда *желтое тело исчезает* (в случае, если оплодотворение не произошло) и *гипоталамус освобождается от его тормозящего действия*.

Если оплодотворения не произошло, но наступает **менструация** (кровотечение) – *когда под действием определенных веществ, происходит дегенерация и отторжение верхнего слоя эндометрия вместе с яйцеклеткой*.

Если яйцеклетка была оплодотворена, и она прикрепилась к эндометрию, то *клетки плаценты начинают выделять вещества*, которые поддерживают *сохранность желтого тела*, что провоцирует его к *постоянной выработке прогестерона* для торможения гипоталамуса. Потом на себя эту функцию берет сама *плацента*. По такому же принципу работают *противозачаточные средства*, которые имеют в своем составе прогестерон.

Мы описали только один пример сложного взаимодействия между **нервной** (гипоталамус и ЦНС) и **эндокринной** (гипофизом и другими железами эндокринной системы), но именно по такому общему принципу осуществляется контроль и регуляция многих основополагающих функций живого организма.

Нервная система в онтогенезе позвоночных животных

Нервная система закладывается и развивается у всех классов позвоночных животных одинаково. Этот процесс отличается лишь тем, что с каждой последующей эволюционной ступенью добавляются новые этапы в органогенезе данной системы.

Нервная система имеет **эктодермальное** происхождение, т.е. развивается из наружного зародышевого листка – *эктодермы* (рисунок 124) [Афанасьев, 2012]. На ранних стадиях онтогенеза на спинной стороне туловища зародыша клетки эктодермы трансформируются в *нервную пластинку*, которая сначала включает один слой клеток. Так как интенсивность деления клеток в различных участках этой пластинки неодинакова, она прогибается и приобретает вид желоба. Рост боковых частей этой нервной бороздки приводит к тому, что ее края сближаются, а затем срастаются, образуя **нервную трубку**. Она состоит из трех слоев – из *внутреннего слоя* в дальнейшем развиваются внутренние покровы центрального канала спинного мозга и полостей желудочков мозга, из *среднего слоя* развивается серое вещество мозга, *наружный слой* превращается в белое вещество мозга. Эта полая трубка (невроцель) вытянута на протяжении всего тела.

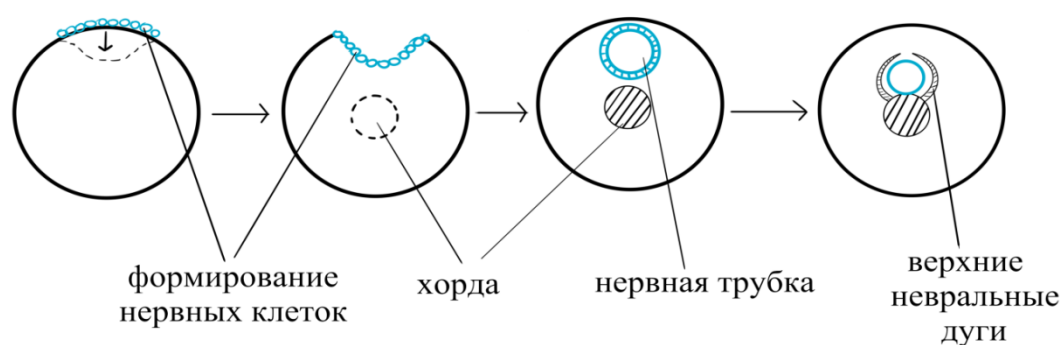


Рисунок 124 – Нервная система в эмбриогенезе позвоночных животных: закладка и формирование нервной трубки (поперечный разрез)

Начиная с ланцетника, в головном отделе образуется небольшое расширение (процесс **цефализации**) – зачаток головного мозга. Это расширение получило название желудочка (зачаток головного мозга). У более развитых хордовых на переднем конце нервной трубки образуется три вздутия: передний, средний и задний пузыри, из которых развиваются передний, средний и задний отделы головного мозга, соответственно. А дальше мы наблюдаем все те изменения, которые были описаны выше.

2.8.2. Земноводные *Amphibia*

Нервная система земноводных, как представителей группы Анамния, имеет много сходных черт с рыбами (особенно двоякодышащими), но обладает и рядом прогрессивных особенностей. Общие закономерности организации нервной системы для

группы Анамния уже были описаны. Особое внимание необходимо обратить на ароморфозы и идиоадаптации в эволюции данной системы органов для класса Амфибия.

Направления прогрессивной эволюции

В эволюции нервной системы земноводных можно выделить следующие **тенденции**:

- *увеличение объема и усложнение строения головного мозга;*
- *разделение переднего отдела головного мозга на два полушария;*
- *совершенствование организации спинного мозга;*
- *усложнение органов чувств и появление вспомогательных органов, в связи с выходом на сушу.*

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы первичноводных

Ключевых изменений в нервной системе земноводных по сравнению с рыбами не произошло. Однако разные отделы головного мозга и периферической нервной системы претерпели определенные *количественные и качественные изменения*, что в первую очередь связано с частичной сменой среды обитания (*с водной на наземно-воздушную*).

Ароморфозы и идиоадаптации. Во-первых, общее **увеличение объема мозга** (по отношению к размерам тела), и более сильное **развитие переднего мозга**, чем у рыб. В головном мозге амфибий увеличивается количество нервной ткани (т.е. нейронов). Увеличение переднего отдела мозга можно также связать с ростом его роли в **ассоциативной деятельности**, которая отвечает за *поведение животного*. У рыб этими процессами управляли средний и продолговатый мозг. **Передний мозг**, не смотря на его развитие и увеличение в размерах, в основном имеет значение **обонятельного центра**. Однако, скопления серого вещества уже формируют не только **полосатые тела** (рисунок 125), но и его тонкий слой в крыше полушарий – **архипаллиум** (первичный мозговой свод). Но все равно, в общем объеме головного мозга **средний** отдел также преобладает и является главным интегрирующим центром ЦНС. Следовательно, головной мозг земноводных, также как и у рыб, относится к **ихтиопсидному типу** [Наумов и др., Ч.2, 1979].

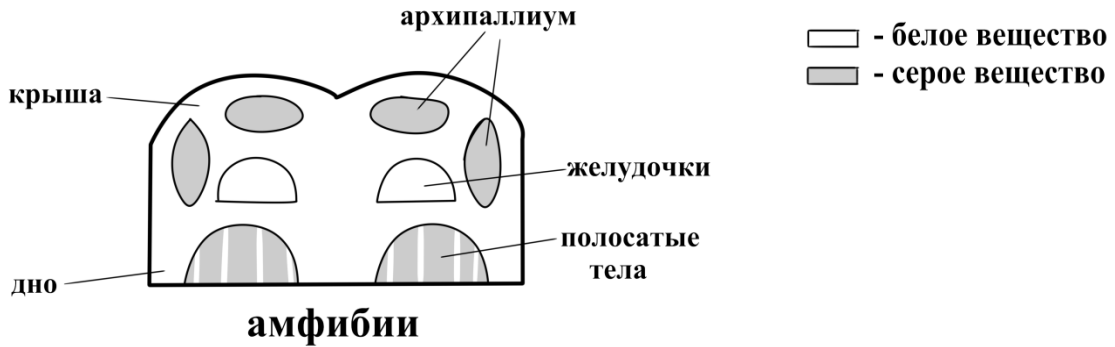


Рисунок 125 – Поперечный разрез переднего мозга амфибий

В связи с тем, что движения амфибий стали простыми и менее активными (по сравнению с рыбами), и исчезла необходимость поддерживать равновесие в воде, **мозжечок стал менее выражен** в головном мозге и имеет вид небольшого поперечного валика.

Особое развитие и совершенствование получили **анализаторы**.

Воздух намного прозрачнее воды, поэтому ведущую роль у земноводных играют **органы зрения**. По сравнению с рыбами *роговица глаз более выпукла* (рисунок 126), а *хрусталик более плоский* (имеет форму двояковыпуклой линзы). *Благодаря этому амфибии видят намного дальше рыб*. Зрение **бинокулярное** (преимущественно цветное) – взгляд направлен вперед (угол бокового зрения уменьшается), что позволяет особо точно оценивать расстояние до перемещающего пищевого объекта (даже если добыча очень мелкая). Но в несколько раз уменьшается кругозор животного, так как глаза направлены вперед.

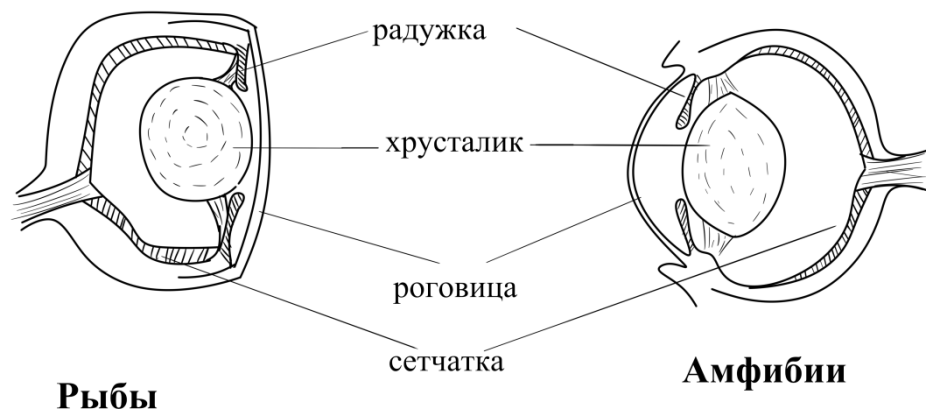


Рисунок 126 – Сравнение строения глаза рыб и земноводных



Рисунок 127 – Строение среднего уха земноводных

способные повредить роговицу.

Не обошелся без ароморфозов и слуховой анализатор. В воздухе звук распространяются гораздо хуже, чем в воде, в связи с очень низкой плотностью данной среды обитания. Поэтому необходимы структуры, позволяющие усиливать звук для более эффективного воздействия на слуховые рецепторы. Появляется необходимость в **среднем ухе** (рисунок 127), которое представляет собой **трубочку с барабанной перепонкой** (внешне они выглядят как тонкие круглые пленки позади глаз). С помощью колебания барабанной перепонки звуковые сигналы через **слуховую косточку** (также является важным новообразованием) передаются внутреннему уху, а там уже с помощью отолитов воздействуют на рецепторы. Эта палочковидная косточка называется **стремечко**, которая одним концом упирается в барабанную перепонку, а другим – в перепонку, которой отделено внутренне ухо.

Чтобы ослабить воздействие *перепадов давления* (между водной и воздушной средой) на барабанную перепонку, среднее ухо соединяется с глоткой с помощью **евстахиевой трубы** [Шмальгаузен, 1947]. По этой трубке воздух из глотки поступает в среднее ухо, что позволяет уравновесить давление между окружающей средой и полостью среднего уха. По такому же принципу защищена барабанная перепонка человека.

У всех земноводных в **коже** имеются свободные окончания чувствующих нервов. Они воспринимают *температурные, болевые и тактильные* ощущения. Что особенно

В связи с тем, что с выходом на сушу глаза остались *без защиты*, у земноводных впервые (как ароморфоз) появились **веки**. У них имеется *два подвижных века* (верхнее и нижнее) и **мигательная перепонка**, которая обособляется от нижнего века. Наличие **желез** на внутренней поверхности век предохраняет роговицу от высыхания, а при движении век с поверхности глаза удаляются осевшая пыль и прочие мелкие объекты,

важно, часть из них реагирует на изменение влажности, что для земноводных играет важную роль (см. дыхательную системы амфибий).

В ротовой полости и на языке имеются скопления чувствующих клеток. Однако они, видимо, выполняют не функцию «вкусковых» рецепторов, а служат органами **осязания**, позволяющими ощущать положение пищевого объекта в ротовой полости. О слабом развитии вкуса у земноводных свидетельствует поедание ими насекомых с резким запахом и едкими выделениями (муравьи, клопы и пр.).

Появление **пятипалых конечностей рычажного типа с мощной мускулатурой** повлекло за собой изменение организации спинного мозга, так как для сгибания и разгибания конечностей необходимо контролировать и координировать большое количество отдельных мышечных волокон. Сам спинной мозг включает **плечевые и поясничные утолщения**, появление которых объясняется крупными нервными сплетениями, которые иннервируют задние и передние конечности, соответственно. У каждого отряда земноводных общее количество пар спинномозговых нервов отличается. Что касается бесхвостых, то их всего 10 пар, а хвостатые обладают большим количеством (в зависимости от количества позвонков).

Такая специализация нервов (координация работы конечностей) спинного мозга впервые встречается у амфибий и отсутствует у рыб.

Есть ещё одно очень интересное и важное отличие в строении спинного мозга. У земноводных (в частности, бесхвостых) **первый спинной нерв** выполняет функцию XII черепно-мозгового нерва (который есть у высших позвоночных) и иннервирует мышцы языка, так как язык состоит из собственной мышечной ткани и участвует в захватывании пищи [Ромер и др., Т.1, 1992].

Адаптация амфибий к наземному существованию повлекла за собой изменение поведения этих животных. Амфибии больше, чем рыбы, способны к **индивидуальному поведению**, которое координируется центральной нервной системой. Они проявляют различные формы *заботы о потомстве* и *способности к обучению*. Земноводные могут проходить простые *лабиринты*. В этом отношении жабы несколько превосходят лягушек, а тритоны и саламандры с такой задачей не справляются.

Ценогенезы. Не обошлось в эволюции этого класса позвоночных животных без ценогенезов. В прошлых разделах отмечалось, что **головастики** земноводных по своей организации очень похожи на рыб, так как первые месяцы своей жизни (до

метаморфоза) они полностью живут в водной среде. В связи с этим головастики обладают соответствующими органами чувств. Особенно стоит уделить внимание **боковой линии**, которая идентична боковой линии рыб и выполняет соответствующие функции – ориентация в водной среде. С метаморфозом данный анализатор редуцирует и не функционирует.

2.8.3. Наземные позвоночные Amniota

Новой ступенью в эволюции позвоночных животных стали истинно наземные животные – амниота. В отличие от амфибий, которые все же относятся к анамниям, нервная система наземных позвоночных претерпела большое количество изменений. Перестройка полового поведения и забота о потомстве повлекли за собой развитие новых мозговых центров и начало формирования коры больших полушарий.

Основным отличием мозга амниот является более сильное развитие **переднего мозга** (а не среднего как у рыб или амфибий), который становится **самым крупным** отделом и состоит из четко выделенных **двух полушарий**. К этому отделу переходят функции **высшего интегрирующего центра**. Увеличиваясь, полушария начинают наползать на другие отделы головного мозга, тем самым закрывая их.

Головной мозг амниот, ведущим отделом которого является передний мозг, представлен двумя типами – **зауропсидным** или **маммальным** (их отличия будут рассмотрены ниже).

Средний мозг теряет значение ведущего отдела, и уменьшается в размерах, и его роль как зрительного центра также уменьшается. А **мозжечок** значительно увеличивается благодаря сложности и многообразию движений наземных позвоночных (особенно у птиц и млекопитающих).

В связи с увеличением объема, головной мозг предпринимает меры по **компактизации**. Для этого продолговатый мозг образует резкий **изгиб** (затылочный), который характерен для всех амниот.

В остальном, организация ЦНС амниот схожа с анамниями и амфибиями: выделяется **5 отделов** мозга, спинной мозг имеет **плечевое** и **пояснично-крестцовое** утолщение в связи с развитием конечностей, имеются почти те же **органы чувств**, которые работают по тому же принципу.

В связи с обособлением в структуре позвоночника и всего тела такого отдела как **шея**, в организации спинного мозга появляется третье спинномозговое сплетение – **шейное**, которое контролирует мышцы шеи и движение головы, что важно для существования в наземно-воздушной среде, так как добыча или хищник могут появиться с любой стороны. Поэтому быстрое изменение положения головы сильно упрощает жизнь на суше.

В структуре спинного мозга также возрастает общий объем серого мозгового вещества, что демонстрирует возрастающую роль спинного мозга в координации тела животного. Серое вещество занимает почти половину объема спинного мозга. На поперечном срезе серое вещество имеет оригинальную форму, которая ассоциируется с бабочкой (рисунок 128).

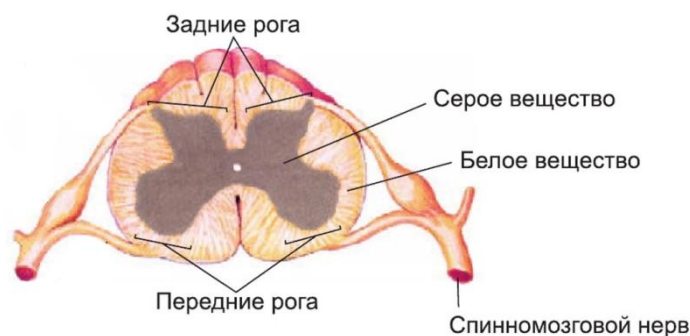


Рисунок 128 – Поперечный срез спинного мозга (на примере млекопитающих)

Направления прогрессивной эволюции

В эволюции нервной системы амниот можно выделить следующие **тенденции**:

- еще большее *увеличение объема и усложнение строения головного мозга*;
- переход функций высшего интегрирующего центра от среднего мозга к переднему – *смена типов головного мозга*;
- *увеличение общего числа нейронов* (особенно в переднем мозге и мозжечке);
- *усложнение органов чувств*;
- *появление и дифференцировка коры переднего мозга*;
- *увеличение поверхности коры за счет борозд и извилин*;
- *компактная укладка головного мозга за счет изгибов мозга*.

Морфофизиологические изменения в организации транспортной системы первичноводных

Ароморфозы. Рассмотрим основные прогрессивные изменения в организации нервной системы первично-наземных позвоночных животных.

Во-первых, переходу от ихтиопсидного головного мозга к **зауропсидному** или **маммальному** [Дзержинский, 2005] способствовали некоторые очень важные новообразования. Как уже говорилось, смена типов мозга знаменуется **сменой высшего интегрального центра** – от среднего к переднему мозгу. Но головной мозг рептилий (также птиц) и млекопитающих отличается.

В структуре первого и второго типа головного мозга имеется 12 пар черепно-мозговых нервов (на две пары больше, чем у анамний).

Пресмыкающиеся и птицы – обладатели головного мозга **зауропсидного** типа. В нем передний мозг (рисунок 129) становится наиболее крупным отделом за счет сильного развития **полосатых тел** (полосатость из-за чередования белого и серого вещества). Крыша полушарий остается **тонкой**. Но на поверхности крыши появляются нервные клетки, которые формируют не только примитивную тонкую «древнюю (первичную) кору» полушарий – **архипаллиум** (имеется у земноводных), но и зачаток **неопаллиума** [Наумов и др., Ч.2, 1979], который получит свое развитие на уровне *млекопитающих*. Передний мозг перестает быть только **обонятельным** центром (как это было у рыб). Он становится **ведущим** отделом ЦНС, анализируя информацию, поступающую от большинства органов чувств. **Средний мозг** в данном типе мозга имеет, также как и у анамний, **два бугра**, разделенных продольной бороздой – зрительные доли.

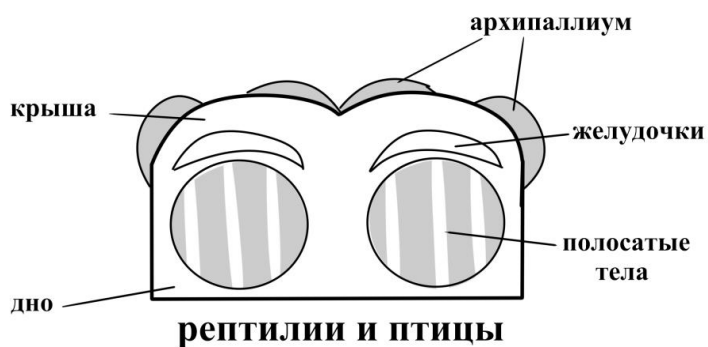


Рисунок 129 – Поперечный разрез переднего отдела головного мозга зауропсидного (стриатального) типа

□ - белое вещество
 ■ - серое вещество

Раз уж говорим о рептилиях, то, что у них нового по части анализаторов? Стоит отметить очень интересную идиоадаптацию отдельных представителей *пресмыкающихся*. В районе промежуточного мозга имеется специфический придаток – **теменной орган** или **теменной глаз** (рисунок 130), который наиболее развит у ящериц

(особенно у древних представителей – *гаттерия*), приобретая структуру и функцию *дополнительного органа зрения* (в основном, светочувствительный орган).

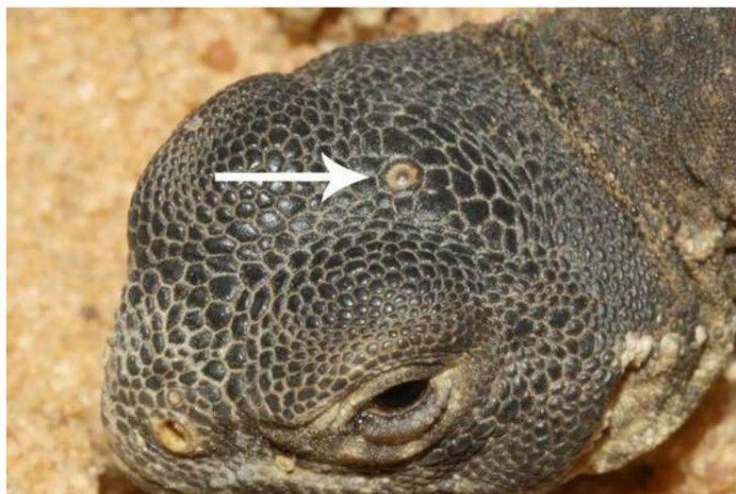


Рисунок 130 – Теменной «глаз» пресмыкающихся

Для ориентации и добычи пищи у некоторых рептилий (в частности, у *змей*) есть совершенно новый анализатор – **терморцептор** – парные ямки, расположенные между ноздрями и глазами. Это очень чувствительные рецепторы, которые способны улавливать *инфракрасное излучение*, которое излучает тело добычи. Это позволяет змеям находить пищу даже в полной темноте (например, в норах грызунов).

А чем отличается мозг млекопитающего типа от завропсидного? Обладатели **маммального типа** головного мозга – *млекопитающие*, у которых эволюция переднего мозга пошла в направлении развития **коры полушарий** (рисунок 131), т.е. *крыши*, а не *основания* (полосатых тел). На всей поверхности крыши появляется слой серого вещества – **кора больших полушарий**, которая состоит из **архипаллиума** и очень хорошо развитого **неопаллиума**. Это совершенно новая структура в эволюции нервной системы. В ней располагаются **высшие центры зрительного, слухового, осязательного, двигательного анализаторов**, а также *центры высшей нервной деятельности* (психические процессы у человека, приматов и некоторых других млекопитающих) [Шмальгаузен, 1947]. Они обеспечивают наиболее сложное поведение, которые развиваются в течение жизни, тем самым эффективно приспособливая животных к быстро меняющимся условиям окружающей среды.

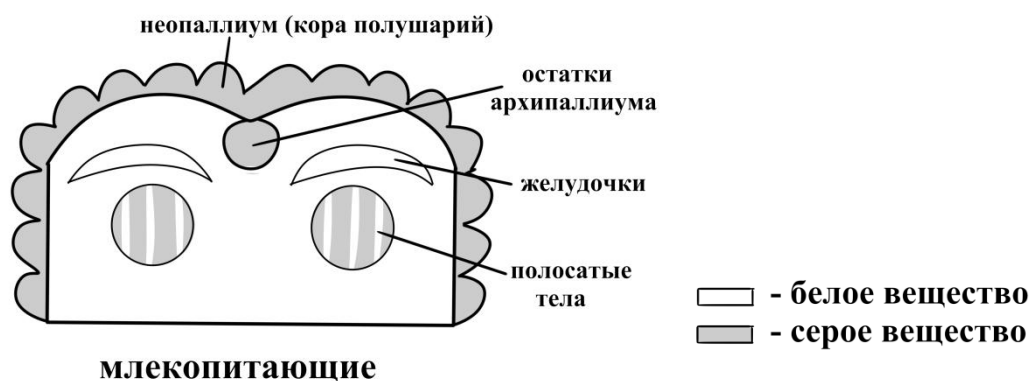


Рисунок 131 – Поперечный разрез переднего отдела головного мозга млекопитающего (кортикального) типа

Здесь стоит отметить *две параллельные линии* развития головного мозга амниот. В связи с тем, какая структура преобладает в переднем мозге (полосатые тела или кора полушарий) выделяют еще два типа головного мозга (ГМ):

- ГМ стриатального типа (характерен рептилиям и птицам);
- ГМ кортикального типа (у млекопитающих).

Стриатальный тип организации головного мозга, характерный для современных *ящериц и птиц*, отличается доминирующим развитием **полосатых тел**. По этому пути особенно развивается *головной мозг птиц*. Представляет интерес, что в полосатом теле у **птиц** имеются объединения нейронов, которые по своей структурно-функциональной организации сходны с нейронами в **неопаллиуме** млекопитающих, хотя подобных структур в полосатом теле млекопитающих идентичных клеточных объединений не обнаружено. Вероятнее всего, это является примером эволюции, когда схожие структуры развиваются независимо у разных систематических групп животных (в данном случае *классов* – птицы и млекопитающие), но имеющих *очень далекого общего предка* (конвергентный тип эволюции).

Кортикальный тип организации головного мозга, который соответствует *млекопитающим*, выделяется большим развитием переднего мозга в плане разрастания **неопаллиума**, да и всей коры полушарий в целом, в то время, когда *полосатые тела* большого развития не получили.

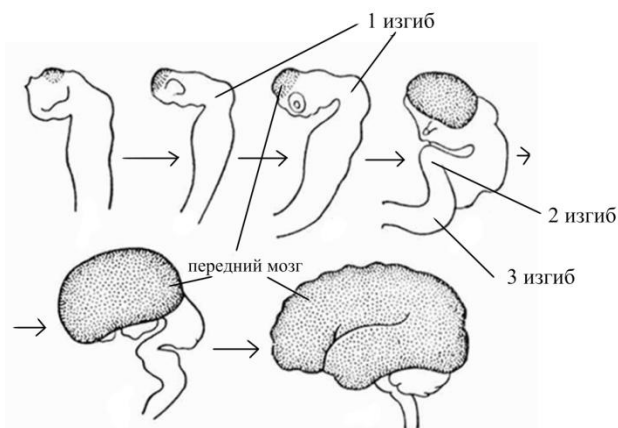


Рисунок 132 – Процесс формирования мозга млекопитающих:

Особенности организации головного мозга млекопитающих. Если головной мозг млекопитающих начинает увеличиваться, то как он помещается в черепную коробку? Чем больше сложных и разнообразных движений и процессов осуществляет организм, тем больше должно быть нейронов в головном мозге. Следовательно, размеры мозга будут увеличиваться. Чтобы головной мозг мог уместиться в черепной коробке, необходимы методы его

компактизации, что и выработали высшие позвоночные животные. Помимо **изгибов** (рисунок 132) самого мозга (которых у млекопитающих насчитывается три, а у рептилий и птиц – два), у представителей группы амниота (в частности млекопитающие) сформировалась **извилистая структура** коры полушарий. У низших млекопитающих (размеры мозга у которых незначительные) *поверхность коры гладкая* (например, насекомоядные), у высших (киты, приматы) - она образует многочисленные **извилины** и **борозды**, с одной стороны, резко увеличивающие поверхность коры, а с другой – уменьшающие общие размеры мозга.

Средний мозг также значительно уменьшен в размерах. Его поверхность (крыша), кроме продольной борозды (как у амниот, рептилий и птиц), имеет еще и **поперечную**. Следовательно, вместо двух «полушарий» (зрительные доли) образуется **четыре бугра**: передние связаны с зрительными анализатором, а задние - со слуховыми.

В ходе изучения общих закономерностей организации нервной системы позвоночных животных не раз упоминались **черепные (черепно-мозговые) нервы** – парные нервы, отходящие от стволовой (все отделы кроме переднего) части головного мозга. У разных классов позвоночных животных их количество различается – от 10 пар до 12. Все нервы можно объединить (по функции) на три группы [Ноздрачев, 1991]:

- **чувствительные (Ч)** – передают в головной мозг сигналы от анализаторов;
- **двигательные (Д)** – доставляют «команды» от головного мозга к мышцам глазного яблока, языка и некоторым мышцам шеи;
- **смешанные (С)** – сочетают функции нервов первых двух групп.

Все черепные нервы и их функции представлены в таблице 10 и на рисунке 133.

Таблица 10

Черепно-мозговые нервы позвоночных животных

№	Наименование нерва	Место отхождения	Место иннервации	Состав нерва
I	Обонятельный	Обонятельные доли переднего мозга	Орган обоняния, обонятельные мешки	Ч
II	Зрительный	Дно промежуточного мозга	Глазное яблоко, сетчатка глаза	Ч
III	Глазо-двигательный	Дно среднего мозга	Прямые мышцы глаза (нижняя косая, нижняя, внутренняя и верхняя прямые)	Д
IV	Блоковый	Задне-верхняя часть среднего мозга	Верхняя косая мышца глаза	Д
V	Тройничный	Передне-боковая поверхность продолговатого мозга	Глаз, щека, верхняя и нижняя челюсти	С
VI	Отводящий	Дно продолговатого мозга	Наружная прямая мышца глаза	Д
VII	Лицевой	Дно продолговатого мозга	Подъязычная дуга, лицевая мускулатура	С
VIII	Слуховой	Боковая поверхность продолговатого мозга	Внутреннее ухо	Ч
IX	Языко-глоточный	Продолговатый мозг	- Мышцы нёба и глотки - Поверхность жаберной щели	С
X	Блуждающий	Задняя боковая поверхность продолговатого мозга	Жабры, внутренние органы, кожные органы чувств (боковая линия рыб)	С
XI	Добавочный	Продолговатый мозг	Мускулатура головы и передняя часть тела	С
XII	Подъязычный	Продолговатый мозг	Мускулатура языка и подъязычного аппарата	Д

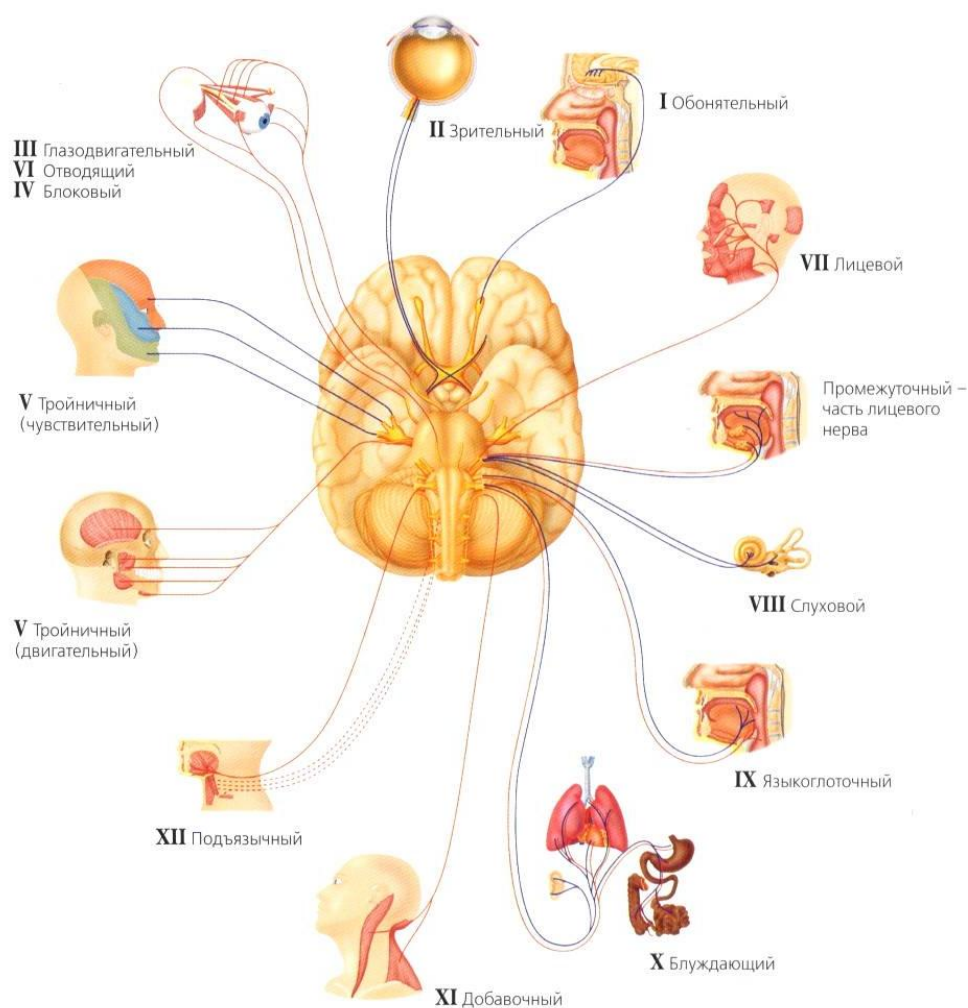


Рисунок 133 – Черепные нервы млекопитающих:
иннервируемые органы

Органы чувств наземных позвоночных. Что касается эволюции органов чувств, то здесь, в зависимости от образа жизни, поведения и места обитания, развитие того или иного анализатора различается у разных классов группы Амниота.

Например, говоря о **зрительных анализаторах**, стоит отметить птиц и некоторые отряды млекопитающих (**хищники**), для которых *острое зрение* – это залог благополучной охоты. Глаза птиц прекрасно приспособлены к рассматриванию объектов, так как острота зрения очень большая (сокол может различить добычу на расстоянии более 1 км.). Глаза очень *большие* (например, у сов они по объему равны глазу взрослого человека и в 5 раз больше массы мозга) – это позволяет получать изображения больших размеров на сетчатке и тем самым яснее различить его детали. Птицы могут обладать как **монокулярным зрением** (большинство), так и **бинокулярным** (совообразные). Бинокулярное зрение также свойственно человеку,

приматом, кошачьим, псовым и другим млекопитающим. Как и амфибиям, бинокулярное зрение необходимо для точного определения расстояния до объекта (например, при прыжке). Монокулярное зрение характерно копытным и грызунам, так как такой тип зрения дает круговой обзор (до 200°), что важно для постоянно ожидающих нападения врагов.

Глаза амниот защищены **веками** (в зависимости от класса их может быть два-три). У змей и гекконов верхнее и нижнее веки *срастаются*, образуя *прозрачную защитную пленку*. Поэтому змеям *приписывают гипнотический взгляд*, так как они *не моргают*.

В организации органов слуха также произошли изменения. Слух – очень важный анализатор для всех представителей амниот. У рептилий и птиц также как и у амфибий формируется среднее и внутреннее ухо. Но важным приобретением является **внешнее (наружное) ухо** (рисунок 134) млекопитающих. Аналог внешнего уха присутствует у птиц и представлен *кроющими перьями вокруг барабанной перепонки*. Изменяя положение этих перьев, птица способна усиливать поступающие звуковые сигналы. Особенно такие «уши» развиты у совообразных.

Вообще, органы слуха млекопитающих значительно совершенствуются:

- Во-первых, появления вышеупомянутого **наружного** которое представлено **ушной раковиной** – специфического «приёмника» звуковых волн, которые затем передаются во внутреннюю часть слухового аппарата. Ушная раковина особенно развита у животных (у человека она практически неподвижна). Многие звери, меняя положение (поворачивая) ухо, способны гораздо точнее определить нахождение источника звука. У водных млекопитающих (киты, дельфины) и некоторых роющих видов (кроты) ушные раковины *отсутствуют (редуцируются)*. А такие животные, как бобры, тюлени, моржи и пр. (полуводные звери) имеют ушные раковины, *способные замыкаться при нырянии*.

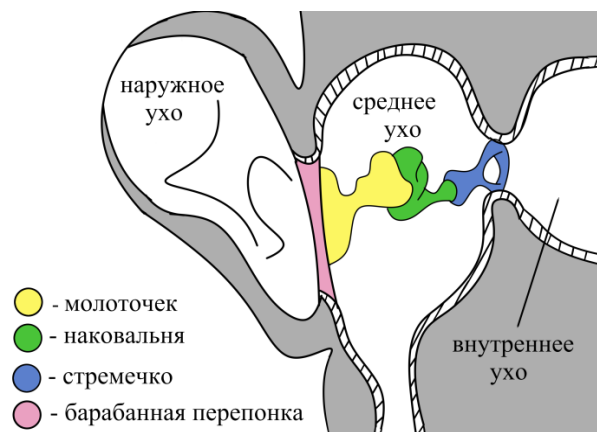
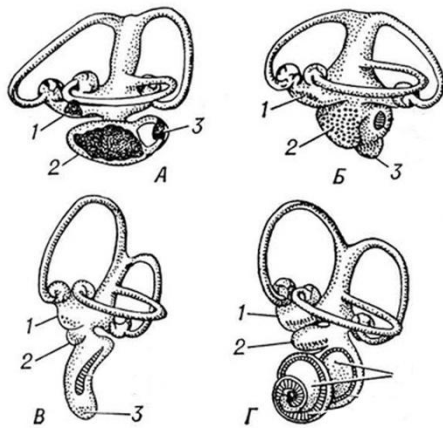


Рисунок 134 – Строение органа слуха млекопитающих уха,

- Во-вторых, у млекопитающих лагена внутреннего уха превращается в **ушную улитку** (рисунок 135) - это часть перепончатого лабиринта, заполненная жидкостью, отвечающая за восприятие и распознавание звуковых сигналов. Колебания овального окошечка передаются жидкости, которая раздражает расположенные в улитке рецепторы, формирующие нервные импульсы.



1 - Овальный мешочек
2 - Круглый мешочек
3 - Лагена
4 - Улитка

Рисунок 135 –
Преобразование внутреннего уха в ходе эволюции: А – рыбы,
Б – пресмыкающиеся,
В – птицы,
Г - млекопитающие

- В-третьих, вместо одной **слуховой косточки** у млекопитающих формируется три – **молоточек, наковальня** и **стремечки** (рисунок 135), соединяющие наружное и внутренне ухо (барабанную перепонку и овальное окошечко). Каждая косточка очень плотно соединена с соседней. Они выполняют те же функции, что и у амфибий или рептилий, но большее их количество способно усиливать поступающие звуки. Наличие подобной цепочки косточек позволяет увеличить давление на овальное окошечко в 20 раз по сравнению с давлением внешнего звука на барабанную перепонку.

У млекопитающих органы чувств развиты по-разному, так как зависит от образа жизни и места обитания, как уже говорилось. На первом месте – зрение – для обитателей открытых пространств, обоняние и слух – для ночных и животных лесов, обитателей водоемов.

Интересны приспособления зрительного анализатора у *ночных организмов*. У кошачьих и копытных между склерой и сосудистой оболочкой есть слой клеток с кристалликами (**зеркальце**), обуславливающее «свечение» глаз отраженным светом, что позволяет улавливать даже незначительные пучки света и, тем самым, улучшает зрение ночью.

Вообще ночные (рукокрылые) и водные (дельфины, касатки) млекопитающие помимо особых органов зрения выработали и другие приспособления, которые касаются в основном слуха. Они сформировали новый способ ориентации в местах с недостатком света – **эхолокация** - излучение и восприятие слуховым анализатором отраженных, высокочастотных звуковых сигналов (ультразвук) для обнаружения объектов (добычи,

препятствия и пр.). Данное приспособление у водных млекопитающих является аналогом боковой линии первичноводных позвоночных. Также эхолокация применяется для получения информации о свойствах и размерах этих объектов. У животных с развитой эхолокацией, обычно, *зрение развито слабо*, следовательно слуховая кора в головном мозге получает наибольшее развитие.

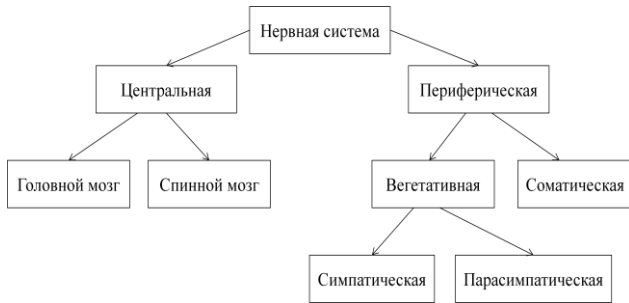
У вышестоящих млекопитающих (приматы, человек) развитие нервной системы достигло наивысших значений (особенно у человека). Развитие нервной системы предопределило формирование не только **высшей нервной деятельности**, но и **высших психических функций** (*воображение, память, мышление и речь*), что сформировало сложное поведение млекопитающих, особенно, *человека*.

Нервная система в онтогенезе позвоночных животных

Если обратить внимание на развитие нервной системы млекопитающих в онтогенезе, то она проходит все те же стадии, что и нервная система первичноводных. Она также имеет эктодермальное происхождение, и на ранних стадиях формируется нервная трубка, которая дифференцируется на все основные отделы. Особенность амниот в том, что эти отделы получают на этой ступени эволюции более сложную организацию.

Нервная система и органы чувств. Первичноводные позвоночные

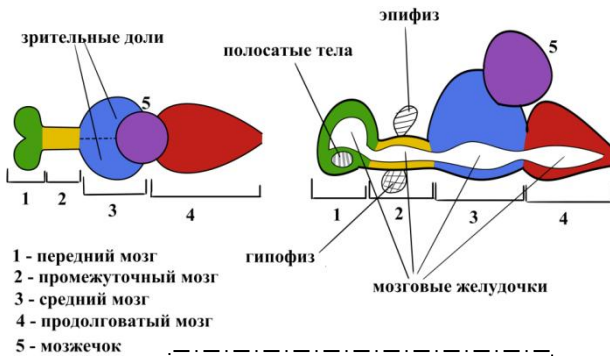
Структура нервной системы



Основные функции:

- регуляция и интеграция деятельности всех органов и систем органов тела;
- связь организма с внешней средой с помощью органов чувств, формирование ответа на раздражитель

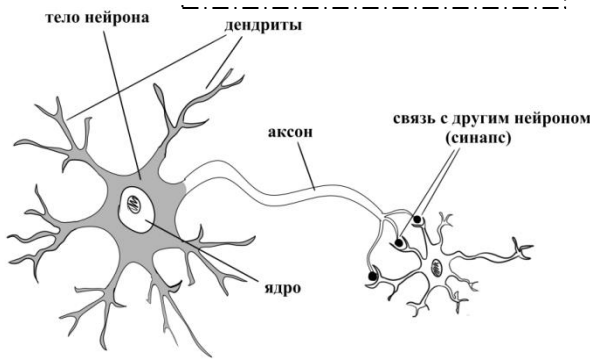
Организация головного мозга



Основные направления совершенствования системы:

- дифференцировка нервной трубки, ЦНС;
- увеличение объема и усложнение строения головного мозга, специализация его отделов;
- совершенствование и усложнение органов чувств

Строение нейрона



Ароморфозы

- НС трубчатого типа;
- центральная и периферическая НС;
- нейрон (белое и серое вещество);
- анализаторы: внутреннее ухо, глаз, обонятельные луковицы;
- нервно-гуморальная регуляция;
- 5 отделов гол. мозга+мозжечок;
- ихтиопсидный тип гол. мозга

Идиоадаптации

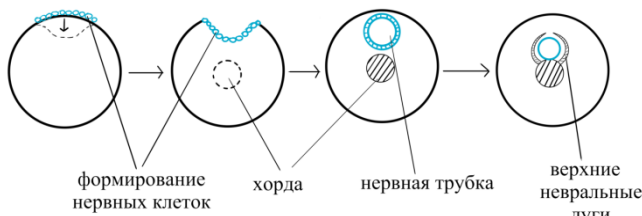
- боковая линия у рыб;
- дополнительный орган слуха – плавательный пузырь.

- Нервная трубка образуется из эктодермы, как и другие анализаторы и нервы

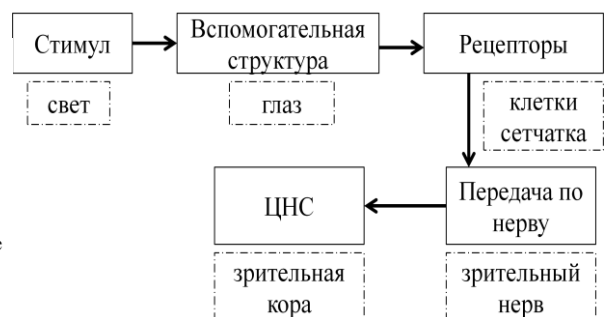
Ценогенезы

- нервная трубка

Образование нервной трубки

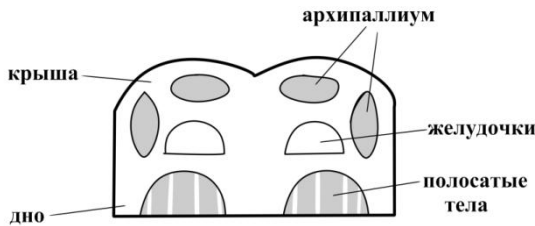


Принцип работы анализатора



Земноводные

Усложнение переднего мозга



амфибии

Особенности органов чувств

Зрение: - Роговица выпукла; хрусталик двояковыпуклый; есть веки и мигательная перепонка; появляются слезные железы; сетчатка реагирует на движущийся объект

Слух: - брызгальце – полость среднего уха; слуховая косточка – стремечко

Обоняние: - ноздри функционируют только на суше;

Строение органа слуха



Сравнение глаз рыб и амфибий



Основные направления совершенствования системы:

- увеличение объема и усложнение строения головного мозга;
- специализация отделов головного мозга;
- совершенствование организации спинного мозга;
- усложнение органов чувств

Ароморфозы

- первичный мозговой свод – архипаллеум;
- бинокулярное зрение;
- глазные веки;
- среднее ухо;
- евстахиева труба;
- плечевые и поясничные утолщения спинного мозга

Идиоадаптации

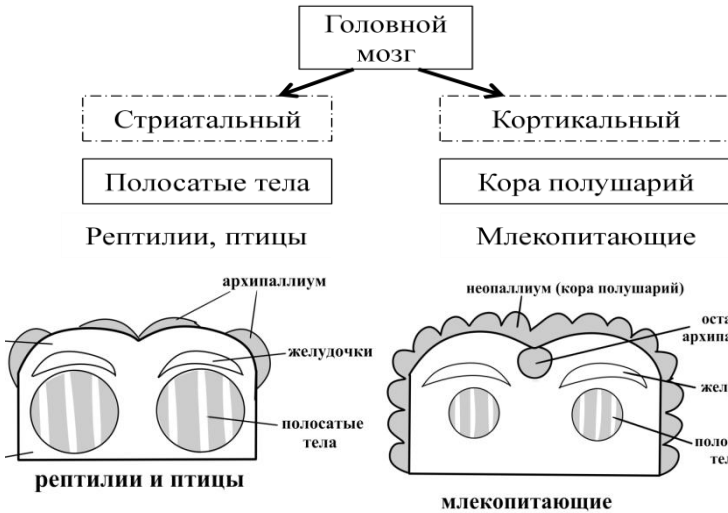
- боковая линия у хвостатых амфибий

Ценогенезы

- нервная трубка;
- У головастика:
- боковая линия

Орган обоняния

Наземные позвоночные



Основные функции:
 Добавляются: - высшая нервная деятельность;
 - высшие психические функции (в основном, у млекопитающих)

Основные направления совершенствования системы:

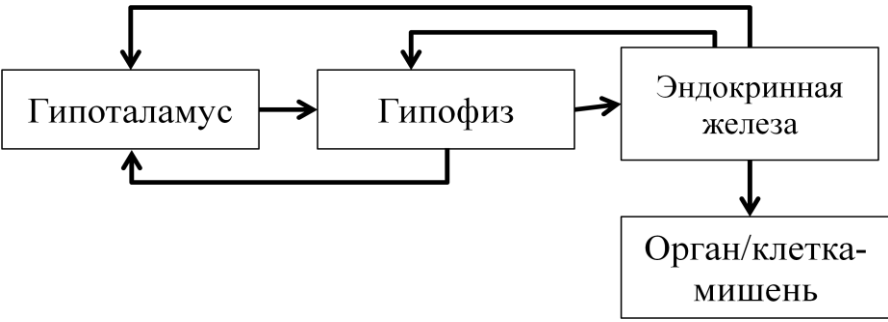
- увеличение объема и усложнение строения головного мозга;
- смена типов головного мозга;
- увеличение числа нейронов;
- усложнение органов чувств;
- появление, дифференцировка и разрастание коры переднего мозга;
- компактизация головного мозга



Ароморфозы

- зауропсидный и млекопитающий типы головного мозга;
- изгибы головного мозга;
- кора больших полушарий;
- шейное утолщение спинного мозга; - наружное ухо

Принцип нервно-гуморальной регуляции



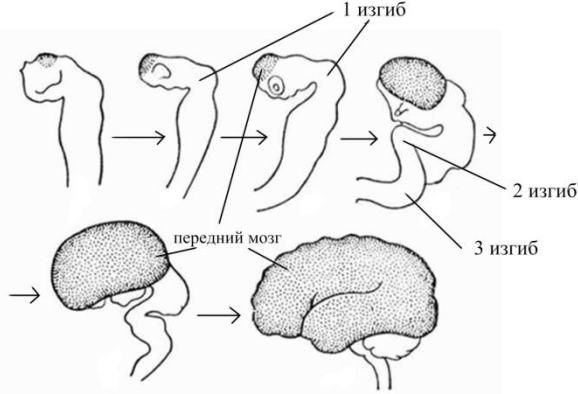
Идиоадаптации

- теменной орган зрения, терморепторы и сросшееся веко рептилий;
- «зеркальце» в глазах ночных животных;
- эхолокация;
- перьевые «уши» сов;

Ценогенезы
 - нервная трубка

Развитие головного мозга млекопитающих в онтогенезе: компактизация

- Развитие нервной системы => высшая нервная деятельность + высшие психических функций: *воображение, память, мышление и речь* – у приматов и человека



2.9. Снова в воду. Морфофункциональная организация вторичноводных животных

Уже несколько миллиардов лет делятся геологические эпохи, эры, периоды, мелькают отрезки времени в сотни миллионов лет, а живые организмы, колыбелью которых был океан, до сих пор поражают ученых своей приспособленностью к условиям окружающей их среды. И все это благодаря такому процессу, как **эволюция**.

Эволюция – это очень долгий, медленный и жестокий процесс, так не все животные добиваются права на жизнь. Но в процессе длительной *борьбы за существование* животные, которые были «детьми» воды, широким фронтом осваивали сушу: *от глубочайших впадин Мирового океана до высочайших горных вершин, занимали континенты с их многообразными и меняющимися ландшафтами*. Иногда изменения тела животного при освоении того или иного места обитания просто восхищает. Взять, например, *птиц*, которые от простых ящероподобных существ развились до «властителей небес», или те же самые *рукокрылые*... Кто бы мог подумать, что небольшой зверек сможет наравне с птицами покорить воздушную среду.

Однако в ходе эволюции есть еще более удивительные примеры, когда некоторые группы наземных организмов, по всем особенностям морфофункциональной организации (дыхание атмосферным воздухом через легкие, наличие зародышевых оболочек и пр.) являющиеся раньше полноправными жителями суши, решили вернуться к истокам и начали **вторичное освоение водной среды**. Таких животных объединяют в одну группу – **вторичноводные**. Данное явление характерно для многих живых организмов: растений, беспозвоночных, но мы его рассмотрим на примере **Хордовых животных**.

Каждый живой организм связан в той или иной степени с **водой**, ведь она – основа для всех метаболических процессов, без которых организм (клетки) существовать не могут. *«Вода – это жизнь»!* По степени взаимодействия животных делят на [Вилли и др., 1975]:

- **первичноводных** – родились и живут в воде – *рыбы, круглоротые*, многие *амфибии* и пр.;
- **околоводные** – водоем – это источник пищи, а берег – место для нор или гнезд – *аисты, выхухоль, выдры, бегемоты*;

- **водоплавающие** – термин, обычно, применим к птицам, которые могут держаться на воде – многие *гусеобразные*;
- **полуводные** – водоемы – это укрытие и источник пищи, но суша все равно первостепенна, где они спариваются, выкармливают потомство – все *ластоногие* млекопитающие: *моржи, тюлени* и т.д.;
- **вторичноводные** – организмы, полностью посвятившие себя водной стихии: питание, спаривание, рождение и выкармливание потомства – все осуществляется в воде; единственное, что связывает их с истинной средой обитания – дыхание атмосферным кислородом с помощью легких.

Определенные изменения тела, в ходе приспособления к водной среде есть у всех этих групп: *перепонки на лапах, обтекаемая форма тела, удлинённые и уплощённые хвосты*, даже *ласты* вместо конечностей (у полуводных), но постоянно находиться в воде они, увы, не могут, так как всех их преобразований недостаточно.



Рисунок 136 – Морские рептилии: черепаха зеленая *Chelonia mydas* (слева) и пелагида двухцветная *Hydrophis platura* (справа)

А насколько должно измениться тело, чтобы снова покорить водную среду? С этим мы с вами сейчас и разберемся. Но для начала необходимо разобраться, каких именно животных можно отнести к «вторичноводным». Эта группа находит своих представителей в двух классах позвоночных животных: пресмыкающиеся и млекопитающие.

Среди млекопитающих выделяется один отряд, жизнь которых проходит в воде – **Китообразные**. К представителям этого отряда, насчитывающего 80 видов, относятся *киты* (например, горбатый, синий, серый и т.д.), *дельфины* (обыкновенный дельфин, афалины), *белухи, нарвалы, косатки* и пр.

Некоторые представители *рептилий* (рисунок 136) также вернулись к образу жизни своих предков. Водные формы в данном классе

позвоночных животных представлены **морскими черепахами** (6 видов) и **морскими змеями** (56 видов).

Вторичноводные – это яркий пример такого эволюционного процесса, как **конвергенция**. При описании закономерностей организации и эволюции позвоночных животных (прошлые разделы) демонстрировался противоположный процесс – **дивергенция** [Плавильщиков, 1955] – расхождение признаков у особей, имеющих общего предка и относящихся к одной систематической категории (например, тип *Хордовые*), что связано с приспособлением к разным условиям среды. Яркий пример дивергенции – это *филогенетическое дерево Хордовых животных*. При таком процессе, даже если тело сильно изменяется, органы и их системы являются **гомологичными**. Примером гомологичных органов могут служить передние конечности амниот: лапа кошки, рука человека, крыло птицы. При рассмотрении опорно-двигательной системы мы выяснили, что они имеют одно строение, но в связи с приспособлением к разным условиям (полет, бег или хватание) эти конечности видоизменились.

Гомологичные органы - имеют одно происхождение, сходны по строению, но выполняют разные функции

В свою очередь, **конвергенция** – это процесс схождения (совпадение) признаков у представителей разных систематических групп (т.е. родство здесь роли не играет), что вызвано с приспособлением к сходным условиям (например, к водной среде). В данном случае, органы являются **аналогичными**: например, *плавники рыб и дельфинов, крыло птицы и летучей мыши* и т.д.

Аналогичные органы - имеют сходное внешнее строение и функции, но их внутренне строение и происхождение различаются

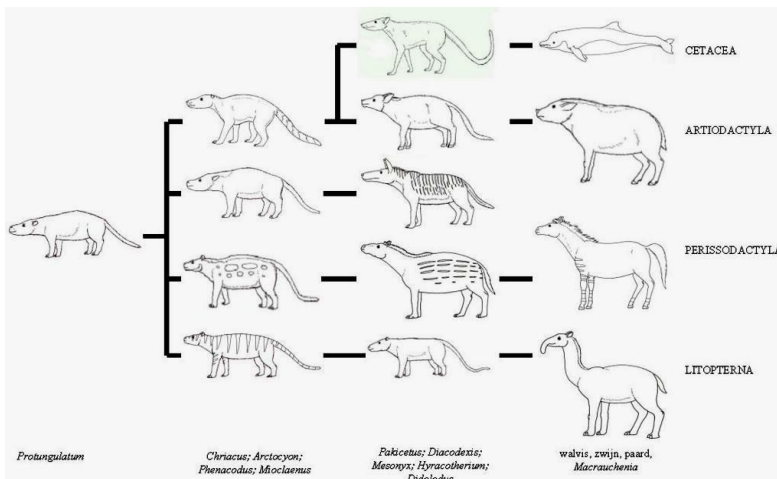


Рисунок 137 –
Эволюционное дерево
китообразных и копытных

Происхождение *морских змей* и *черепах* достаточно понятно, так как они не сильно отличаются от своих наземных собратьев. Чего не сказать о водных млекопитающих. Ведь они не похожи ни на одно ныне живущее сухопутное млекопитающее. Долгое время их происхождение было тайной, так как ученые не знали, к какой отряд (или какое животное) вообще считать предками китообразных. Это оставалось загадкой вплоть до начала 90-х годов XX века, пока не были найдены останки таких животных как **пакицеты** [Томили, 2011] – вымерший копытный хищник, самый древний из предполагаемых предков китообразные. Изучение многих подобных животных дали ответ на вопрос: «К какому из ныне существующих отрядов ближе китообразные?». Этим отрядом оказался **Парнокопытные** (точнее, такое животное, как *гиппопотам*). По мнению ученых, именно от *пакицет* (рисунок 137) начался долгий путь возвращения млекопитающих в водную среду.

Вода требовательна к гостям. Давайте вспомним, какие условия предъявляет вода к своим жителям и, конечно, к «гостям» (вторичноводным).

Особенности водной среды:

- *высокая плотность* (вода плотнее воздуха почти в 800 раз), *давление* и *вязкость* воды;
- *низкое содержание кислорода* – это для вторичноводных не играет роли, так как дышат они атмосферным воздухом;
- *солевой режим* – важная черта водных животных – поддержание водного баланса - определенного количества воды в теле при ее избытке в окружающей среде;
- *температурный режим* – в зависимости от широты и глубины температура воды изменяется, но если не брать во внимание поверхностный слой, температура держится почти на одном уровне (на глубине так она всегда постоянна, хотя на порядок ниже, чем на суше);
- *световой режим* – с глубиной количество света резко снижается, что может препятствовать ориентации в водной среде.

Направления прогрессивной эволюции

Исходя из этих особенностей, можно выделить основные **направления** в становлении вторичноводных животных:

- *формирование гладких внешних покровов и обтекаемой формы тела;*
- *преобразование внутреннего скелета: конечностей и их поясов;*

- *перестройка дыхательной системы*, повышение вместительности легких;
- *преобразование транспортной системы* (ее работы), увеличения кислородной емкости крови;
- *повышение эффективности терморегуляции и теплоизоляции* организма;
- *повышение или снижение* (зависит от класса) *уровня метаболизма*;
- *формирование новых способов ориентации в условиях недостатка света*;
- *совершенствование поведения животных*.

Морфофизиологические изменения в организации вторичноводных животных

Если внимательно изучить эти направления, то видно, что основные преобразования коснулись таких систем органов, как *опорно-двигательная, транспортная, дыхательная и нервная* (вместе с *органами чувств*). Все конкретные изменения, которые будут рассмотрены ниже, можно будет разделить на два направления: **ароморфозы** и **идиоадаптации**. Хотя их причисление к ароморфозам у многих вызывает споры и сомнения, так как наземные сородичи вторичноводных стоят на ступень выше в своем развитии. Но стоит помнить, что **ароморфоз** – прогрессивные морфофизиологические изменения, которые выводят организм в новую адаптивную зону, поднимают энергию организма, а также жизнедеятельность органов животного. *А чем вода не новая адаптивная зона для млекопитающих или рептилий?*

Как же именно вторичноводные приспособились к водной среде?

Начнем с преобразования опорно-двигательной системы. Главное, что требуется от этой системы – *уменьшить сопротивление очень плотной и вязкой среды для повышения эффективности и скорости передвижения в ней*. Вспомните, как с этим справляются *рыбы* – *обтекаемая форма* тела, гладкие и *покрытые слизью* покровы, волнообразные движения тела и активная работа плавниками (у хрящевых рыб, обычно, хвостовым). С этим вторичноводные справились прекрасно (*только слизь их кожа не выделяет в связи с особенностями ее строения у амниот*): если посмотреть на всех китообразных и морских рептилий, то, действительно, их тела уплощены и вытянуты, а конечности (если они есть) преобразовались в ласты (очень похожи внешне на плавники акул).

Для водных млекопитающих характерна **торпедообразная** форма тела (рисунок 139), а **задние конечности** и их пояс вообще **редуцировались**, что повысило



приматы

Рисунок 138 – Сравнение строения лапы кита и пятипалой конечности

обтекаемость тела. Как уже говорилось, внешне все плавники (**ласты**) похожи на таковые у хрящевых рыб [Шмальгаузен, 1947], отличия в том, что внутренний скелет ласт почти сохраняет *принципы строения пятипалой конечности наземных позвоночных* (рисунок 138). Также отличается и **хвостовые плавники**. В отличие от рыб их лопасти *не имеют внутреннего скелета и хрящей*, а состоят из плотной и упругой соединительной ткани. Помимо этого, хвост располагается в **горизонтальной плоскости**, а не в вертикальной, как у акул и других рыб, так как при плавании киты совершают **волнообразные движения задней частью тела вверх-вниз**. Благодаря **мощным мышцам** этой части китообразные способны развивать *высокую скорость*: например, *дельфины* могут разогнаться до 50-55 км/ч (а в среднем 24-30 км/ч) [Томили, 2011]. Остальные плавники (*грудные и спинной*) помогают при *рулении* (повороты, изменение глубины) и *торможении* (с помощью грудных ласт киты могут плыть задним ходом).



Рисунок 139 – Внешний вид вторичноводных млекопитающих

Что касается рептилий, то здесь тоже все хорошо адаптировались. *Морские черепахи* отличаются от своих наземных родственников более **уплощенным** и удлиненным панцирем. Но главное их достояние – **каплевидная форма** панциря (рисунок 140), что повышает обтекаемость тела. Конечности, как и у китов, преобразовались в **ласты**, но также *сохранили внутренний скелет*, свойственный всем амниотам. У черепах имеются *обе пары конечностей*, так как на сушу они все-таки

выходят для откладывания яиц (задние конечности участвуют в выкапывании и закапывания ямки для кладки) или обогрева. Конечности для водных черепах это единственные движители (одновременно и руль, и весло), так как тело не может совершать волнообразных движений из-за монолитности позвоночника. Еще черта, отличающая *морских черепах* от наземных – *невозможность втягивания в панцирь головы и конечностей*, так как из его уплощения все внутренне пространство занято внутренними органами.



Рисунок 140 – Форма панциря морской черепахи



Рисунок 141 – Уплощенный хвост морских змей

Морские змеи также сильно отличаются от наземных видов, особенно внешним видом. Общая особенность всех морских змей – это **сплюснутый с боков хвост** (рисунок 141), что функционально является хвостовым плавником. В процессе *волнообразных движений тела (вправо-влево)*, хвост, «отталкиваясь» от воды двигает все тело [Томили, 2011]. Есть виды змей (например, *пелагида двухцветная*), у которых тело плоское от головы до хвоста. Но такое строение не мешает морским змеям перемещаться по суше, как и морским черепахам, что не сказать о млекопитающих, которые в силу организации конечностей не могли использовать их, как опору.

Чувствовать себя как рыба в воде. Плавники и обтекаемая форма тела бесполезны, если нужно будет всплывать на поверхность каждые 30-40 сек, чтобы вдохнуть новую порцию воздуха. И эту преграду вторичноводные преодолели, насколько это возможно. Конечно, ни у кого из них не вернулись жабры. Просто *дыхательная и транспортная система* изменились так, чтобы многократно *увеличить время*, которое организм может спокойно функционировать после одного

максимального вдоха. Это означает, что *главная особенность* дыхания вторичноводных – дыхание только **атмосферным воздухом** (кислородом), и наличие момента, когда необходимо **всплыть** и осуществить акт дыхания (вентиляции легких).

В этом плане вторичноводным нужно было решить три проблемы:

1. *Как защитить дыхательные пути от попадания воды при нахождении в воде?*
2. *Как увеличить объем легких?*

3. *Как снизить потребление кислорода из вдыхаемого воздуха* (но это уже относится не совсем к дыхательной системе)?

Попадание воды в нижние дыхательные пути (bronхи, бронхиолы или альвеолы) приводит к **удушению** (асфиксии), так как вода перекрывает воздуху путь к дыхательной поверхности, из-за чего процесс газообмена не возможен. С этим и рептилии, и млекопитающие справились почти одинаково: на время пребывания под водой (**дыхательная пауза**) **дыхательные отверстия** плотно закрываются *перепонкой* (**клапаном**). У *рептилий* этими отверстиями являются **ноздри** с привычным их расположением на конце морды (носа), как и у всех наземных представителей.

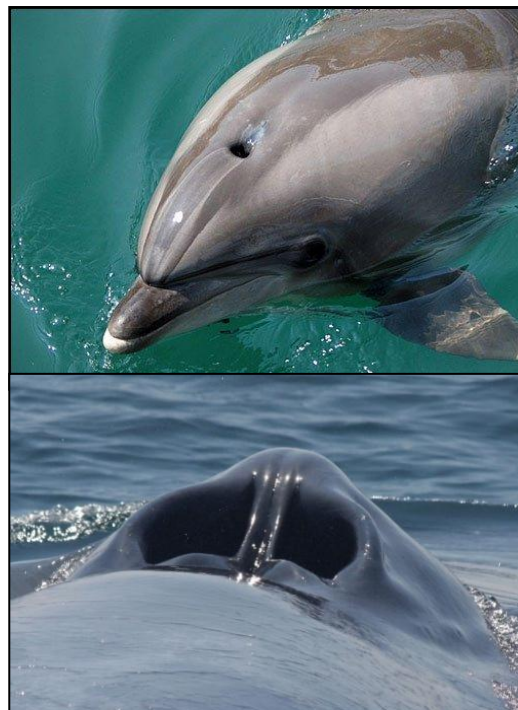


Рисунок 142 – Одинарное и двойное дыхало китообразных

Китообразные значительно перестроили верхние дыхательные пути. **Ноздри** располагаются **над** черепом и одним (или двумя) отверстием открываются на макушке головы, и называются **дыхалом** (рисунок 142), которое во время плавания надежно закрыто. Киты также предотвратили попадание воды и через ротовое отверстие:

- у некоторых видов формируется *цельная трубка* соединяющая легкие с дыхалом (рисунок 143);
- у других в момент глотания вход в трахею *закрывает надгортанник*, а в момент вдоха/выдоха он поднимается к хоанам, тем самым формирует цельный путь;

- у дельфинов в бронхиолях развиваются *комплексы клапанов*, которые во время дыхательной паузы закрывают все пути к альвеолам, а открываются лишь на несколько секунд во время акта дыхания.



Рисунок 143 – Варианты защиты легких от попадания воды:
слева – цельная трубка, справа- надгортанник

Как же вообще выглядит процесс вентиляции легких у китов? Если посмотреть на любое другое млекопитающее, то *продолжительность* вдоха/выдоха и дыхательной паузы примерно одинакова. У китов это соотношение различается в сотни раз. Например, у морской свиньи вдох занимает 0,2 с, а пауза между дыханиями – 30 с. Киты могут совершать подряд несколько дыхательных актов (4-6 и больше) после чего могут на долгое время погрузиться под воду: *дельфины* в среднем на 5-7 минут, *усатые киты* – на 40, а *кашалоты* – более 2 часов [Томили, 2011]. После долгого погружения они должны снова подняться на поверхность.

Многие киты (дельфины, косатки, горбатые киты и т.д.) процесс вдоха/выдоха осуществляют *очень эффектно*. Многие видели фотографии, видео, где киты (даже очень крупные) изящно **выпрыгивают** из воды, а потом с шумом и плеском ныряют обратно. Благодаря такому поведению, киты могут на ходу, не останавливаясь, провести вдох и выдох [Томили, 2011], а *дельфины* и *косатки* могут совершать несколько прыжков подряд. Все это возможно благодаря развитой мускулатуре хвоста. Оказывается, такому красивому зрелищу есть логичное физиологическое объяснение.

Есть еще один эффектный, но очень важный для китов процесс – **брызговой фонтан** (рисунок 144), когда через дыхало вверх под большим давлением выбрасывается столп воды (капель). Это явление еще называют «*очистительным*» фонтаном; он необходим для удаления воды, которая все-таки попала в дыхательные пути. Это что-то вроде чихания. Также стоит отметить научно-доказанный факт, что у китов *во избежание попадания воды в дыхательные пути через ротовую полость* в ходе эволюции исчез **рефлекс кашля** [Томили, 2011].



Рисунок 144 – Сопутствующие дыханию процессы китообразных

У китов, да и у морских рептилий, редуцировались многие рефлексы, но зато *развились другие*, которые необходимы при дыхании в водной среде. Это рефлекс *открывания дыхала/ноздрей при поднятии головы над поверхностью воды*: происходит это при смене внешнего давления (а именно резком его уменьшении). Это похоже на рефлекс наземных млекопитающих: когда животное резко всплывает и выныривает, процесс вдоха осуществляется всегда автоматически. Также происходит и с китами. Этим активно пользуются *дельфины*, если видят *задыхающегося* под водой сородича. Так как дельфины – это стайные животные, то они быстро могут поднять утопающего сородича к поверхности, тем самым спасти ему жизнь.

Увеличение объема легких также очень важное изменение. Это изменение может проявляться собственно **разрастанием легочной ткани**, или повышением ее эластичности. По первому пути пошли *киты* и *змеи*. У змей функционирует всего одно (правое) легкое (как и у наземных), но его длина может быть настолько большой, что оно доходит почти до хвостового отдела. Вообще, легкие очень упруги. Их стенки приспособлены к быстрому изменению размеров. Хоть дыхательный акт очень короткий (несколько секунд), упругость легких позволяет за одно дыхание почти полностью (на 80-90 %) обновить воздух (у человека лишь на 15%) [Хадорн, 1989].

У *черепах*, в основном, повысилась **эластичность** легкие. Для растяжения или сужения легких у черепах сформировались две соответствующие мышцы, которые при дыхании отодвигают внутренние органы назад, освобождая место для легких. При долгом плавании (которое может длиться несколько часов) большую часть внутренней полости занимают легкие.

Эффективность подводного дыхания может повышаться благодаря особой организации **транспортной системы**. Во-первых, у вторичноводных увеличено содержание **гемоглобина и миоглобина** (аналог гемоглобина, который расположен в мышцах). Второй дыхательный пигмент важен, так как на мышцы хвоста приходится основная нагрузка, а значит, они требуют *намного больше энергии*. Благодаря нескольким дыхательным актам подряд, у вторичноводных помимо максимального заполнения легких насыщаются кислородом гемоглобин и миоглобин. *Получается, что при нырянии запас кислорода в организме увеличивается на 30-40 % сверх нормы, который медленно и постепенно отдается клеткам.*

У вторичноводных есть еще несколько особенностей функционирования кровеносной системы [Томили, 2011]:

1. Во время нахождения под водой почти вдвое замедляется **пульс**. Это приводит к более экономной работе сердца, а значит, снижается общее снабжение организма кислородом: кровь течет медленнее, и ткани получают кислород в меньшем объеме. Чтобы избежать **кислородного голодания**, в первую очередь большим количеством кислорода снабжается центральная нервная система (головной и спинной мозг) и сердечная мускулатура.

2. Сильно снижена чувствительность организма к накоплению **углекислого газа** в крови. Для обычных амниот это опасно, так как углекислота является ядом. Отсюда формируется еще одно отличие от наземных сородичей – вторичноводных осуществить вдох (т.е. всплыть) побуждает *недостаток кислорода в крови*. У наземных же дыхательный акт провоцируется *накоплением углекислого газа* в крови, и они совершают вдох даже когда в легких есть еще достаточное количество кислорода. Это доказывает, что вторичноводные намного эффективнее используют кислород.

Мы уже отмечали, что для комфортной жизни в водной среде вторичноводным необходимо контролировать процесс терморегуляции, иначе есть риск переохлаждения организма. Этот вопрос не касается рептилий: хоть они и хладнокровные, но живут только в тропических морях и частях океана и не уходят большие глубины. А вот для китов, которые могут заходить в приполярные широты, поддержание температуры очень важно. Китообразные, как и все млекопитающие, являются теплокровными (у разных видов температура тела колеблется в пределах 35-40°). Понятно, что волосяной покров в воде неэффективен, поэтому все киты его лишены (главная защита наземных

млекопитающих от низких температур). У китов выработались свои **теплозащитные** приспособления:

- под кожей сформировалась толстая теплоизоляционная **жировая прослойка** (намного толще, чем у наземных);
- для уменьшения поверхности **теплоотдачи**, через которую может происходить обмен теплом с окружающей средой, **редуцировались** многие **выступающие** части тела: задние конечности, ушные раковины, мошонка и т.д.;
- сниженная **частота дыхания** (значительная часть тепла выделяется из организма при выдохе);
- сезонные **миграции** – некоторые виды китов могут перемещаться в теплые широты в зависимости от сезона года;
- **повышение уровня обмена веществ**, что повлекло за собой ускорение пищеварения, а также частые кормежки; *морские черепахи* наоборот *снижают свой обмен* веществ (тем самым снижая потребление кислорода), что увеличивает продолжительность нахождения под водой (до нескольких часов);
- рождение крупных детенышей (которые могут сами противостоять низким температурам) благодаря увеличенному *сроку вынашивания*, а также *редукции тазового пояса*; **молоко** китов очень *питательное*, что позволяет потомству быстрее расти и набирать жировую массу.

В зону вечногo мрака. Одной из особенностей водной среды – слабое проникновение **солнечного света** (*от 11 до 160 м* – в зависимости от характеристик воды). А есть такие виды, которые погружаются и на 300 м (дельфины) и на 1,5-2 км (кашалоты). *Как же они могут ориентироваться там, где нет света?* Рыб спасает их *боковая линия*. Значит и у китов должно быть приспособление, которое выполняет те же функции, что и боковая линия рыб.

Вторичноводные млекопитающие выработали систему **эхолокации**. Киты могут генерировать **ультразвуковые волны** (например, человек их ни создавать, ни воспринимать не может), которые прекрасно распространяются в плотной водной среде, а после их отражения от каких-либо объектов (морское дно, скалы, добыча, хищник или сородичи) воспринимать и анализировать полученную информацию. С помощью ультразвука киты могут узнать расстояние до объекта и его размеры. В этом им помогает отлично развитый **орган слуха** (среднее и внутреннее). В связи с развитие

слуховых рецепторов большое развитие получает **слуховая кора** в головном мозге (больше, чем зрительная), которая развита намного лучше, чем у многих млекопитающих (даже хищников).

Эхолокация [Наумов, 1982] важна для многих китообразных, так как они стайные животные. Стайный, семейный образ жизни и совместная охота за рыбой сформировали у них множество различных коммуникационных сигналов, которые компенсировали невозможность использования в воде мимики и жестов.

И последнее, что хотелось рассмотреть в данном разделе, это то, как *вторичноводные животные выводят соль*, концентрация которой в морской воде очень высокая, и для других животных морская вода – это яд. Высокая концентрация солей при фильтрации крови приводит к интенсификации работы почек, что может привести к формированию большого количества камней, которые могут стать причиной летального исхода. Механизм регуляции водного баланса еще изучен очень слабо. Но некоторые факты известны.

Морские змеи имеют в своем строении (в ротовой полости) **солевые железы**, которые способны фильтровать соли из крови, тем самым удаляя их из организма. С млекопитающими все немного сложнее. Пока ученые изучили только несколько механизмов регуляции солевого баланса. Во-первых, ученые утверждают, что китообразные вообще не пьют воду, а поглощают вместе с **добычей** (планктон, кальмары и пр., тела которых на 70-80 % состоят из воды). Во-вторых, киты могут получать воду в ходе сложных химических реакций при **усвоении жира**. В-третьих, отсутствие потовых желез и особое функционирование **почек**, которые при усиленном фильтрации и реабсорбции способны сократить количество воды в конечной моче, но увеличить концентрацию солей в ней, тем самым повысить эффективность их выведения.

Вторичноводные до сих пор остаются загадкой для ученых современности. Но полное их изучение позволит познать эволюционный процесс еще глубже, тем самым, это может даже перевернуть взгляд на становление животного мира. *Но это уже совсем другая история...*

ВЫВОДЫ

Применение сравнительно-эволюционного подхода в интерпретации содержания школьного курса «Биологии» способно сильно изменить взгляд учителей на традиционный вариант подачи биологических знаний. Этот подход в обучении является новым и нуждается в разработке и распространении среди педагогического коллектива. Ведь изучение разных биологических тем в системе, во взаимосвязи друг с другом позволит сформировать у обучающихся целостную систему биологических знаний, где выявлены причинно-следственные связи, закономерности, чего и не хватает на уроках биологии.

На основании проделанного исследования можно сделать следующие выводы:

1. Методологической основой для интерпретации содержания раздела «Хордовые животные» школьного курса биологии 7 класса является общий план описания групп Anamnia и Amniota, включающий пять пунктов:

1) Общие принципы и закономерности организации той или иной системы органов у группы позвоночных животных:

2) Основные функции системы;

3) Важнейшие тенденции прогрессивной эволюции системы органов;

4) Морфофизиологические изменения органов в процессе прогрессивной эволюции организмов (ароморфозы, идиоадаптации и ценогенезы);

5) Использование данных онтогенеза в целях установления гомологии органа в той или иной системе у организмов разного уровня организации для доказательства прогрессивной эволюции.

2. В основе реализации каждой основополагающей функции разноуровневой организации хордовых животных лежат общие принципы и закономерности морфологии и функционирования соответствующих систем органов.

3. Совершенствование морфофункциональной организации систем органов хордовых животных происходит в процессе прогрессивной эволюции в трех основных направлениях:

- ароморфозы – морфо-физиологические изменения, обеспечивающие выход организмов в новую адаптивную зону;

- идиоадаптации – формирующие видовое многообразие хордовых животных на данном уровне организации;

- ценогенезы – увеличивающие уровень выживаемости на эмбриональном и личиночном периодах.

4. Разработан комплект учебных материалов, состоящий из 8 разделов, каждый из которых включает 3 блока (Anamnia, Amphibia и Amniota), и 21 опорный конспект, которые отражают общие закономерности эволюции и принципы морфофункциональной организации первичноводных и наземных хордовых животных.

Таким образом, основная цель выпускной квалификационной работы и поставленные задачи достигнуты.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Александер Р. Биомеханика: учебник. Пер. с англ. М.: Мир, 1970. 440 с.
2. Афанасьев Ю.И., Юрина Н.А., Котовский Е.Ф. Гистология, эмбриология, цитология: учебник. 6-е изд., перераб. и доп. / под ред. Ю.И. Афанасьева. М.: ГЭОТАР, 2012. 800 с.
3. Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. Справочник-определитель географа и путешественника. М.: Мысль, 1971. 304 с.
4. Банников А.Г., Орлов Н.В., Халиков Р.Г., Даревский И.С., Рябов, С.А., Барабанов А.В. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус). СПб: Зоолог. ин.-т РАН, 2004. 232 с.
5. Баранов А.А., Банникова К.К. Биоразнообразие позвоночных Средней Сибири: учебное пособие. Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2018. 460 с..
6. Баранов А.А. Новая структура биологического образования – интеграция биологических знаний // Современные проблемы естественнонаучного образования: V Всероссийская (с междунар. участием) научно-методическая конференция (Краснояр. гос. пед. ун-т.). Красноярск: 2012. С. 18-20.
7. Бодмер Ч. Современная эмбриология: учебник. М.: Мир, 1971. 446 с.
8. Большой энциклопедический словарь / Под ред. А.М. Прохорова. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Большая Российская энциклопедия, 2002. 1456 с.
9. Вахрушев А.А., Бурский О. В., Раутиан А.С. Биология (от амебы до человека). 7 класс: учебник для общеобразовательной школы. М.: Баласс, 2013. 320 с.
10. Вилли К., Детье В. Биология (биологические процессы и законы). Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 821 с.
11. Гилберт С. Биология развития: в 3-х томах. Пер. с англ. М.: Мир, 1993. Т.1. 228 с.
12. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3 томах. / Под ред. Р. Сопера. 3-е изд., пер. с англ. М.: Мир, 2004. Т.1. 454 с.
13. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3 томах. / Под ред. Р. Сопера. 3-е изд., пер. с англ. М.: Мир, 2004. Т.2. 325 с.
14. Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие: учебник. М.: Высшая школа, 1992. 414 с.
15. Держинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных: учебник. 2-е изд., испр., перераб. и доп. М.: Аспект-Пресс, 2005. 320 с.
16. Догель В.А. Зоология беспозвоночных: учебник / Под ред. Ю.И. Полянского. 6-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1975. 560 с.

17. Коржуев П. А. Гемоглобин. Сравнительная физиология и биохимия. М.: Наука, 1964. 287 с.
18. Лукин Е. И. Зоология: учебник. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропром-издат, 1989. 384 с.
19. Министерство Образования и науки Российской Федерации [Электронный ресурс]: Федеральный государственный стандарт основного общего образования (5-9 кл.) от 17 декабря 2010 г. № 1897. URL: <http://минобрнауки.рф> (дата обращения: 16.03.2019).
20. Наумов С.П. Зоология позвоночных: учебник. 4-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1982. 464 с.
21. Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных: учебник, в 2 ч. М.: Высшая школа, 1979. Ч.1. 333 с.
22. Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных: учебник, в 2 ч. М.: Высшая школа, 1979. Ч.2. 272 с.
23. Ноздрачев А.Д., Баранникова И.А., Батуев А.С. Общий курс физиологии человека и животных: учеб. для биол. и медиц. спец. вузов, в 2-х кн. / Под ред. А. Д. Ноздрачева. М.: Высшая школа, 1991. К.1. 512 с.
24. Ноздрачев А.Д., Баранникова И.А., Батуев А.С. Общий курс физиологии человека и животных: учеб. для биол. и медиц. спец. вузов, в 2-х кн. / Под ред. А. Д. Ноздрачева. М.: Высшая школа, 1991. К.2. 528 с.
25. Ожегов С.И. Толковый словарь русского языка / Под ред. проф. Л.И. Скворцова. 28-е изд. перераб. М.: Мир и образование, 2014. 553 с.
26. Очиров Ю.Д., Башанов К.А. Млекопитающие Тувы. Кызыл: Тув. кН. изд-во, 1975. 152 с.
27. Пальдяева Г.М. Биология 5-9 класс (рабочие программы): учебно-методическое пособие. 4-4 изд., стереотип. М.: Дрофа, 2015. 382 с.
28. Плавильщиков Н. Н. Зоология: учебник. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства Просвещения РСФСР, 1955. 248 с.
29. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: в 2 т. Пер. с англ. М.: Мир, 1992. Т.1. 358 с.
30. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: в 2 т. Пер. с англ. М.: Мир, 1992. Т.2. 406 с.
31. Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции (индивидуальное развитие и эволюция): учебник. 2-е изд. М.: Либроком, 2012. 320 с.

32. Томили А. Снова в воду [Электронный ресурс]: Туристический портал «Карелия». 2011. URL: <http://www.karelia2010.ru/vvode/115-nachalo.html> (дата обращения 3.05.2019)
33. Точка зрения: проблемы преподавания биологии в школе [Электронный ресурс]: ПостНаука. 2014. URL: <https://postnauka.ru/talks/30749> (дата обращения 24.04.2019)
34. Улумбеков Ю.А. Гистология: учебник. 2-е изд., перераб. и доп. / под ред. Э.Г. Улумбекова, Ю.А. Челышева. М.: ГЭОТАР, 2002. 672 с.
35. Фауна и экология животных Средней Сибири: межвуз. сб. науч. тр./ отв. ред. А.А. Баранов. Красноярск: КГПУ, 1996. 156 с.
36. Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология: учебно-справочное пособие. Пер. с нем. М.: Мир, 1989. 528 с.
37. Хоров О.Д. Сколько видов живых организмов на Земле? [Электронный ресурс]: Геоecograph – научно-исследовательский блог. 2014. URL: <http://geoecograph.blogspot.com/2014/12/Skolko-vidov-zhivyh-organizmov-na-Zemle.html> (дата обращения 20.11.2018)
38. Циммер К. Эволюция: Триумф идеи. Пер. с англ. М.: «Альпина Диджитал», 2001. 33 с.
39. Шереметьева Л. Г. Эффективность повышения результативности подготовки к ЕГЭ по биологии в ходе реализации сравнительно-эволюционного подхода [Электронный ресурс]: открытыйурок.рф: Педагогическая мастерская. 2016. URL: <http://открытыйурок.рф/статьи/635202> (дата обращения: 15.12.2018).
40. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных: учебник. 4-е изд., М.: Советская наука, 1947. 531 с.
41. Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных: учебник. 2-е изд. М.: Наука, 1964. 271 с.
42. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда: в 2 кн. Пер. с англ. М.: Мир, 1982. К.1. 416 с.
43. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда: в 2 кн. Пер. с англ. М.: Мир, 1982. К.2. 384 с.